

Sodium Nitroprusside 처리가 배추의 저온 스트레스 경감에 미치는 영향

이진형¹ · 위승환³ · 이혜진³ · 이상규⁴ · 강민서² · 김태양² · 장성희⁵ · 이희주^{4*}

¹농촌진흥청 국립원예특작과학원 박사후연구원, ²농촌진흥청 국립원예특작과학원 석사후연구원,
³농촌진흥청 국립원예특작과학원 농업연구사, ⁴농촌진흥청 국립원예특작과학원 농업연구관, ⁵세계채소센터 한국사무소 소장

Effect of Exogenous Application of Sodium Nitroprusside on Alleviation of Low Temperature Stress in Kimchi Cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*)

Jinhyoung Lee¹, Seunghwan Wi³, Hyejin Lee³, Sanggyu Lee⁴, Minseo Kang², Taeyang Kim²,
Seonghoe Jang⁵, and Heeju Lee^{4*}

¹Postdoctoral Researcher, Vegetable Research Division, National Institute of Horticultural & Herbal Science, RDA,
Wanju 55365, Korea

²Post-graduate Researcher, Vegetable Research Division, National Institute of Horticultural & Herbal Science, RDA,
Wanju 55365, Korea

³Research Officer, Vegetable Research Division, National Institute of Horticultural & Herbal Science, RDA, Wanju 55365, Korea

⁴Senior Research Officer, Vegetable Research Division, National Institute of Horticultural & Herbal Science, RDA,
Wanju 55365, Korea

⁵Country Director, World Vegetable Center Korea Office (WKO), Wanju 55365, Korea

Abstract. The effects of exogenous sodium nitroprusside (SNP, nitric oxide donor) on the growth, yield, photosynthetic characteristics, and antioxidant enzyme activity of kimchi cabbage (*Brassica rapa* L. subsp. *pekinensis* (Lour.) Hanelt) was studied under the low temperature conditions. Kimchi cabbages were treated with SNP of three concentrations (7.5, 15, 30 mg·L⁻¹) for three times at four-day intervals and exposed to low temperature (16/7°C) stress for seven days. SNP treatment induced increases of net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs), intracellular CO₂ concentration (Ci) and transpiration rate (Tr) under the stress condition with the highest level after the third treatment. The contents of malondialdehyde (MDA) and H₂O₂ were significantly lower in the treatment of SNP compared to the non-treated control. The activity of ascorbate peroxidase (APX), catalase (CAT), peroxidase (POD) and superoxide dismutase (SOD), increased in treated plants by up to 38, 187, 24 and 175%, respectively compared to the non-treated control. SNP-treated and untreated plants had similar growth characteristics. Compared to the control group, SNP-treatment increased fresh weight and leaf area by 5%. Overall, our findings suggest that the application of sodium nitroprusside to the leaves contributes to reducing physiological damage and enhancing the activities of antioxidant enzymes, thereby improving low temperature stress tolerance in kimchi cabbage.

Additional key words: antioxidant enzyme, nitric oxide, oxidative stress, photosynthesis

서 론

배추(kimchi cabbage, *Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*)는 김치의 주재료로서 한국을 포함한 아시아 지역에서 널리 재배되고, 생산 및 소비가 많은 채소 중에 하나이다. 2022년 기준, 배추의 전체 재배 면적은 30,085ha, 생산량은 약 2,017천 톤

이며, 10a당 생산량은 6,706kg이었다(KOSIS, 2023). 배추는 봄, 여름(고랭지), 가을 및 겨울 재배 등으로 작형이 세분화되어 연중 생산되고 있으며, 봄 재배는 전체 생산량의 34% 정도를 차지하고 있다(KOSIS, 2023). 특히 봄배추의 경우 육묘기에 저온에 의한 조기 화아분화 위험성이 높고, 정식 후 고온 장일 조건에서 추대가 촉진되어 생산량이 감소할 수 있다(Lee 등, 2011; Lee 등, 2017).

식물이 저온 스트레스를 받으면 체내의 광합성이 줄어들고, 광합성 색소의 합성이 차단되어 광합성 효율이 감소하고 식물

*Corresponding author: perpetuaa@korea.kr

Received October 13, 2023; Revised October 23, 2023;

Accepted October 24, 2023

의 성장과 발달에 영향을 미친다(Short 등, 2020). 또한 식물이 과도한 활성산소종(reactive oxygen species, ROS)을 생성하고, ROS의 축적은 단백질, 지질, DNA 및 세포막 등을 손상시키며 다양한 생물학적 효소들의 활성을 저해한다(Baxter 등, 2014; Liu 등, 2010; Tang 등, 2021). 식물은 저온과 같은 환경 스트레스를 극복하기 위해 catalase(CAT), peroxidase(POD), superoxide dismutase(SOD)와 같은 ROS 제거 효소의 활성 증가와 malondialdehyde(MDA), 아미노산, 수용성 당(soluble sugar), 프롤린(proline) 등의 축적과 같은 복잡한 대사체와 분자 조절 메커니즘이 작용한다(Caverzan 등, 2016; Mao 등, 2018; Mittler, 2017; Xie 등, 2019).

산화질소(nitric oxide, NO)는 신호전달 물질로서 식물 호르몬(옥신, 시토키닌, 지베렐린, 에틸렌)과 상호작용하여 식물체의 성장과 발달, 생리 반응, 기공 개폐 등을 조절하는 것으로 알려져 있다(Esim과 Atici, 2014; Neill 등, 2003; Zhao 등, 2008). 또한 NO는 가뭄, 염, 온도 스트레스, 병원체 또는 곤충에 의한 비생물적 및 생물적 스트레스에 대한 방어 반응에 관여한다고 보고되었다(Bellin 등, 2013; Fan과 Liu, 2012; Fan 등, 2013; Hayat 등, 2012; Kong 등, 2012). NO는 항산화제로 직접 작용하며, 삼투압 조절, 뿌리의 수송 시스템 활동의 강화에 의한 미네랄 영양분 증가, 지질막의 보호, 항산화효소 관련 유전자의 발현을 증가시켜 다양한 환경 스트레스 조건에서 산화스트레스를 완화시킨다(Fancy 등, 2017; Nabi 등, 2019; Oz 등, 2015; Saddiqui 등, 2011; Simontacchi 등, 2015; Yang 등, 2011). Sodium nitroprusside(SNP)는 식물체 내로 NO의 라디칼을 안정적으로 유지하면서 전달하는 공여체로, SNP 처리 시 오이(Yang 등, 2011), 밀(Esim과 Atici, 2014), 벼(Sohag 등, 2020), 배추 유묘(Fan 등, 2014) 등의 다양한 작물에서 저온 스트레스 저항성을 보인다고 보고되었다.

현재까지 배추의 환경 스트레스에 대한 SNP의 경엽처리 효과 연구는 미흡한 실정으로, 저온 조건 하에서 SNP 처리는 광합성 능력, 항산화효소 활성 등을 증진시킴으로써 스트레스에 의한 피해를 경감할 수 있을 것으로 기대된다. 따라서 본 연구는 이상기상 발생으로 인한 봄배추의 저온 조건 시 SNP의 처리가 배추의 생육 및 생리 반응에 미치는 영향을 구명하고자 수행하였다.

재료 및 방법

1. 실험 재료 및 SNP 처리

본 실험에서는 배추 ‘수호’(‘Suho’, *Brassica rapa* L. subsp. *pekinensis* (Lour.) Hanelt, Hungnong Seed Co., Korea) 품종을 사용하였다. 2021년 12월 2일에 시판용 바이오상토 1호

(Hungnong Seed Co., Korea)로 육묘용 플러그 트레이(72구, 540×280×45mm)에 충전 후 종자 1립씩 파종하였다. 이후 평균 기온이 25°C로 유지되는 온실에서 자연광 하에 육묘하였고, 본엽 6-7매가 전개된 모종을 사양토 12kg을 채운 와그너 포트(1/2,000a)에 정식하였다. 정식 후 21일에 SNP(sodium nitroprusside, Sigma-Aldrich, Darmstadt, Germany)를 각각 7.5, 15 및 30mg·L⁻¹ 농도(SNP 7.5, 15 및 30)로 주당 100mL을 4일 간격으로 3회 엽면 살포하였고, 무처리(저온, Lt)와 대조구(적온, Ot)는 물을 처리하였다. 7일간 저온 조건(주간 16/야간 7°C)을 처리하였고, 종료 후에는 일반 조건(주간 22/야간 17°C)에서 재배하였다.

2. 광합성 측정

광합성 특성은 광합성 측정기(LI6800, LI-COR Inc., NE, USA)를 이용하여 SNP 엽면 살포 후 4일에 각 처리구당 6주를 대상으로 배추의 4번째 외엽에서 측정하였다. 챔버의 측정 조건은 기온 25°C, 이산화탄소 농도 400μmol·mol⁻¹, 광도는 500μmol·m⁻²·s⁻¹ PPFD로 설정하였다.

3. 단백질 정량 및 malondialdehyde(MDA), H₂O₂ 함량 분석

SNP 경엽 처리 후 4일에 4-6번째 외엽에서 시료를 혼합 채취 후 액체질소를 사용하여 마쇄하였다. 각 시료 100mg에 1mL PBS(potassium phosphate buffer saline, pH 7.0)를 혼합하여 4°C, 13,000rpm에서 30분간 원심 분리 후 상등액을 추출하였다. Bradford(1976) 방법을 사용하여 단백질을 정량하였다. MDA와 H₂O₂ 함량은 EZ-Lipid peroxidation(TBARS) assay kit(DoGenBio Co., Korea)와 EZ-Hydrogen Peroxide/Peroxidase Assay Kit(DoGenBio Co., Korea)를 사용하여 분석하였다(Lee 등, 2021).

4. 항산화효소 활성 분석

배추의 APX, CAT, POD 및 SOD 효소 활성은 각각 ascorbate peroxidase activity assay kit(Elabscience Biotechnology Inc., USA), EZ-catalase assay kit(DoGenBio Co., Korea), EZ-hydrogen peroxide/peroxidase assay kit(DoGenBio Co., Korea), EZ-SOD assay kit(DoGenBio Co., Korea)을 사용하여 분석하였다(Lee 등, 2021).

5. 생육 특성 조사

SNP 엽면 살포 후 32일(정식 후 54일)에 최대 엽장, 최대 엽폭, SPAD, 엽수, 엽면적, 생체중 및 건물중을 조사하였다. 엽

록소 함량과 엽면적은 각각 SPAD 측정기 (SPAD-502, Konica Minolta, Japan)와 엽면적 측정기 (LI-3100, LI-COR Inc., USA)를 사용하였다.

6. 통계분석

실험구 배치는 난괴법 3반복, 통계분석은 SAS 프로그램 (SAS 9.4, SAS Institute Inc., USA)을 이용하여 분산분석 (ANOVA)를 실시하였다. Duncan의 다중검정을 이용하여 5% 유의수준에서 각 처리 간 유의성을 검증하였고, 그래프는 SigmaPlot 프로그램 (SigmaPlot 12.5, Systat Software Inc., USA)을 이용하여 나타냈다.

결과 및 고찰

1. 배추의 광합성 특성 변화

저온 처리 시 배추의 광합성 속도는 전반적으로 감소하였으나, SNP 처리 시 무처리 대비 증가하는 경향을 보였다. SNP 처리 농도가 증가함에 따라 광합성 속도 또한 높아졌다. 특히 저온 처리 종료 후 회복 시점에서 SNP30은 $23.5 \mu\text{mol}$

$\text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 전체 처리구에서 가장 높았다 (Fig. 1A). 또한 기공전도도, 세포 내 CO_2 농도 및 증산 속도도 SNP 처리 농도에 따라 증가하였다 (Fig. 1B-D). 식물이 저온에 노출되면 광합성 능력이 감소되며, 이는 단백질 합성 및 엽록소 생성 속도 저하, 틸라코이드막 지질 및 단백질 변화 등을 수반하여 일어난다 (Bhattacharya, 2022). 환경 스트레스 조건에서 NO 처리 시 작물의 광합성 속도, 기공전도도 및 증산 속도가 증가하였으며 (Alnusairi 등, 2021; Sardar 등, 2023; Shear 등, 2023; Song 등, 2023), 높은 루비스코 활성을 통해 광합성 속도의 회복을 가속화하고 (Shear 등, 2023), 광합성 관련 유전자의 발현을 활성화시켰다 (Xie 등, 2022). 저온 조건에서 SNP 처리 시 배추의 광합성 특성이 전체적으로 증가하였는데 (Fig. 1), 이는 SNP 처리가 스트레스에 의한 광합성 효율의 감소를 효과적으로 완화시킨다는 것을 보여준다.

2. 배추의 MDA 및 H_2O_2 함량 변화

저온 조건에서 SNP 처리 시 배추의 MDA 함량은 무처리 대비 1회 살포 후 28.4–32.2%, 2회 살포 후 9.4–12.2%, 그리고 3회 살포 후에는 23.6–28.6% 감소하였다 (Fig. 2A). 반면

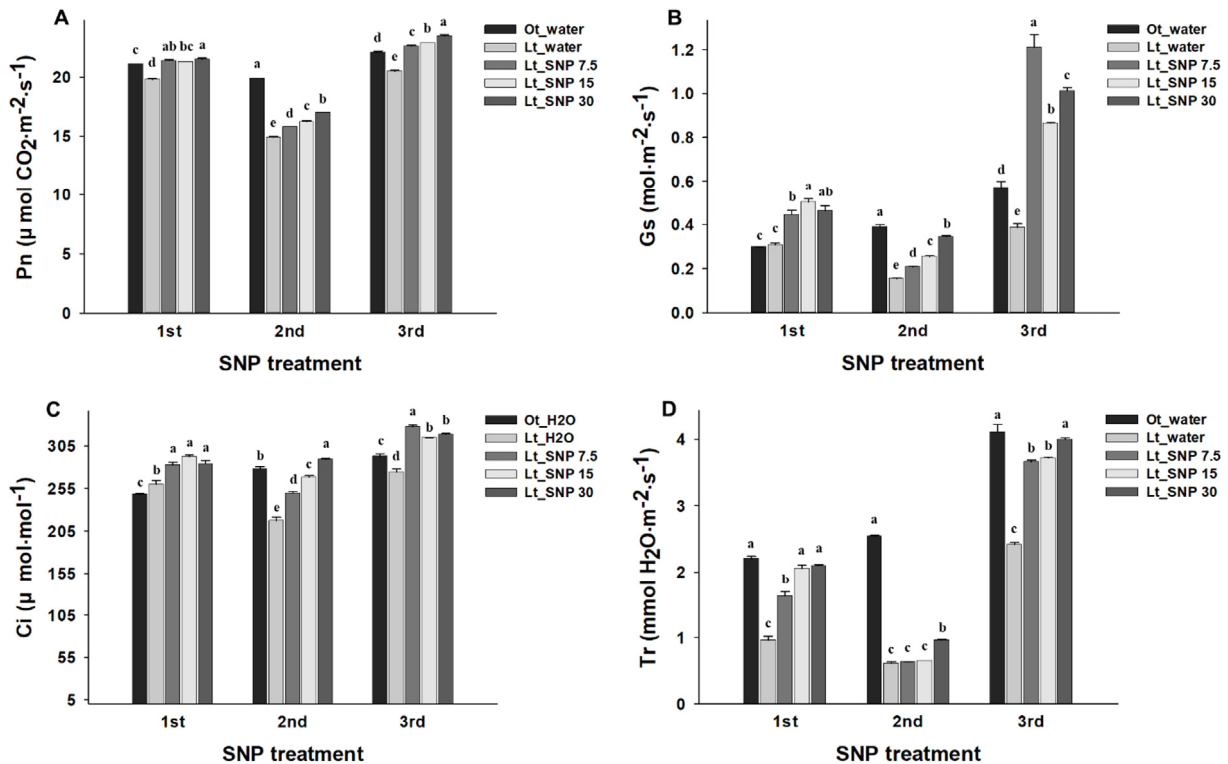


Fig. 1. Comparison of photosynthetic rate (Pn, A), stomatal conductance (Gs, B), intracellular CO_2 concentration (Ci, C), and transpiration rate (Tr, D) of kimchi cabbage leaves as affected by treatment with different concentrations of sodium nitroprusside (SNP) at 4 days after foliar application under low temperature condition. Vertical bars represent the standard error of means from six replications. Different letters indicate significant differences determined by Duncan's test ($p < 0.05$).

H₂O₂ 함량은 2회 살포 후 감소하였으나 나머지 기간에서는 무처리 대비 증가하였다(Fig. 2B). 식물은 저온에 의한 스트레스를 받게 되면 세포 내 ROS 생성 등에 의한 대사작용 이상과 세포막 지질 분자의 과산화반응으로 세포막 파괴가 발생한다(Dhindsa 등, 1981). 이러한 환경 스트레스에 의한 세포 손상 정도는 MDA 함량으로 확인할 수 있는데(Chomkitichai 등, 2014), 저온 처리 시 무처리구의 MDA 함량이 대조구 대비 20% 이상 높았다(Fig. 2A). 반면에 저온 시 SNP 처리는 오이, 밀, 벼 및 유묘기 배추 등에서 세포 내 H₂O₂와 MDA 함량을 감소시켜 산화 스트레스를 완화하고(Esim과 Atici, 2014; Fan 등, 2013; Sohag 등, 2020; Yang 등, 2011), 세포 내 퍼옥시제나아제(peroxygenase) 활성을 감소시켜 지질과산화와 세포 손상을 억제하는 것으로 알려져 있다(Zhao 등, 2008).

본 연구 결과, 저온 조건에서 SNP 처리 시 전반적으로 MDA 함량이 감소되었고, 처리 농도 간 차이는 없었다(Fig. 2A). 반면 H₂O₂ 함량은 SNP 2회 엽면 살포 후 무처리 대비 감소하였으나, 나머지 처리 시기는 무처리 대비 증가하였는데(Fig. 2B), 이는 H₂O₂ 함량이 항산화효소들의 활성에 따라 변화한다고 판단되며, SNP 처리는 저온 스트레스에 의한 세포의 손상을 효과적으로 완화시키는 것으로 사료된다.

3. 항산화효소 활성 변화

저온 조건에서 SNP 처리 시 배추의 항산화효소 활성 변화를 분석하였다(Fig. 3). 저온 조건 시 SNP 처리는 배추의 SOD, CAT 및 APX 활성을 증진시키는 반면에 POD는 처리 간 큰 차이를 보이지 않았다. SOD 활성은 2회 SNP 처리에서 무처리 대비 2배 이상 높은 활성을 보였으며 특히 SNP15 가 가장 높았다(Fig. 3D). SNP15와 30 처리구는 전체 처리기간 동안 높은 CAT 활성을 유지하였으나, SNP 7.5 처리는 무처리구와

차이를 보이지 않았다(Fig. 3B). APX 활성은 1회 SNP 처리에서 무처리 대비 30% 이상의 높은 활성을 보인 반면 2회 처리 시 감소하였고, SNP30 처리구가 가장 높은 활성을 보였다(Fig. 3A).

NO는 철을 포함하고 있는 항산화효소 활성에 많은 영향을 주고, 특히 CAT, APX 및 COX(cytochrome C oxidase) 관련 유전자의 발현을 활성화하며, 직접 과산화질산염 형태(peroxynitrite form)를 생성하면서 ROS를 제거하고, 세포 독성이나 손상을 유발하지 않는 것으로 보고되었다(Clark 등, 2000; Hayat 등, 2012; Liu 등, 2011). 이전 연구에서 일부 식물은 저온 처리 시 CAT 활성이 감소하고, APX, POD 및 SOD 활성은 증가하는 경향을 보였고, SNP 엽면 살포 시 항산화효소 활성이 전반적으로 증가한다고 보고되었다(Fan 등, 2014; Sohag 등, 2020; Song 등, 2023).

본 연구에서는 저온 처리 시 APX 활성이 증가하고 나머지는 감소하는 경향을 보였으나, SNP 처리 시 농도 간 차이는 보이지 않으나 전반적으로 항산화효소 활성이 증가하였다. 특히 APX와 SOD 활성은 저온 처리기간에서 가장 높은 활성을 보였다(Fig. 3). 또한 SNP 처리 시 항산화효소 활성의 변화는 환경 스트레스와 작물의 종류, 노출되는 생육 단계와 기간에 따라 영향을 받으며, SNP가 저온에 의한 산화 스트레스를 효과적으로 완화시킨다는 것을 보여준다.

4. 생육 특성 변화

저온 스트레스 조건에서 SNP 3회 엽면 살포 후 배추의 생육 특성을 조사하였다. 저온 처리 시 배추의 생체중, 건물중, 엽수, 엽면적이 감소하였다(Table 1). 이전 연구에서 저온 스트레스 조건에서 육묘 상태의 작물에 SNP 처리 시 생육 특성이 무처리 대비 현저하게 증가하는 경향이 보고되었다(Esim과

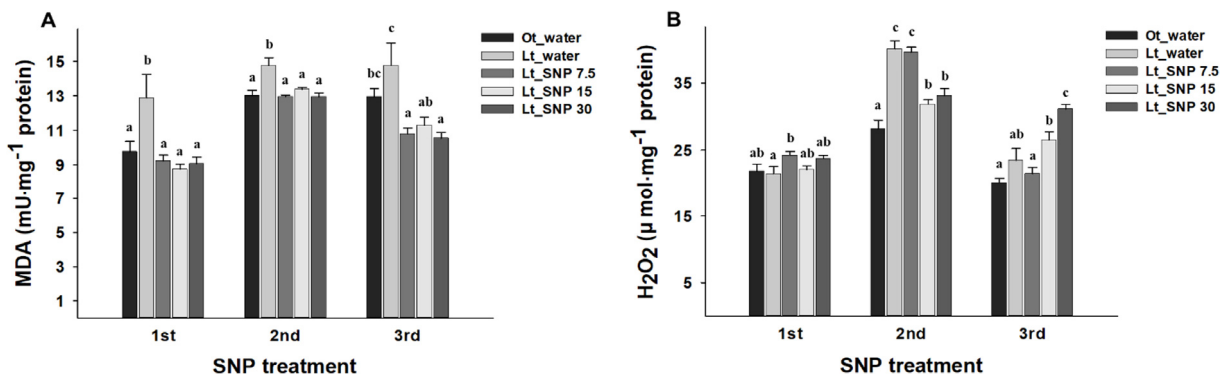


Fig. 2. Measurement of malondialdehyde (MDA, A) and H₂O₂ (B) contents in kimchi cabbage leaves as affected by treatment with different concentrations of sodium nitroprusside (SNP) at 4 days after foliar application under low temperature condition. Vertical bars represent standard errors of the mean from nine replications. Different letters indicate significant differences determined by Duncan's test ($p < 0.05$).

Atici, 2014; Fan 등, 2014; Sohag 등, 2020; Yang 등, 2011). 반면에, 본 연구에서는 SNP 처리구의 생육 특성은 무처리 대비 다소 증가하는 경향을 보였으며(Table 1), 이는 저온 조건에서 SNP 처리가 배추의 생육 저하를 다소 완화시키는 것으로 판단된다.

따라서, 저온 조건에서 SNP의 경엽 처리는 배추의 광합성

능력을 향상시키고, MDA와 세포내 H₂O₂ 함량을 감소시켰다. 또한 항산화효소의 활성을 증가시킴으로써 산화 스트레스를 완화하였고, 결과적으로 배추의 생육을 증가시켰다. 이 결과로 SNP가 배추의 생리적 활성을 증대하여 스트레스에 의한 피해를 완화시켰으며, 환경 스트레스 피해경감 기술로 활용될 수 있을 것이라 기대된다.

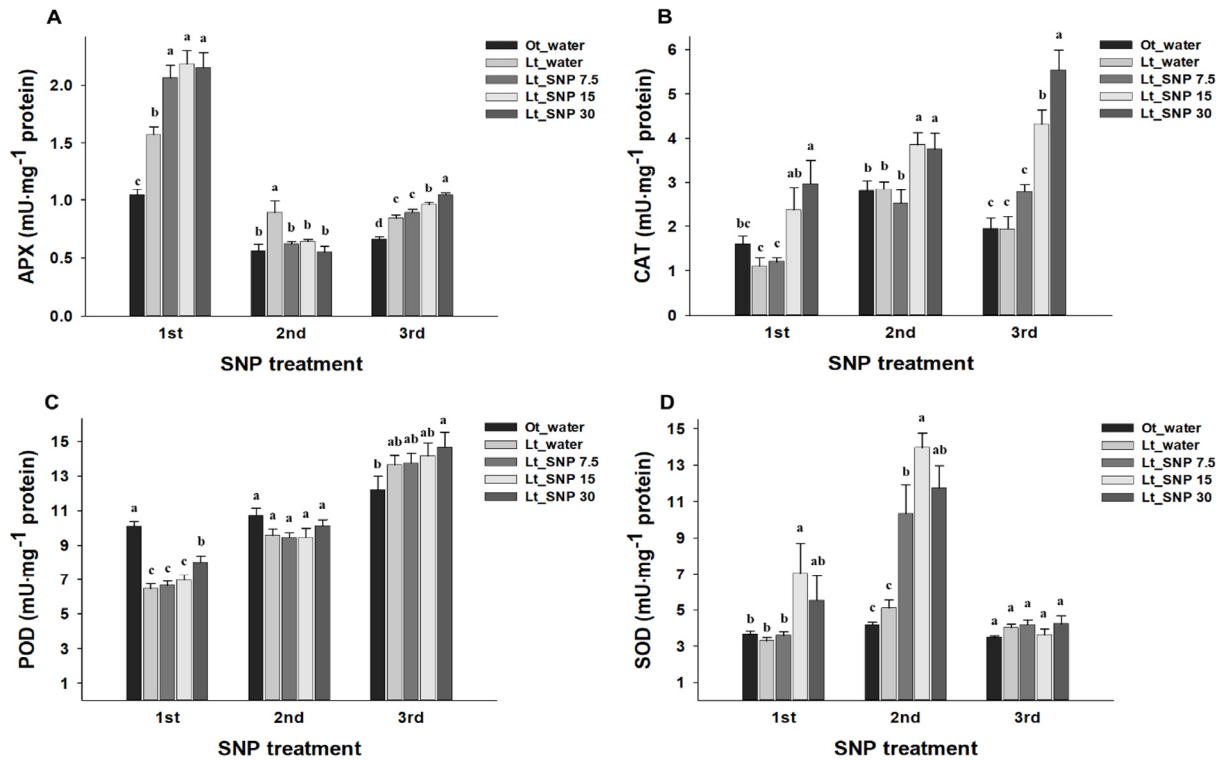


Fig. 3. Comparison of ascorbate peroxidase (APX, A), catalase (CAT, B), peroxidase (POD, C), and superoxide dismutase (SOD, D) activity levels in kimchi cabbage leaves as affected by treatment with different concentrations of sodium nitroprusside (SNP) at 4 days after foliar application under low temperature condition. Vertical bars represent standard errors of the mean from nine replications. Different letters indicate significant differences determined by Duncan's test ($p < 0.05$).

Table 1. Kimchi cabbage growth as affected by foliar application of sodium nitroprusside (SNP) and exposure to low temperature condition at 54 days after transplanting.

Temperature	Foliar application	Fresh weight (g/plant)	Dry weight (g/plant)	Leaf length (cm)	Leaf width (cm)	Chlorophyll (SPAD)	Number of leaves (no./plant)	Leaf area (cm ² /plant)
22/17°C	H ₂ O	489.5a ^z	30.1a	30.6a	17.9b	41.8b	52.3a	6,266a
	H ₂ O	453.2b	24.7a	30.8a	19.1ab	45.9a	47.9b	5,817b
16/7°C	SNP 7.5 mg·L ⁻¹	480.9ab	29.0a	30.8a	18.6ab	44.8a	50.6ab	6,184a
	SNP 15 mg·L ⁻¹	472.3ab	27.7a	30.7a	19.9a	44.0ab	49.9ab	6,015ab
	SNP 30 mg·L ⁻¹	478.2ab	28.8a	30.7a	19.3ab	44.6a	50.1ab	6,059ab

^zDifferent letters indicate significant differences determined by Duncan's test ($p < 0.05$).

적 요

본 연구에서는 저온 스트레스 조건에서 sodium nitroprusside (SNP, 산화질소 donor)의 경엽처리가 배추의 생장, 광합성 특성 및 생리활성 반응에 미치는 영향을 구명하고자 하였다. SNP를 각각 7.5, 15, 및 30mg·L⁻¹ 농도로 주당 100mL을 4일 간격으로 3회 엽면 살포하였고, 7일간 저온 스트레스를 처리하였다. SNP 처리 시 광합성 속도, 기공전도도, 세포 내 CO₂ 농도 및 증산 속도는 무처리 대비 증가하였고, 3회차 처리 후 가장 높았다. MDA와 H₂O₂ 함량은 무처리 대비 현저하게 감소하였다. APX, CAT, POD 및 SOD 활성은 무처리 대비 현저하게 증가하였으며, 각각 최대 38, 187, 24 및 175% 증가하였다. 배추의 생육 특성은 무처리구와 유의한 차이를 보이지 않았으나, 생체중과 엽면적은 5% 정도 증가하였다. 따라서 SNP의 경엽처리는 배추의 생육, 광합성 특성 및 항산화효소 활성을 증대시키고 저온 스트레스에 의한 피해 경감에 긍정적인 효과를 유발함을 확인하였다.

추가 주제어: 항산화효소, 산화질소, 산화 스트레스, 광합성

사 사

본 연구는 농촌진흥청 연구사업(과제번호: RS-2020-RD00 9367)의 지원에 의해 수행되었음.

Literature Cited

- Alnusairi G.S.H., Y.S.A. Mazrou, S.H. Qari, A.A. Elkelish, M.H. Soliman, M. Eweis, K. Abdelaal, G.A. El-Samad, M.F.M. Ibrahim, and N.E. Nahhas 2021, Exogenous nitric oxide reinforces photosynthetic efficiency, osmolyte, mineral uptake, antioxidant, expression of stress-responsive genes and ameliorates the effects of salinity stress in wheat. *Plants* 10:1693. doi:10.3390/plants10081693
- Baxter A., R. Mittler, and N. Suzuki 2014, ROS as key players in plant stress signaling. *J Exp Bot* 65:1229-1240. doi:10.1093/jxb/ert375
- Bellin D., S. Asai, M. Delledonne, and H. Yoshioka 2013, Nitric oxide as a mediator for defense responses. *Mol Plant-Microbe Interact* 26:271-277. doi:10.1094/MPMI-09-12-0214-CR
- Bhattacharya A. 2022, Effect of low temperature stress on photosynthesis and allied traits: A review. In A Bhattacharaya, ed, *Physiological processes in plants under low temperature stress*. Springer, Singapore, pp 199-297. doi:10.1007/978-981-16-9037-2
- Bradford M.M. 1976, A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal Biochem* 72:248-254. doi:10.1016/0003-2697(76)90527-3
- Caverzan A., A. Casassola, and S.P. Brammer 2016, Reactive oxygen species and antioxidant enzymes involved in plant tolerance to stress. In A Shanker, C Shanker, eds, *Abiotic and biotic stress in plants-recent advances and future perspectives*. IntechOpen, London, UK, pp 463-480. doi:10.5772/61368
- Chomkitichai W., A. Chumyam, P. Rachtanapun, J. Uthaitutra, and K. Saengnil 2014, Reduction of reactive oxygen species production and membrane damage during storage of 'Daw' longan fruit by chlorine dioxide. *Sci Hortic* 170:143-149. doi:10.1016/j.scienta.2014.02.036
- Clark D., J. Durner, D.A. Navarre, and D.F. Klessig 2000, Nitric oxide inhibition of tobacco catalase and ascorbate peroxidase. *Mol Plant-Microbe Interact* 13:1380-1384. doi:10.1094/MPMI.2000.13.12.1380
- Dhindsa R.S., P. Plumb-Dhindsa, and Y.A. Thorpe 1981, Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *J Exp Bot* 32:93-101. doi:10.1093/jxb/32.1.93
- Esim N., and O. Atici 2014, Nitric oxide improves chilling tolerance of maize by affecting apoplastic antioxidative enzymes in leaves. *Plant Growth Regul* 72:29-38. doi:10.1007/s10725-013-9833-4
- Fan H., C. Du, Y. Xu, and X. Wu 2014, Exogenous nitric oxide improves chilling tolerance of Chinese cabbage seedlings by affecting antioxidant enzymes in leaves. *Hortic Environ Biotechnol* 55:159-165. doi:10.1007/s13580-014-0161-z
- Fan H.F., C.X. Du, L. Ding, and Y.L. Xu 2013, Effects of nitric oxide on the germination of cucumber seeds and antioxidant enzymes under salinity stress. *Acta Physiol Plant* 35:2707-2719. doi:10.1007/s11738-013-1303-0
- Fan Q.J., and J.H. Liu 2012, Nitric oxide is involved in dehydration/drought tolerance in *Poncirus trifoliata* seedlings through regulation of antioxidant systems and stomatal response. *Plant Cell Rep* 31:145-154. doi:10.1007/s00299-011-1148-1
- Fancy N.N., A. Bahlmann, and G.J. Loake 2017, Nitric oxide function in plant abiotic stress. *Plant Cell Environ* 40:462-472. doi:10.1111/pce.12707
- Hayat S., S. Yadav, A.S. Wani, M. Irfan, M.N. Alyemini, and A. Ahmad 2012, Impact of sodium nitroprusside on nitrate reductase, proline content, and antioxidant system in tomato under salinity stress. *Hortic Environ Biotechnol* 53:362-367. doi:10.1007/s13580-012-0481-9
- Kong W.W., C.Y. Huang, Q. Chen, Y.J. Zou, M.R. Zhao, and J.X. Zhang 2012, Nitric oxide is involved in the regulation of trehalose accumulation under heat stress in *Pleurotus eryngii* var. *tuoliensis*. *Biotechnol Lett* 34:1915-1919. doi:10.1007/s10529-012-0988-2

- Korean Statistical Information Service (KOSIS) 2023, vegetable production (green vegetables) 1980~2022. (in Korean) https://kosis.kr/statHtml/statHtml.do?orgId=101&tblId=DT_1E_T0291&vw_d=MT_ZTITLE&list_id=K1_19&seqNo=&lang_mode=ko&language=kor&obj_var_id=&itm_id=&con_n_path=MT_ZTITLE
- Lee H.J., J.S. Kim, S.G. Lee, S.K. Kim, B.H. Mun, and C.S. Choi 2017, Glutamic acid foliar application enhances antioxidant enzyme activities in kimchi cabbages leaves treated with low air temperature. *Hortic Sci Technol* 35: 700-706. (in Korean) doi:10.12972/kjhst.20170074
- Lee J.G., J. Lee, S. Park, Y.A. Jang, S.S. Oh, T.C. Seo, H.K. Yoon, and Y.C. Um 2011, Effect of low night-time temperature during seedling stage on growth of spring Chinese cabbage. *J Bio-Env Con* 20:326-332. (in Korean)
- Lee J.H., H.J. Lee, S.H. Wi, I.H. Yu, K.H. Yeo, S.W. An, Y.A. Jang, and S.H. Jang 2021, Enhancement of growth and antioxidant enzyme activities on kimchi cabbage by melatonin foliar application under high temperature and drought stress conditions. *Hortic Sci Technol* 39:583-592. (in Korean) doi:10.7235/HORT.20210052
- Liu X., L. Wang, L. Liu, Y. Guo, and H. Ren 2011, Alleviating effect of exogenous nitric oxide in cucumber seedling against chilling stress. *Afr J Biotechnol* 10:4380-4386.
- Liu Y.J., H.F. Jiang, Z.G. Zhao, and L.Z. An 2010, Nitric oxide synthase like activity-dependent nitric oxide production protects against chilling-induced oxidative damage in *Chorispora bungeana* suspension cultured cells. *Plant Physiol Biochem* 48:936-944. doi:10.1016/j.plaphy.2010.09.001
- Mao H., M. Chen, Y. Su, N. Wu, M. Yuan, S. Yuan, M. Brestic, M. Zivcak, H. Zhang, and Y. Chen 2018, Comparison on photosynthesis and antioxidant defense systems in wheat with different ploidy levels and octoploid Triticale. *Int J Mol* 19:3006. doi:10.3390/ijms19103006
- Mittler R. 2017, ROS are good. *Trends Plant Sci* 22:11-19. doi:10.1016/j.tplants.2016.08.002
- Nabi R.B.S., R. Tayade, A. Hussain, K.P. Kulkarni, Q.M. Imran, B.G. Mun, and B.W. Yun 2019, Nitric oxide regulates plant responses to drought, salinity, and heavy metal stress. *Environ Exp Bot* 161:120-133. doi:10.1016/j.envexpbot.2019.02.003
- Neill S.J., R. Desikan, and J.T. Hancock 2003, Nitric oxide signaling in plants. *New Phytol* 159:11-35. doi:10.3390/plants9111550
- Oz M.T., F. Eyidogan, M. Yucel, and H.A. Öktem 2015, Functional role of nitric oxide under abiotic stress conditions. In MN Mobin, M Mohammad, FJ Corpas, eds, *Nitric oxide action in abiotic stress responses in plants*. Khan Springer Cham, Berlin, Germany, pp 21-41. doi:10.1007/978-3-319-17804-2_2
- Saddiqui M.H., M.H. Al-Wahaibi, and M.O. Basalah 2011, Role of nitric oxide in tolerance of plants to abiotic stress. *Protoplasma* 248:447-455. doi:10.1007/s00709-010-0206-9
- Sardar H., Z. Khalid, M. Ahsan, S. Naz, A. Nawaz, R. Ahmad, K. Razaq, S.M. Wabaidur, C. Jacquard, I. Širić, P. Kumar, and S.A. Fayssal 2023, Enhancement of salinity stress tolerance in lettuce (*Lactuca sativa* L.) via foliar application of nitric oxide. *Plants* 12:1115. doi:10.3390/plants12051115
- Sehar Z., I.R. Mir, S. Khan, A. Masood, and N.A. Khan 2023, Nitric oxide and proline modulate redox homeostasis and photosynthetic metabolism in wheat plants under high temperature stress acclimation. *Plants* 12:1256. doi:10.3390/plants12061256
- Short A.W., R.J. Chen, and K.S. Wee Alison 2020, Comparison between paraptry mangrove sister species revealed higher photochemical efficiency in subtropical than tropical coastal vegetation under chilling stress. *Aquat Bot* 168:103323. doi:10.1016/j.aquabot.2020.103323
- Simontacchi M., A. Galatro, F. Ramos-Artuso, and G.E. Santa-María 2015, Plant survival in a changing environment: the role of nitric oxide in plant responses to abiotic stress. *Front Plant Sci* 6:977. doi:10.3389/fpls.2015.00977
- Sohag A.A.M., Md. Tahjib-Ul-Arif, S. Afrin, Md.K. Khanc, Md. A.Hannan, M. Skalicky, Md.G. Mortuza, M. Brestic, M.A. Hossain, and Y. Murata 2020, Insights into nitric oxide-mediated water balance, antioxidant defence and mineral homeostasis in rice (*Oryza sativa* L.) under chilling stress. *Nitric Oxide* 100-101:7-16. doi:10.1016/j.niox.2020.04.001
- Song X.P., Z.P. Xu, K.W. Zhang, L. Liang, J.C. Xiao, Z.G. Liang, G.F. Yu, B. Sun, Z. Huang, Y. Tang, Y.S. Lai, and H.X. Li 2023, NO and GSH alleviate the inhibition of low-temperature stress on cowpea seedlings. *Plants* 12:1317. doi:10.3390/plants12061317
- Tang C.N., J.M. Xie, L. Jian, J. Zhang, C. Wang, and G. Liang 2021, Alleviating damage of photosystem and oxidative stress from chilling stress with exogenous zeaxanthin in pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings. *Plant Physiol Biochem* 162:395-409. doi:10.1016/j.plaphy.2021.03.010
- Xie Z., Y. Chu, W. Zhang, D. Lang, and X. Zhang 2019, *Bacillus pumilus* alleviates drought stress and increases metabolite accumulation in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch. *Environ Exp Bot* 158:99-106. doi:10.1016/j.envexpbot.2018.11.021
- Xie Z., C. Yang, M. Li, Z. Zhang, Y. Wu, L. Gu, and X. Peng 2022, Nitric oxide crosstalk with phytohormone is involved in enhancing photosynthesis of *Tetrastigma hemsleyanum* for photovoltaic adaptation. *Front Plant Sci* 13:852956. doi:10.3389/fpls.2022.852956
- Yang H., F. Wu, and J. Cheong 2011, Reduced chilling injury in cucumber by nitric oxide and the antioxidant response. *Food Chem* 127:1237-1242. doi:10.1016/j.foodchem.2011.02.011
- Zhao L., J.X. He, X.M. Wang, and L.X. Zhang 2008, Nitric oxide protects against polyethylene glycol-induced oxidative damage in two ecotypes of reed suspension cultures. *J Plant Physiol* 165:182-191. doi:10.1016/j.jplph.2007.03.002