

UV-A 조사 전 CO₂ 농도에 따른 케일의 생육과 항산화적 페놀릭 함량 변화

이진희¹ · 오명민^{2,3*}

¹전주교육대학교 실과교육과 교수, ²충북대학교 축산·원예·식품공학부 원예학전공 교수,
³충북대학교 생물건강산업교육연구단 교수

Changes in Growth and Antioxidant Phenolic Contents of Kale according to CO₂ Concentration before UV-A Light Treatment

Jin-Hui Lee¹ and Myung-Min Oh^{2,3*}

¹Professor, Department of Practice Arts Education, Jeonju National University of Education, Jeonju 55101, Korea
²Professor, Division of Animal, Horticultural, and Food Sciences, Chungbuk National University, Cheongju 28644, Korea
³Professor, Brain Korea 21 Center for Bio-Health Industry, Chungbuk National University, Cheongju 28644, Korea

Abstract. Ultra-violet (UV) light is one of abiotic stress factors and causes oxidative stress in plants, but a suitable level of UV radiation can be used to enhance the phytochemical content of plants. The accumulation of antioxidant phenolic compounds in UV-exposed plants may vary depending on the conditions of plant (species, cultivar, age, etc.) and UV (wavelength, energy, irradiation period, etc.). To date, however, little research has been conducted on how leaf thickness affects the pattern of phytochemical accumulation. In this study, we conducted an experiment to find out how the antioxidant phenolic content of kale (*Brassica oleracea* var. *acephala*) leaves with different thicknesses react to UV-A light. Kale seedlings were grown in a controlled growth chamber for four weeks under the following conditions: 20°C temperature, 60% relative humidity, 12-hour photoperiod, light source (fluorescent lamp), and photosynthetic photon flux density of $121 \pm 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The kale plants were then transferred to two chambers with different CO₂ concentrations (382 ± 3.2 and $1,027 \pm 11.7 \mu\text{mol mol}^{-1}$), and grown for 10 days. After then, each group of kale plants were subjected to UV-A LED (275+285 nm at peak wavelength) light of 25.4 W m^{-2} for 5 days. As a result, when kale plants with thickened leaves from treatment with high CO₂ were exposed to UV-A, they had lower UV sensitivity than thinner leaves. The Fv/Fm (maximum quantum yield on photosystem II) in the leaves of kale exposed to UV-A in a low-concentration CO₂ environment decreased abruptly and significantly immediately after UV treatment, but not in kale leaves exposed to UV-A in a high-concentration CO₂ environment. The accumulation pattern of total phenolic content, antioxidant capacity and individual phenolic compounds varied according to leaf thickness. In conclusion, this experiment suggests that the UV intensity should vary based on the leaf thickness (age etc.) during UV treatment for phytochemical enhancement.

Additional key words: abiotic stress, antioxidant capacity, *Brassica* species, Fv/Fm, phenolic compounds, phytochemicals

서 론

비생물학적 스트레스 요인 중 하나인 UV광은 일반적으로 UV-C(280nm 이하), UV-B(280 – 320nm), UV-A(320 – 390 nm)의 세 가지 파장 범위로 분류된다. 이 중 UV-C광의 조사는 식물의 세포 구성 요소에 극심한 손상을 유도하지만, 오존 및 대기중의 가스들에 의해 대부분 흡수되기 때문에 지구 표면에 도달하지 않는다(Stapleton, 1992). 즉, 지구 표면에 도

달하는 UV의 파장은 UV-B와 UV-A로 식물의 생장에 직접적으로 영향을 미치는 주요한 파장 범위라 할 수 있다.

UV-B 파장은 식물의 생화학적, 생리학적 및 형태학적인 반응을 유도함으로써 생장과 발육에 영향을 미치며(Frohnmeyer와 Staiger, 2003; Sharma와 Guruprasad, 2012), 높은 수준의 UV-B 광 조사는 활성 산소종(ROS)의 생성을 유발시켜 세포막, 단백질, DNA를 손상시키고 광합성 과정을 지연시켜 결과적으로 식물 생장에 악영향을 미친다(Müller 등, 2015; Vidović 등, 2015; Shayganfar 등, 2018). UV-A파장은 지구 표면에 도달하는 UV 범위의 95%를 차지하며, 식물 조직 내부까지 침투하기 때문에 높은 수준의 UV-A 조사는 고등 식

*Corresponding author: moh@cbnu.ac.kr
Received October 12, 2023; Revised October 18, 2023;
Accepted October 18, 2023

물의 산화적 손상과 생장 억제를 유도할 수 있다(Krizek와 Chalker-Scott, 2005; Mumivand 등, 2021). 하지만, 낮은 수준의 UV-B와 UV-A 조사는 1차 대사와 2차 대사 사이에서 탄소 대사 과정의 스위치를 변경할 수 있는 생리 생태적 요인으로 작용하여, 이로 인해 생산된 광합성 산물은 2차 대사로 방향이 전환된다(Ballaré 등, 2011; Caretto 등, 2015). 따라서, 잎 표면에 플라보노이드, 카로티노이드와 같은 UV-흡수 화합물과 산화적인 손상을 억제하는 항산화물질을 축적시킨다(Shirley, 1996). 더하여, 최근 연구에 따르면 UV-A 조사는 다양한 원예작물에서 항산화적 페놀릭 화합물을 유도할 뿐만 아니라 생장도 증대시킬 수 있다는 결과가 보고되고 있다(Brazaitytė 등, 2010; Lee 등, 2019; Choi 등, 2022).

UV 광조사에 대한 식물의 반응은 종(species)과 식물 생육 단계에 따라 달라지며, 여기에는 식물 발달 과정에서 변화되는 식물의 해부학적, 생리학적, 형태학적 그리고 생화학적인 매개변수가 포함된다(Victorio 등, 2011). 식물 발달 과정 동안 생합성되는 2차 대사산물의 양적 그리고 질적 특성은 기본적으로 잎의 분화(differentiation)와 밀접하게 관련된 식물의 내부 요인에 의해 결정될 수 있다. 또한 식물 잎의 형태 및 해부학적 차이는 식물이 UV파장을 수광하는 정도의 차이를 유발하고 이로 인해 간접적으로 생합성 되는 2차 대사산물의 양적 및 질적 특성변화에 영향을 줄 수 있다(Victorio 등, 2011).

하지만 잎의 형태-해부학적 특징과 UV광 조사에 대한 식물의 2차 대사산물의 생합성 반응을 확인한 연구는 대부분 UV 광조사에 따른 탄소 동화물질의 분배(지질, 왁스, 큐티클, 탄닌 등)를 통한 보호 메커니즘과 관련된 연구(Schreiber 등, 2001; Bird와 Gray, 2003; Scotti-Campos 등, 2019; Bahamonde 등, 2023; Ofiti 등, 2023)가 대부분이다. 또한 잎의 형태적 특징 중 잎의 두께에 따른 식물 2차 대사산물 축적 변화와 관련된 연구는 거의 존재하지 않는다. 따라서 본 연구에서는 식물 잎의 형태 구조적인 측면, 특히 잎 두께에 따라 UV-A 광 조사가 2차 대사산물 축적 패턴에 어떠한 영향을 미치는지 확인하였고, 더하여 UV-A 광 처리 시간에 따른 2차 대사산물의 동적인 반응을 확인하였다.

재료 및 방법

1. 식물 재료 및 재배환경

케일(*Brassica oleracea* var. *acephala* 'Manchoo Collard') 종자(Asisa Seed, Seoul, Korea)를 종자 성장박스(Useem instrument, Suwon, Korea)에 파종 후 식물성장상(DS-51GLP; Dasol Scientific, Hwaseong, Korea)에 옮겨주었다. 식물 성장상은 온도 20°C, 상대습도 60%, 기압 0.936 kPa(VPD), 광주기 12

시간, 광원 fluorescent lamp, 광합성 유효 광양자속 밀도 PPF 121±10 μmol m⁻² s⁻¹의 조건을 유지하였다. 담액식(DFT) 수경재배(L×W×H, 32.5×22×23cm)을 이용하였고 지하부 산소 보충을 위해 산소발생기(air stone; Mimineaqua, Inchon, Korea)를 추가로 설치하였다. 양액은 1/2 호글랜드 양액(Hoagland와 Arnon, 1950)을 제조(EC: 1.0dS m⁻¹, pH 6.0)하여 공급하였으며, EC 및 pH를 유지하기 위해 2주마다 교체하여 재배하였다.

2. 이산화탄소 처리 및 UV-A 처리

4주간 식물 성장상에서 키운 케일 잎의 두께를 변화시키기 위하여 다른 두 챔버로 케일을 각각 옮긴 후 10일간 CO₂ 농도를 처리하였다. 저농도 챔버(DS-51GLP; Dasol Scientific Co., Ltd., Hwaseong, Korea)의 CO₂ 농도는 382±3.2 μmol mol⁻¹으로 유지되었으며, 고농도 챔버(DS-51GLP; Dasol Scientific Co., Ltd., Hwaseong, Korea)의 CO₂는 1,027±11.7 μmol mol⁻¹으로 유지되었다. CO₂농도는 식물 성장상 내 설치된 CO₂ 센서를 통해 설정 값에 따라 조절되었다. 10일간의 CO₂ 처리 후, UV 조사 시 잎 두께에 따른 반응을 확인하기 위하여 25.4W m⁻²의 UV-A LED(피크파장 370+385nm)를 5일간 동일한 광 조건(광원 및 광주기)에 보광(12 h day⁻¹) 처리하였고, 이 때의 CO₂는 추가적인 처리를 하지 않았으며, 대기 중의 CO₂농도로 유지되었다.

3. 생육 특성

UV-A 처리 전, CO₂ 농도에 따른 케일의 잎 두께의 변화를 확인하기 위해, CO₂ 농도가 다른 환경에서 10일간 처리한 케일의 엽면적과 건물중을 측정하여 비엽중을 계산하였다. 엽면적은 엽면적계(LI-2050A; Li-Cor Lincoln, NE, USA)를 사용하여 측정하였고, 건물중은 70°C에서 72시간 이상 건조(VS-1202D3; Vision Scientific, Daejeon, Korea) 시킨 후에 전자저울(SI-234; Denver Instrument, Denver, CO, USA)을 사용하여 측정하였다. 비엽중은 SLW = Leaf dry weight(g)/Leaf area(cm²) 식을 이용하여 계산하였다. UV-A에 따른 식물의 생육 변화를 확인하기 위하여 UV 처리 전과 처리 5일 후 지상부와 지하부의 생체중과 건물중을 측정하였다.

4. 광계II 최대 양자수율

UV광에 노출된 케일 잎의 스트레스 정도를 확인하기 위해 엽록소 형광 미터(PAM 2000; Heinz Walz GmbH, Effelich, Germany)를 이용하여 광계II 최대 양자수율(Fv/Fm)를 측정하였다. 상부로부터 3번째 잎을 선택하여 측정하기 전 30분간 암적응 후, 포화 광 펄스(20kHz)인 1,100 μmol m⁻² s⁻¹ PPF

을 잎에 조사하여 최대 형광값(Fm)과 최소 형광값(Fo)을 측정하여 Fv(Fm-Fo)를 구했다(Maxwell와 Johnson, 2000). 엽록소 형광 값은 처리구당 4반복으로 12시간 간격으로 측정하였다.

5. 생리활성 화합물 측정

5.1 총 페놀 함량과 항산화도

케일 잎의 총 페놀 함량과 항산화도는 FolinCiocalteu colorimetric 방법(Ainsworth와 Gillespie, 2007)과 2,2'-azino-bis-3-ethylbenzothiazoline-6-sulfonic acid(ABTS; Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA) (Miller와 Rice-Evans, 1996) 방법을 사용하여 측정하였다. 케일 잎 시료(약 0.2g)를 액체질소와 함께 갈아 가루로 만든 뒤 3mL의 80%(v/v) 아세톤을 넣어 추출하였다. 2mL 마이크로 튜브에 추출액을 옮겨 담아 암조건에서 12시간 이상 냉장(4°C) 및 냉동(-20°C) 보관한 다음 원심분리(3,000×g, 2분)하여 얻은 상층액을 분석에 이용하였다. 이후, 분석은 Lee 등(2019)의 설명에 따라 수행되었다. 총 페놀 함량과 항산화도는 단위 생체중(g) 당 gallic acid equivalent (GAE)와 trolox(mM) equivalent antioxidant capacity(TEAC)로 각각 표현하였다.

5.2 개별적인 페놀 화합물 분석(고성능 액체 크로마토그래피)

채취한 케일 잎 시료(약 0.5g)을 분석 전까지 -70°C의 초저온 냉동고에 보관하였다. 시료를 액체질소와 함께 갈아 분말화한 뒤 5mL의 acidified acetonitrile(0.5% v/v HCL)을 넣고 추출하였다. 추출된 용액을 80°C 항온 수조에서 가수분해시킨 다음 30분 동안 초음파 처리(Sk5210HP; Hangzhou Nade Scientific Instruments, Zhejiang, China) 하였다. 추출 용액을 1,500×g에서 20분간 원심분리한 뒤, 상층액을 0.22µm 실린지 필터(Noble Bio, Hwaseong, Korea)로 여과시켰다. Agilent Eclipse Plus-C18(4.6mm×150mm, 5µm; Agilent Technology, Santa Clara, CA, USA)컬럼이 장착된 고성능 액체 크로마토 그래피 시스템(YL9100; Younclin, Anyang, Korea)을 이용하여 물질을 분리하였다. 컬럼의 온도는 30°C로 유지되었으며, 주입 용량은 10µL로 설정되었다. 이후, HPLC분석은 Lee 등(2019)의 설명에 따라 수행되었다. 표준 곡선은 HPLC grade의 caffeic acid(Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA), ferulic acid(Sigma-Aldrich, St. Louis, MO, USA)를 사용하였으며, 단위는 생체중 당 mg 으로 표현되었다(100g)(mg 100g⁻¹ FW).

6. 통계처리

생육 특성, 생리활성 물질(총 페놀함량, 항산화도, 개별적인 페놀 화합물 함량) 분석은 각 처리구별 5반복하였고, 광계III 최대 양자수율(Fv/Fm)은 처리구별 4반복으로 12시간마다 측정되었다. 분산분석(Analysis of variance, ANOVA)을 수행하였고, 처리별 평균은 Student's t-test(비엽중, 기능성 물질)와 Duncan's multiple comparison(생육특성)를 이용하여 비교하였다. 모든 통계분석은 SAS(SAS 9.2; SAS Institute, Cary, NC, USA)를 이용하여 수행하였다.

결과 및 고찰

1. 이산화탄소 처리와 UV-A 조사에 따른 케일의 생육 특성

잎의 형태 구조적인 측면, 특히 잎 두께에 따라 UV-A 광 조사가 케일 잎의 2차 대사산물 축적 패턴에 어떠한 영향을 미치는지 확인하기 위해 4주간 동일한 환경 조건에서 재배된 케일을 CO₂ 농도가 다른 챔버(저농도 382.54±3.23µmol mol⁻¹와 고농도 1,027.25±11.75µmol mol⁻¹)로 10일간 옮겨주었다. 그 결과, 고농도의 CO₂ 환경에서 자란 케일의 잎의 두께(비엽중)가 저농도의 CO₂ 환경에서 자란 케일의 잎과 비교하였을 때 28% 유의적으로 증가하였다(Fig. 1A). 또한, 고농도의 CO₂ 환경에서 10일간 노출된 케일의 잎은 저농도의 CO₂에서 재배된 식물과 비교했을 때, 잎 표면이 짙은 녹색을 띠고 광택을 나타냈다(Fig. 1B).

10일간 고농도의 CO₂ 환경에 노출된 케일의 생육은 저농도 CO₂에서 재배된 케일과 비교하였을 때 지상부와 지하부의 생체중과 건물중 모두 수치적인 증대가 관찰되었다(Fig. 2). 특히, UV-A 처리 전 저농도 CO₂에서 자란 케일과 비교하였을 때 지하부 건물중이 54% 유의적으로 증대되었다(Fig. 2D).

잎 두께가 다른 케일에서 페놀릭 항산화 물질의 축적 패턴이 어떻게 변화되는지 확인하고자 UV-A LED를 5일간 보광 처리하였다. 그 결과, 지하부의 생체중을 제외하고는 저농도 그리고 고농도 CO₂에서 자란 케일의 생육은 유의적인 차이를 보이지 않았다(Fig. 2). 지하부 생체중의 경우 저농도 CO₂에서 UV-A가 처리된 식물은 49% 유의적인 감소가 관찰되었지만, 고농도 CO₂에서 UV-A LED가 보광 처리된 식물은 8% 수치적인 증대가 관찰되었다(Fig. 2B).

이산화탄소 농도의 증가는 식물의 광합성, 대사 및 발달에 중요한 영향을 미치며, 대기 중 CO₂ 양이 증가함에 따라 식물체의 크기와 생체량(biomass) 또한 증대될 수 있다(Farquhar 등, 1980; Ainsworth와 Long, 2005). 십자화과 *Brassica* 속에

Fig. 3. Fv/Fm of kale plants subjected to UV-A LEDs for 5 days (120 hours).

구에서도 백색광에 UV-A를 보광처리 하였을 때 잎 조직 층 중에서도 해면 조직의 두께가 유의적으로 증대되는 것이 보고되었다(Victorio 등, 2011). 이러한 연구결과를 토대로 고농도의 CO₂ 와 UV의 복합적인 작용으로 인해 잎이 상대적으로 비대해졌을 가능성이 있다. 즉, 잎 두께가 상대적으로 두꺼웠던 고농도의 CO₂ 조건에서는 UV-A 처리 동안 0.70 ~ 0.75 사이의 Fv/Fm값을 보였고 저농도의 CO₂ 조건에서는 0.77 ~ 0.81의 사이의 값을 나타내어 상대적으로 잎이 얇은 케일 (Ambient CO₂_treat)이 UV에 대한 민감도가 높았을 가능성이 있다(Fig. 3).

또한, 저농도의 CO₂에 UV-A를 조사할 시작하자 Fv/Fm값은 급격한 감소를 나타내다가 값이 다시 회복되는 경향을 보여 12시간 간격으로 상승과 하강을 반복하는 패턴을 나타내었다(Fig. 3). UV 처리 시간 기준으로 광주기가 끝나는 12, 36, 60, 84시간째에 Fv/Fm이 감소되었고 24, 48, 72, 96시간에 회복되는 경향을 보였다. 이것은 광 주기에 UV-A LED를 보광 처리하여 나타난 결과로 볼 수 있다. 하지만, 고농도의 CO₂에 UV-A가 조사된 잎에서는 광주기 유무에 상관없이 일정한 패턴을 나타내었는데, 이것은 고농도의 CO₂ 처리에 의해 두꺼워진 케일 잎이 UV 침투를 억제하여 광계II의 손상을 감소시켜 나타난 결과일 수 있다(Victorio 등, 2011).

! " # \$ %&

UV-A 처리는 저농도 그리고 고농도 CO₂에서 재배된 케일 식물의 총 페놀 함량과 항산화도 증대 패턴의 변화를 유도하였다. 저농도의 CO₂ 환경에서 UV-A 처리 후, 1일차에 대조구와 비교하여 총 페놀 함량과 항산화도가 각각 20%과 17% 유

의적으로 증대되었다(Figs. 4A와 4C). 저농도 CO₂ 조건에서 UV-A 처리 이후 대조구 식물과 UV-A 처리된 식물의 총 페놀 함량과 항산화도는 점진적으로 증가하는 추세를 보였지만 서로 유의적인 차이는 나타내지 않았다. 하지만, 고농도의 CO₂ 환경에서는 총 페놀 함량과 항산화도가 UV-A 처리 3일차에 대조구와 비교하여 20%, 27% 각각 증대되는 경향을 보였지만 유의적인 차이는 보이지 않았다. Ferulic acid 함량은 저농도와 고농도 CO₂에서 UV-A에 노출된 케일 식물의 총 페놀 함량과 항산화도와 유사한 경향을 보였고, caffeic acid 함량은 저농도와 고농도 CO₂ 조건 모두에서 3일째 높은 값을 나타내었지만 유의적인 차이는 관찰되지 않았다(Fig. 5).

일반적으로 높은 수준의 UV 조사는 단백질과 DNA 뿐 아니라 광합성 기구에 직접적인 손상을 주어 식물 생장에 부정적인 영향을 미친다고 알려져 있다(Diffey, 1991). 하지만 식물은 과도한 UV 조사에 대한 해로운 영향에 대응하기 위해 광보호 메커니즘을 유도한다. 대표적인 광보호 메커니즘은 UV-흡수 페놀성 화합물(주로, hydroxycinnamic acids 과 flavonoids)의 축적으로, 식물은 이를 통해 UV 조사로부터 잎을 보호하는 역할을 한다(Shirley, 1996; Berli 등, 2010). 페놀성 화합물은 UV 파장을 직접적으로 흡수하여 식물 조직 내부로의 직접적인 침투를 방지함과 동시에 높은 에너지를 갖는 UV 단파장을 장파장으로 변환시켜 세포 구조의 손상을 막는 역할을 한다(Bilger 등, 2001). 또한 잎에 축적되는 페놀성 화합물은 그 자체로 활성산소종(ROS)을 소거하는 항산화능을 가지고 있기 때문에 UV에 의한 산화적인 손상을 줄여줄 수 있다(Bilger 등, 2001). 우리의 결과에서도 UV-A LED가 보광 처리된 케일의 잎에서 CO₂ 처리 유무에 상관없이 항산화적 페놀릭 화합물의 증대가 관찰되었다(Figs. 4와 5). 하지만 총 페놀 함량과

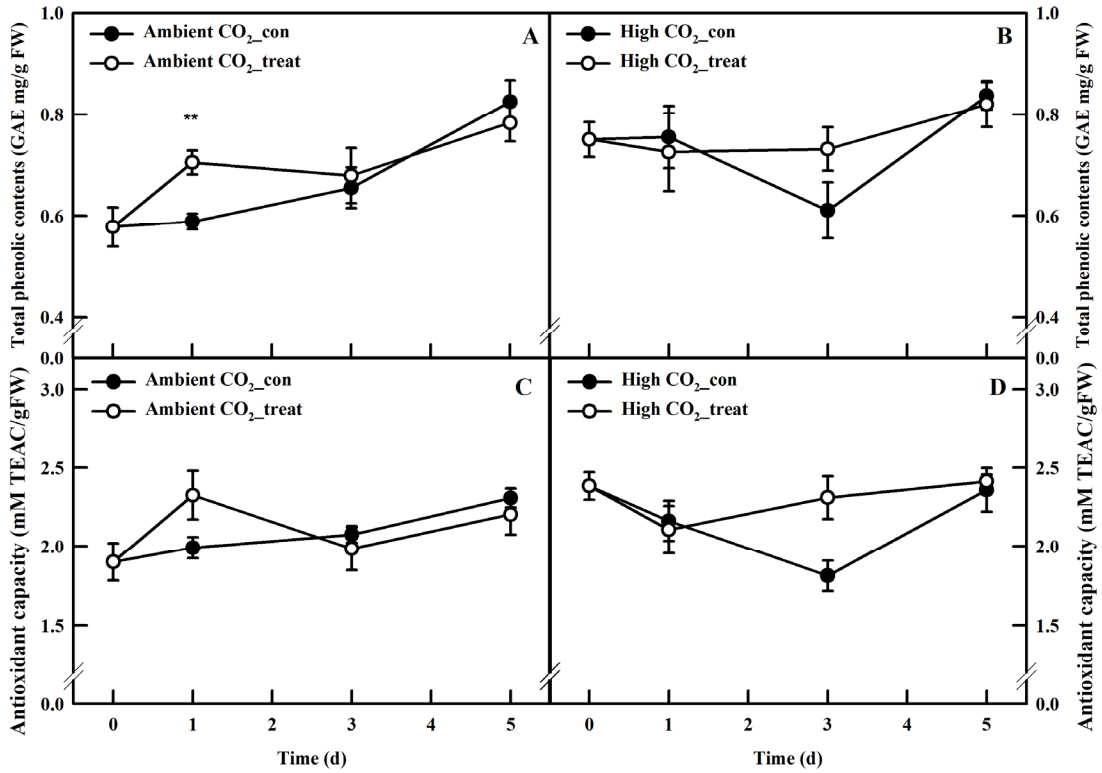


Fig. 4. Total phenolic contents (A, B) and antioxidant capacity (C, D) of kale plants subjected to UV-A LEDs for 5 days. Significant at $**p = 0.01$ (n = 5).

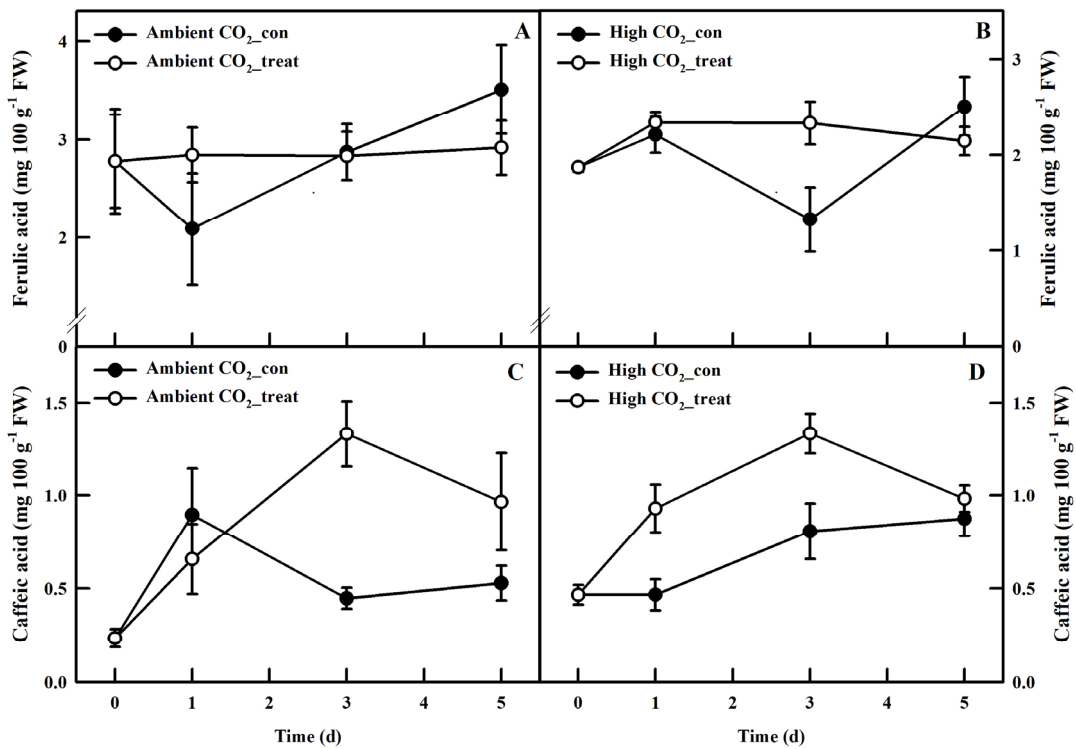


Fig. 5. Ferulic acid content (A, B) and caffeic acid content (C, D) of kale plants subjected to UV-A LEDs for 5 days.

항산화도 측정 패턴이 CO₂ 처리 유무에 따라, 즉 잎 두께에 따라 다른 경향을 보였다. 저농도의 CO₂ 농도에서 UV-A LED가 처리된 케일에서는 UV-A 처리 1일째에 총 페놀 함량과 항산화도가 증대되었고, 고농도의 CO₂가 처리된 케일 앞에서는 UV-A 처리 3일째에 증대되었다(Fig. 3). 이러한 결과는 CO₂ 처리에 의해 변화된 잎 두께에 따른 식물 생리학적 반응일 수 있다. 식물이 다양한 환경 스트레스에 노출되면 비구조적 탄수화물(가용성 당 및 전분)이 구조적인 역할을 하는 지질, 왁스 및 페놀과 같은 2차 대사산물로 우선적으로 분배되는데, 잎 수준에서 증가된 지질은 증산으로 인한 수분 손실을 줄이고 잎과 대기 사이의 가스 교환을 제어함으로써 환경 변화와 스트레스 요인으로부터 식물을 보호하는 중요한 역할을 한다(Schreiber 등, 2001; Scotti-Campos 등, 2019). Ofiti 등(2023) 또한 UV 스트레스가 식물의 비구조적 탄수화물 대사를 변화시켜 2차 대사산물의 탄소 분배에 영향을 줄 수 있다고 보고하였다. 잎 두께가 더 얇았던 저농도 CO₂에 UV-A LED가 처리된 케일 식물이 고농도 CO₂에 UV-A LED가 처리된 식물보다 UV-A 광을 더 빠르게 스트레스 요인으로 인지하였고, 그 결과 보호 메커니즘으로써 비구조적 탄수화물을 2차 대사산물로 우선적으로 분배하였을 가능성이 존재한다. 저농도 CO₂에 UV-A LED를 처리한 케일 앞의 Fv/Fm의 값이 고농도 CO₂ 케일 앞과 비교하여 UV조사 직후(12시간) 빠르게 감소하였는데(Fig. 3), 이러한 결과가 본 가설을 뒷받침할 수 있다. 따라서 잎이 얇은 케일(ambient CO₂-treat) 식물에서는 총 페놀 함량과 항산화도 그리고 ferulic acid의 함량이 처리 1일째에 증대되었고(Figs. 4와 5), 높은 CO₂ 조건에서는 CO₂와 UV-A LED의 상호작용이 케일 앞의 구조 형태적인 변화를 유도하여 UV에 대한 민감도를 낮추었기 때문에, 총 페놀 함량 그리고 항산화도가 UV처리 3일째에 증대되었을 가능성이 존재한다. Caretto 등(2015)은 1차 대사가 phenolic metabolites의 생합성을 위한 탄소 골격(carbon skeletons)을 제공하는 역할을 하며, 이는 비생물학적 그리고 생물학적 스트레스에 대한 신호 전달 및 방어 기능의 여러 측면에서 관여할 수 있다고 보고하였다. 또한, Lattanzio 등(2009)은 식물이 현재의 상태(식물 발달 및 대사)와 환경적 상황에 따라 제한된 자원을 성장과 방어(defense) 사이에서 할당하기 때문에 스트레스와 같은 환경 변화에 적응하여 식물 대사가 변화될 수 있다고 보고하였다. 즉, 높은 이산화탄소는 식물의 1차 대사산물 생합성에 영향을 미치므로 CO₂와 UV와의 상호작용이 2차 대사산물(페놀릭 화합물) 축적에 어떠한 영향을 주는지에 대한 보다 심층적인 연구가 필요하다.

결론

본 실험을 통해 UV조사에 의한 항산화적 페놀릭 화합물의 축적 패턴은 잎의 두께에 따라 달라질 수 있음을 확인하였다. 5일간의 UV-A LED보광처리는 케일 식물의 생육을 억제하지 않았으며 식물 생육 증대에 긍정적인 영향을 줄 수 있음을 확인하였다. 또한 5일간 UV-A LED 처리는 케일 식물 앞의 총 페놀 함량과 항산화도, caffeic acid 그리고 ferulic acid의 함량을 증대시켰다. 잎의 두께가 상대적으로 얇은 저농도(ambient CO₂)의 케일에서는 항산화적 페놀릭 화합물이 UV처리 1일째에 증대되었지만, 잎 두께가 두꺼운 고농도(high CO₂)에서는 UV처리 후 3일째에 증대되는 경향을 보였다. UV-A의 보광 처리는 케일과 같은 엽채소의 생육을 억제하지 않으면서 생리활성 물질을 향상시켜 고품질의 원예작물을 생산할 수 있는 가능성을 보여주었으며, 더 나아가 수확 전 elicitor로 UV를 보광 처리할 때에는 UV의 파장과 에너지(수준)뿐만 아니라 잎 두께(잎 형태-구조학적 특징)를 고려하여야 함을 시사한다. 하지만, 2차 대사산물의 생합성과 축적은 시간적, 공간적인 요인뿐만 아니라 복합적인 요인에 의해 영향을 받기 때문에 UV에너지와 생리활성 화합물의 축적 사이의 방어 메커니즘에 대한 보다 심층적인 연구가 필요하다.

적요

Ultra-violet(UV)는 비생물학적 스트레스 요인 중 하나로 식물체 내 산화적인 스트레스를 유발하지만 적절한 수준의 UV조사는 식물체 내 항산화 파이토케미컬 함량을 증진시키는 도구가 될 수 있다. UV에 노출된 식물의 항산화적 페놀릭 물질 축적의 반응은 식물(종, 품종, 연령 등), UV(파장, 에너지, 조사 시간 등) 등에 따라 달라질 수 있다. 하지만 지금까지 잎 두께가 식물 생리활성 화합물의 축적 패턴에 어떻게 영향을 미치는지에 대한 연구는 거의 수행되지 않았다. 따라서, 본 실험에서는 잎 두께가 다른 케일(*Brassica oleracea* var. *acephala*)에 UV-A를 조사하였을 때, 항산화적 페놀릭 화합물의 축적 패턴이 어떻게 변화되는지 확인하고자 실험을 수행하였다. 케일 묘는 온도 20°C, 상대습도 60%, 광주기 12시간, 광원(fluorescent lamp), 광합성 유효 광량자속 밀도 PPFD $121 \pm 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 의 조건으로 제어되는 식물 생장상에서 4주간 재배되었다. 이후 CO₂ 농도가 서로 다른 두 조건의 챔버(382 ± 3.2 및 $1027 \pm 11.7 \mu\text{mol mol}^{-1}$)로 케일을 옮겨 10일간 재배하였고, 그 후 5일간 25.4 W m^{-2} 의 UV-A LED(피크파장 275+285nm)를 광 주기 동안 보광 처리해 주었다. CO₂ 농도와 UV조사에 따른 식물의 생리 화학적인 변화를 확인하기 위

해 생육 특성, 비엽중, 엽록소 형광, 총 페놀 함량과 항산화도, 그리고 개별적인 페놀 성분을 분석하였다. 결과적으로 고농도의 CO₂가 처리된 케일 잎의 두께가 유의적으로 증가했으며, 잎이 두꺼울수록 UV-A LED에 대한 스트레스의 정도가 낮았다. 저농도의 CO₂ 환경에서 UV-A에 노출된 케일의 잎의 Fv/Fm(제II광계 최대 광량자 수율)은 UV-A 처리 직후 급격히 감소되었지만, 고농도의 CO₂ 환경에서 UV-A 처리는 큰 감소가 관찰되지 않았다. 또한, 총 페놀 함량, 항산화도 그리고 개별적인 페놀릭 화합물이 저농도 CO₂ 잎에서는 UV-A 처리 1일째, 고농도 CO₂ 잎에서는 처리 3일째 증대되어 잎의 두께에 따라 화합물 축적 패턴이 다르게 나타남을 확인하였다. 결론적으로, 항산화적 페놀릭 화합물 축적을 위한 UV처리 시, 잎의 두께(잎의 발달 단계 등)를 고려해야하며 잎의 구조 형태적 특성에 따라 UV강도를 달리해야 함을 시사한다.

추가주제어: 비생물학적 스트레스, 항산화도, 십자화과 채소, Fv/Fm, 페놀릭 화합물, 파이토크미컬

사 사

본 결과물은 농림축산식품부 및 과학기술정보통신부, 농촌진흥청의 재원으로 농림식품기술기획평가원과 재단법인 스마트팜연구개발사업단의 스마트팜다부처패키지혁신기술개발사업의 지원을 받아 연구되었음(421033-04).

Literature Cited

- Ainsworth E.A., and K.M. Gillespie 2007, Estimation of total phenolic content and other oxidation substrates in plant tissues using Folin-Ciocalteu reagent. *Nat Protoc* 2:875-877. doi:10.1038/nprot.2007.102
- Ainsworth E.A., and S.P. Long 2005, What have we learned from 15 years of free air-CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytol* 165:351-372. doi:10.1111/j.1469-8137.2004.01224.x
- Allakhverdiev S.I., V.D. Kreslavski, V.V. Klimov, D.A. Los, R. Carpentier, and P. Mohanty 2008, Heat stress: An overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynth Res* 98:541-550. doi:10.1007/s11120-008-9331-0
- Bahamonde H.A., I. Aranda, P.L. Peri, J. Gyenge, and V. Fernández 2023, Leaf wettability, anatomy and ultra-structure of *Nothofagus antarctica* and *N. betuloides* grown under a CO₂ enriched atmosphere. *Plant Physiol Biochem* 194:193-201. doi:10.1016/j.plaphy.2022.11.020
- Ballaré C.L., M.M. Caldwell, S.D. Flint, S.A. Robinson, and J.F. Bornman 2011, Effects of solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. Patterns, mechanisms, and interactions with climate change. *Photochem Photobiol Sci* 10:226-241. doi:10.1039/c0pp90035d
- Berli F.J., D. Moreno, P. Piccoli, L. Hespagnol-Viana, M.F. Silva, and R. Bressan-Smith 2010, Abscisic acid is involved in the response of grape (*Vitis vinifera* L.) cv. Malbec leaf tissues to ultraviolet-B radiation by enhancing ultraviolet-absorbing compounds, antioxidant enzymes and membrane sterols. *Plant Cell Environ* 33:1-10. doi:10.1111/j.1365-3040.2009.02044.x
- Bilger W., T. Johnsen, and U. Schreiber 2001, UV-excited chlorophyll fluorescence as a tool for the assessment of UV-protection by the epidermis of plants. *J Exp Bot* 52: 2007-2014. doi:10.1093/jexbot/52.363.2007
- Bird S.M., and J.E. Gray 2003, Signals from the cuticle affect epidermal cell differentiation. *New Phytol* 157:9-23. doi:10.1046/j.1469-8137.2003.00543.x
- Brazaitytė A., A. Viršilė, J. Jankauskienė, S. Sakalauskienė, G. Samuolienė, R. Sirtautas, A. Novičkovas, L. Dabašinskas, J. Miliauskiene, and V. Vaštakaite 2015, Effect of supplemental UV-A irradiation in solid-state lighting on the growth and phytochemical content of microgreens. *Int Agrophys* 29:13-22. doi:10.1515/intag-2015-0004
- Brazaitytė A., P. Duchovskis, A. Urbonavičiūtė, G. Samuolienė, J. Jankauskienė, and J. Sakalauskaitė, G. Sabajeviene, R. Sirtautas, and A. Novičkovas 2010, The effect of light-emitting diodes lighting on the growth of tomato transplants. *Zemdirbyste* 97:89-98.
- Caldwell C.R., and S.J. Britz 2006, Effect of supplemental ultraviolet radiation on the carotenoid and chlorophyll composition of green house-grown leaf lettuce (*Lactuca sativa* L.) cultivars. *J Food Compos Anal* 19:637-644. doi:10.1016/j.jfca.2005.12.016
- Caretto S., V. Linsalata, G. Colella, G. Mita, and V. Lattanzio 2015, Carbon fluxes between primary metabolism and phenolic pathway in plant tissues under stress. *Int J Mol Sci* 16:26378-26394. doi:10.3390/ijms161125967
- Choi D.S., T.K.L. Nguyen, and M.M. Oh 2022, Growth and biochemical responses of kale to supplementary irradiation with different peak wavelengths of UV-A light-emitting diodes. *Hortic Environ Biotechnol* 63:65-76. doi:10.1007/s13580-021-00377-4
- Demimng B., and O. Björkman 1987, Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. *Planta* 171:171-184
- Diffey B.L. 1991, Solar ultraviolet radiation effects on biological systems. *Phys Med Biol* 36:299. doi:10.1088/0031-9155/36/3/001
- Escobar-Bravo R., P.G. Klinkhamer, and K.A. Leiss 2017, Interactive effects of UV-B light with abiotic factors on plant

- growth and chemistry, and their consequences for defense against arthropod herbivores. *Front Plant Sci* 8:278. doi:10.3389/fpls.2017.00278
- Farquhar G.D., S. von Caemmerer, and J.A. Berry 1980, A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta* 149:78-90. doi:10.1007/bf00386231
- Frohnmeyer H., and D. Staiger 2003, Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants. Balancing damage and protection. *Plant Physiol* 133:1420-1428. doi:10.1104/pp.103.030049
- Hoagland D.R., and D.I. Arnon 1950, The water-culture method for growing plants without soil. *Calif Agric Exp Stat Circ* 347:1-37.
- Johnson G.A., and T.A. Day 2002, Enhancement of photosynthesis in *Sorghum bicolor* by ultraviolet radiation. *Physiol Plant* 116:554-562. doi:10.1034/j.1399-3054.2002.1160415.x
- Kakani V.G., K.R. Reddy, D. Zhao, and A.R. Mohammed 2003, Effects of ultraviolet-B radiation on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) morphology and anatomy. *Ann Bot* 91:817-826. doi:10.1093/aob/mcg086
- Krizek D.T. 2004, Influence of PAR and UV-A in determining plant sensitivity and photomorphogenic responses to UVB radiation. *Photochem Photobiol* 79:307-315. doi:10.1562/2004-01-27-ir.1
- Krizek D.T., and L. Chalker-Scott 2005, Ultraviolet radiation and terrestrial ecosystems. *Photochem Photobiol* 81:1021-6. doi:10.1562/2005-08-18-RA-654
- Krizek D.T., R.M. Mirecki, and S.J. Britz, 1997, Inhibitory effects of ambient levels of solar UV-A and UV-B radiation on growth of cucumber. *Physiol Plant* 100:886-893. doi:10.1111/j.1399-3054.1997.tb00014.x
- Lattanzio V., A. Cardinali, C. Ruta, I. Morone Fortunato, V.M.T. Lattanzio, V. Linsalata, and N. Cicco, 2009, Relationship of secondary metabolism to growth in oregano (*Origanum vulgare* L.) shoot cultures under nutritional stress. *Environ Exp Bot* 65:54-62. doi:10.1016/j.envexpbot.2008.09.002
- Lee J.H., M.M. Oh, and K.H. Son 2019, Short-term ultraviolet (UV)-A light-emitting diode (LED) radiation improves biomass and bioactive compounds of kale. *Front Plant Sci* 10:1042. doi:10.3389/fpls.2019.01042
- Long S.P., S. Humpries, and P.G. Falkowski 1994, Photo-inhibition of photosynthesis in nature. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 45:633-662. doi:10.1146/annurev.pp.45.060194.003221
- Mantha S.V., G.A. Johnson, and T.A. Day 2001, Evidence from action and fluorescence spectra that UV-induced violet-blue-green fluorescence enhances leaf photosynthesis. *Photochem Photobiol* 73:249-256. doi:10.1562/0031-8655(2001)0730249EFAAFS2.0.CO2
- Maxwell K., and G.N. Johnson 2000, Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *J Exp Bot* 51:659-668. doi:10.1093/jxb/51.345.659
- Miller N.J., and C.A. Rice-Evans 1996, Spectrophotometric determination of antioxidant activity. *Redox Rep* 2:161-171. doi:10.1080/13510002.1996.11747044
- Müller V., C. Lankes, A. Albert, J.B. Winkler, B.F. Zimmermann, G. Noga, and M. Hunsche 2015, Concentration of hinokinin, phenolic acids and flavonols in leaves and stems of *Hydrocotyle leucocephala* is differently influenced by PAR and ecologically relevant UV-B level. *J Plant Physiol* 173:105-115. doi:10.1016/j.jplph.2014.09.003
- Mumivand H., A. Shayganfar, G. Tsaniklidis, Z. Emami Bistgani, D. Fanourakis, and S. Nicola 2021, Pheno-morphological and essential oil composition responses to UVA radiation and protectants: A case study in three *Thymus* species. *Hortic* 8:31. doi:10.3390/horticulturae8010031
- Ofiti N.O., M. Altermatt, F. Petibon, J.M. Warren, A. Malhotra, P.J. Hanson, and G.L. Wiesenbergs 2023, Warming and elevated CO₂ induced shifts in carbon partitioning and lipid composition within an ombrotrophic bog plant community. *Environ Exp Bot* 206:105182. doi:10.1016/j.envexpbot.2022.105182
- Reekie E.G., G. MacDougall, I. Wong, and P.R. Hicklenton 1998, Effect of sink size on growth response to elevated atmospheric CO₂ within the genus *Brassica*. *Can J Bot* 76:829-835. doi:10.1139/b98-056
- Schoedel K., R. Schuhmacher, and A. Forneck 2013, Correlating physiological parameters with biomarkers for UV-B stress indicators in leaves of grapevine cultivars Pinot noir and Riesling. *J Agric Sci* 151:189-200. doi:10.1017/s0021859612000536
- Schreiber L., M. Skrabs, K. Hartmann, P. Diamantopoulos, E. Simanova, and J. Santrucek 2001, Effect of humidity on cuticular water permeability of isolated cuticular membranes and leaf disks. *Planta* 214:274-282. doi:10.1007/s004250100615
- Scotti-Campos P., I.P. Pais, A.I. Ribeiro-Barros, L.D. Martins, M.A. Tomaz, W.P. Rodrigues, and J.C. Ramalho 2019, Lipid profile adjustments may contribute to warming acclimation and to heat impact mitigation by elevated [CO₂] in *Coffea* spp. *Environ Exp Bot* 167:103856. doi:10.1016/j.envexpbot.2019.103856
- Sharma S., and K.N. Guruprasad 2012, Enhancement of root growth and nitrogen fixation in *Trigonella* by UV-exclusion from solar radiation. *Plant Physiol Biochem* 61:97-102. doi:10.1016/j.plaphy.2012.10.003
- Shayganfar A., M. Azizi, and M. Rasouli 2018, Various strategies elicited and modulated by elevated UV-B radiation and protectant compounds in *Thymus* species: Differences in response over treatments, acclimation and interaction. *Ind Crops Prod* 113:298-307. doi:10.1016/j.indcrop.2018.01.056
- Shirley B.W. 1996, Flavonoid biosynthesis: 'new' functions for an 'old' pathway, *Trends Plant Sci* 1:377-382. doi:10.1016/1360-1385(96)10040-6

- Stapleton A.E. 1992, Ultraviolet radiation and plants: burning questions. *Plant Cell* 4:1353. doi:10.2307/3869507
- Tsormpatsidis E., R.G.C. Henbest, F.J. Davis, N.H. Battey, P. Hadley, and A. Wagstaffe 2008, UV irradiance as a major influence on growth, development and secondary products of commercial importance in Lollo Rosso lettuce 'Revolution' grown under polyethylene films. *Environ Exp Bot* 631: 232-239. doi:10.1016/j.envexpbot.2007.12.002
- Tyystjaervi E. 2008, Photoinhibition of Photosystem II and photodamage of the oxygen evolving manganese cluster. *Coord Chem Rev* 252:361-376. doi:10.1016/j.ccr.2007.08.021
- Verdaguer D., M.A. Jansen, L. Llorens, L.O. Morales, and S. Neugart 2017, UV-A radiation effects on higher plants: exploring the known unknown. *Plant Sci* 255:72-81. doi:10.1016/j.plantsci.2016.11.014
- Victorio C.P., M.V. Leal-Costa, E. Schwartz Tavares, R. Machado Kuster, and C.L. Salgueiro Lage 2011, Effects of supplemental UV-A on the development, anatomy and metabolite production of *Phyllanthus tenellus* cultured in vitro. *Photochem Photobiol* 87:685-689. doi:10.1111/j.1751-1097.2011.00905.x
- Vidović M., F. Morina, S. Milić, A. Albert, B. Zechmann, T. Tosti, and S.V. Jovanović 2015, Carbon allocation from source to sink leaf tissue in relation to flavonoid biosynthesis in variegated *Pelargonium zonale* under UV-B radiation and high PAR intensity. *Plant Physiol Biochem* 93:44-55. doi:10.1016/j.plaphy.2015.01.008
- Yoon H.I., D. Kim, and J.E. Son 2020, Spatial and temporal bioactive compound contents and chlorophyll fluorescence of kale (*Brassica oleracea* L.) under UV-B exposure near harvest time in controlled environments. *Photochem Photobiol* 96:845-852.