

大麥旱魃抵抗性 機作에 관한 生理的 및 生化學的 研究

崔 元 烈 · 金 龍 媛*

Studies on the Physiological and Biochemical Mechanisms of the Drought Resistance in Winter Barley

Choi, W. Y. and Y. H. Kim*

ABSTRACT

This study was conducted to estimate the effect of the drought on the changes of chlorophyll, protein and proline content of upper three leaves, and the grain yield components of barley plant (CV. baegdong) subjected to water stress at four stages: late vegetative, boot, anthesis and early grain filling.

1. In comparison with leaf positions in water stress, the first leaf below flag leaf maintained the highest relative turgidity, chlorophyll and protein content and showed the least proline accumulation. And, in terms of growth stages in water stress, chlorophyll was shown to be highest at anthesis stage, protein being highest at boot stage and proline being least at boot stage.
2. In boot stages, culm and spike length, and Number of grains per spike were remarkably decreased. And the weight of 1000 grains was at least level in the early grain filling stage, and also the grain size was comparatively decreased at boot and two following stages.
3. The protein content of grain by water stress, apart from early grain filling stage, was not significantly affected by water stress at different growth stages.
4. The rate of sterility was particularly increased at boot and anthesis stages.
5. It was eventually concluded that the boot stage among four growth stages, and the flag leaf in 3 leaf positions were mostly damaged by water stress at reproductive growth stage.

緒 言

作物의 生育과 收量에 關與하는 많은 要因中 水分 供給의 不足이 커다란 制約要因으로서 이로 因한 代謝生理의 變化와 反應機作에 對한 究明은 水分不足에 對한 抵抗性程度와 栽培法 改善의 主要指標로 使用될 수 있으리라는 可能性에 觀心이 集中되어오

있다.

作物生産에 對한 水分不足의 影響은 品種, 生育期, 土壤條件, 營養狀態, 그리고 氣候 등에 따라 다르다. 水分不足은 作物의 物理的 環境에 直接的인 變化를 가져와 光合成率과 同化物質供給, 그리고 土壤無機物의 吸收 等の 減少로 間接的인 影響을 誘發하여 作物體의 有機物 合成을 阻害하고 全般的으로 生長을 遲延시켜 生育과 收量에 影響을 준다. 또한 作物

*全南大學校 農科大學 農學科

*Dept. of Agronomy, Chonnam National University, Kwangju 500. Korea.

의生産성에 있어서 어느生育期에서水分不足에處하게되느냐에 따라 그反應의程度와部位別反應이相異한 것으로報告되고 있다.^{3,5,7,11,14)}

따라서本實驗은稈麥品種인白胴(Hordeum vulgare L.)을供試하여主要生育期에水分不足을招來시켜栽培의,生理的 및生化學的觀點에서主要한葉代謝物質의變化와收量構成要素에 미치는影響을究明하여生育期別早乾抵抗性和栽培法改善을爲한基礎資料를얻고자遂行하였던바 몇가지結果를 얻었기에報告하는 바이다. 그리고本研究는1983年度文敎部學術研究造成費에依하여遂行되었음을 밝혀둔다.

材料 및 方法

材料는稈麥品種인白胴을供試하여全南大學校農科大學圃場에서遂行하였다.

栽培는25cm(직경)×30cm(높이)의圓形plastic pot를使用하여田作圃場의흙과모래를6:4의比率로混合한土壤으로栽培하여5反復施行하였다.生育이均一한3個體만남겨pot當有效莖數를20個로固定하였다.

水分不足處理(處理區)는1)營養生長末期2)穗

孕期3)出穗開花期4)登熟初期(出穗後10日)에各各8日間씩葉이교일때까지(相對膨壓度約70%)自然狀態에서斷水處理하였다.處理前과後에는正常給水하였다.

分析과調査는最終日에止葉(營養生長末期에는最上位葉),止葉下位1葉,止葉下位2葉等下位3葉의葉綠素,蛋白質,遊離Proline의含量變化和相對膨壓度を測定하였다.

施肥量과施肥法等은麥類慣行栽培法에準하였다.

種實收穫時에稈長,穗當粒數,千粒重,種實의크기와蛋白質,不稔率等을調査하였다.

分析方法

蛋白質은LOWRY方法(1951)⁹⁾, 그리고相對膨壓度는WEATHERLEY方法(1950)²⁴⁾으로하였다.

結果 및 考察

1. 葉代謝物質의 變化

1) 葉綠素

葉綠素含量的變化를表1에서보면對照區에比

Table 1. The changes of chlorophyll content in upper three leaves of barley plant subjected to water stress at different growth stages

Treatment stage	(mg/g dry weight)								
	Flag leaf			Second leaf			Third leaf		
	control	stress	Decreased rate(%)	control	stress	Decreased rate(%)	control	stress	Decreased rate(%)
• late vegetative stage	6.3	3.7	70	9.8	5.7	42	9.7	4.7	49
• boot stage	9.6	5.6	71	9.8	6.3	36	7.1	5.5	23
• anthesis	10.7	6.2	42	9.2	6.6	28	7.0	6.4	9
• grain filling stage	8.3	5.2	60	8.9	6.1	46	6.7	4.5	33

$$\text{Decreased rate} : \frac{\text{control} - \text{stress}}{\text{control}} \times 100(\%)$$

하여處理區가모두甚한減少現象을보였다.

處理區에서는生育期別,葉位別葉綠素減少는甚한差異를보였는데營養生長末期에가장甚했고出穗開花期에減少率が적었다.對照區에對한處理區의葉位別葉綠素를減少率로보면表1과같다.止葉은平均61%인反面止葉下位1葉과2葉은各各38%와29%로서下位葉일수록減少率が낮았다. VIRGIN(1965)²⁰⁾의輕微한水分不足이葉綠體形成을크게減少한다는것과一致했다.水分不足條件에서

上位葉일수록葉綠素의減少率が큰것은Jonsonand & Moss(1976)⁸⁾가主張한것처럼含水量이 많을수록減少率은크고上位葉에서光合成이주로 이루어진다는것과類似하다.

한편光合成의相當한部分이穗頸에서도 이루어지는것으로推定된다. 또한出穗開花期에減少가다른生育期보다적은것은細胞膜의安定化와水分損失에對한葉綠體의構造的適應과같은植物體의特性이發揮되었기때문으로思料된다.

2) 葉蛋白質

葉의 蛋白質含量 變化를 表 2에서 보면 對照區에 比하여 모든 處理區가 甚한 減少를 나타냈다.

對照區의 境遇 各葉이 出穗開花期를 起點으로 減少現象을 보였으나 下位葉일수록 그 時期가 빨랐고 그 程度도 緩慢하였다.

Table 2. The changes of soluble protein content in upper three leaves of barley plant subjected to water stress at different growth stages.

Treatment stages	(mg/g dry weight)								
	Flag leaf			Second leaf			Third leaf		
	control	stress	decreased rate(%)	control	stress	decreased rate(%)	control	stress	decreased rate(%)
late vegetative stage	13.0	8.8	32	13.9	9.2	34	13.5	8.5	37
boot stage	14.0	12.2	16	13.6	12.8	6	12.6	10.8	14
anthesis	10.2	8.8	14	11.3	10.0	12	9.8	7.9	19
grain filling stage	9.5	8.9	6	8.8	8.5	3	7.9	7.2	9

$$\text{Decreased rate} = \frac{\text{control} - \text{stress}}{\text{control}} \times 100(\%)$$

그러나 處理區에서는 다른 生育期보다 穗孕期에서 減少가 가장 적으며 含有量이 가장 많았고 葉位別로 보면 止葉下位 1葉은 모든 生育期에서 止葉이나 止葉下位 2葉보다도 높은 含量을 維持하고 있었다. 또한 下位葉일수록 蛋白質과 葉綠素의 絕對量 不足이 葉 老衰現象을 促進한다고 WITTENBACH(1979)²⁴⁾가 밝힌 바와 같이 本 實驗에서도 蛋白質과 葉綠素의 不足이 葉의 老衰에 複合的으로 影響을 미치는 것으로 보였으며 穗孕期에서의 各葉이 다른 生育期보다 많은 蛋白質을 含有하고 있어서 蛋白質消失에 敏感한 生育期인 것으로 보였다. 보리를 水分不足에 處함으로서 葉身内の 全窒素가 25%나 減少된다는 TULLY & HANSON(1979)¹⁹⁾의 報告와 類似한 傾向으로 生育期別로 相異한 反應을 보여주고 있다.

水分不足處理에 依한 葉蛋白質의 減少率을 表 2에서 葉位別 및 生育 別로 보면 止葉下位 1葉이 止葉이나 止葉下位 2葉보다 낮은 傾向이었으나 統計的 有意性은 없었다. 그리고 營養生長末期의 水分不足 處理에 依해 各葉 共히 蛋白質의 30%以上씩 減少하여 가장 敏感하였으며 出穗開花期에서는 穗孕期나 登熟期보다는 多少 높은 減少率을 보였다.

3) 遊離 Proline

遊離 Proline의 含量變化는 그림 1과 같다.

對照區는 生育期 및 葉位別로 볼 때 全般的으로 遊離 Proline 含量이 낮았으나 營養生長末期의 止葉은 止葉下位 1葉의 2倍程度(4 mg/g drywt)로 特異한 蓄積을 하였다. 穗孕期以後에는 微微하기는 하나 增加傾向에 있는것은 老衰에 따른 蛋白質의 分解 때문으로 볼 수 있다 하겠다.

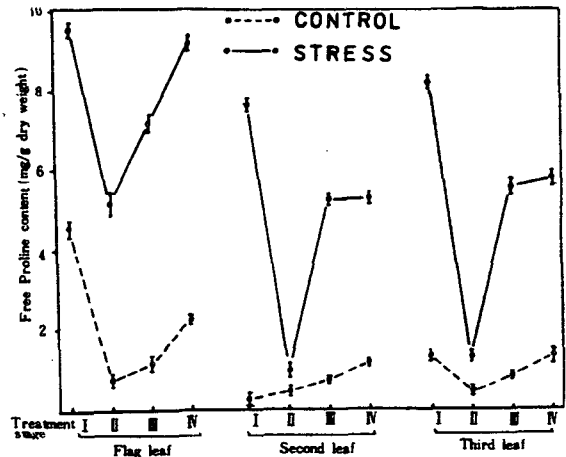


Fig. 1. The accumulation of free proline in upper three leaves of barley plant subjected to water stress at different growth stages Treatment stage: I: late vegetative stage. II: boot stage III: anthesis stage. IV: grain filling stage. Vertical lines around points indicate S. E.

處理區는 葉位別로 보면 止葉 > 止葉下位 2葉 ≥ 止葉下位 1葉의 順으로서 止葉이 顯著히 높았으며 生育 相別로 보면 營養生長末期 > 登熟初期 > 穗孕期의 順으로 높았는데 特히 穗孕期에는 甚히 낮았다.

Lemna Minor⁴⁾와 보리¹⁵⁾에서 水分不足은 蛋白質과 아미노酸의 比率을 크게 減少시키고 棉花¹⁰⁾와 보리^{15, 19)}에서 Proline을 크게 蓄積한다고 하였다. Proline의 蓄積은 蛋白質의 合成과 多糖類 合成의 抑制 때문이며¹⁷⁾ 또한 Bermuda grass에서는 Proline의 分解作用이 沮害되기 때문이라 했다²⁾

Singh等(1972)¹⁶⁾은 甚한 旱魃에서 Proline 蓄積 能力은 旱魃抵抗性과 正相關 關係에 있다는 報告의 觀點에서도 止葉部의 蓄積이 다른 葉에서보다 높은것은 旱魃時 登熟에 有利하다고 볼 수 있다. 그런데 穗孕期에서 모든 葉位에서 甚히 Proline蓄積이 낮은것

은 檢討의 余地가 充分히 있으나 이처럼 蓄積이 낮기때문에 旱魃의 被害가 큰 것으로 推論할 수 있다 하겠다.

4) 葉相對膨壓度

表 3에서 보는바와 같이 葉相對膨壓度는 水分不足

Table 3. The changes of relative turgidity in upper three leaves of barley plant subjected to water stress at different growth stages.(%)

Treatment stages	Flag leaf			Second leaf			Third leaf		
	control	stress	decreased rate(%)	control	stress	decreased rate(%)	control	stress	decreased rate(%)
late vegetative stage	93.7	61.6	34	94.1	66.8	29	93.3	56.8	39
boot stage	82.0	52.5	36	79.2	61.5	22	79.5	50.8	36
anthesis	82.7	44.4	46	84.7	52.0	39	82.6	44.6	46
grain filling stage	78.9	46.1	42	82.9	51.0	39	80.2	42.8	47

$$\text{Decreased rate} : \frac{\text{control} - \text{stress}}{\text{control}} \times 100 (\%)$$

處理에 依해서 顯著히 減少하였다. 對照區는 營養生長末期까지는 93~94%의 水準을 維持하였으나 穗孕期以後는 79~82%로 減少하였으며 이런 現象은 登熟初期까지 維持되었다.

處理區는 上位 3 葉 모두가 營養生長末期와 穗孕期보다도 出穗開花期와 登熟初期에서 甚한 減少를 나타냈으며, 特히 止葉의 境遇 出穗開花期의 水分不足 處理에 依해서 44.4%까지 減少하였다.

그러나 止葉下位 1 葉의 境遇는 모든 生育期에서 止葉이나 止葉下位 2 葉보다 높은 相對膨壓度를 維持하였으며 特히 穗孕期에는 減少率이 가장 적었는데 이것은 이때의 Proline의 蓄積이 적은 原因의 一部로서도 생각할 수 있다 하겠다. 敏感度를 보면 止葉下位 2 葉 > 止葉 > 止葉下位 1 葉의 順으로 나타났다.

5) 稈長과 穗長

水分不足處理에 依한 稈長과 穗長의 變化를 그림 2에서 보면 對照區에 比하여 甚한 減少現象을 나타냈다. 稈長은 營養生長末期 20%, 穗孕期 33%, 그리고 出穗開花期 16%의 減少를 나타내 穗孕期에서 가장 顯著한 減少를 보였고 登熟期에서는 對照區와 差異가 없었다. 穗長도 營養生長末期, 穗孕期, 그리고 出穗開花期에 各各 32%, 39%, 32%가 減少하여 高度의 有意性을 나타냈으며 穗孕期の 水分不足 處理가 穗長 減少效果가 가장 큰 傾向이었으며 登熟初期에서는 差異가 없었다.

2. 收量構成要素

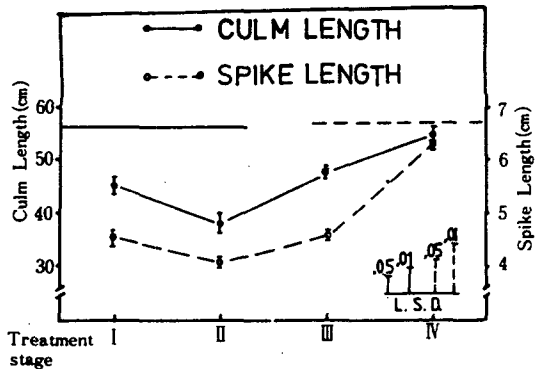


Fig. 2. The effect of water stress on culm and length of barley plant subjected to water stress at different growth stages. Horizontal lines indicate the control level of culm and spike length, respectively. Continuous line indicates the control level of culm length and dashed line indicates that of spike length. Treatment stages as in figure 1.

1) 水分不足處理에 依한 穗當粒數와 減少를 그림 3에서 生育相別로 比較하여 보면 對照區에 比해 가장 甚한 減少를 보인것은 穗孕期였다. 營養生長末期와 出穗開花期는 對照區에 比해 穗當粒數가 31%, 36% 各各 減少된 反面 穗孕期는 48%로서 가장 敏感한 反應을 보였다.

Nicholls & May(1963)¹²⁾와 Singh等(1973)¹⁵⁾은 土壤水 減少가 葉始原體와 小穗始原體 分化를 沮害

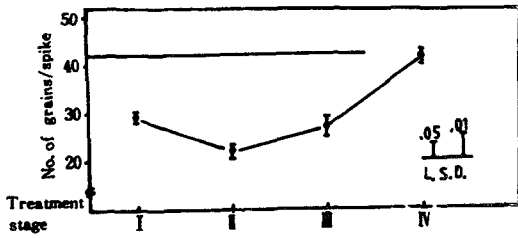


Fig. 3. The effect of water stress on number of grains per spike of barley plant subjected to water stress at different growth stages. Continuous horizontal line indicates the control level of no. of grains per spike and vertical lines around points indicate S. E. Treatment stages as in figure 1.

한 것은 葉代謝作用의變化에起因한다고 했다. 또한 水分不足은 수수에서 穗孕期の 粒數를 減少시키며,¹⁰⁾ Nasser 等(1980)¹¹⁾은 小麥에서 出穗開花期の 水分不足이 收量減少에 影響이 큰 生育相이라 指摘했다. 귀리에서 穗孕期の 水分不足이 穗數와 穗當粒數를 各各 22%와 20% 減少시키고 出穗開花期和 登熟初期에는 共히 58%나 減少시켰다고 했다.

2) 千粒重

水分不足處理에 依한 千粒重의 變化를 그림 4에서 보면 營養生長末期, 穗孕期, 出穗開花期에서는 對照

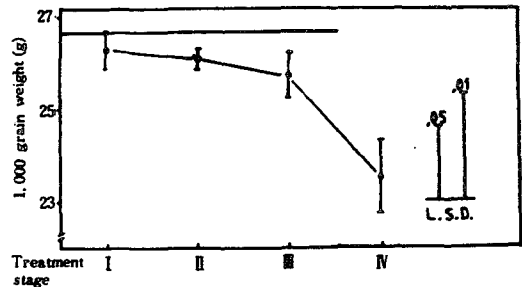


Fig. 4. The effect of water stress on 1000 grain weight of barley plant subjected to water stress at different growth stages. Continuous horizontal line indicates the control level of 1000 grain weight and vertical lines around points indicate S. E. Treatment stages as in figure 1.

區와 有意的인 差를 보이지 않았고 登熟初期에서만 12%의 減少率을 보여 高度의 有意性을 나타내었다. Sandhu & Horton(1977)¹⁴⁾은 出穗開花期の 水分不足이 粒重減少에 큰 影響을 준다는 報告와도 一致하고 있다.

3) 種實의 크기와 蛋白質

水分不足處理는 種實의 크기를 顯著히 減少시켰다. 表 4에서 보면 種實의 크기는 營養生長末期를 除外한 穗孕期, 出穗開花期, 登熟期에서 거의 同一한 高

Table 4. The changes of grain size and protein content of barley plant subjected to water stress at different growth stages.

Treatment stages	grain size				Protein content(%)
	length ^{mm}	width ^{mm}	thickness ^{mm}	volumetric inde	
control	6.04 ^{a*}	3.31 ^{ab*}	2.41 ^{a*}	48.2 ^{a*}	8.6
late vegetative stage	5.83 ^{ab}	3.20 ^a	2.42 ^a	45.1 ^a	8.5
boot stage	5.50 ^d	3.01 ^b	2.32 ^{ab}	38.4 ^b	8.9
anthesis	5.75 ^{bc}	3.01 ^b	2.26 ^b	39.1 ^b	9.5
grain filling stage	5.77 ^{bc}	2.99 ^b	2.23 ^b	38.5 ^b	7.6

* : The same letters within a column are not significantly different at the 5% level of probability according to DMRT.

度의 有意的인 減少를 나타내었다.

Ecke & Musick(1979)⁹⁾은 수수에서 出穗期和 그以後의 水分不足이 種實크기를 減少한다고 했고 小麥²¹⁾과 귀리¹⁴⁾에서 水分不足에 의한 粒의 크기와 粒重의 減少는 收量減少를 誘發한다는 報告와도 一致하고 있다. 그런데 穗孕期 水分不足處理에서 種實길이가 짧아진것은 穗孕期에 받은 被害인지는 檢討를 要하는 것으로 생각된다.

그리고 種實의 蛋白質含量은 水分不足處理에 依해

有意的인 差를 나타내지 않았으나 登熟初期의 水分不足에 依해 약간 減少하는 傾向이었다.

4) 不稔率

生育期別 稔實率을 表 5에서 보면 水分不足 處理區는 顯著한 減少를 가져왔다. 不稔率을 比較하여 보면 營養生長末期와 登熟初期는 水分不足處理에 依해 對照區와 有意的인 差異가 없었고 穗孕期和 出穗開花期の 境遇에 不稔率이 增加하였다. 즉, 穗孕期에서는 12.5%, 出穗開花期에서는 15.8%의 不稔

Table 5. The sterility of barley plant subjected to water stress at different growth stages.

	control	late vegetative stage	boot stage	anthesis	grain filling stage
Total kernel(per spike)	44.5	31.4	25.5	30.9	43.4
Sterile kernel	2.3	2.2	3.2	4.9	2.4
Sterility(%)	5.2 ^b	7.0 ^b	12.5 ^a	15.8 ^a	5.5 ^b

The same letters within a row are not significantly different at the 5% level of probability according to DMRT.

率을誘發하였다. Husain & Aspinall(1970)⁷⁾은 보리에서水分不足이小穗始原體와花芽形成率을減少시키고 Bingham(1966)³⁾은小麥에서雄性配遇子形成期の水分不足은花粉形成을顯著히減少시키며 가장敏感한時期라고하였다. 그리고 Sandhu & Horton(1977)¹⁴⁾은귀리에서水分不足에의해穗孕期和出穗開花期에穗當穎花數와不稔穎花數가크게減少한다고했다.

摘 要

營養生長末期,穗孕期,出穗開花期,그리고登熟初期의네가지主要한生育期에處理한水分不足이上位3葉의葉綠素,蛋白質遊離Proline과相對膨壓度의變化和몇가지收量構成要素에미치는影響을究明하기위하여稈麥品種인白胴을供試遂行하여 얻어진結果를要約하면다음과같다.

1. 水分不足處理에서葉位別로보면止葉下位1葉이 가장 높은相對膨壓度を維持하여葉綠素와蛋白質의含量이 많았고,遊離Proline의蓄積은 가장 적었다. 또한生育期別로보면葉綠素는出穗開花期에,蛋白質은穗孕期の處理에서 가장 높았으며,遊離Proline은穗孕期の處理에서 그蓄積이 가장 낮았다.

2. 稈長,穗長,穗當粒數는穗孕期の水分不足處理에서減少影響이 가장 컸으며千粒重은登熟初期에서,그리고種實의크기는穗孕期和그以後處理에서 가장 많이減少되었다.

3. 種實의蛋白質含量은水分不足에依해서有意한變化를 나타내지 않았으나登熟初期에서 약간減少한傾向이었다.

4. 不稔率은 또한穗孕期和出穗開花期の水分不足에서甚한增加現象을 나타냈다.

5. 全般的으로 볼 때生育段階別로는穗孕期에서,그리고葉位別로는止葉>止葉下位1葉>止葉下位2葉의順으로水分不足의影響이 컸다.

引 用 文 獻

- Asana, R.D., Saini, A.D., and D. Ray(1958) Studies in physiological analysis of yield. 3. The rate of grain development in wheat in relation to photometric surface and soil moisture. *Physiol. plant* 11; 655-65.
- Barnett, N.T., and A.W., and A.W. Naylor (1966) Amino Acid and protein metabolism in burmuda grass during water stress. *Plant Physiol.* 41; 1222-30.
- Bingham, J (1966). Varietal responses in wheat to water supply in the glasshouse experiment. *Ann. Appl. Biol.* 57; 365-77.
- Cooke, R.J., Oliver, H., and D.D. Davies (1979) stress and protein turnover in lemna minor. *Plant Physiol.* 64; 1109-1113.
- Eck, H.V., and J.T. Musick (1979). Plant water stress effects on irrigated grain sorghum 1. Effects on yield. *Crop sci.* 19; 589-592.
- Hsio, T.C. (1973). Plant response to water stress. *Ann Rev. Plant Physiol.* 24; 519-570.
- Husain, I., and D. Aspinall (1970). Water stress and apical morphogenesis in barley. *Ann. Bot.* 34; 393-407.
- Jonsonand, R.R., and D.N. Moss (1976). Effect of water stress on ¹⁴CO₂ fixation and translocation in wheat during grain filling. *Crop Science*, 16; 697-701.
- Lowry, L.H., Rosebrough, N.S., Farr, A.L., and R.J. Randall (1951). Protein measurement with the folin-phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193; 265-275.
- McMichael, B.L., and C.D. Elmore (1977). Proline accumulation in water stressed cotton leaves. *Crop Sci.* 17; 905-908.

11. Nasser Sinoit, I.D. Teare, and P.J. Kramer (1980). Effects of repeated application of water stress on water status and growth of wheat. *Physiol. Plant.* 50; 11-15.
12. Micholls, P.B., and L.H. May (1963). Studies on the growth of barley apex. 1. Interrelationships between Primordium formation, apex length and spikelet formation. *Aust. J. Biol. Sci.*, 16, 561-571.
13. Sandhu, B.S., and M.L. Horton (1976). Response of oats to Water deficit. 1. Physiological characteristics. *Agron J.* 69.
14. Sandhu, B.S., and M.L. Horton, (1977). Response of oat to water deficit. 2. Growth and yield characteristics. *Agron. J.* 69; 361-364.
15. Singh, T.N., Paleg, L.G., and D. Aspinall, (1973) Stress metabolism 1. Nitrogen metabolism and growth in the barley plant during water stress. *Aust. J. Biol. Sci.* 26; 45-56.
16. Singh, T.N., Aspinall, D., and L.G. paleg (1972). Proline accumulation and varietal adaptability to drought in barley; a potential metabolic measure of drought resistance. *Nature New phytol* 236, 188-190.
17. Stewart, C.R., Morrises, C.J., and J.F. Thompson. (1966). Changes in amino acid content of excised leaves during incubation. 2. Role of sugar in the accumulation of proline in wilted leaves. *Plant Physiol.* 41; 1585-1590.
18. Troll, W., and J. Lindsley (1955). A photometric method for the determination of proline. *J. Biol. chem.* 215, 655-660.
19. Tully, R.E., and A.D. Hanson (1979). Amino acids translocated from turgid and water stressed barley leaves. 1. Phleom exudation studies. *Plant Physiol.* 64; 460-466.
20. Virgin, H.I. (1965). Chlorophyll formation and water deficit. *Physiol. plant.* 18; 994-1000.
21. Wardlaw, I.F. (1971). The early stages of grain development in wheat: Response to water stress in a single variety. *Aust. J. Biol. Sci.*, 24; 1047-1055.
22. Wardlaw, I.F. (1974). Phloem transport: physical, chemical or impossible *Annu. Rev. Plant Physiol.* 25: 515-539.
23. Weatherley, P.E. (1950). Studies in the water relations of the cotton plant 1. The field measurement of water deficits in leaves. *New phytol.* 49; 81-97.
24. Wittenbach, V.A. (1979). Ribulose bisphosphate carboxylase and proteolytic activity in wheat leaves from anthesis through senescence. *Plant Physiol.* 64; 884-887.