

綜 說 Review
---------------

## 除草劑에 대한 植物의 抵抗性

金 吉 雄\*

### Resistance of Plants to Herbicide

Kim, Kil Ung\*

#### ABSTRACT

Changes in weed floras and development of plant resistance to herbicides seemed to be closely related with increased and repeated use of herbicides. Herbicide use increased from 5% of the total consumption of pesticide in 1950 to 45% in 1976 in world basis. About 200 herbicides have been introduced to agriculture so as to control about 206 weed species which have been recorded important to human beings. In Korea, there was about 351 times in increased use of herbicides from 1966 to 1982. Interspecific selection by herbicide is mainly responsible for changes in weed floras and resulted in varying tolerance or susceptibility to herbicides, together with the changes of agricultural practices.

The present trend toward continuous cereal cultivation throughout world will lead to type of changes in weed floras favorable to therophyte which can survive under unfavorable conditions as seeds rather than the types of geophyte which can survive unfavorable seasons as buds placed below soil surface. However, geophyte such as *Sagittaria pygmaea*, and *Scirpus juncooides*, and *Cyperus rotundus* and *Cynodon dactylon* in temperate warm climate become severe paddy weeds, presumably because of the removal of annual weeds by herbicides.

Since differential tolerance to 2,4-D was firstly reported in *Agrostis stolonifera*, about 30 species of weeds in 18 genera are presently known to have developed resistance to triazine herbicides. Resistance of weed biotypes to triazine herbicide is not mainly due to limited absorption and translocation or to the difference in metabolism, but is the result of biochemical changes at the site of metabolic activity, such as a loss of herbicide affinity for triazine binding site in the photosystem II complex of the chloroplast membrane. Genetical study showed that plastid resistance to triazine was wholly inherited through cytoplasmic DNA in the case of *Brassica campestris*.

Plant tissue culture method can be utilized as an alternate mean of herbicide screening and development of resistance variants to herbicides as suggested by Chaleff and Parsons. In this purpose, one should be certain that the primary target process is operational in cell culture. Further, there are a variety of obstacles in doing this type of research, particularly development of resistance source and its regeneration because cultured cells and whole plants represent different developmental state.

\*Key words: *geophyte, resistance, therophyte, Agrostis stolonifera, Brassica campestris, photosystem II complex.*

\* 慶北大學校 農科大學 農學科.

\* Dept. of Agronomy, Kyungpook National University, Taegu 635, Korea.

## 緒 論

雜草는 농업의 시작과 더불어人間과 함께 存在 해 왔으며 雜草防除에 대한 歷史를 살펴보면 6000 년이상 거의 變化를 보이지 않았으나 지금부터 약 40여년전 phenoxy herbicide (페녹시계 除草劑)가 開發된 이후로 지난 30여년동안 괄목할만한 發展이 일어났다. 이期間동안 약 200여종의 除草劑가 農業에 使用되게 되었으며 1950년에 除草劑의 使用量은 pesticide (농약) 總消費量의 5%를 차지하였던 것이 1976년에는 45%로 增加되었다. 世界의 除草劑 使用量의 統計를 보면 先進國의 除草劑 總消費量은 1ha당 약 1.0~1.5kg에 이르며<sup>9)</sup> 現在 여러 先進國에서는 이보다 훨씬 많은 量의 除草劑를 使用하고 있고 開發途上國인 우리나라의 除草劑 使用量은 1982년에 總農藥消費量의 약 38%나 차지하였다. (그림 1)

우리나라에서 除草劑 使用量은 1966년부터 1982년 사이에 약 351배나 增加하였다. (表 1) 이들은 대

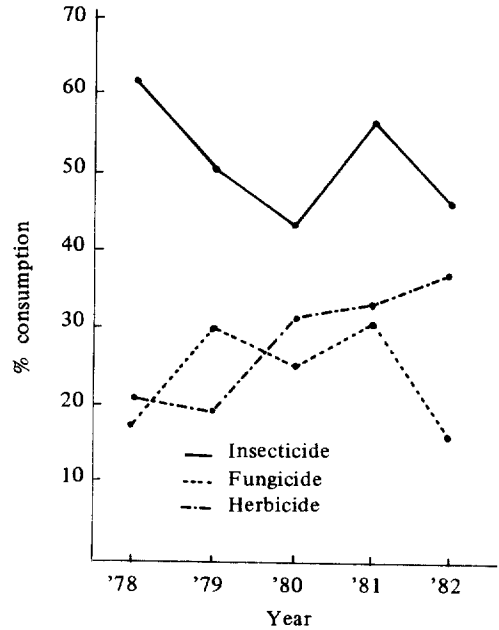


Fig. 1. Percentage of agricultural chemical consumption from 1978 to 1982.

Table 1. Herbicide use in Korea.

Year	Quantity <sup>1)</sup> (Prod. M/T)	Increase (1966 to 1982)	Effectiveness		
			Weed	Herbicide types	%
1966	123.0	—	Annuals	Single	100.0
1982	43,133.0	351 times	Annuals & perennials	Single & mixture	94.2 5.8

1) Source; Agrochemical Year Book (1983). Agri. Chemi. Industrial Association (Seoul, Korea)

개가 1년생 雜草에 有效한 除草劑이다. 더우기 經濟的으로 더많은 食糧을 生産하기 위해서 除草劑使用量의 增加는 불가피한 實情이다. 새로운 除草劑의 持續的인 開發로 말미암아 農業에 중요시되고 있는 200여종의 雜草群落에 큰 影響을 미친 것은 明確한 事實이다. 雜草가 불리한 環境下에서도 生態的으로 보다 잘 適應하는 것은 부분적으로는 여러種의 雜草가 가진 多倍體 特性에 起因한 것으로 설명할 수 있으며 進化論的인 測面에서 보면 多倍體의 잇점은 複對立遺傳子座에 의한 突然變異를 일으킬 加能성이 크

다는 것이며 多倍體 植物의 突然變異體는 二倍體 植物에서 생기는 대부분의 突然變異體와 같이 반드시 致死하지는 않는데 이것은 突然變異되지 않은 對立遺傳子가 作動할 수 있는 狀態로 남아있기 때문이다. 따라서 多倍體는 二倍體 植物에 비해 環境變化에 대한 植物의 適應力을 보다 增大시킬 수 있을 것이다. 한편, 雜草群落의 多樣性은 土壤이 種子 저장고 役割을 하며 緩衝能力을 갖고있기 때문에 維持되며 人間에 의하여 갑작스럽게 초래되는 環境變化의 影響을 일정시간 동안이나마 이겨낼 수 있게 하고 있다.

더우기 生命力을 가진 種子의 過多, 그들의 休眠性 出芽力 및 긴 壽命 등은 雜草群落內에서 多樣性이 維持 및 適應力을 增大시키는 것과 밀접한 關係가 있는 것으로 생각된다.<sup>15)</sup>

除草劑의 適用은 雜草群落의 變遷 및 除草劑에 對한 抵抗性을 지닌 植物의 發現과 같은 人間에게 有

益하지 못한 結果를 초래하고 있다. 雜草群落의 變化는 除草劑에 의한 種間選拔力에 따라 크게 影響을 받게 되고 除草劑에 의한 種內選拔力은 耕種方法의 變遷의 도움으로 除草劑에 對한 感受性程度의 差異를 誘發시키고 있다 (그림 2). 除草劑 使用이 “輪作”, “機械化”(로터리 耕耘의 增加 및 集約的인

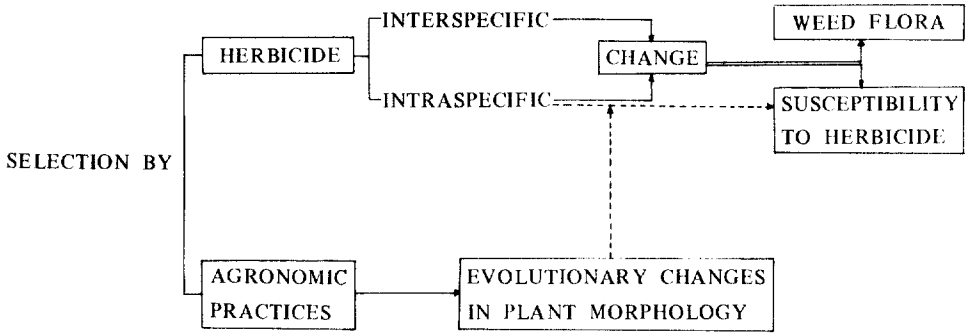


Fig. 2. Selective effect of herbicide on weed flora and susceptibility.

土壤耕耘), “多收穫 品種으로 인한 肥料使用의 增加,” “人力使用의 減少” 및 “機械的인 雜草方法의 變遷”(春耕 및 秋耕의 減少)과 같은 耕種要素와 함께 雜草群落의 遷移를 誘發시키는 주요한 原因이 되고 있다는 것은 잘 알려진 사실이다.

禾穀物栽培 選互의 現在趨勢는 全世界的으로 一般的인 樣狀인 것 같으며 이러한 傾向으로 말미암아 土壤表面의 耕作土內의 不利한 氣候條件 下에서 地下莖에 依해 살아남을려 하고있는 geophyte 형 보다는 오히려 種子로서 不利한 環境條件 下에서 살아남을려 하고 있는 therophyte 형 쪽으로, 즉 人間이 地球上에 처음으로 生存하기 시작할 무렵의 絶頂 植生에서 훨씬 동떨어진 方向으로 雜草群落의 遷移가 살아날 것으로 기대된다.<sup>15)</sup> 네덜란드내에서 雜草種의 變異에 關하여 研究한 것을 보면 雜草群落의 遷移 및 變化는 除草劑가 使用되기 前부터 일어나고 있었으며 geophyte (多年生 雜草)와 몇종의 therophyte (一年生 雜草)의 發生數는 減少하였으나 一般的으로 therophyte의 發生個體數의 構成化는 오히려 일정하였다고 報告하였다. 그러나 溫帶地方의 溫暖한 氣候條件下에 있는 근에서 올미 (Sagittaria pygmaea), 올챙이고랭이 (Scirpus juncoides), 벼물 (Sagittaria trifolia), 향부자 (Cyperus rotundus) 및 (Cynodon dactylon)와 같은 geo-

phyte가 問題雜草로 대두되고 있는데 이것은 一年生 雜草에 有效한 除草劑의 連用으로 防除가 쉬운 一年生 雜草에 防除되었기 때문이 아닌가 생각된다. 그러나 雜草發生 頻度로 보면 一年生에 속하는 therophyte가 아직까지 韓國, 日本에서는 優占草種으로 나타나고 있다. 雜草學者들은 除草劑에 對한 雜草의 耐性을 重要한 問題로 다루지 않았으나 昆蟲學者와 植物病理 學者들은 지난 30여년동안 農藥抵抗性에 대해 많은 研究를 해 왔다.

同一除草劑의 連用은 耐性을 지닌 雜草의 優占 및 侵入를 가져왔으며 土壤, 氣象要素, 耕種方法, 使用되고 있는 作物의 種類에 따라 同一한 雜草 가운데서도 抵抗性을 지닌 生態型이 몇몇 雜草種에서 發生하였다는 報告가 있다. 感受性과 抵抗性을 지닌 生態型間의 뚜렷한 差異를 認定하게된 것은 최근의 일이다. 또한 除草劑에 對한 同一種內의 個體間에도 서로 다른 反應은 雜草뿐 아니라 作物에도 나타나는 것으로 알려져 있다.

이 論文은 除草劑에 대한 抵抗性의 發現, 性質, 特性 및 作用機作과 除草劑抵抗性의 農業의 利用 및 組織培養을 통한 除草劑 抵抗性의 發現 등에 關해서 重要한 研究結果들을 발췌 檢討하고 要約하는데 目的을 두었다.

## I. 除草劑에 대한 植物의 抵抗力

1. 抵抗力의 發現: 殺蟲劑와 殺菌劑에 對한 害蟲 및 病原菌의 抵抗力에 對해서는 除草劑에 對한 抵抗力보다도 훨씬 이 前에 報告되었으며 殺蟲劑 抵抗力은 1908 年에 *Aspidibtas perniciosus* (San Jose Scale) 變種의 lime sulfur에 對한 抵抗力이 밝혀짐으로서 최초로 報告 되었다.<sup>23)</sup> 最近 調査에 따르면 처음에는 效果의 이었던 殺蟲劑에 對하여 428 종의 昆蟲類가 一種 또는 그 이상의 殺蟲劑에 對한 抵抗力을 나타냈다고 報告하였으<sup>11, 12)</sup> 殺菌劑에 對한 植物病原菌의 抵抗力은 1940 年에 처음으로 報告되었다.

최초로 報告된 除草劑에 對한 耐性은 2,4-D [2,4-dichlorophenoxy acetic acid]에 對한 겨이삭 (*Agrostis stolonifera*) 이었다.<sup>1)</sup> 그 이후로 여러종의 雜草 및 作物의 生態型들이 2,4-D<sup>8, 18, 36, 41, 42)</sup> Dalapon [2,2-dichloro propionic acid]<sup>5, 14, 32, 34)</sup> TCA [Trichloro acetic acid]<sup>17)</sup> EPTC [S-ethyl dipropylthio carbamate]<sup>22)</sup> Glyphosphate [N-(phosphono methyl)-glycine]<sup>40)</sup> Siduron [1-(2-methyl cyclo hexyl)-3-phenyl urea]<sup>35)</sup> 및 Amitrol [3-amino-S-triazole]<sup>37)</sup>에 對하여 耐性을 나타내는 것으로 밝혀졌다. Triazine에 對한 耐性은 처음에는 感受性을 보이던 많은 雜草種에서 發生되었다고 報告된 바 있다. 1970 年에 Ryan은 *Senecio vulgaris*에 防除效果가 탁월한 Simazine을 여러해 동안 連用함으로써 Simazine 處理에 依해서 防除가 되지않는 種內低抗성을 지닌 *Senecio vulgaris*의 生態型에 對하여 처음으로 報告하였다.<sup>33)</sup> Triazine에 抵抗力인 生態型은 명아주 (*Chenopodium album*)<sup>3)</sup> 돼지풀 (*Ambrosia artemisiifolia* L.)<sup>26)</sup> 눈비름 (*Amaranthus retroflexus* L.)<sup>26)</sup> 및 유채 (*Brassica Campestris*)<sup>21)</sup>와 같은 廣葉雜草나 作物에서도 發現되었으며 現在까지 18 屬에서 30여 종의 雜草가 triazine계 除草劑에 對하여 抵抗力을 나타내는 것으로 알려져 있다. 除草劑에 對한 同一草種內의 個體間에 多樣한 差異를 보이는 것은 皮層의 두께나 軟毛의 有無, 直立성과 薔薇性的의 生長習性, 發芽時期 등과 같은 生理-生態的인 特性의 相異함에 따라 發現되기도 하나 야생당근 (*Daucus carota*)의 生態型은 外貌로서는 서로간에 區別이 되지않는 것도 있다.

2. 抵抗力의 特徵: 除草劑에 對한 雜草의 抵抗力 發現은 殺蟲 및 殺菌劑에 對한 害蟲과 病菌의 抵抗力의 發生보다 훨씬 느릴 뿐만아니라 크게 門題가 되지않는 것은 매우 다행한 일이며 이와같이 抵抗力 發生이 느리며 門題性이 적은 것은 다음과 같은 理由때문으로 思料된다. (1) 雜草는 繁殖을 하기 위해서 긴 生長期間이 必要하며 一年에 一回의 生活環을 갖고 있다. (2) 雜草는 昆蟲 및 病菌과 같이 자유롭게 옮겨다니지 못한다. (3) triazine에 對한 대부분의 抵抗力이나 여타 雜草에 對한 抵抗力은 대개가 母性遺傳에 依해서 일어나며 花粉에 의해서는 遺傳이 되지않는 점이 있다. (4) 여러종의 除草劑의 組合使用, 同一效果를 가진 除草劑의 選擇的 使用, 輪作 및 耕耘整地法에 따라 抵抗力 雜草의 發生이 지연되고 抑制될 뿐만아니라 抵抗力 雜草의 發生을 抑制시킬 수도 있다. (5) 抵抗力을 나타내는 雜草의 種子는 土壤속에 多量存在하고 있는 정상적인 感受性 種子和 혼합되므로 密度가 묽어지며 한편 모든 草種의 種子和 競爭을 하게된다. (6) 抵抗力을 지닌 雜草는 同一種의 感受性 生態型에 比하여 競爭力이 훨씬 적은 것으로 믿어진다.<sup>20)</sup>

Triazine에 抵抗力 또는 感受性을 보이는 雜草種은 다음과 같은 몇가지 共通的인 特性을 가지는 것으로 알려져 있다. (1) 草本性 一年生 雜草임 (2) 최소한으로 부분적인 自家受精이 가능함 (3) 發育이 빨라서 成熟이 빨리됨 (4) 정상적인 生態型은 triazine에 對하여 感受性이 크다

Triazine에 對하여 重要한 特性을 좀더 살펴보면 다음과 같은 것이 있다. (1) triazine에 對한 抵抗力 生態型은 일반적으로 모든 S-triazine계통의 除草劑에 抵抗力을 지닌다. (2) triazine에 對한 抵抗力 生態型은 triazine을 단독으로 여러해동안 連用한 地域에서 주로 發生한다. (3) triazine에 對한 抵抗力 生態型은 triazine 除草劑를 최초로 처리한 雜草集團에서 가장적게 發生 하였다. (4) triazine에 對해 抵抗力을 나타내는 雜草種은 triazine이 아닌 다른 除草劑에 아주 민감하며 防除도 容易할 뿐만아니라 抵抗力도 매우 낮다. (5) 일단 抵抗力 植物體가 생겨서 어떤 地域에 만연하게 되면 抵抗力 雜草를 완전히 拔本塞源하는 것은 不加能하게 된다. (6) 여러 耕種要素 및 生態的 要素도 除草劑와 作物間에 抵抗力 發現에 影響을 미치는 것 같다. 光合性 (특히 PS II)을 抑制하는 除草劑는 葉綠體에 한곳 이상의 結合占을 갖고 있는 것 같다. (8) 除草劑가 抵抗力 發現

에 直接的인 原因이라 든지 感受性 雜草集團에 어떤 突然變異를 일으킨다는 事實에 대해 明確한 證據는 아직 없다.<sup>20)</sup>

3. 除草劑에 對한 植物의 抵抗性의 作用機作: 同一種의 雜草의 生態型間에 나타나는 除草劑에 對한 植物抵抗性 差異는 第一次의 作用機作占에 到達하는 除草劑 濃度 및 毒性을 지닌 除草劑 代謝物質에 影響을 미치는 形態-生理的 差異에 依해서 說明될 수 있다. 除草劑의 吸收 및 代謝의 差異가 種間에 나타나는 作物耐性을 흔히들 說明하고 있다.<sup>6,13)</sup> 그러나 最近의 triazine 除草劑에 抵抗性을 나타내는 많은 雜草 生態型的 發現은 除草劑 吸收, 移行 및 代謝作用의 差異에만 起因한 것이 아니고<sup>28,29,30)</sup> 作用占部位가 生化學的으로 變化된 結果로 發現된 것 임을 시사하고 있다.

葉綠素 및 光合成의 電子傳達系의 酵素 등은 thylakoid 膜內에 위치하고 있으며 thylakoid는 電子傳達과 光磷酸化에 必要한 光合成 明反應의 特異한 機能을 수행하는 蛋白質과 機能이 確實치 않는 脂質로 構成되어 있다. 光合成의 明反應에는 2가지 重要한 段階가 있는데 첫째는 물의 解離로부터 發生된 電子는 일련의 酵素 등으로 構成되어 있는 光合成系 II (PS II)를 통하여 프라스토크논 (PQ) 分子로 傳達된다. 또다른 酵素 複合體인 光合成系 I (PS I)은 프라스토크논 풀(pool)로부터 電子를 分離하여 NADP에 傳達하며 ATP 合成을 觸媒한다(그림 3)

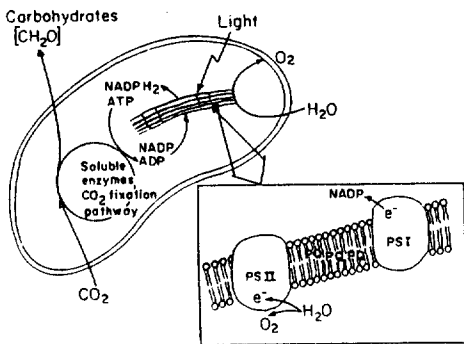


Fig. 3. Structural compartmentalization of chloroplast photosynthetic functions. The chlorophylls and enzymes of photosynthetic electron transport are localized in the thylakoid membranes. (Adapted from Arntzen et al. 1982)

Atrazine 이나 diuron 의 第一次 作用占은 光合成

系 II (PS II)의 作用을 抑制한다는데 對한 많은 報告가 있다.<sup>25,27)</sup>

Triazine 除草劑의 受容體는 葉綠體膜에 存在하는 것으로 알려져 있으며 酵素에 依해 葉綠體膜의 폴리펩타이드 (polypeptide) 變化를 통해서 受容體의 性質 및 여타의 膜의 構成要素와 相互作用을 할 수 있음을 立證하였다. 트립신에 의한 Thylakoid의 蛋白質의 分解는 葉綠體膜의 蛋白質을 選擇적으로 變化시킬 수 있음을 立證할 수 있었다. 이와같은 事實은 Thylakoid 膜의 變型이 光合成系 II (PS II)가 關여한 프라스토크논은 물의 電子傳達을 防禦하며, B란 apoprotein의 選擇的 分解喪失로 因하여 除草劑 結合部位가 同時에 喪失된다는 것을 立證해주고 있다(그림 4).

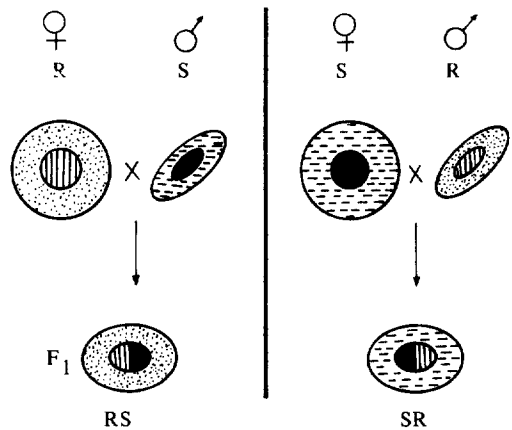


Fig. 4. Diagrammatic scheme of reciprocal crosses between triazine resistant (R) and susceptible (S) biotypes of *B. compestris*. The two reciprocal F<sub>1</sub> hybrids (RS and SR) have similar nuclei but different cytoplasm. The cytoplasm of the F<sub>1</sub> is similar to that of female parent (Adapted from Machado and Bandeen, 1982)

여러 雜草種이 triazine 除草劑에 對해서 抵抗性을 나타내었고 지금까지의 調査된 모든 경우에 있어서 이들 抵抗性을 지닌 生態型的 發生은 葉綠體膜의 光合成系 II (PS II)의 複合體에 triazine 이 結合하는 部位에 除草劑와의 親化力을 喪失시켰기 때문에 일어나는 것으로 믿어진다.

이런 特性을 지닌 形質은 感受性 雜草와 抵抗性

雜草生態型間에 相互交雜을 했을때 母性遺傳을 하고 있는 事實이 밝혀졌으며<sup>2)</sup> 이것은 葉綠體 계층의 變異로 抵抗性 植物을 出現시킬 수 있음을 의미한다. Triazine 에 azido가 결합했을시 光親和力 및 蛋白質 分解酵素 trypsin에 對한 感受性 檢定은 葉綠體의 32 ~ 34 kilodalton의 폴리펩타이드가 triazine 受容體 蛋白質을 提示하고 있으며 이것은 triazine에 抵抗性인 雜草生態型 間에서 遺傳的으로 變경될 수 있음을 시사해주고 있다.<sup>2)</sup>

대두, 옥수수 및 토마토와 같은 作物의 triazine계 除草劑에 對한 耐性的 遺傳은 한개의 核遺傳子에 의해서 支配되는 것으로 알려 졌다. 유채 (*Brassica campestris* L.)의 atrazine에 대한 抵抗性인 遺傳型과 感受性인 여러종의 遺傳型間의 相互交雜과 여교잡을 통한 遺傳分析은 triazine계 除草劑에 대한 抵抗性이 母植物의 細胞質 DNA를 통하여 遺傳됨을 報告하였다.<sup>21)</sup>

여러종의 triazine계 除草劑에 대한 感受性 및 抵抗性 生態型은 다음과 같은 方法들에 의해서 同定할 수 있다. (1) 圃場과 溫室에서 各各 除草劑를 處理하여 植物의 枯死與否 檢定比較 (2) atrazine에 노출된 植物의 형광측정 (3) 葉綠體를 유리시켜서 明反應의 阻害與否 檢定<sup>31)</sup> (4) 잎에서 窒酸還元酵素의 活性測定<sup>10)</sup> (5) 光合成率 測定<sup>29)</sup> (6) 잎의 일부를 除草劑 溶液에 침적 測定<sup>16)</sup> 등을 들 수 있다.

4. 除草劑에 對한 植物抵抗性的 農業的 利用: 抵抗性的 作用機作에 대한 研究는 農業門題 解結에는 별로 寄與하지도 못하였으며 適用하기도 어려운 것으로 생각하여 왔었다. 除草劑 使用으로 말미암아 雜草群落의 遷移와 除草劑에 對한 抵抗性 植物의 出現과 같이 다소 바람직하지 못한 效果도 發生되었지만 總體的으로 보면 除草劑 使用은 農業에 有益한 效果를 가져왔다고 믿어진다. 除草劑 使用으로 야기되는 바람직하지 못한 效果나 特徵은 輪作 및 除草劑의 交互 使用 또는 除草方法의 變化 등으로 極小化시킬 수 있다. 또 한편으로 抵抗性 雜草의 發現은 抵抗性 因子를 人間에게 利益을 가져다 주는 經濟作物에 轉移시킬 수 있는 可能性을 시사 해주고 있다. 除草劑에 대한 抵抗性 植物을 開發하기 위한 研究가 많이 시도 되었으며 triazine에 抵抗性인 因子를 經濟作物에 轉移시키는 作業이 현재까지 成就되지는 않았지만 하나의 育種目標가 될 수 있다.

최근에 triazine에 抵抗性을 가진 유채 (*Brassica compestris*)를 利用한 遺傳 育種研究에 依해

서<sup>21)</sup> 경지종자 및 순무 (ructabaga)와 같은 triazine에 抵抗性인 植物의 開發에 關한 研究에 많은 進展이 이뤄지고 있다. 한편 triazine에 대한 명아주의 抵抗性 因子를 사탕무우에, 까마중 (*Solanum nigrum*)의 抵抗性 因子를 감자에 轉移시키는 研究는 매우 흥미있을 뿐만아니라 實踐可能한 것으로 믿어진다. 除草劑를 處理하여 抵抗性 개체를 選拔하는 研究는 많이 시도되어 졌으며 單細胞 培養이나 植物組織 培養을 통하여 抵抗性을 지닌 個體를 選拔하는 研究는 상당히 進行되고 있다. 가까운 장래에 組織 培養技術에 依해 除草劑에 抵抗性을 가진 品種의 商業的 利用이 可能해 질 것으로 믿어진다. 더욱이 原形質融合, DNA 再組合 및 기타 遺傳工學과 같은 生物工學의 急進的인 發展에 따라 有用한 形質을 作物에 轉移시키는 作業이 可能해 질 것으로 믿어진다. 그러나 除草劑에 抵抗性을 나타내는 作物은 극소수의 作物에만 볼 수 있으며 단순한 遺傳을 하고 있고 耐性에 대한 變異幅이 작기때문에 除草劑에 抵抗性 植物 開發을 위한 育種은 廣範하게 適用되기는 어려운 실정이다. 금후로 除草劑 抵抗性을 農業에 有利하게 利用할 수 있느냐 없느냐는 것은 전적으로 研究者의 努力에 달려 있음을 強調해 둔다.

## II. 植物組織 培養을 통한 除草劑 抵抗性

1. 除草劑 耐성과 關連된 植物細胞 培養의 重要性: 전형적으로 植物組織의 無菌 小片을 無機監類,비타민, 植物 호르몬 및 糖을 含有한 固體 培地에서 培養하면 增殖되어 細胞의 有機體 덩어리인 켈루스가 形成된다. 켈루스는 어떤 植物의 組織에서 든지 形成될 수 있으며, 分裂組織이 分化 되지 않고 增殖된 덩어리를 말한다. 細胞懸濁 培養은 일반적으로 未分化된 켈루스차 小片을 液體 培地에 옮겨서 培養기간 동안 震盪시키는 것이며, 液體 培地의 震盪作用으로 接種한 켈루스로부터 細胞가 점차로 分離되어 진다. 그러나 懸濁 培養으로 接種한 켈루스로부터 單細胞가 완전히 분리 되지 않으며, 完全한 懸濁 培養이나 培養細胞로부터 植物體를 용이하게 얻기 위해서는 培地의 構成成分을 變化시켜야 한다. 懸濁細胞와 완전한 細胞에 適切한 酵素處理를 함으로서 細胞壁을 除去하고 原形質體를 얻을 수 있다.

일반적으로 培養된 細胞 集團에는 어떤 特性面 있어서 나머지 細胞集團과는 다른 自然發生的으로 生成된 變異體가 포함되어 있는데 이와같은 現象은 突

然變異의 結果 일수도 있고 아닐수도 있다.<sup>24)</sup> 組織 體 培養을 함으로서 二倍體 細胞에서 나타나지 않는 培養을 通하여 半數體 細胞의 培養이 可能해지며<sup>19)</sup> 半數 劣性 突然變異의 選抜이 용이 하게된다. 그러나, 二

Table 2. Herbicide - tolerant variants selected in plant cell cultures.

Herbicide	Species	Selection method	Stability <sup>a)</sup>	Regeneration	Phenotype expressed in plants	Inheritance
2,4 - D	Tobacco	Stepwise in callus culture	No	Yes	?	?
	Carrot	Treatment of suspension followed by planting (repeated several times)	Yes	No	-	-
Propham	Tobacco	Mutagenesis of protoplasts and plating on selective medium	?	Yes	Yes	?
Phenmedipham	Tobacco	Mutagenesis of leaves, herbicide treatment, then <i>in situ</i> selection of green islands	Yes	Yes	Yes	Yes
Asulam	Rapeseed	Sustained treatment of white callus	Yes	No	-	-
Paraquat	Tobacco	1. Callus on selective medium 2. Mutagenized callus on selective medium 3. Stepwise selection in callus 4. Plating of suspensions on selective medium	Yes	Yes	Yes	?
Picloram	Tobacco	Plating of suspension on selective medium	Yes	Yes	Yes <sup>b)</sup>	Yes
Bentazon	Tobacco	Mutagenesis of leaves, herbicide treatment, then <i>in situ</i> selection of green islands	Yes	Yes	Yes	Yes
Amitrole	Tobacco	Sustained treatment of green callus	Yes	Yes	?	?
		Treatment of suspension followed by selective plating	Yes	Yes	?	?

a) Retention of tolerance in the absence of the herbicide

b) Phenotype expressed in callus derived from regenerated plants.

Data adapted from Meredith and Carson (1982).

倍體 細胞에서 突然變異의 發生은 일반적으로 기대되는 頻度보다 훨씬 높게 나타나며 單獨 突然變異 (Single mutation) 가 體細胞의 再組合에 依해서 同型接合體가 된다.<sup>44)</sup>

細胞培養에 依해서 同一 種의 遺傳子型 間에 除草劑에 對한 耐性的의 差異는 명아주 (*Chenopodium album*) 의 抵抗性 및 感受性을 나타내는 生態形을 異型接合 細胞培養을 通해 triazine 에 抵抗性인 遺傳子型을 얻어서 細胞培養을 通해 維持할 수 있다.<sup>45)</sup> 細胞培養을 通해 選拔된 어떤 形質은 分化된 植物體에서도 그대로 保存될 뿐만 아니라 遺傳的으로 子孫에 까지 轉移된다는 報告가 많이 있다 (表 2) 細胞代謝 보다는 分化된 構造에 特徵을 둔 耐性이나 抵抗性은 細胞培養에서는 表現되지 못한다.<sup>38)</sup>

植物組織 培養에서 나타나는 除草劑 抵抗性 에는 여러가지 形態가 있는데, 細胞集團에서 一時的인 生理的 變異에 依해서 생기는 抵抗性을 비롯하여 培養細胞로부터 分化된 植物體에 나타나고 遺傳的으로 子孫까지 轉移되는 영속적인 遺傳變異가 있으며 다음과 같은 形態가 있다: 1) 培養된 細胞에서 나타나나 除草劑가 없는 培地에서 一世代 以上 繼代培養하게 되면 그 特性을 잃게된다. 2) 除草劑가 含有되어 있지 않는 培地에서 一世代 以上 培養 하더라도 抵抗性이 維持된다. 3) 除草劑가 含有되어 있지 않는 狀態에서 抵抗性은 安定하며 分化된 植物體에서 誘導된 培養細胞에서 다시 分化한 植物體에서도 耐性이 維持된다. 4) 抵抗性은 매우 安定하여 分化되는 과정에서도 保有되며 植物體의 子孫에게로 遺傳된다. 네번째와 같은 除草劑에 對한 耐性 形態는 遺傳的 根據가 確實하며 抵抗性 遺傳樣式이 確立되어 있기 때문에 除草劑에 抵抗性을 가진 作物의 育種事業에 이용할 수 있다. 세번째 形態의 抵抗性은 榮養繁殖을 하는 作物에 이용할 수 있는데 抵抗性 形質의 遺傳的 轉移는 기대할 수 없으며 安定性이 必須的으로 요구된다.

原形質 融合持術은 적당한 條件下에서 同定된 有用 形質들을 結合시키는 方法들 中에서 가장 有望한 方法中의 하나가 될 것이다. 體細胞의 雜種植物이 近緣種의 原形質融合體로부터 分化되어진 예는 많다.<sup>39)</sup> 體細胞 雜種交雜法은 앞으로 有性生殖의 雜種이 不可能할 때 어떤 種에서 다른 種으로 遺傳情報를 轉移시키는 代替 方法으로 利用될 수 있을 것이다.

2. 除草劑 抵抗性 突然變異體의 選拔法: 그림 5 는 除草劑 抵抗性 담배 突然變異體를 試驗管内에서

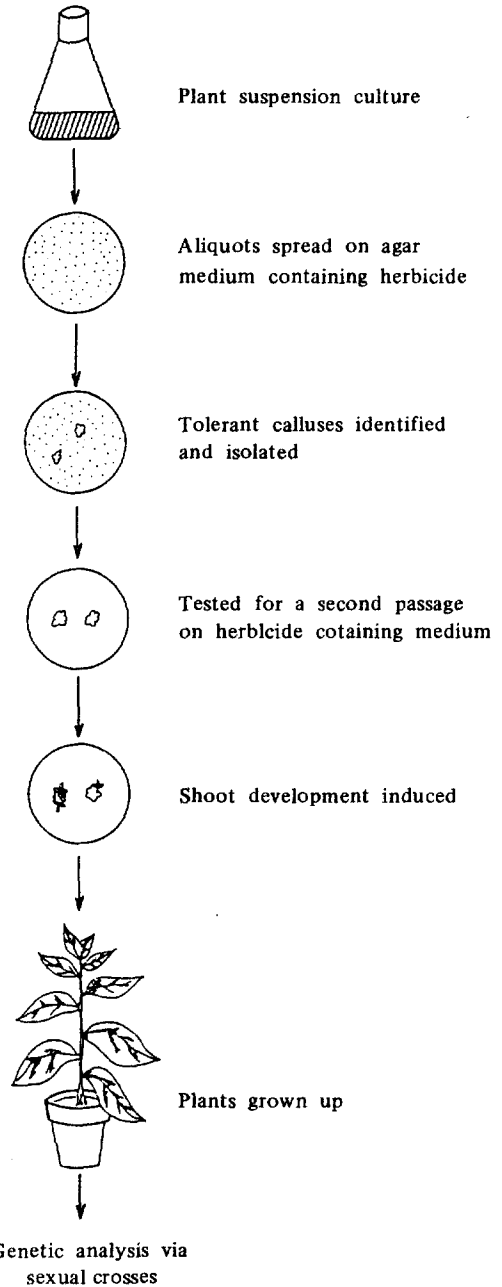


Fig. 5. Procedure for selection of herbicide tolerant plant mutant in vitro

選拔하기 위하여 Chaleff 와 Parsons 에 의해 提案된 選拔 方法이다. 첫째로 현탁한 담배 細胞를 除草劑가 함유되어 있는 agar 培地에 移植하여 일정 기간동안 培養하게 되면 細胞가 자라면서 Colony를 形



成하게 된다. 여기서 形成된 細胞 Colony를 分離하여 다시 除草劑가 함유되어 있는 agar培地에 移植하여 일정 기간동안 培養하게 되면 細胞가 자라면서 Colony를 形成하게 된다. 여기서 形成된 細胞 Colony를 分離하여 다시 除草劑가 함유되어 있는 培地에서 繼代培養해서 植物體를 分化 誘導시킨다.

이와 같이 分化된 植物과 正常的인 植物間에 交雜을 하여 育成된 植物體로부터 遺傳分析을 한다.<sup>7)</sup> 植物細胞 培養에서 培養된 細胞는 여러가지의 分化된 機能이 없기 때문에 除草劑 抵抗性 個體를 選抜하는 것은 매우 複雜한 것으로 알려져 있다. 예를들면, 대부분의 培養된 細胞는 光合成이 없으며 蒸散作用이나 物質의 轉移도 일어나지 않는다. 光合成을 阻害하는 除草劑 등은 從屬營養體인 細胞培養에는 抑制效果가 없을 것이다. 그럼에도 불구하고 第一次의 目標機能이 결여된 경우에 除草劑가 細胞培養을 抑制시키는 것은 아마도 二次 作用機작을 抑制시키므로 연유된 것이 아닌가 思料된다.<sup>24)</sup>

細胞培養을 통하여 除草劑 抵抗性 選抜을 研究키 위하여는 細心한 注意가 必要하며 細胞培養에서도 除草劑의 一次의인 作用機작이 作動된다는 事實을 確實히 한 年後에야 選抜에 著手하여야 할 것이다. 또한 除草劑의 濃度도 重要하며 觀察된 細胞培養의 抑制가 일차적으로 除草劑에 起因된 效果라고 確證하기 위해서는 抑制效果를 나타낼 수 있는 範圍內에서 가장 낮은 除草劑 濃度가 使用되어져야 할 것이다. 高濃度의 除草劑를 處理하게 되면 除草劑의 원래作用機作과는 전혀 關係없는 다른 抑制效果를 招來하게 될 것이다.<sup>24)</sup> 植物 細胞培養과 完全한 植物體는 각각 獨특한 遺傳子 發現에 의해서 서로 相異한 發育段階를 보인다는 것이다. 많은 遺傳子가 細胞培養이나 完全한 植物體에서 發現되지만 遺傳子 發現이란 어느 한쪽에 국한되어 發現되는 遺傳子도 많이 存在한다는 것은 틀림없는 사실이다. 除草劑抵抗性을 나타내는 突然變異는 培養細胞에서 發現되는 어떤 遺傳子에 依해서 생기는 것이 確實하며 抵抗性 形質이 分化된 植物에 전해진다면 이 遺傳子는 分化된 完全한 植物體의 特정한 組織에서 發現되어야 할 것이다. 分化된 植物體에서 變異된 形質이 喪失되고 그 植物體에서 誘導된 培養細胞에서는 다시 變異體의 形質이 다시 나타나는 것은 遺傳子 發現에 差異가 있음을 示 해주는 것이다.<sup>25)</sup> 현재로서는 培養細胞로부터 植物體를 分化시키는 것은 特定植物體에 局限되어 있지만 現在의 業績을 바탕으로 알

으로 더 많은 勞力을 기울인다면 여러種의 植物體로부터 細胞培養을 통한 除草劑 抵抗性 變異種을 얻게 될 것이다.

## REFERENCES

1. Albercht, H.R. 1947. Strain difference in tolerance to 2,4-D in creeping bent grasses. J. Am. Soc. Agron. 39: 163-165.
2. Arntzen, C.J., H. Nakatani, K. Satoh, K.E. Steinback and L. McIntosh. 1982. Herbicide binding site analysis: Characterization of a chloroplast-encoded 32-34 kilodalton polypeptide in triazine-susceptible and resistant chloroplast. The Fifth International Congress of Pesticide Chemistry (IUPAC). Aug. 24-Sept. 4, 1982. Tokyo, Japan, Abstract: IVd-6.
3. Bandeen, J.D. and R.D. Mc Laren. 1976. Resistance of *Chenopodium album* L. to triazines. Can. J. Plant Sci. 56: 411-412.
4. Blein, J.P. 1980. Mise en culture de cellules de jeunes plantes de *Chenopodium album* sensibles ou résistantes a l'atrazine, *Physiol. Vege.*, 18: 703.
5. Bucholtz, K.P. 1958. Variations in the sensitivity of clones of quackgrass to dalapon. Proc. 15th North Cent. Weed Control Conf. p. 18-19.
6. Castefranco, P., C.L. Foy, and D.B. Deutsch. 1961. Non-enzymatic detoxification of 2-chloro-4,6-bis (ethylamino)-s-triazine(Simazine) by extracts of *Zea mays*. Weeds 9: 580-591.
7. Chaleff, R.S. and M.F. Parsons. 1978. Direct selection in vitro for herbicide-resistant mutants of *Nicotinons tabacum*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 75: 5104.
8. Devine, T.E., R.E. Seaney, D.L. Linscott, R.D. Hagin, and N. Barace. 1975. Results of breeding for tolerance to 2,4-D in birds-foot trefoil. Crop Sci. 15: 721-724.
9. FAO, 1978 FAO Production Yearbook, FAO Stat. Ser. No. 15: 32.
10. Finke, R.L., R.L. Warner and T.J. Muzik. 1977. Effect of herbicide on in vivo nitrate and nitrate

- reduction. *Weed Sci.* 25: 18-22.
11. Georghiou, G.P. and C.A. Tayler. 1977. Genetic and biological influences in the evolution of insecticide resistance, *J. Econ. Entomol.*, 70: 319-323.
  12. Georghiou, G.P. and C.A. Tayler, 1977. Operational influences in the evolution of insecticide resistance. *J. Econ. Entomol.*, 70: 653-658.
  13. Hamilton, R.H. 1964. Tolerance of several grass species to 2-chloro-s-triazine herbicides in relation to degradation and content of benoxazinone derivatives. *J. Agric. Food. Chem.* 12: 14-17.
  14. Hamilton, K.C. and H. Tucker. 1964. Response of selected and random plantings of Johnsongrass to dalapon. *Weeds*: 12: 220-222.
  15. Hass, H. and J.C. Streibig. 1982. Herbicide resistance in plant. A. Wiley-Interscience Publication. New York. p. 57-64.
  16. Hensley, J.R. 1981. A method for identification of triazine resistant and susceptible biotypes of several weeds. *Weed Sci.* 29: 70-73.
  17. Hilton, H.W. 1957. Herbicide tolerant strains of weeds. *Hawaiian Sugar Plant. Assoc. Annu. Rep.*, 69.
  18. Hodgson, J.M. 1970. The response of Canada thistle ecotypes to 2,4-D, amitrole, and intensive cultivation. *Weed Sci.* 18: 253-255.
  19. Keller, W.A. and G.R. Stringam. 1978. Production and utilization of microsopere-derived haploid plants, in *Frontiers of Plant Tissue Culture 1978*. T.A. Thorpe (Ed.), International Association for Plant Tissue Culture, Calgary, Alberta, p. 113.
  20. Le Baron, H.M. and J. Gressel. 1982. Herbicide resistance in plant. A. Wiley-Interscience Publ. New York. p. 353-355.
  21. Machado, V.S. and J.D. Bandeen. 1982. Genetic analysis of chloroplast altazine resistance in *Brassica campestris*-cytoplasmic inheritance. *Weed Sci.* 30: 281-285.
  22. Martin, A.R. and F.W. Roeth. 1978. Shattercane control in problem area. *Proc. 33th North Cent. Weed Control Conf.* p. 108-110.
  23. Melander, A.L. 1964. Can insects become resistant to sprays? *J. Econ. Entomol.*, 7: 167-171.
  24. Meredith, C.P. and P.S. Carlson. 1978. Genetic Variation in cultured plant cells, in *Propagation of Higher Plants through Tissue Culture*, K.W. Hughes, R. Henke, and M. Constantin (Eds.), U.S. Dept. of Energy, Knoxville, Tenn., p. 166.
  25. Moreland, D.E. 1980. Mechanisms of action of herbicides. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31: 597-638.
  26. Peabody, D. 1973. Aatrex tolerant pigweed found in Washington. *Weeds Today*: 4: 17.
  27. Pfister, K. and C.J. Arntzen. 1979. The mode of action of photosystem II. specific inhibitors in herbicide resistant weed biotypes. *Z. Naturforsch.* 34c: 996.
  28. Radosevich, S.R. and A.P. Appleby. 1973. Studies on the mechanism of resistance to simazine in common groundsel. *Weed Sci.* 21: 497-500.
  29. Radosevich, S.R. and O.T. Devilliers. 1976. Studies on the mechanism of s-triazine resistance in common groundsel. *Weed Sci.* 24: 229-232.
  30. Radosevich, S.R. 1977. Mechanism of atrazine resistance in lamb quarters and pigweed. *Weed Sci.* 25: 316-318
  31. Richard, E.P., J.R. Gross, C.J. Arutzen, and F.W. Slife. 1979. Fluorescence as a tool for monitoring in vitro and in vivo photosynthetic injury by atrazine and diuron. *Weed Sci. Soc. Amer. Abstr.*, p. 76.
  32. Roche, B.F. and T.Z. Muzik. 1964. Ecological and physiological study of *Echinochloa crus-galli* (L.). Beauv. and response of its biotypes to sodium 2,2-dichloropropionate. *Agro. J.* 56: 156-160.
  33. Ryan, G.I. 1970. Resistance of common groundsel to simazine and atrazine. *Weed Sci.* 18: 614-616.
  34. Santhemann, P.W. and J.A. Meade. 1961. Variation in morphological characteristics and dalapon susceptibility within the species *Setaria lutescense* and *S. faberri*. *Weed Sci.* 20: 167-169.
  35. Schooler, A.B., A.R. Bell and J.D. Nalewaja.

1972. Inheritance of siduron tolerance in foxtail barley. *Weed Sci.* 20: 167-169.
36. Sexsmith, J.J. 1964. Morphological and herbicide susceptibility differences among strains of hoary cress. *Weeds* 12: 19-22.
37. Smith, L.W., D.E. Bayer, and C.L. Foy. 1968. Metabolism of amitrole in excised leaves of Canada thistle ecotypes and bean. *Weed Sci.* 16: 523-526.
38. Uchiyama, T. and N. Ogasawara. 1977. Disappearance of the cuticle and wax in outermost layer of callus cultures and decrease of protective ability against microorganisms, *Agric. Biol. Chem.*, 41: 1401.
39. Vasil, I.K., M.R. Ahuja, and V. Vasil. 1979. Plant tissue cultures in genetics and plant breeding, *Adv. Genet.*, 20: 127.
40. Westra, P. and D.L. Wyse. 1978. Physiology, edaphic factors and control of specific weeds. *Proc. 30th North Cent. Weed Control Conf.* p. 106-109.
41. Whitehead, C.W. and C.M. Switzer. 1963. The differential responses of strains of wild carrot to 2,4-D and related herbicides, *Can. J. Plant Sci.*, 43: 255-262.
42. Whiteworth, J.W. and T.J. Muzik. 1967. Differential response of selected clones of bindweed to 2,4-D. *Weeds* 15: 275-280.
43. Widholm, J.M. 1978. Regeneration of plants from 5-methyltryptophan-resistant tobacco cell cultures. *Abstr. 4th Int. Congr. Plant Tissue Cell Cult.* Calgary, Alberta, p. 138.
44. Williams, K.L. 1976. Mutation frequency at a recessive locus in haploid and diploid strains of a slime mould, *Nature (Lond.)*, 260: 785.