

# 水分障碍 및 鹽障碍하에서 水稻體중 酵素水準 및 有機代謝産物과 無機이온 含量的 변화

朴 魯 東

全南大學校 農科大學 農化學科  
(1982년 3월 2일 수리)

## Changes in the Contents of Some Metabolites and Ions and in Some Enzyme Levels in Rice Plants Grown under Water-and Salt-stressed Condition

Ro-Dong Park

Department of Agricultural Chemistry, College of Agriculture, Chonnam  
National University, Chonnam, Korea

### Abstract

Two rice cultivars, Jinju and Iri 348, were used to compare the changes in the contents of some organic metabolites and ions and in some enzyme levels under water-and salt-stressed conditions.

The water loss and proline accumulation under water and salt stresses were accelerated more in the salt-sensitive cultivar Iri 348 than in the salt-tolerant Jinju. The contents of crude protein, total free amino acids, proline and polyphenols increased under water-or salt-stressed rice, but that of reducing sugar increased under water stress only. The water-and salt-stresses induced the high ratio of low molecular organic solutes to crude protein in Jinju but not in Iri 348. The ratio of total free amino acids to crude protein increased under the stressed conditions was likely due to high protease activity.

The contents of  $\text{Na}^+$  and  $\text{Cl}^-$  were higher in Iri 348 than in Jinju. Iri 348 had higher values of  $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$  and monovalent/divalent of cations, but lower of  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  than Jinju Rice. The further studies should emphasize to set the correlations between these ratios and tolerance to water and salt stresses among rice cultivars

### 서 론

鹽障碍 및 旱害에 대한 抵抗力이 비교적 약한 水稻는 담수중 鹽分이 0.15% 이하이어야 生育할 수

있으며 最大容水量的 70~80% 이상의 土壤水分이 유지되어야 正常收量を 얻을 수 있다<sup>1)</sup>. 그렇지만 水稻의 耐鹽性 및 耐旱性은 品種간에 상당한 차이가 인정되어 鹽害地에는 관악벼, 진주벼, 낙동벼, 태백벼, 아끼바래, 유신 등이 장려되고 있다.

이들은 가물에도 저항성이 강한 것으로 알려져 있다.<sup>2,3)</sup>

作物의 水分損失은 低分子 溶質 및 巨大分子의 농축을 일으켜 細胞膜의 공간적 관계를 변형시켜 代謝過程에 영향을 미치게 된다.<sup>4)</sup> 作物에 수분이 부족하면 단백질의 合成이 저하되고 加水分解가 촉진되어 遊離아미노산 특히 proline과 asparagine의 蓄積이 뚜렷해진다.<sup>5,6)</sup> 이것은 水分缺乏에 의해 유도된 단백질의 가수분해와 아미노산의 脫아미노反應에 의해 생성된 遊離아미노산의 除去反應의 결과라고 해석된다. Singh등은 10品種의 보리에 대하여 同一한 水分障(水 stress)를 유도했을 때 蓄積된 proline의 量이 環境變異에 대한 收量의 安定性과 正相關係가 있음을 밝힌 바 있다.<sup>7)</sup>

한편 植物의 鹽障(鹽 stress)는 高濃度로 존재하는 特定이온의 毒作用 또는 植物培地에 存在하는 鹽이 原因이 된 water potential의 低下와 水分吸收의 저해에 기인한다.<sup>4)</sup> 作物에 문제가 되고 있는 것은 주로 NaCl인데, 흡수된 鹽은 대부분이 液胞에 편재하며 細胞質중의 농도보다 2~3배 높다.<sup>8)</sup> 細胞質중의 높은 water potential은 有機代謝產物의 蓄積을 통해서 調節될 수 있다. 주로 有機酸, 窒素化合物, 炭水化合物 등이 蓄積되어 滲透壓과 이온平衡에 영향을 미치는데, 이들은 水分缺乏, 熱障(heat stress) 및 硬化(winter hardening)에 대한 반응의 결과로써도 축적된다고 알려져왔다.<sup>8,9)</sup> 植物이 이러한 不適環境에 처했을 때 축적되는 有機酸에는 oxalic acid와 malic acid가 있으며 이들은 Cl<sup>-</sup>와 함께 주로 Na<sup>+</sup>에 대한 이온평형의 유지에 기여하리라 본다.<sup>10,11)</sup> 窒素化合物로는 高等植物의 경우 水分不足시와 마찬가지로 유리아미노

산 특히 proline의 축적이 두드러진다.<sup>5,7)</sup> 어떤 식물에서는 그 含量이 건조중의 10~20%를 차지하기도 했다한다.<sup>12)</sup> 炭水化合物로는 Glucose, sucrose, mannitol, glycerol 등이 주로 蓄積된다.<sup>8)</sup>

그러나 여러 植物을 대상으로 한 많은 研究에도 불구하고 水稻에 대한 水分缺乏과 鹽障에 의한 水稻體內 有機物質의 淸형과 無機이온의 축적에 관한 연구가 미흡한 실정이다. 특히 배양액이 아닌 圃場條件에서 이루어진 연구는 別無한 形편이다.

本研究에서는 耐鹽性 品種인 진주벼와 非耐鹽性으로 알려진 이리 348號를 써서 수분결핍과 鹽障에 대한 반응의 차이를 몇가지 有機代謝產物과 酸素의 活性, 無機이온의 測定을 통해 比較하고자 하였다.

### 재료 및 방법

#### 水稻의 栽培와 處理

全南道農村振興院 圃場에 栽植된 진주벼와 이리 348號를 1981년 6월 25일 Wagner pot (a/2,000)에 4포기씩 옮겨심고 20일 후에 다음과 같이 열흘 동안 처리하였다.

(1) 水分障誘導區: 처리기간 중에 제 3일째와 제 6일째에만 흙이 젖을 정도로 소량의 水分을 供給하였다. 시료 채취시 토양의 龜裂이 심하고 잎이 말려있었다.

(2) 鹽障誘導區: 0.05%의 NaCl溶液(약 -0.4 bar의 osmotic potential에 해당)을 충분히 관수하였다.

(3) 對照區: 수도물을 관수하였다.

Table 1. Some properties of sample soil

PH	O.M.(%)	T-N(%)	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> (ppm)	CEC(me/100g)	SiO <sub>2</sub> (ppm)	exchangeable cation(me/100g)			
						K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>
6.3	1.33	0.10	20.01	11.71	25.0	1.43	7.83	4.25	1.89

Wagner pot에 담은 토양의 理化學的 性質은 Table 1과 같았다. 植物體는 7월 25일 정오에 地上部를 採取하여 分析試料로 하였다. 地上部의 生育은 外形上 수분장애유도구에서 잎이 말린 점을 제외하고는 처리간에 차이가 나타나지 않았다.

#### 有機成分의 分析

수분함량은 重量法으로, 粗蛋白質은 kjeldahl法에 따라서, 총유리아미노산은 試料를 80% ethanol과 함께 마쇄한 후 水浴槽 위에서 가열하여 抽出한 다음 ninhydrin과 반응시켜 glutamic acid를 標準으로 하여 정량하였으며,<sup>13)</sup> proline은 Troll-Lindsley의 方法에 準하여,<sup>14)</sup> 還元糖은 Somogyi-Nelson法으로,<sup>15)</sup> 그리고 polyphenol 含量은 Folin-

Denis試藥으로 catechin을 標準으로 하여<sup>16)</sup> 定量하였다.

**粗酵素液의 조제와 酵素活性的의 測定**

시료 1g當 0.066M 인산완충액 (pH7.0)을 5ml의 比率로 加하여 藥硯에서 마쇄하고 10,000rpm으로 遠心分離한 다음 上澄液을 同一한 磷酸緩衝液으로 하룻밤 透析하여  $\alpha$ -amylase, protease 및 glutamic-oxalacetic transaminase(GOT)의 활성을 측정하기 위한 조효소액으로 使用하였다.<sup>17,18,19)</sup>

$\alpha$ -amylase의 활성은 0.2% soluble starch 1ml 에 조효소액 1ml를 加하여 37°C에서 30分間 반응시켜 생성된 환원당을 Somogyi-Nelson法으로 測定하였으며,<sup>15,18)</sup> protease의 활성은 2% casein 溶液 1ml와 조효소액 1ml를 加하여 37°C에서 1시간 반응시킨 후 0.4M trichloroacetic acid용액 2ml를 加하고 여과하여 275nm에서 濾液의 吸光度를 測定하였다.<sup>17)</sup> GOT의 활성은 2mM  $\alpha$ -ketoglutaric acid-200mM L-aspartic acid의 基質溶液 1ml에다 조효소액 0.2ml를 加하여 37°C에서 1시간 반응시킨 후 2,4-Dinitrophenylhydrazine으로 發色시켜 505nm에서의 吸光度로 測定하였다.<sup>19)</sup>

Phosphorylase의 活性測定을 위한 粗酵素液은 시료 一定量에 0.5% Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-0.5% sodium citrate 溶液을 加하여 마쇄하고 4겹의 gauze로 여과한 다음 3,000rpm으로 遠心分離하여 調製하였으며, 酵素의 活性은 생성인 無機磷酸의 量을 測定하는 Lee의 方法에 따랐다.<sup>20)</sup> 한편 chlorogenic acid生合成의 初期 단계반응 즉 L-phenylalanine을 trans-cinnamic acid로 脫아미노화시키는 반응을 측정하는 phenylalanine ammonia lyase(PAL)의 活性은 Koukol 등의 方法에 따라 測定하였다.<sup>21)</sup>

**無機이온의 定量**

植物體를 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>로 濕式分解하여 K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>은 原子吸光分光光度計 (Instrumentation Laboratory aa/ae spectrophotometer 257)를 使用하여 定量하였으며, Cl<sup>-</sup>은 Volhard法에<sup>22)</sup> 따라 定量하였다.

**결과 및 고찰**

**有機代謝物의 含量變化**

水分缺乏 및 鹽障碍 條件에서 稔熟 동안 生育한

**Table 2.** Changes of some organic components in water and salt-stressed rice plants

Cultivar	Treatment	water (%)	Crude protein (%)	Total free amino acids ( $\mu$ moles/gDW)*	Proline ( $\mu$ moles/gDW)	Reducing sugar (mg/gDW)	Polyphenols (mg/gDW)	Organic solutes	
								( $\mu$ moles/gDW)	Protein ( $\mu$ moles/mg)
Jinju Rice	Control	81.1	4.28	171.1	8.7	37.5	7.5	405.3	9.5
	Water-stressed	73.5	4.87	249.1	10.5	58.8	8.8	606.1	12.4
	Salt-stressed	81.2	4.30	222.6	10.2	35.3	8.6	448.4	10.4
Iri 348	Control	81.5	3.64	153.6	12.6	30.1	8.8	351.1	9.6
	Water-stressed	71.3	5.27	233.7	18.8	33.2	11.0	460.0	8.7
	Salt-stressed	76.4	4.10	205.2	13.2	28.0	9.1	392.2	9.6

\* DW: dry weight.  
\*\* Sum of total free amino acid, reducing sugar and polyphenols.

水稻 地上部の 몇가지 有機成分 分析結果는 Table 2와 같다.

水分含量的 차이는 不適環境에 대한 品種의 適應能力을 나타내는 것처럼 보였다. 내염성인 진주벼가 이리 348號 보다 수분장애구와 염장애구에서 뚜렷하게 水分損失이 적었다.

總遊離아미노산 proline, polyphenol의 含量은 모두 不適環境區에서 對照區에서 보다 增加하였다. 여러 아미노산과 炭水化合物이 0.1~1M 정도의 濃度에서 溫熱이나 冷熱에 대해 酵素活性의 失活을 방지했으며 proline은 단백질의 溶解度를 增加시켰다고 하는<sup>23,24)</sup> 보고와 相關지어보면 이들 증가된 低分子溶質들은 外部環境變異에 따라 역포와 세포질 사이의 滲透壓과 이온의 均衡維持, 세포질내의 단백질 특히 효소에 대한 保護作用, 細胞質내의 water potential의 저하, 水分吸收 등의 필요에 適應한 결과라고 생각된다.

조단백질의 含量이 모두 不適環境區에서 더 높고 水分障礙區에서 가장 높은 데도 불구하고 조단백질에 대한 총유리아미노산의 比는 2品種 모두 鹽障礙區>水分障礙區>對照區의 順序였던 바, 이는 不適環境에 의해 誘導된 단백질의 加水分解가 主要因이었으리라 생각된다.

proline의 含量은 대조구와 비교하여 不適環境區에서 5~50%의 增加를 보였으나 진주벼에서 보다는 이리 348號에서 그 蓄積이 더 활발했다. 총유리아미노산에 대한 proline의 比는 平均 6.1%였는데, 진주벼의 그것은 4.6%로 이리 348號의 平均 7.5% 보다 낮았다. proline은 本實驗條件에서 鹽障礙보다는 水分缺乏에 의해 效果의 으로 축적되는 것처럼 보였다. proline은 營養缺乏, 疾病·萎凋·鹽障礙 등의 劣惡條件에서, 開花時 花粉에, 春化處理(vernalization)時에 축적된다는<sup>25)</sup> 事實은 proline축적이 生長을 維持하기 위한 조치라기 보다는 生命을 부지하기 위한 方便일 것이라는 提示를 가능케 했다.<sup>23)</sup> 진주벼 보다 耐鹽性이 약한 이리 348號에서 보다 많은 proline의 蓄積과 높은 proline/총유리아미노산의 比는 耐鹽性植物이 非耐鹽性植物보다 더 많은 proline을 蓄積했다는 보고와<sup>7,25, 28,29)</sup> 일치하지는 않으나 現在까지 實驗된 植物이 대부분 田作物이었다는 點과 水稻의 특수한 栽培環境과 關聯지어서 고려되어야 할 것이다. 한편 비내염성 種보다 내염성 種에서 proline이 더 많이 축적된다는 證據가 없다는 Storey 등의 주장도<sup>27)</sup> 주의깊게 다루어야 할 것이다. 그러므로 水稻에 관

한 限 proline의 蓄積과 耐鹽性 또는 耐旱性과의 相關은 任意성이 높은 것처럼 생각된다.

水分障礙區에서는 環元糖의 축적이 진행되며 비하여 염장애구에서는 그 含量이 낮았다. 수분장애와 염장애의 作用機作이 유사하다고 볼 때에 NaCl 溶液의 強度가 낮는데다 土壤의 緩衝作用으로 인해 환원당의 증가를 유도할 만큼 鹽障礙가 유발되지 않은 때문일 수도 있으며, 다른 한편으로는 炭水化合物代謝에 미치는 수분장애와 염장애의 相異한 作用機作이 原因일 수도 있겠다. 한편 polyphenol 化合物의 含量은 대조구에 비하여 처리구에서 모두 增加하였으나 그 차이는 비교적 적었다.

本實驗에서 調査한 低分子 有機溶質, 즉 총유리아미노산과 環元糖, polyphenol의 含量을 각각 mole로 換算하고 그 合을 粗단백질과 比較한 값도 Table 2에 실려있다. 耐鹽性 品種인 진주벼의 경우에는 不適環境에서 그 比가 增加하였으나 이리 348號에서는 變化가 거의 없음이 흥미롭다. 이는 不適環境에서 細胞內의 低分子 有機溶質 含量의 能動的 變化가 環境變異에 대한 品種別 適應度와 相關關係가 있을 가능성을 시사한다고 하겠다.

### 몇가지 酵素의 活性

不適環境은 特定酵素의 活性化나 不活性化를 초래하게 되는데 呼吸, 光合成, 단백질合成 및 核糖合成 등의 害를 유발한다.<sup>25,32,33)</sup> 몇가지 酵素들의 活性을 測定하여 Table 3에 실었다.

水分不足이 심하지 않은 경우는 加水分解나 기타 分解에 여하는 酵素의 水準은 흔히 증가하나 障礙가 심해지면 오히려 낮아진다.<sup>30)</sup> Table 3에서 볼 수 있듯이  $\alpha$ -amylase와 protease, phosphorylase의 成이 不適環境區에서 增加하고 있다. 水分障礙區에서  $\alpha$ -amylase와 phosphorylase의 成이 특히 성한 것과 환원당의 축적 向과는 잘 일치하고 있으나 염장애구에서는 이들의 높은 成에도 불구하고 환원당의 축적이 낮았다.

protease의 成은 총유리아미노산의 축적과 같은 向을 보이고 있으며 鹽障礙區에서 특히 높은 成을 나타냈다. protease의 成과 총유리아미노산/단백질의 比를 비교하면 成活性이 높을수록 그 比도 높아지고 있어 총유리아미노산의 增加가 단백질의 分解에 주로 因됨을 시사하고 있다.

Nitrate reductase와 phenylalanine ammonia lyase(PAL)는 水分障礙에 가장 민감하게 반응하여 그 成이 감소한다고 알려져 있다.<sup>30)</sup> 그러나

**Table 3.** Some enzymic activities in water-and salt-stressed rice plants\*

Cultivar	Treatment	$\alpha$ -amylase	Protease	Phosphorylase	PAL	GOT
Jinju Rice	Control	116	122	263	86	885
	Water-stressed	135	157	553	216	1112
	Salt-stressed	127	232	478	75	875
Iri 348	Control	105	167	390	84	838
	Water-stressed	224	171	742	207	1040
	Salt-stressed	95	223	725	216	488

\* 1 unit of enzymic activity stands for absorbance of 0.01/g fresh weight at previous procedures.

本實驗의 결과에서는 水分障礙와 鹽障礙하에서 PAL의 활성이 증가했다. 이는 polyphenol의 함량이 대조구에 비하여 不通環境區에서 약간씩 높은 것과 一致하는 셈이다. 조직내 이 酵素의 水準과 phenol化合物의 生成成사이에는 높은 正相關關係가 있음이 알려진 바 있다.<sup>34)</sup>

GOT는 수분결핍시에 뚜렷이 높은 활성을 보이고 있는 바 이는 수분결핍구에서 조단백질과 총유

리아미노산 함량이 높은 점과 相關이 있을 것이다.

**無機이온의 含量變化**

水分障礙와 鹽障礙 條件에서는 呼吸의 저해에 따른 體內 水分移動의 감소로 無機이온의 輸送과 分配에 영향을 미치고, 또 能動輸送과 膜透過性에 障礙效果를 일으킬 수 있다.<sup>23)</sup> Table 4에는 水稻體중의 無機이온의 含量 測定值를 나타냈다.

**Table 4.** Ion concentrations in water and salt-stressed rice plants(me/g)\*

Cultivar	Treatment	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Cl <sup>-</sup>	K <sup>+</sup> /Na <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup> /Ca <sup>2+</sup>	Monovalent
									/Divalent Cation ratio
Jinju Rice	Control	0.275	0.825	0.126	0.274	0.006	3.00	2.18	2.75
	Water-stressed	0.225	1.000	0.128	0.199	0.064	4.44	1.76	3.75
	Salt-stressed	0.300	0.875	0.124	0.270	0.908	2.92	2.42	2.98
Iri 348	Control	0.313	0.850	0.090	0.189	0.038	2.72	3.48	4.17
	Water-stressed	0.250	0.950	0.116	0.155	0.563	3.80	2.16	4.43
	Salt-stressed	0.350	0.925	0.080	0.170	1.140	2.64	4.38	5.10

\* milliequivalent/g dry weight.

Na<sup>+</sup>의 含量은 0.225~0.350me/g이었는데 어느 경우나 이리 348號가 더 높았으며, 염장에구>대조구>수분결핍구의 順序였다. 外液의 Na<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup>의 增加는 膜의 透過性을 증가시켜 Na<sup>+</sup>의 吸收를 加速化시키며, 種 또는 品種에 따라서 다른 반응을 나타낸다고 한다.<sup>31)</sup> Table 1에서 볼 수 있듯이 토양중의 Na<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup>는 鹽害地 토양의 平均値인 6보다 낮은 1.84였지만<sup>23)</sup> 鹽溶液 灌水區에서는 그 값이 더 높아짐으로써 Na<sup>+</sup>의 吸收를 촉진시켰을 것이다.

K<sup>+</sup>의 含量은 0.825~1,000me/g이었으며, Ca<sup>2+</sup>와 함께 수분결핍구에서 뚜렷이 增加하였다. K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>은 2.72~4.44로 水分障礙區>對照區>鹽障礙區의 順序였다. 이는 K<sup>+</sup>과 Na<sup>+</sup>이 吉抗的으로 調節됨을 뜻하는 것이다.<sup>23)</sup> Ca<sup>2+</sup>와 Mg<sup>2+</sup>에서도 그

러한 關係를 관찰할 수 있었다.

Na<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup>와 陽이온의 一價/二價를 보면 진주벼 보다는 이리 348號에서 더 높게 나타났다. Na<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup>의 增加는 세포의 鹽에 대한 受動的 透過性과 輸送力의 확대를 의미하며 따라서 Na<sup>+</sup>에 대한 制御能力의 弱化和 연관되는 것이다.

그러므로 K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup>, 陽이온의 一價/二價의 값들이 旱害와 鹽害에 대한 抵抗性的의 指標로써 이용될 수 있는 가능성을 암시하고 있다고 史料된다.

한편 Cl<sup>-</sup>함량의 급격한 증가가 鹽障礙區에서 나타났는데 이리 348號에서 더욱 심했다. proline의 蓄積이 많은 耐鹽性 植物에서 Cl<sup>-</sup>의 含量이 낮았다는<sup>25)</sup> 逆相關은 뚜렷하게 나타나지 않았다.

끝으로, 植物體는 하루중에도 토양과 大氣의 water potential의 변화에 영향을 받는 바 여러 有機代謝物의 함량과 각종 酵素水準도 24時間의 周期에 따라 變異를 보일 것이므로<sup>6)</sup> 本實驗에서 一時에 採取하고 測定하여 얻은 몇가지 資料를 水稻品種의 耐鹽性이나 耐旱性과 직접 相關시키는 데는 限界가 있으리라 보며, 이는 더욱 究明해야 할 과제이다.

초 록

Pot에 栽培한 水稻 진주벼와 이리 348號에 수분 결핍과 염장애를 유도한 다음 몇가지 有機代謝產物과 無機이온의 含量을 測定하고 관계되는 몇가지 酵素活性을 測定하여 比較檢討하였다.

非耐鹽性으로 알려진 이리 348號가 不適環境條件에서 水分損失이 심하고 proline의 含量도 많았다. 2品種 모두 不適環境條件에서 조단백질, 총유리아미노산, proline, polyphenol化合物이 增加했으나 環元糧은 水分障礙區에서만 蓄積되었다. 조단백질에 대한 有機溶質의 比는 진주벼의 不適環境區에서만 증가한 반면 이리 348號에서는 변화가 없었다.

不適環境區에서 活性이 增加한 酵素로는 protease, α-amylase, phosphorylase가 있으며, 특히 조단백질에 대한 총유리아미노산의 比의 增加는 protease에 의한 단백질의 加水分解에 기인했다.

Na<sup>+</sup>과 Cl<sup>-</sup>의 함량은 이리 348號에서 진주벼에서 보다 높았다. Na<sup>+</sup>/Ca<sup>2+</sup>과 양이온의 一價/二價의 값들은 진주벼에서 항상 낮았고, K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup>은 진주벼에서 높았다. 그러므로 이러한 값이 鹽害와 旱魃에 대한 저항성과 어떠한 相關이 있는지 더욱 研究할 필요가 있다고 본다.

참 고 문 헌

1. 池泳鱗: 新稿水稻作, pp. 322~324, 鄉文社, 서울(1973)
2. 농촌진흥청: 농업기술, 제16권 제2호, 농촌진흥청, 수원(1982)
3. 池泳鱗: 新稿水稻作, p. 155, 鄉文社, 서울(1973)
4. Mengel, K. and Kirkby, E.A.: In 'Principles of Plant Nutrition,' pp. 193~210, International Potash Institute, Switzerland (1978)
5. Barnett, N.M. and Nayler, A.W.: Plant Ph-

- ysiolo., 41 : 1222 (1966)
6. Fukutoku, Y. and Yamada, Y.: Soil Sci. Plant Nutr., 27 : 195(1981)
7. Singh, T.N., Aspinall, D. and Paleg, L.G.: Nature New Biol., 236 : 188(1972)
8. Flowers, T.J., Troke, P.F. and Yeo A.R.: Ann. Rev. Plant Physiol., 28 : 89(1977)
9. Cram, W.J.: In 'Encyclopaedia of Plant Physiology,' 'New Series, Vol.2, pp. 284-316, Springer, New York (1976)
10. Osmond, C.B.: Nature, 198 : 503(1965)
11. Williams, M.C.: Plant Physiol., 35 : 500(1960)
12. Stewart, G.R. and Lee, J.A.: Planta, 120 : 279(1974)
13. Spies, J.R.: In 'Methods in Enzymology : Vol.3, Colowick, S.P., and Kaplan, N.O. (ed.), pp. 468-471, Academic Press, New York(1957)
14. Troll, W. and Lindsley, J.: J. Biol. Chem., 215 : 655(1955)
15. 福井作藏: 還元糧の定量法, pp. 10-12, 學會出版セノター, 東京(1979)
16. 최혜미: 한국식품과학회지, 8 : 80(1976)
17. 尾崎清·堀口毅: 日本土壤肥料學會誌, 36 : 95 (1965)
18. Lyndsay, L.: Potato Res., 16 : 176(1973)
19. Reitman, S. and Frankel, S.: Am. J. Clin. Pathol., 28 : 56(1957)
20. Lee, Y.P.: In 'Methods in Enzymology,' Vol. 8, Colowick, S.P., and Kaplan, N.O. (ed.), pp. 550-554, Academic Press, New York(1957)
21. Koukol, J. and Conn, E.E.: J. Biol. Chem., 236 : 2692(1961)
22. 日本藥學會編: 衛生試驗法 注解, pp. 63-67, 金原出版, 東京(1980)
23. Greenway, H. and Munns, R.: Ann. Rev. Plant Physiol 31., : 149(1980)
24. Schobert, B. and Tschesche, H.: Biochim. biophysic. Acta, 541 : 270(1978)
25. 趙仁鎬: 한국농화학회지, 20 : 221(1977)
26. Stewart, C.R., Morris, C.J. and Thompson, J.F.: Plant Physiol., 41 : 1585(1966)
27. Storey, R. and Wyn Joyes, R.G.: Phytoche-

- mistry, 16 : 447(1977)
28. Tal, M., Katz, A., Heiken, H. and Dehan, K.: *New Phytol.*, 82 : 349(1979)
29. Wyn Jones, R.G. and Storey, R.: *Aust. J. Plant physiol.*, 5 : 817(1978)
30. Hsiao, T.C.: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24 : 519(1973)
31. Greenway, H.: *Aust. J. Biol. Sci.*, 15 : 16(1962)
32. Boyer, J.S.: *Plant Physiol.*, 40 : 229(1965)
33. Gale, J., and Kohl, H.C. and Hagan, R.M.: *Plant Physiol.*, 20 : 408(1967)
34. Zuker, M.: *Plant Physiol.*, 40 : 779(1965)