

麥類의 寒害와 耐凍性에 關하여

南潤一* · 延圭復* · 具本哲*

Nature of Cold Injury and Resistance in Wheat and Barley

Yooun Il Nam*, Kyu Bok Youn* and Bon Cheol Koo*

ABSTRACT

There are several meteorological stresses in the winter cereal crops. Among these stresses, cold injury is one of the most important stresses for wheat and barley production in Korea.

The reduction in grain yield of the wheat and barley due to cold injury has occurred almost every year in Korea.

The objective of the study was to get the basic information in relation to the cold injury and to detect the method minimizing the damage of cold injury.

When the air temperature was the ranges of -13°C to -15°C, the soil temperature at the crown part of the plant was very stable, whereas in the ranges of -2°C to -3°C the soil surface temperature was more unstable and cold than air and subterranean temperatures.

The different parts of the plant in wheat and barley possess the different levels of cold hardiness. In comparison to the cold hardiness of plant parts, the leaf and crown are the less sensitive to cold injury than root and vascular transitional zone.

The type and extent of stress is determined by the redistribution pattern of water during freezing. These types from freezing processes were three types: a) Equilibrium freezing pattern b) Non-equilibrium freezing pattern, c) Non-equilibrium freezing pattern typical of tender tissues.

Cold hardiness in wheat plants were more harder than barley plants at vegetative stage, but inverted at the reproductive stage.

Injuries by low temperature during the seasons of barley cultivation in Korea were occurred mainly in four stage; in the first and third stage, frost injury occurs, the second stage, freezing injury, and the fourth stage, chilling injury.

緒 言

溫度는 作物의 地理的인 分布와 農業生產을 制限하는 要因으로서 모든 作物은 一定 範圍內의 溫度에서만 生育을 할 수 있으며, 또 각각의 作物은 生育 및 發育에 알맞는 適溫이 있다. 이를 適溫보다 높거나 낮은 條件에서는 生育抑制 또는 障害가 일어나게 되고, 그 程度가 심할 때에는 枯死하게 된다.

麥類는 겨울作物로서 다른 作物에 比해 低溫障害

를 받을 機會가 많기 때문에 麥種別로 栽培限界地帶 區分을 하고 있고, 또한 우리나라에서는 耐寒性 品種育成에 많은 힘을 기울이고 있다. 그러나 耐寒性 못지않게 早熟인 品種이 要求되기 때문에, 近年에 育成되는 麥類品種들은 早熟이면서 多收性으로 여러가지 形質이 遺傳的으로 改善되어 가고 있지만 早熟品種을 育成하는 過程에서 早熟性과는 負의 相關係를 갖는 耐寒성이 다소 弱해지는 傾向이 있어 被害는 높아질 可能性을 갖고 있다고 할 수 있을 것이다.

*麥類研究所(Wheat and Barley Research Institute, RDA, Suwon 440-440, Korea)

Table 1. Estimation of yield reduction per year due to cold damages on wheat and barley.

| Items | Damaged acreage (ha) | Reduction rate of yield (%) | Decreased yield (kg/ha) | Total yield reduction (ton) | Reduction rate (%) |
|---------------|----------------------|-----------------------------|-------------------------|-----------------------------|--------------------|
| Cold damaged | 133,352 | 15 | 404 | 53,874 | 5.9 |
| Total damages | 486,222 | - | - | 196,762 | 27.4 |

* Total damages include cold damage, wet-soil damage, lodging, drought and disease.

우리나라에서 寒害로 인한 被害量을 1980 年의 統計²¹⁾를 基準으로 調査한 바 表 1에서 보는 바와 같이 寒害로 인한 被害面積은 133,352 ha에서 53,874 톤의 收量減收를 招來하여 '80 年度 總生產量 905,877 톤의 5.9 %가 減收되었으며, 이 寒害 被害는 麥類栽培期間中 發生하는 여러 氣象災害 및 病害로 인한 總減收量 196,762 톤의 27.4 %에 該當하는 것으로 麥類의 災害被害中 寒害가 차지하는 比重은 매우 높았다.

또한 寒害가 매우 심했던 1977년과 같은 해에는 中部以北地方과 같이 추운 지역에서는 寒害로 인하여 보리가 70 % 以上凍死하였는데 水原地方에서는 年平의 10 % 미만 정도밖에 收量을 얻을 수 없었으며 全國的으로 보아도 35 % 以上 減收된 해도 있다.

이와 같이 麥類栽培에 있어서 寒害는 해에 따라서莫大한 損害를 招來하나 이에 대한 綜合的인 檢討나 對備策이 아직 未盡한 實情이다. 따라서 菲자들은 麥類의 寒害와 耐凍性에 대한 考察을 통하여 寒害로 인한 被害를 輕減시킬 수 있는 方案을 摂索하는 同時に 今後의 研究方向을 設定하는데 目的을 두었다.

氣溫과 地溫의 變化

麥類의 生育 最適 溫度는 보리가 20 °C, 밀이 25 °C 程度이며 最低溫度는 밀, 보리 모두 3 ~ 4.5 °C 程度로 다른 作物에 비하여 比較的 低溫에서 잘 生育한다.²²⁾

그러나 溫度가 지나치게 낮아지면 低溫被害를 받게 되는데, 麥類가 生育하는 기간동안에 寒害가 虞慮되는 時期는 12月 中旬부터 3月 下旬頃까지이며 간혹 4月의 低溫에 의한 不穩被害가 發生하기도 하나 큰 問題는 되지 않는 것 같다.

우선 寒害가 가장 虞慮되는 時期인 1 ~ 2월의 地溫과 氣溫의 變化를 보면 그림 1과 같다.

水原地方에서 1988年의 1 ~ 2月 中旬의 最低溫

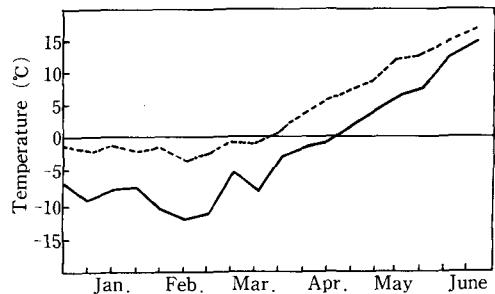


Fig. 1. The comparison of the minimum temperature of the air and 5cm below from surface from January to June in 1988. (WBRI, 1988). —; Minimum air temp., - - -; Temperature of the 5cm below from soil surface.

度를 보면 氣溫(白葉箱溫度)은 -7 ~ -13 °C로 큰 變動推移를 보인 반면 幼穗나 生長點이 위치하고 있는 地下 5cm 附近의 地溫은 같은 期間동안에 -1 ~ -3 °C 程度로 變化幅이 매우 적었다.

또한 같은 期間中에서 溫度가 가장 내려간 날의 1日中 溫度變化를 보더라도, 그림 2에서와 같이 最低氣溫은 午前 4時에서 6時頃으로 -13 ~ -14 °C 였고, 午後 2時에서 3時頃 사이에는 -5 °C 程度로 8 ~ 9 °C가 높아져 1日中에도 氣溫較差가 심함을

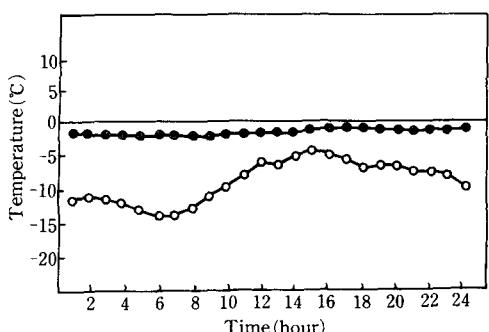


Fig. 2. Diurnal course of the temperature of the air and 5cm below from soil surface on 24, January in 1988. (WBRI, 1988). ○; Temperature of air, ●; Temperature of the 5cm below from soil surface.

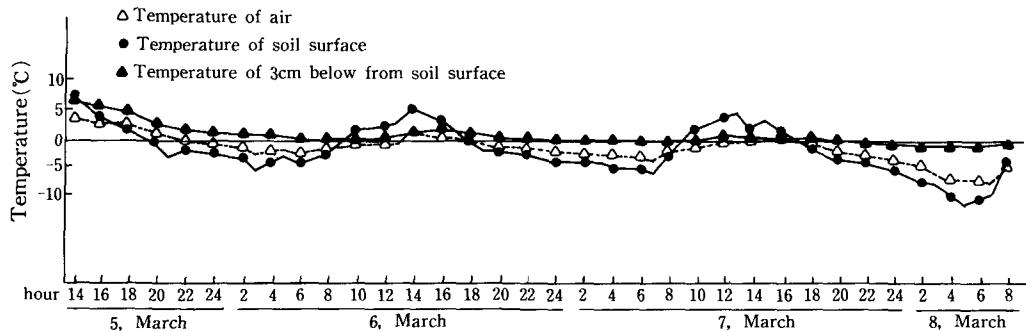


Fig. 3. The comparison of the temperature of the air, surface and 3cm below from soil surface from 5, March to 8, March in 1989(WBRI, 1989).

알 수 있다.

그러나 지하 5 cm의 地中溫度는 1 日中 $-2 \sim -3$ °C로 氣溫에 비해 溫度가 크게 높을 뿐만 아니라 溫度의 變化幅도 거의 없었다.

그러나 地表面의 溫度는 1989년 3月 5日부터 3月 8日까지 時間別로 測定한 結果, 그림 3에서 보는 바와 같이 百葉箱의 最低氣溫이 -7.2°C 일 때 地表面의 最低溫度는 -10.9°C 로 낮을 뿐만 아니라 1日中의 溫度變化幅도 가장 커졌다.

그러나 生長點이 位置하고 있는 地下 3 cm 附近의 地溫은 -0.6°C 로 百葉箱 溫度보다도 6.6°C 가 높았고 地表面보다는 10.3°C 가 높았다.

물론 이런 現象은 土壤의 빛깔, 含水量 差異, 耕耘與否, 傾斜方向 및 土性 등 土壤條件에 따라 다소 달라질 수는 있으나一般的으로 氣溫과 地溫은 큰 差異가 있음을 알 수 있다.

地域에 따라서도 氣溫은 큰 差異가 있어 1951年부터 30년간 水原과 光州地方의 12月 下旬~2月 中旬의 最低氣溫을 比較해 보면, 水原地方의 最低氣溫은 $-6 \sim -10^{\circ}\text{C}$ 를 보였으며 光州地方은 $-3 \sim -5^{\circ}\text{C}$ 程度의 溫度變化를 나타냈다.

또한 1978年부터 1988年까지의 10年間 最低氣溫이 -14°C 이하로 내려간 日數는 水原地方이 140日, 密陽 10日, 裡里 21日, 光州 15日로 나타났다.

寒害의 種類와 機作

넓은 意味로서의 寒害는 氣溫이 低下함에 따라 일어나는 作物의 여러가지 生育障礙이며 여기에는 凍害, 寒風害, 冷溫障碍, 겨울철의 乾燥害와 濕害 및 이른 봄의 晚霜이나 가을의 初霜 등에 의한 霜害 등

이 있으나, 寒害의 主體가 되는 것은 凍害와 霜害이다.

歐美에서는 보통 兩者를 통일어 Frost injury(凍霜害)라고 하는데 이는 霜害나 凍害 모두 細胞組織 내에서 結氷이 일어남으로서 입는被害이기 때문이다. 이를 각각에 대한 被害樣相과 機作을 說明하면 다음과 같다.

1. 凍害

凍害는 低溫으로 植物體組織內에 結氷이 생겨서 植物體 또는 그一部의 組織이凍死하는 것으로서 寒害의 主體가 된다. 麥類에 나타나는 被害樣相은 初期에는 枯葉이 發生하다가 溫度가 더욱 내려가면 枯死莖이 發生하게 되고 이러한 추위가 지속되게 되면 枯死株가 發生하여 收量減少를 誘發하게 된다.

凍死의 誘發條件을 보면 植物體 또는 組織의 凍死가 低溫에 직접적인 影響을 받아서 일어나는 것이 아니고 組織內에 結氷이 일어나기 때문이다. 즉 植物의 組織을 冷却하면 그 組織이 凍結點以下로 溫度가 내려가도 좀처럼 凍結이 일어나지 않고 過冷卻(Supercooling)되는 경우가 많는데 過冷卻만으로는 被害가 없어 $-5 \sim -10^{\circ}\text{C}$ 까지 降低하더라도 組織내에 結氷이 생기지 않으면 被害를 입지 않지만 -1°C 에서도 結氷이 생기면 凍死하게 된다. 결국 組織내에 얼음이 생기는 것이 細胞가 죽게되는 直接的인 原因인 것이다.

植物體내에 結氷이 이루어지는 型에는 두 가지의 形態가 있다.^{5, 12)} 하나는 細胞내의 水液이 結氷하는 細胞내 結氷이고, 다른 하나는, 細胞와 細胞間隙에 合有되어 있는 水液이 結氷하는 細胞外 結氷이다. 細胞내 結氷이 일어났을 경우에는 凍結溫度나 凍結時間 여하에 불구하고 거의 致命의 이어서 組織이 死

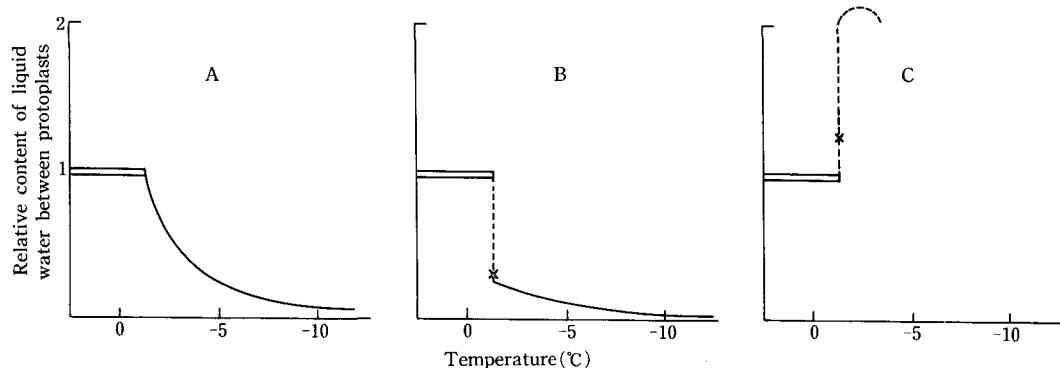


Fig. 4. Three principal types of freezing patterns found in different tissues of the barley crown. A : Equilibrium freezing pattern, B : Non-equilibrium freezing pattern, C : Non-equilibrium freezing pattern typical of tender tissues, X indicates point at which severe injury occurred(Olien 1964).

滅한다.

이것은 細胞內 結氷에 의해서 原形質의 콜로이드적 構造에 機械的인 障害를 주는 同시에 原形質을 脱水시켜 原形質 콜로이드를 破壞함으로 그 機能을 잃게 하기 때문이다. 細胞外 結氷에 의하여 細胞間隙에 얼음이 생겼을 때에는 組織이 致死하는 境遇와 致死하지 않는 境遇가 있다. 細胞外 結氷에 의하여 致死하는 것은 細胞間隙에 얼음이 생길 때보다도 녹을 때 그 被害이 더 큰데 그 이유는 細胞과 細胞 사이에 만들어진 얼음이 급하게 녹아서 물로 되는데, 그 물이 原形質膜을 透過해서 細胞안으로 스며들지 못하고 細胞膜쪽이 原形質보다 急速히 물을 吸水하므로서 原形質이 細胞膜으로부터 떨어져 쳇겨서 死滅하기 때문이다.

實際로 햇볕이 잘 안드는 不良한 場所에서 生育한 麥類보다도 햇볕이 잘 드는 陽地바른 곳에서 자란 麥類가 凍害를 더 받는 境遇가 많은데, 이는 추운 겨울철에 作物體의 溫度가 上昇하면 組織内에 얼음이 急激하게 녹기 때문에 이와 같은 現象이 나타나는 것으로 생각된다.

以上과 같이 凍害는 組織內의 水液이 結氷하면서 發生하는 被害이기는 하나, 被害程度는 溫度의 變化樣相이나 植物體의 條件에 따라 크게 달라진다.

즉, 植物體의 體溫이 낮아지면 原形質 사이의 細胞間隙에서 結氷이 생기고 이에 따라 細胞液의 부피가 變化하게 되고, 이에 따라 組織内에서 水液은 새로운 平衡狀態를 維持하게 되는데 그 样相은 溫度의 變化樣相과 植物體 狀態에 따라 세 가지의 結氷形態^{27,30)}로 나누어지며 이에 따라 被害程度도 큰 差異를 나타낸다.

이를 그림 4에서 보면 첫번째는, 溫度가 서서히 그리고 規則的으로 低下하면서 溫度의 變化幅이 좁을 때 組織内에 結氷이 이루어지는 形態로서, 이때에는 原形質 사이의 細胞液 含量에 급작스런 再調整이 없이 서서히 水液이 減少하면서 結氷이 되어 植物體에 큰 障害를 주지 않고 水液의 平衡이 이루는 結氷形態로 이를 平衡凍結型(Equilibrium freezing pattern)이라고 하며, 이 경우에는 보리에서 -20°C 까지도 組織이 生存할 수 있다. 그러나 두번째의 形態는 溫度變化가 急激하고도 溫度變化幅이 크게 低下할 때 發生하는 結氷形態로, 原形質 사이의 細胞液 含量이 갑작스럽게 變化하여 植物體에 生理的 障害를 상당기간 준 후에 다시 平衡狀態로 돌아오는 結氷形態인데 이를 不平衡凍結型(Non-equilibrium freezing pattern)이라고 하며, 이때에는 -8°C 만 되어도 組織이 死滅한다.

세번째는, 硬化되지 않은 組織에서 얼음이 얼 때 이루어지는 結氷形態로 組織이 硬化되지 않았기 때문에 結氷이 發生할 때 原形質이 破壞되어 細胞가 죽고 內容物이 外部로 漏出되는 結氷形態로서 이를 軟한 組織의 典型的인 不平衡凍結型(Non-equilibrium freezing pattern typical of tender tissue)이라고 하며 植物體는 組織内에 結氷이 생기게 되면 溫度의 높고 낮음에 관계없이 死滅하게 된다.

2. 霜害

겨울철에 增大된 耐凍性은 봄이 되어 氣溫이 上昇하게 되면서 차츰 軟化(dehardening)되어 低下하게 된다. 이때가 되면 麥類는 幼穗가 形成되고 節間이 伸長하게 되는데, 이럴 때 서리가 내리게 되면

Table 2. Effect of frost on winter killing rate of young ear of barley (Oat et.).

| Treatment temperature(°C) | Treatment hour | Winter killing rate of young ear | |
|---------------------------|----------------|----------------------------------|------------|
| | | Frosty | Non-frosty |
| -6 | 2.5 | 50.0 | 20.0 |
| | 5.0 | 56.3 | 41.7 |
| | 7.5 | 92.3 | 78.6 |

低温으로 幼穗가 寒害를 받아凍死하거나不稔이生하게 된다.

이와 같이 이른 봄이나 늦은 봄에生育中인植物體 또는器官이 서리나 0°C에 가까운 零下의 低温에서 받는被害을 霜害 또는凍霜害라고 한다.

서리는 보통 봄, 가을에 氣溫이 0°C以下일 때水蒸氣가昇化하여 얼음 즉, 서리가 되는 것이기 때문에, 공기가乾燥한 경우에는 서리가发生하지 않을 때도 있어霜害는 低温에 의한 경우와 低温과 서리가 동시에 닥칠 경우의 두 가지의形態가 있는데, 表 2에서 보면 低温만에 의한境遇보다도植物體에 서리가내렸을 경우에被害가훨씬크게 나타나고 있다.²⁶⁾

凍霜害의被害程度는 低温을 받는時期, 低温의強度, 서리의有無, 作物體의生育段階 및硬화程度等에 따라 다르기 때문에 그被害樣相은凍害의경우보다 더 복잡한 경우가 많다. 예를들면, 같은 포기내에서도穀子에 따라幼穗의發育程度 및節間長의 길이가 다르기 때문에²²⁾被害degree가 각기 다르며, 低温을 받는時期가 어느때나에 따라서도 큰差異가 생기기 때문이다.

그림 5와 6은 보리와 밀의幼穗發育程度에 따라 低温의被害degree를 나타낸 그림이다. 田島等⁴⁴⁾은移動式凍霜害實驗裝置를利用하여圃場群落狀態에서麥類의幼穗長 2~50mm期에 -2~-10°C에 1시간處理한結果, 小麥은幼穗長 2~3mm부터六條大麥은 7~8mm부터凍死가發生하였는데, 小麥은幼穗長 3~5mm에서는 -4°C에서凍死가发生하며, -10°C에서 30%凍死率을 나타냈으나, 보리는幼穗長 7~8mm에서는凍死率이극히낮고 -10°C에서 3%이었으며, 유수장 13mm에서는 -5°C, 25mm 이상의時期에서는 -3°C에서凍死가发生하여 -8°C에서 최대(13mm: 40%, 25mm 이상: 90%)에 달하였다.

그러나小麥은幼穗長 11~13mm 및 20mm以上的時期에는 -2°C에서凍死가 인정되었고, -6°C에서 거의最大에 달하여봄철의凍霜害에 대한

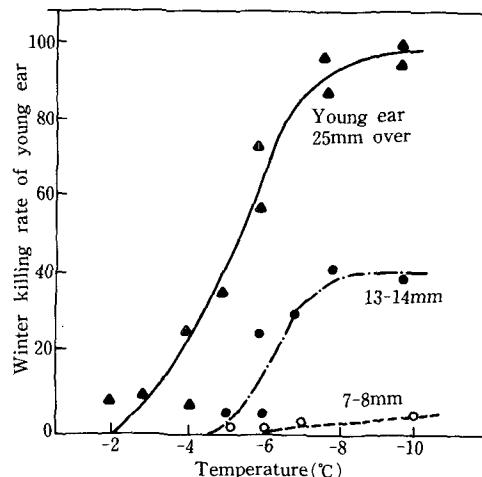


Fig. 5. Relationship between low temperature treatment and winter killing rate of young ear of barley.

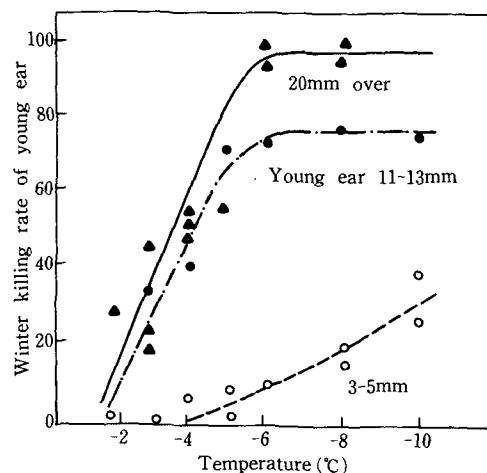


Fig. 6. Relationship between low temperature treatment and winter killing rate of young ear of wheat.

耐凍性은六條大麥보다小麥이顯著하게낮은것이判定되었다고하였다.

그러나 어느程度以下の低温에서는幼穗自體의發育degree보다도幼穗의位置즉,節間長의길이가幼穗凍死에더크게影響하는境遇가많다. 그림7은稈長과幼穗凍死와의關係를나타낸것인데稈長이5cm程度以上이면幼穗의發育degree와는關係없이凍死가보이거나그以下에서는보이지않고있는데²⁶⁾이는地表附近의微細溫度가部位에따라크게다르기때문이라고생각되며,또한生育이進

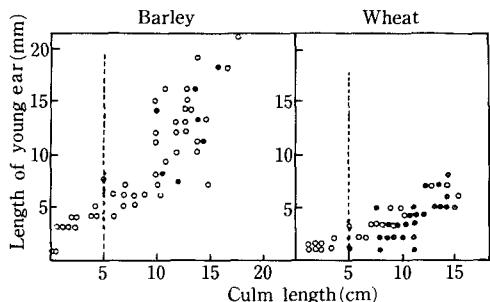


Fig. 7. Relationship between winter killing rate of young ear and culm length of wheat and barley. ○; Survival ear, ●; Killed ear

展되지 않은 幼穗는 많은 葉鞘에 쌓여 있는 것 等이 稗長이 작은 境遇에 有利하게 作用하고 있는 것으로 생각된다.

以上과 같이 幼穗의 生育이 比較的 進展되지 않는 時期에는 時期의으로 溫度가 낮아 幼穗全體 또는 部分이 凍死하는 境遇가 많으나 生育이 進展되어 出穗期頃에는 低溫 被害를 받게 되면 不穩現象으

Table 3. Changes in sterility according to the low temperatures treatment of flowing stage in wheat and barley (Oat et.).

| Treatment temperature (°C) | Treatment hour | Barley | | Wheat | |
|----------------------------|----------------|-----------------------------|-----------------------|-----------------------------|-----------------------|
| | | Cumulative temp. +2°C below | Rate of sterility (%) | Cumulative temp. +2°C below | Rate of sterility (%) |
| -4 | 10 | 60.0 | 65 | 60.0 | 62 |
| | 5 | 31.0 | 61 | 31.0 | 50 |
| -2 | 10 | 38.0 | 67 | 40.0 | 36 |
| | 5 | 19.0 | 60 | 20.0 | 42 |
| +2 | 10 | 2.7 | 25 | 2.6 | 45 |
| Non-treatment | | 0 | 0 | 0 | 0 |

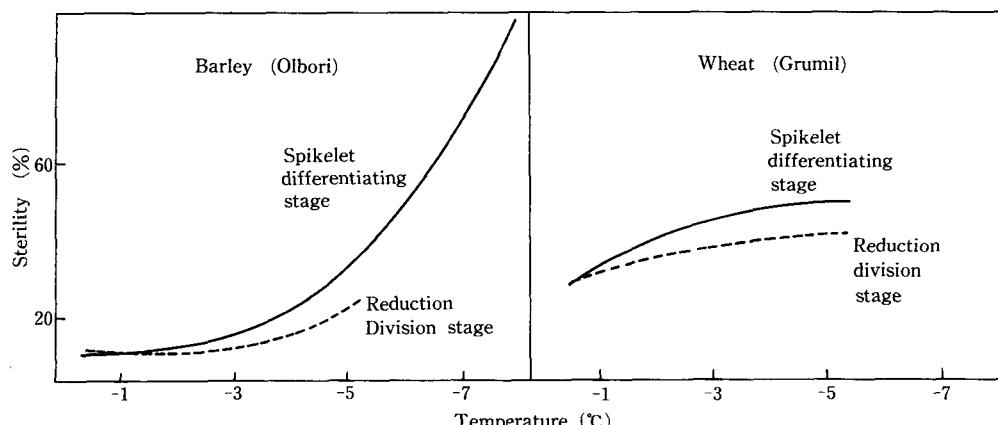


Fig. 8. Changes in sterility due to the temperature of wheat and barley (WBRI, 1981).

Table 4. Relationship between heading date and fertility in wheat and barley (Kim et, 1985).

| | Variety | Heading date | Fertility (%) |
|--------|------------|--------------|--------------------|
| Wheat | Suwon #210 | Apr. 30 | 76.7** |
| | | May 6 | 94.2 |
| | Olmil | Apr. 30 | 67.2** |
| | | May 4 | 93.6 |
| | Chokwang | May 5 | 68.6** |
| | | May 8 | 99.2 |
| Barley | Olbori | Apr. 24 | 91.3 ^{ns} |
| | | May 2 | 95.0 |
| | Dong #1 | Apr. 26 | 86.1 ^{ns} |
| | | May 3 | 91.3 |
| | Bunong | Apr. 26 | 95.1 ^{ns} |
| | | May 2 | 95.0 |

減數分裂期에 -4°C 3時間處理에서는 不稔率이 無處理 12%에 比해 15%였으나 頓花分化期에는 18%로 增加하였고, 밀(그루밀)의 경우에는 -2°C 에서도 40% 以上不稔이 생겨¹⁶⁾ 밀이 보리보다도 이 時期에 低溫에 의한 不稔被害가 크다고 할 수 있다.

實際로 밀과 보리를 圃場條件에서 早期出穗를 誘導하여 栽培할 경우 表 4에서 보는 바와 같이 밀은 出穗期가 앞당겨짐에 따라 低溫障害를 크게 받아 稳

實率이 크게 떨어진 反面 보리는 影響이 적은 것으로 나타났다.¹⁵⁾

그러나 밀과 보리의 越冬期間中 耐凍性은 一般的으로 밀이 높아 밀과 보리의 主稈葉數 5~6枚일 때硬化가 잘된 경우에는 死界溫度가 보리 -17°C , 밀은 $-21 \sim -25^{\circ}\text{C}$ 程度이며^{3, 10)}, 실제로 겨울동안에 酷寒이 來襲할 때에도 보리보다는 밀의 生存率이 높게 나타나고 있다. 그런데 앞에서도 說明한 바와 같이 봄철에 低溫에 의한 凍霜害는 같은 渦度에서도 보리가 밀보다 훨씬 적게 나타나고 있으며, 不稔率도 낮은 것으로 보아, 겨울철의 植物體組織의凍結에 의한 凍害와 봄철 低溫에 의한 霜害 즉, 營養生長期間의 凍害와 生殖生長期間의 霜害와는 麥種에 따라 差異가 있는 것으로 생각되어지나 그 原因에 대해서는 아직 不分明한 點이 많으므로 계속 檢討해야 할 課題로 생각된다.

그러나 一般的으로 밀이 보리보다 低溫生育性이 강해 再生이 빠르므로 軟化(deharding)가 빨리 이루어져 被害가 더 크게 나타난다고도 생각은 드나 그 외에도 여러가지 要因이 關與할 것으로 생각된다.

冷溫障害(chilling injury)의 機作을 Singer³⁷⁾는 다음과 같이 說明하고 있다.

植物體가 어느 限界溫度에 놓이게 되면 그림 9에서와 같이 植物의 細胞膜은 相이 변하는데 流動性

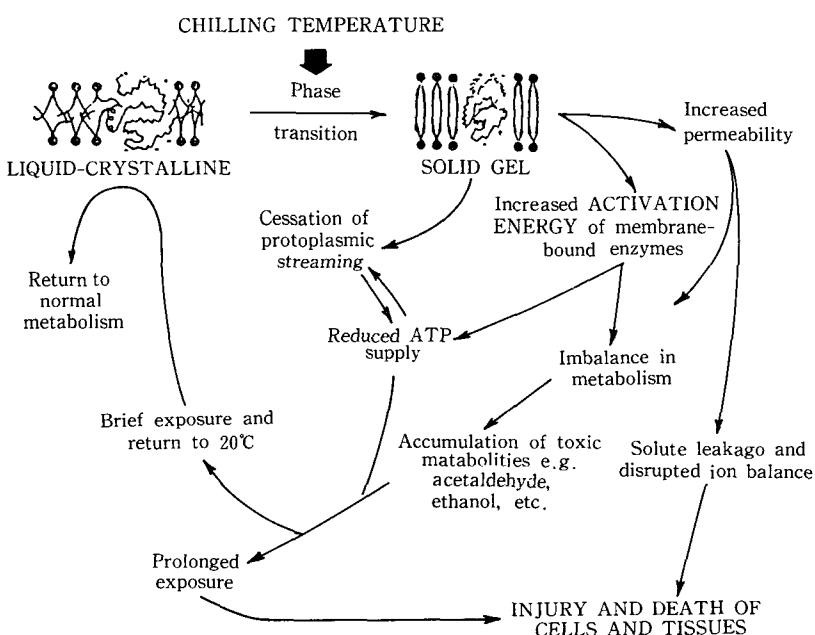


Fig. 9. Schematic pathway of the events leading to chilling injury in sensitive plant tissues(singer, 1971).

Liquid crystalline 으로부터 Solid gel 構造로 변하여 細胞質이 凝固되는데 이러한 相의 變化는 透過性을 增加시켜 收縮하게 된다.

相의 轉移는 透過性의 增大 뿐만 아니라 非細胞膜附着 酶素系와 不均衡 狀態를 만들고 抑制된 反應을 誘導하므로서 細胞膜 附着 酶素系와 轉移差 (Ea) 를 增加시키게 된다. 그리고 Pyruvate, Acetaldehyde, Ethanol 과 같은 代謝物質은 解糖過程과 Mitochondrial 系 사이의 時期에 蓄積된다. 이들複合 物質들은 初期 冷溫障害時에 蓄積되어 長期間 冷溫障害가 계속 되면 細胞나 組織은 害를 받고 죽게 된다. 또한 細胞膜 附着 ATPase 活力 變化와 Mitochondrial 呼吸이 抑制되면 에너지의 供給은 크게 減少되는데 이로 인해 細胞의 正常的인 에너지均衡이 깨지고 原形質 流動이 中止되어 障害를 받게 된다고 한다.

3. 霜柱와 凍上의 害

겨울에 土壤 中의水分이 빨려 올라와 가늘고 긴 氷柱가 다발로 되어 表面에 솟아난 것을 霜柱(서릿발)라고 하며, 土壤中에 分離된水分이 地面下에서 얼음層을 形成하여, 그 壓力에 의해서 上層의 凍結土壤이 밀려 올라오는 것을 凍上이라고 한다.

서릿발은 土壤水分이 60% 以上이고 地表溫度가 0°C 以下로 떨어지고 地中溫度는 零上일 때 發生하게 되는데 火山灰土나 경한 赤土地帶에서 많이 生成되고 砂土에서는 거의 생기지 않는데, 우리나라에서는 南部地方의 塘質土壤에서 많이 發生한다.

凍上은 土壤의 凍結에 의해 생기는 現象이므로 山間地方 等 乾燥 지역에서 積雪量이 적고 土壤中에 깊은 凍結層이 생길 때 發生한다.

서릿발이 生成되거나 凍上이 생기면 뿌리가 끊어지고 植物體가 솟구쳐 뿌리의 機械的 害, 凍害, 乾燥害 等을 입게 된다.

4. 乾燥害

越冬中 土壤이 깊은 凍結層을 形成하게 되면 植物體가水分供給을 遮斷하고 따뜻한 날의 地表附近과 植物體는 낮에 녹아水分이 蒸發하게 되어 植物體는 乾燥害를 받게 된다. 이러한 害는 주로 越冬直後 氣溫이 높고 空氣가 乾燥하게 되어 土壤水分蒸發이 심할 때 일어나며, 우리나라에서는 麥類寒害의 間接的인 害의 主軸이 되고 있다. 이와같이 겨울철에 乾燥害는 植物體가 뿌리로부터水分을 供給

받지 못하여 일어나는 경우가 대부분이나, 植物體組織內에서 일어나는 凍結과 關聯된 乾燥害를 보면 두가지의 形態가 있다.³⁰⁾ 하나는, 低溫으로 組織이 凍結하였을 때, 組織內 얼음과 細胞液 사이에 있는 水液의 濃度가 변하여 일어나는 害이고, 또 하나는 細胞內 蒸氣(Vapor)와 얼음 사이에 있는 물分子의 密度가 變化하여 받는 害로 前者的 경우는 보리의 組織이 -16°C 程度에서 凍死하나 後者는 -20°C에서 凍死한다고 한다.

5. 濕害

土壤中の 凍結層과 積雪이 이른 봄의 氣溫上昇으로 녹게 되면 地下에 凍結層이 아직 남아있어水分이 땅속으로 스며들지 못하고, 氣溫도 낮아서 蒸發도 적으로 排水不良한 논에서는 濕害를 받는 일이 있다.

生育段階와 耐凍性

作物의 生育程度에 따라 耐凍性이 变하는 것은 크게 두가지로 생각할 수 있다. 첫번째는 作物體內의 生理條件 變化로서 細胞內 및 細胞外 結冰이 생기기 어려운 內的條件이라든지, 細胞外 結冰 및 融解時에 原形質의 機械的 變形을 避免할 수 있는 內的條件 또는 原形質이 害를 받았을 때 原形質自身의 抵抗性을 增大하는 內的條件 等의 變化를 들 수 있으며, 두번째로는 溫度, 休眠, 短日條件, 春化 및 植物體 生長點의 土壤中 位置와 같은 季節의in 變化와 外의in 條件 等이 影響을 미친다.

우선 麥類가 寒害를 입을 수 있는 主要時期를 보면 대체로 4期로 볼 수 있다. 第1期는 가을부터 초겨울에 걸친 時期인데, 作物이 충분히 耐凍性을 獲得하기 전에 갑자기 심한 추위가 닥치면 寒害를 받게 되는데, 秋播麥類를 지나치게 早播하거나 晚播를 하여 耐凍性이 약한 경우에 低溫이 오면 이와 같은 寒害를 받게 되는 경우로서, 이 時期에 麥類의 生育段階別 凍死限界溫度를 보면, 出芽期~1葉期보다도 離乳期(主稈葉數 2~3葉)가 더욱 낮아 耐凍性이 가장 약한데, 適期에 播種한다면 時期의으로 보아 이때에는 寒害를 받을 程度로 低溫이 오지 않는 경우가 보통이나 해에 따라서는 氣象條件이나 前後作物의 作付體系上 晚播되어 出芽가 늦어서 害를 보는 경우도 있다. 越冬前에는 主稈葉數를 5~6枚程度 維持시켜 越冬시키는 것이 가장 좋은데,

Table 5. Critical temperatures of winter killing at the different stages of spike development on wheat and barley (WBRI, 1982).

| Growing stage | Degree of ear development | Date | Young ear length mm | Critical temperature of winter killing °C | Remark |
|---|---------------------------|------------------------------|---------------------|---|--|
| | | | | | |
| Leaf primordia developing and spike differentiation | I - II | 30 days after seeding | — | — | |
| Early hull formation | III-IV | Early and late winter | — | -17 (-21) | |
| Late hull formation | V | 3.1 | 0.5-0.7 | -17 (-21) | |
| Early spikelet formation | VI | 3.6 | 0.7-0.9 | -12 | |
| Middle of spikelet formation | VII | 3.16 | 0.9-1.0 | -11 | |
| Late spikelet formation | VIII | 3.26 | 1.8-1.7 | -4 ~ -6 | Treat. time 5-7hrs. stem length over 5cm |
| Early flower formation | IX | 3.30(40 days before heading) | 1.7-1.8 | -3 ~ -5 | Treat. time 3-4 hrs. stem length over 5cm |
| Late flower formation | X | 4.10(30 days before heading) | 2.5-2.8 | -2 ~ -4 | |

() : Wheat killing temperature.

이때는 幼穗分化程度로 보아 苞分化期 程度로 幼穗形成이 되지 않았을 뿐만 아니라 糖分含量도 높아서 耐凍性이 가장 강한時期인 것으로 알려져 있다. 이 때에 硬化가 잘된 경우에는 表 5에서 보는 바와 같이 穀麥은 -17°C 小麥은 -21°C 까지도 凍死하지 않는 것으로 報告되어지고 있다.

第2期는 嚴冬의 酷寒期인데 이時期에는 作物의 耐凍性은 강하지만 눈이 덮이지 않은채 심한 추위를 만나거나, 麥類의 播種深度가 얕거나, 覆土가 均一하게 되지 않아 生長點이 地表로 露出되어 있는 경우에 凍害를 받아 凍死하는 경우로서, 中部以北地域의 추운 지방에서는 이時期가 가장 크게 問題가 되는 것으로 생각된다. 물론 이때에도 作物의 生育程度나 土壤條件 등에 따라 耐凍性은 크게 달라진다.

第3期로는 解冰直後의 이른봄(2월 하순 ~ 3월 중순)인데 麥類가 再生을 시작하여 生長을開始하여 耐凍性이 低下하였을 때 추위가 닥치면 寒害가 誘發되는데 특히 暖冬으로 生育段階가 상당히 進展되거나 아직 어린 竹으로 있을 경우에는 被害가 더욱 심하게 나타난다.

幼穗가 分化發育을 계속하여 小穗分化前期 및 中期(VI~VII)가 되면 凍死限界溫度는 $-12 \sim -11^{\circ}\text{C}$ 로 낮아지나 中部以北地方에서는 節間이伸長되지 않아 幼穗가 아직 地下에 位置하고 있으므로 比較

的 寒害의 憂慮가 적다. 그러나 南部地域에서는 暖冬인 해에는 한겨울에도 微微하나 生育을 繼續하여 幼穗가 分化發育을 계속하고 節間도 伸長하여 幼穗가 地上部로 자라는 경우가 있고, 또 이時期에는 봄철 가뭄이 빈번히 發生하므로 低溫과 乾燥害가複合的으로 作用하여 南部地方에서는 이時期가 寒害의 위험이 가장 큰 것으로 생각된다.

第4期는 봄이 되면서 氣溫이 上昇하고 節間伸長을開始하여 幼穗가 地表위로 올라와 生育하는時期인데 이때가 되면 幼穗의 分化發育程度는 상당히 進展되어 小穗分化後期(VIII)가 되고 더욱 進展되어 幼穗에 頓花가 分化하기 시작한다. 小穗分化後期以後에는 低溫에 의해서 幼穗가 완전히 凍死하는 경우보다는 部分의으로 被害를 받아 部分不稔이 되는 경우가 大部分이나 경우에 따라서는 幼穗全體가 凍死하는 경우도 있다.

小穗分化後期(VIII)에는 $-4 \sim -6^{\circ}\text{C}$ 程度의 低溫이 5~7時間 持續되면 幼穗凍死가 생기며 頓花分化前期(IX期) 및 後期(X期)에는 $-2 \sim -5^{\circ}\text{C}$ 程度의 低溫에서 3~4時間 處하게 되면 花器가 障害를 받아 不稔이 나타난다.

따라서 第1期와 3期는 凍害와 霜害가 겹쳐서 被害를 받게 되므로 이时期를 凍霜害로 区分하고, 第2期는 作物體가 生育을 정지하고 있는 동안에 組織內에 結冰이 생겨서 寒害를 받게 되므로 이时期를

凍害라고 할 수 있고, 第4期는 冷溫障害(chilling injury) 또는 霜害에 해당된다고 볼 수 있겠다.

器官 및 組織의 耐凍性 差異

麥類의 耐凍性은 器官이나 組織의 部位에 따라 각기 다르다. Chen 등²³에 의하면 Norstar 및 品種과 Puma 호밀 品種의 경우 뿌리부분은 $-6 \sim -7^{\circ}\text{C}$ 에서 凍死하나 冠部(Crown)는, 밀은 -20°C , 호밀은 -30°C 에서 凍死한다고 하였으며, Olien²⁷도 보리 植物體 組織에 水分含量을 3水準으로 調節한 후 葉身과 頂端分裂組織 및 뿌리와 Vascular transitional zone의 凍結 및 被害程度를 조사한 바, 表 6 및 그림 10에서 보는 바와 같이 凍結溫度나 凍害溫度는 組織의 水分狀態에 따라서 각기 다르나,

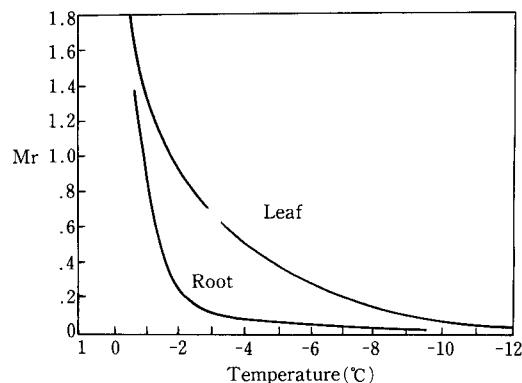


Fig. 10. Relative content of liquid water along the cell wall (Mr) at equilibrium with ice in hardened "Hudson" barley leaves and roots as a function of temperature (Olien, C. R. 1977).

Table 6. Freezing processes in 2 regions of "Hudson" barley plants adjusted to 3 moisture content (Olien, 1964).

| Moisture content (g. water per g. of dry tissue) | Young leaves and apical meristem | | | Roots near crown and vascular transitional zone | | | Killing temperature per- |
|--|----------------------------------|--------------|-----------------------|---|--------------|-----------------------|--------------------------|
| | Freezing started at | Type process | Severe injury at | Freezing started at | Type process | Severe injury at | |
| 3.5 | -1°C | N* | -4°C | -1°C | N | -4°C | -4°C |
| 2.5 | -2°C | E** | -18°C | -2°C | N | -4°C | -15°C |
| 1.5 | -4°C | E | -18°C | -4°C | E | -18°C | -18°C |

*N : More than 50% of the change in the relative content of liquid between protoplasts involves non-equilibrium processes

**E : More than 90% of the change in the relative content of liquid between protoplasts involves equilibrium processes.

葉이나 頂端分裂組織에 비해 뿌리나 Vascular transitional zone(VTZ)의 耐凍性은 훨씬 약하다고 輒告하고 있다.

즉, 어린 잎이나 頂端分裂組織은 組織의 乾物 g當水分含量이 3.5g일 때는 -1°C 에서 凍結을 시작해서 -4°C 에서 심하게 凍害를 받으나水分含量이 1.5 ~ 2.5g일 때에는 -18°C 에서被害가 크게 나타났다. 반면 뿌리나 Vascular transitional zone (VTZ)는 組織內水分含量이 2.5g일 때 凍結溫度는 葉身과 같으나 -4°C 의 높은 溫度에서도 심한被害를 받는 것으로 나타났다. 한편 凍害에 가장 민감한 冠部를 포함한 세 部位 즉, 頂端分裂組織, 側生分裂組織 및 VTZ의 凍結過程을 調査한 結果 表 7에서와 같이 頂端分裂組織은 組織의 乾物 g當水分含量이 3.2g以上에서만 不平衡凍結型(N)을 나타내었고, 그 以下의水分含量에서는 原形質 사이의 相對水分含量變化의 90%以上이 平衡凍結型(E)을 갖는 凍結過程을 나타내어 凍害가 일어나기 힘드나, VTS部位는 組織內水分含量이 매우 낮을 경우를除外하고는 不平衡凍結型 凍結過程을 나타내어 凍害가 쉽게 일어날 수 있음을 指摘하고 있으나, 側生分裂組織은 兩者의 中間程度의 耐凍性을 갖는 것으로 나타났다.

또한 같은 뿌리 내에서도 組織이 달라짐에 따라 耐凍性도 差異가 있는데 Zahorwa²⁸는 호밀의 어린 뿌리에서 調査한 結果, 根毛와 皮層은 耐凍性이 가장 약하여 凍死溫度가 $-2.4 \sim -3.9^{\circ}\text{C}$ 이고 다음은 中心柱로서 $-3.9 \sim -4.75^{\circ}\text{C}$ 이며 耐凍性이 강한 組織은 分裂層으로서 凍死溫度가 $-5.75 \sim -7.8^{\circ}\text{C}$ 였다고 하였는데 그 差異는 耐凍性이 강한 組織에 蛋白質含量이 많기 때문이라고 하였다.

Table 7. Freezing processes in critical regions of barley plants at different moisture contents(Olien, 1964).

| Moisture content (g. water per g. of dry tissue) | Region of the crown containing the - | Apical meristem | Axillary meristem | Vascular transitional zone |
|---|--------------------------------------|-----------------|-------------------|----------------------------|
| 3.2 to 3.7 | N | N | N | |
| 2.6 to 3.2 | E | N | N | |
| 1.9 to 2.6 | E | E | N | |
| 1.2 to 1.9 | E | E | E | |

Note : N, E refer to Table 6

同一한 株내에서도 蔡子에 따라 耐凍性에 差異가 있는데 Crescini 등¹¹에 의하면 새로 나온 蔡子들이 오래된 蔡子보다 耐凍性이 강하다고 하였으며 Legge 등¹⁷은 中間程度의 어린 蔡子들이 耐凍性이 가장 강하다고 報告하기도 하였다.

硬化와 耐凍性

가을에서 겨울로 季節이 바뀜에 따라 氣溫이 떨어져 最低氣溫이 0°C 또는 그 以下가 되면 耐凍性이 增加하게 되어 細胞內 結氷이 생기기 어렵게 되고 細胞外 結氷에 遭受될 수 있게 된다. 이와같이 季節의 變化함에 따라 耐凍性이 增大하는 것은 體內의 生理的 條件이 低溫에 의해서 耐凍性이 增大하는 方向으로 變化하기 때문이며 이를 硬化(hardening)라고 한다. 硬化가 된 組織과 안 된 組織間에 低溫에 대한 生存率을 評定하는 材料로 하여 調査한 結果

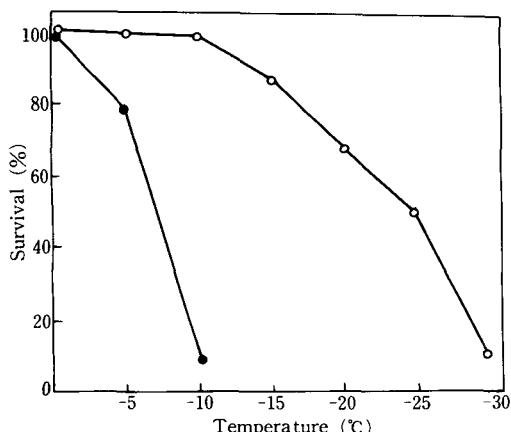


Fig. 11. Survival of isolated winter rye mesophyll cells to extracellular freezing. ○ ; cold hardened cells, ● ; nonhardened cells (Singh and Miller, 1982).

를 보면, 그림 11에서와 같이 硬化되지 않은 組織은 細胞外 結氷이 일어날 때에 -10°C에서 10% 以下만이 生存하나 硬化된 組織은 거의 100% 生存하여, 硬化와 耐凍性과의 關係가 어느 程度 重要한 가는 두 말할 必要가 없을 것이다.

硬化에 關與하는 成分을 보면 水分^{9, 24, 41}, 糖^{43, 45}, 蛋白質⁴⁷, 脂質^{6, 36, 45} 등을 들 수 있으며, 이들 成分이 細胞液의 濃度, 粘度, 滲透壓, 傳導度, pH 등에 影響하여 耐凍性을 增大시키는 것으로 알려져 있다.²⁶ 植物體가 硬化되기 始作하면 제일 먼저 體內含水量의 低下를 들 수 있고, 淀粉은 蔗糖으로 變化하면서 細胞液의 滲透壓이 上昇하여 浸透포텐셜을 低下시키고, 親水性 콜로이드의 增大, 原形質의 透過性 增大, 原形質의 粘性降低, 原形質의 脱水抵抗性 增大, 脂油含量 및 麸脂質 등이 增加하게 된다.^{9, 33, 45}

植物體가 硬化하는 동안 細胞膜에 不飽和脂質 특히 麸脂質의 增加가 顯著한데^{6, 7, 36, 45}, 麸脂質의 增加는 耐凍性 增加와 密接한 關係가 있다는 研究報告가 많으나^{13, 36, 45}, 近年の 報告에 의하면 그와 다른 傾向에 대한 報告도 있다.³⁴

보리의 3要素 施用과 越冬率과의 關係를 보면 그림 12에서와 같이 窒素, 磷酸, 加里의 3要素中 越冬率과 가장 關係가 깊은 것은 磷酸質 肥料이었는데 磷酸質 肥料는 組織內에 麸脂質含量을 增加시켜 耐凍性을 增加시키는 것이 아닌가 생각된다.

앞에서도 언급하였듯이 硬化가 進展될수록 그림 13에서 보는 바와 같이 體內에 水分含量은 減少하게 되는데, Tysdal⁴¹은 麥類의 細胞內의 水分과 硬化와는 높은 負의 相關係이 있다고 하였으며, Newton 등²⁴은 耐寒性이 강한 品種은 弱한 品種에 비하여

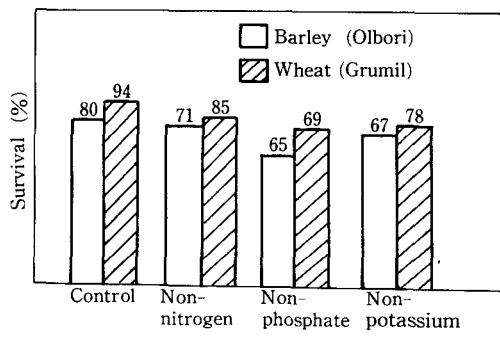


Fig. 12. Percentage of winter survival of the different fertilizing method (WBRI, 1981).

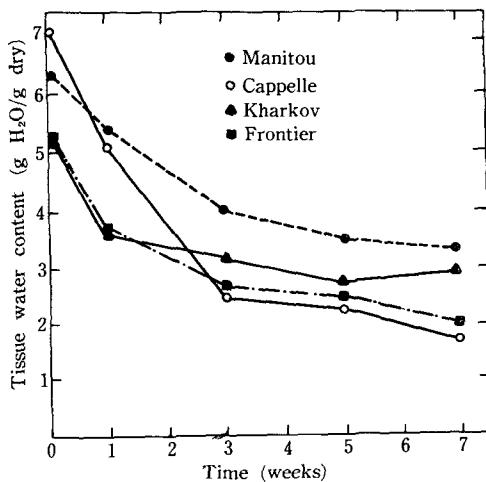


Fig. 13. Changes in crown tissue water content during cold acclimation of wheat cultivars (Gusta et al. 1979).

體內水分이 적다고 하였고, 특히 細胞内 結合水가 耐寒性과 關係가 깊다고 하였다.

그밖에도 Olien²⁷⁾, Metcalf 等¹⁸⁾도 冠部의 水分含量과 耐凍性과는 밀접한 關係가 있다고 하였는데, Metcalf 等은 보리와 밀의 耐寒性 程度가 다른 品種을 供試하여 各品種에 대하여 冠部의 水分含量과 最低生存溫度와의 關係를 調査한 結果 그림 14에서 보는 바와 같이 밀, 보리 모두 冠部의 水分含量이 63~67%일 때 最低生存溫度가 가장 낮았으며 이보다 높거나 낮으면 最低生存溫度는 높아지는 傾向이었는데 특히 水分含量이 높아지면 그 傾向이 顯著하였다.

또한 植物體의 組織이 硬化될 때 어느 程度의 水分狀態에서 硬化되었는가 하는 것도 耐凍性과 密接한 關係가 있는데, 그림 15에서 보면 보리에서 葉組織내에 水分含量이 60% 程度로 낮은 狀態에서 硬化된 組織은 -8°C에서 70% 이상의 生存率을 보

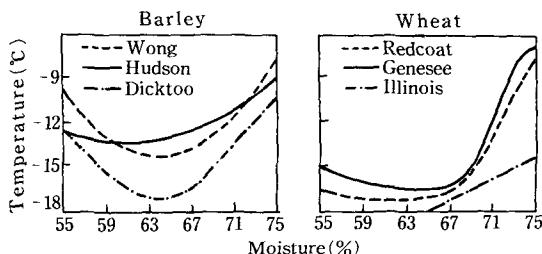


Fig. 14. Minimum survival curves as a function of temperature and crown moisture (Metcalf, 1970).

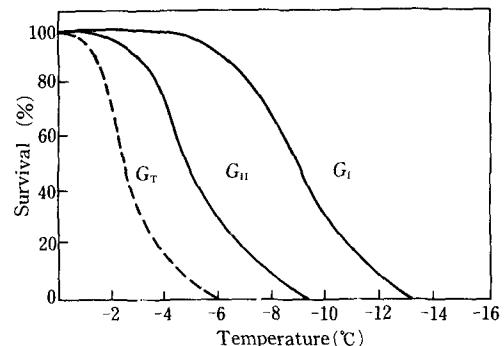


Fig. 15. Response of hardened leaf tissue of "Hudson" barley to freezing stresses. (Olien, 1981). G_T : tender tissue, G_L : hardened tissue at low moisture content 60%, G_H : hardened tissue at high moisture content 80%.

였으나 80% 이상의 높은 水分을 含有한 狀態에서 硬化된 組織은 같은 溫度에서 10% 程度 밖에 生存하지 못하였다.

또한 硬化期間이 길어질수록 그림 16에서와 같이 乾物重과 蔗糖含量이 增加됨을 볼 수 있는데, 山田⁴⁶⁾는 蔗糖의 體內分布가 특히 冠部에 많아야 耐凍性이 커진다고 하였다.

Pauli³²⁾에 의하면 細胞液의 電氣傳導度는 植物의 耐凍性에 따라 左右되며 植物體가 低溫을 받아서 硬化됨에 따라 낮아지고, 耐凍性이 強한 品種은 낮은 수치를, 弱한 品種은 큰 값을 나타내어 耐凍性檢定에도 사용될 수 있다고 하였다.

또 Zech, Pauli⁴⁷⁾는 秋播小麥에서 全體植物의 可溶性蛋白 및 蛋白全體의 全窒素含量은 耐凍性과 相關關係가 높으며, 全窒素와 糖分은 耐凍性이 강한 1~2월에 가장 많다고 하였다.

長尾²⁶⁾에 의하면 充分히 硬化된 材料를 使用할 경우에는, 滲透價自體에 대해서는 耐凍性과 명백한

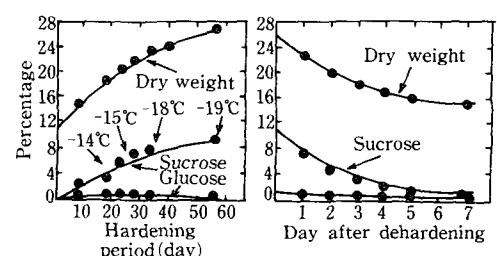


Fig. 16. Changes of dry matter and sugar content on hardening and dehardening treatment of wheat (Kneen, 1941).

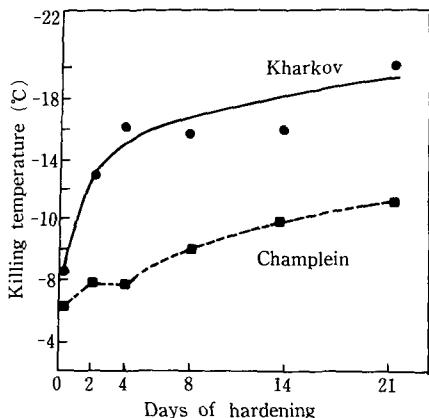


Fig. 17. Killing temperatures for two varieties of winter wheat during hardening (C. Willemot 1975).

關係를 보이지는 않아도 限界原形質分離狀態로부터의 原形質復歸時間이 걸어진다고 하였고, Steponkus 등⁴⁰⁾은 호밀의 組織에서 原形質의 凍結을 調査한 바, 硬化되지 않은 原形質은 凍結과 融解가 連続되는 동안 그들 원래의 量만큼 原形質이 復歸되지 않았다고 하였다.

硬化의 效果는 0°C 부근의 低溫에서 시작되어 그以下の 低溫에서도 凍害를 입지 않는 한 低溫일수록 硬化의 效果는 큰 것으로 알려져 있다. Peltier 등³¹⁾에 의하면 麥類의 硬化效果는 曙夜의 溫度가 2~4°C일 때보다도 週間 10°C, 夜間 2~4°C 일 때 더욱 커다고 하며, 硬化의 效果는 低溫處理後 急速히 發生하여 2~3週이면 대체로 最高에 달하고 그 후에는 處理效果가 별로 增大되지 않는다고 하였다.³⁴⁾ 그러나 Willemot⁴⁵⁾에 의하면 그림 17에서 보는 바와 같이 品種間에 硬化의 效果가 差異가 있어, 硬化處理를 始作한 後 4~5日만에 硬化가 急激하게 이루어지고 그 以後에는 效果가 별로 增加하지 않는 品種이 있는가 하면 硬化處理의 效果가 處理後 3週까지도 서서히 增加되는 品種도 있다고 하였다.

以上과 같이 低溫에 의해 얻어진 硬化效果는 越冬後 氣溫上昇과 더불어 生育이 再開되면서 植物體는 점차 軟化(Deharding)되어 가지만, 이같이 自然的인 軟化以外에도, 生育을 靜止하고 있는 겨울 동안에 凍結과 融解의 反復, 急激한 融解, 廉上, 融解의 持續, 乾燥, 窒息, 降雨 등 여러가지 要因에 의해서 植物體의 軟化가 일어나는데 특히 凍結과 融解의 反復은 그 效果가 가장 顯著하다고 한다.

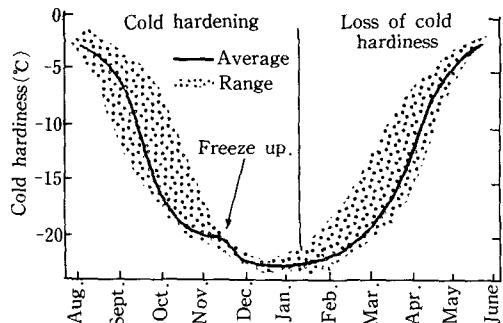


Fig. 18. Changes in cold hardness of "Norstar" winter wheat under field conditions in Saskatchewan with primary factors responsible for any loss in cold hardness (Oline, 1969).

그림 18은 밀 品種에 있어서 硬化와 軟化의 變化를 나타낸 것인데, 물론 우리나라의 氣象與件과는 다르지만 그림에서 보는 바와 같이 播種後 越冬전에 서서히 硬化가 일어나다가 초겨울에 最大로 되어 越冬期間을 經過後 다시 서서히 軟化되는 樣相을 보이고 있으나 봄이 되어도 상당기간 硬化의 效果는 持續되는 것으로 되어 있다.

作物의 耐凍性

作物의 耐凍性은 體內組織의 生理的 性狀에 따라서 支配된다. 外部條件에 따른 耐凍性的 增減은 直接 外部條件에 따라 左右되는 것이 아니라 그것들이 먼저 植物體내에 어떤 生理的 變化를 誘起함으로서 이루어지는 內的條件에 따라서 좌우되는 것이다.

이미 앞에서 說明한 바와 같이 細胞內 結冰이 생기면 原形質의 脱水 및 構造의 變化가 생겨서 組織이 必然으로 死滅하게 되고, 細胞外 結冰이 생기면 原形質이 脱水되어 機械的 變形을 받게 되어 凍害가 나타나게 되는 것인데, 이와 같이 傷害를 받았을 때 原形質 自體의 抵抗性을 增大하게 하는 內的條件 等은 植物體나 組織의 耐凍性을 增加시키게 되는데, 耐凍性과 關係가 있는 內的條件를 列擧하여 보면 다음과 같다.

1. 植物體의 含水量

細胞內에 自由水가 많을수록 細胞內 結冰이 일어날 위험은 크고 또 細胞外 結冰에 隨伴되는 細胞의 容積變化가 커서 原形質의 機械的 變形이 커지므로 凍害가 심해진다. 따라서 自由含水量의 減少는 耐凍

性을 增加시킨다.

2. 糖分含量

糖分의增加는 細胞의 渗透壓變化에 큰 影響을 미쳐서 結冰때 脱水가 적게 되어 原形質을 保護하는 힘이 커지므로 耐凍性은 增加되며, 渗透壓이 높아지면 結冰點도 낮아져서 耐凍性이 增大된다.

3. 親水 콜로이드

粒子가 물에 대해 親和性을 가지는 콜로이드(蛋白質, 페토酸, 페틴質等)를 親水性 콜로이드라고 하는데 低溫에서 硬化될 때에는 糖分含量增加와 同時に 親水 콜로이드質의 含量도 增加한다. 親水性 콜로이드가 增加하면 細胞내에 自由水가 結合水로 되어 組織이 凍結될 때 콜로이드에 保存되어 얼지 않는水分이 많아지므로 耐凍性이 增大한다.

4. 脂油含量

細胞내에 脂油와 水分이 共存할 때에는 冰點下降度가 커지므로 脂油含量이 많을 수록 耐凍性은 增加한다.

5. 原形質의 性質

原形質의 透過性과 耐凍性과는 높은 正의 相關關係가 있다. 이것은 透過性이 클수록 細胞外 結冰이 이루어질 때 물이 細胞밖으로 脱水하기 쉽고 따라서 細胞내 結冰이 생기기 어렵게 되며, 반대로 얼음이 녹을 때에는 細胞가 吸水하기 쉬워 均衡의 吸水에 의한 原形質의 變形을 적게 하기 때문이다.

原形質 특히 그 外層의 粘性이 낮은 것이 耐凍性이 크다. 原形質의 粘性이 낮으면 細胞外 結冰에 의해서 細胞가 脱水될 때나, 融解時에 細胞가 물을 再吸水할 때 原形質이 받는 機械的 變形이 적으므로 組織의 凍結에 의한被害가 적다.

6. 原形質蛋白의 黃化水素基의 含量

耐凍性이 強한 品種은 黃化水素基(-SH)의 含量이 많은 蛋白質을 갖고 있고 반대로 耐凍性이 弱한 品種은 그 含量이 적을 뿐만 아니라 蛋白質에 -SS基가 많이 含有되어 있다.

-SH基가 많은 것은 細胞의 凍結, 融解에 의한 機械的인 牽引力를 받을 때 分離되기 쉬우므로 原形質의 破壞가 적으므로 耐凍性이 크다.

7. 無機成分 含量

細胞내의 無機成分인 칼슘이온(Ca^{++})과 마그네슘이온(Mg^{++})이 많으면 細胞内 結冰을 抑制하는作用이 크다.

우리나라 麥作의 寒害 發生樣相

우리나라의 麥類栽培는 大部分 秋播麥이고 他作物에 비해 긴 越冬期間을 가지게 되므로 栽培期間中 低溫에 의해 寒害를 받을 機會는 항상 存在하고 있는 實情이다. 寒害가 發生하는 誘因으로서는 크게 氣象의 變化와 栽培의 問題로 分類해 볼 수 있다.

氣象의 變化에 따라 發生하는 것으로는, 초겨울에 氣溫이 急降下하여 麥體가 充分히 硬化되기 前에 過度한 低溫을 만나거나, 겨울동안에 눈이 덮이지 않은 채 酷寒을 만난다든지 또는 겨울동안에 暖冬이 계속되어 麥體가 徒長을 하게 되고 幼穗가 일찍發育하여 被害를 받는 경우이고, 栽培의 問題로는 播種期가 너무 늦거나 빨라서 耐寒性이 약할 때 越冬하게 되는 경우와 播種覆土作業이 不良하여 種子가 地表에 露出되든지 또는 얕게 묻혀서 生長點이 地表面위로 나오든지 또는 排水路設置나 土性問題로 排水가 잘 되지 않아 植物體組織내에水分含量이 높아지는 등 여러가지가 있을 수 있다. 上述과 같이 寒害를 誘發하는 要因으로서는 여러가지가 있으나 이들 要因이 單獨으로 作用하기도 하나 보통은 複合的으로 나타난다.

우리나라의 麥類栽培期間中 低溫에 의한 寒害被害는 地域에 따라 다소 다르게 나타나는 傾向이다. 즉, 中部以北의 추운 地域에서는 寒害에 의해 주로 被害가 나타나고 南部의 따뜻한 地域에서는 凍霜害에 의한 被害가主流을 이룬다고 할 수 있는데 이를 中部以北地域과 南部地域으로 나누어 說明하면 다음과 같다.

中部以北의 추운 地域에 해당하는 水原地方에 있어서 越冬期인 1~2월의 溫度變化를 '88~'89年에 調査한 바, 百葉箱의 最低氣溫은 $-7 \sim -13^{\circ}\text{C}$ ('88)이나 實際로 이期間 동안에 幼穗나 生長點이 위치하고 있는 地下 3~5cm附近의 地溫은 $-2 \sim -4^{\circ}\text{C}$ 를 나타내고 있으며, '88년에 最低氣溫(百葉箱 溫度)이 가장 내려갔던 1日中의 溫度를 보더라도 氣溫은 -14°C 로 내려갔으나 地下 3~5cm附近의 地溫은 $-2 \sim -3^{\circ}\text{C}$ 로 變化가 없다는 것은

Table 8. Winter killing temperature of barley cultivars(WBRI, 1981).

| Treatment temperature | KANGBORI | | OLBORI | | Dong #1 |
|-----------------------|----------------|-------------|----------------|-------------|----------------|
| | Optimum sowing | Late sowing | Optimum sowing | Late sowing | Optimum sowing |
| °C | % | % | % | % | % |
| -11 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| -13 | 0 | 0 | 0 | 8 | 0 |
| -15 | 0 | 0 | 0 | 16 | 0 |
| -17 | 0 | 0 | 0 | 27 | 0 |
| -19 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |

Treatment time : 1 hr.

이미 說明한 바 있다.

그러면 現在 우리나라에서 많이 栽培되고 있는 보리 奨勵品種들에 대한 凍死限界溫度를 보면 表 8에서 보는 바와 같이 適期에 播種하여 主稈葉數가 5~6枚程度인 品種은 -17°C까지도 被害가 거의 나타나지 않고 있으나 晚播되어 植物體가 어린 경우(主稈葉數 3~4枚)에는 -13°C에서 8%程度가 凍死하였다. 물론 凍死限界溫度는 麥種이나 品種에 따라 크게 다르기 때문에 모두 이와 같다고 할 수는 없어도 調查된 品種들의 耐寒性 程度가 既存 種麥獎勵品種 중에서 中間程度 되기 때문에 이들이 代表된다고 한다면 越冬期間中에 幼穗나 生長點이 位置한 地溫으로 미루어 볼 때 전혀 問題가 없는 것 같아 보인다.

그러나 實際로는 해에 따라 凍害로 인한 立毛數不足으로 收量이 크게 減少될 뿐만 아니라, 거의 每年 麥類圃場에서 寒害로 인한 減收가 일어나고 있는 것이 사실이다. 따라서 이를 좀 더 分析하여 보면 그 理由를 쉽게 알 수 있을 것 같다.

즉, '89년 초봄인 3월 上旬에 百葉箱 및 地表와 地中 3cm의 最低溫度를 測定하였던 바, 百葉箱의 最低氣溫이 -7.2°C일 때 幼穗가 位置하고 있는 地下 3cm附近의 地溫은 -0.6°C로 百葉箱의 最低溫度보다도 6.6°C가 높았으나 地表面은 -10.9°C로 百葉箱의 最低氣溫보다도 3.7°C가 낮으면서도 日中の 溫度變化幅이 크다는 것을 說明한 바 있다. 따라서 겨울철 蔡冬期인 1~2월의 最低氣溫이 -15°C以下로 내려간다면 地表面의 最低溫度는 -20°C까지도 내려갈 수 있는 可能性은 미루어 짐작컨대 얼마든지 있을 수 있다. 따라서 보리를 播種할 때 播種作業이 粗雜하여 覆土作業이 不良해지고 따라서 種子가 地表에 露出되거나 生長點이 地表附近으로 露

出될 경우 直接的으로 地表面의 溫度範圍에 놓이기 때문에 凍害를 입게 될 것이다. 여기에 土壤이 過濕하거나 乾燥하든지 또는 植物體가 耐凍性이 약한 生育段階에 있다면 그 被害는 더욱 複合的으로 크게 나타날 것이다.

한편 南部地方의 따뜻한 地域에서는 越冬期間인 1~2月의 最低氣溫이 -3~-5°C 程度로 比較的 높아 麥類가 生育을 停止하고 있는 동안에는 組織이 凍結하여 被害를 입는 凍害는 거의 일어나지 않고 있으나, 해에 따라서 이른 봄에 凍霜害를 받는 경우가 있다. 따라서 앞에 說明한 바 있는 寒害를 입을 수 있는 主要 4時期中 中部 以北地方은 第2期인 凍害가 寒害의 被害樣相으로 보아 主體가 되고 그 이외에 第3期와 第4期의 時期의 被害가 간혹 發生하며, 南部地方은 第3期 > 第2期 > 第4期 > 第1期의 順으로 被害樣相이 나타나는 것으로 생각된다.

寒害 對策

寒害를 輕減시키는 方案에는 여러가지가 있겠으나 가장 손쉽고 經濟的이며 效果의인 方法은 耐寒性 品種을 選擇하여 栽培하는 것이다. 耐凍性이 강한 品種은, 大麥으로는 동보리 1호, 부농, 조강보리, 두루보리, 탑골보리, 팔달보리, 새울보리 等이고 裸麥으로는 백동, 늘쌀보리를 들 수 있다.

近年의 寒害 被害가 가장 심했던 '77년에 耐寒性이 弱한 品種과 強한 品種間に 被害程度를 비교해 보면, 表 9에서 보는 바와 같이, 中北部地方의 추운 地域에서 栽培된 耐凍性 品種인 동보리 1호와 부농의 10a當 平均收量은 109kg을 얻을 수 있었으나 相對的으로 耐凍性이 弱한 올보리와 강보리 品種은 거의 全個體가 凍死하여 收量이 全無한 狀態이었다. 그러나 南部地方의 따뜻한 地域에서는 耐凍性 品種의 10a當 收量이 322kg이었으나 弱한 品種은 313kg으로서 品種間に 큰 差異는 나타나지 않았다.

그러나 南部地方에서도 地域에 따라 또 栽培地에 따라 被害가 크게 난 곳도 있는데 이런 地域에서는 반드시 耐寒性이 강한 品種을 심어 寒害를 輕減시켜야겠다. 두번째로는 適期에 播種하여 主稈葉數가 5~6枚程度에서 越冬시키도록 하는데 이때가 麥體로 보아 生理的으로 耐凍性이 강한 뿐만 아니라 뿌리도 잘 뻗어서 서릿발이나 추위에도 強하고 分蘖

Table 9. Grain yield of winter hardy variety at different locations in barley(WBRI, 1977).

| Items | Varieties | Grain yield(Kg/10a) | | | | | |
|---------------------|------------|---------------------|--------|------|---------------|-------|------|
| | | Northern part | | | Southern part | | |
| | | Yeonchon | Andong | Mean | Milyang | Jinju | Mean |
| Winter hardy | Bunong | 136 | 41 | 89 | 320 | 375 | 348 |
| | Dongbori 1 | 203 | 54 | 129 | 238 | 355 | 297 |
| | Mean | 170 | 48 | 109 | 279 | 365 | 322 |
| Non-winter hardy | Olbori | 0 | 0 | 0 | 241 | 381 | 311 |
| | Gangbori | 0 | 0 | 0 | 258 | 371 | 315 |
| | Mean | 0 | 0 | 0 | 250 | 376 | 313 |

Table 10. Rate of killed tiller due to cold damage by the different fertilization levels(WBRI, 1981).

| Items | Control | Non-nitrogen | Non-Phosphate | Non-potassium |
|--------|---------|--------------|---------------|---------------|
| Barley | 20% | 29 | 35 | 33 |
| Wheat | 6% | 15 | 31 | 22 |

Control : Plot applied nitrogen, phosphate and potassium

도 株當 2~3 個가 확보되어 有效分蘖을 確保하는
데도 有利하다. 이보다 播種期가 빠르거나 늦어지
면 耐凍性이 弱해져서 寒害를 받기 쉽게 된다.

세 번째로 均衡施肥를 함으로써 寒害를 輕減시킬
수 있는데, 表 10에서 보는 바와 같이 3要素區에
比해 無磷酸區가 31~35%, 無加里區가 22~33
%의 枯死莖率을 보여 磷酸과 加里의 施肥가 寒害를
크게 減少시킴을 알 수 있다.

네 번째는 栽培樣式에 따라 寒害의 被害程度도
크게 달라지므로 栽培樣式을 立地條件에 따라 適切하
게 選擇하여 栽培하도록 한다. 一般的으로 밭에서는
條播을 하고 畦裏作에서는 畦立廣散播나 稻株間 條
播을 하는 경우가 많은데 水原에서 條播와 廣散播
栽培樣式間에 枯死莖率을 比較調査한 바, 條播栽培
時에는 枯死莖이 거의 없었으나 平面 또는 畦立廣
散播의 경우는 17%程度의 枯死莖率을 나타내었는
데, 이는 覆土不良에 의한 種子露出 또는 生長點의
地表에 露出에 의한 低溫被害와 土壤水分減少에 의
한 旱魃의 被害가 複合的으로 나타났기 때문으로 생
각된다. 따라서 畦裏作에서 廣散播을 하는 경우에
는 播種後 覆土를 精密하게 함과 同時에 堆肥를 全
面에 撒布하면 覆土의 補強과 水分保持 등의 效果
로 寒害輕減에 큰 效果가 있다. 最近에는 논에서도
耕耘機나 트랙 타이에 細條播種機를 附着하여 播種하는
方法이 開發되었는데 이 方法으로 栽培하게 되면 種
子의 播種深度가 고를 뿐만 아니라 覆土도 比較的

Table 11. Effect of covered materials for wintering barley yield(WBRI, 1981).

| Item | Amount of covered material | Grain yield | Yield Index |
|--------------------|----------------------------------|----------------|----------------|
| | | (kg/10a) | (%) |
| No covered | - | 373 | 100 |
| Vinyl covered | - | 458 | 123 |
| Rice straw covered | 500 | 492 | 132 |
| Rice hull covered | 1,000 | 418 | 112 |
| Compost covered | 1,000 | 410 | 110 |
| Compost covered | 1,500 | 563 | 151 |

良好하게 이루어져 寒害를 輕減하는데 큰 效果가 있
을 것으로 생각되며 收量도 儻行에 比해 26%程度
增收되므로 좋은 栽培方式이라 하겠다.

다섯 번째는 麥類의 冠部를 有機物 等으로 被覆하
여 주는 方法으로 이렇게 하면 旱魃時 水分維持와
溫度低下를 防止함으로써 寒害를 輕減할 수 있다.

越冬中의 보리에 벗짚, 퇴비, 풍거 또는 천비닐
등을 被覆함으로써 表 11에서 보는 바와 같이 無被
覆에 比해 12~51%의 收量增加를 보였고, 비닐을
被覆하였을 때에는 枯死莖이 전혀 나타나지 않고 收
量도 23%增收되었다.

여섯 번째로는 土入이나 植物體 및 土壤의 踏壓을
들 수 있는데 土入은 生育初期의 覆土의 補強과 生
育密度를 調節하고, 生育中期의 土入은 生長點 保護
에 의한 寒害, 旱魃害와 無效分蘖을 抑制하는 效果

를 갖고 있다. 踏壓은 서립발과 倒伏防止, 土壤中의水分調節 및 乾生의 生育을 誘導하여 耐凍性을 增大시킨다. 그 밖에 番裏作에서 土壤이 過濕할 때에는排水路를 잘 整備하여 植物體가 過濕하지 않도록 한다.

結　　言

冬作物의 氣象災害는 寒害를 비롯하여 몇 가지로區分할 수 있는데 이들 災害中 寒害는 麥類栽培에 있어서 가장 큰 比重을 차지하며, 해에 따라서는莫大한 收量減少를 招來하고 있다. 따라서 寒害 및耐凍性에 대한 生理生態的 特性과 우리나라에서 發生하고 있는 寒害의 發生樣相 等을 檢討하는 同時에 寒害로 인한 收量減少를 輕減시킬 수 있는 方案을 모색코자 國內外에서 發表된 資料를 蒐集檢討하여 綜合整理하였다.

越冬期間中 百葉箱의 最低氣溫(水原地方)이 -13 ~ -14 °C 程度로 떨어져도 生長點이 위치한 地中 3 ~ 5 cm의 最低溫度는 -2 ~ -3 °C 程度로 매우 높은 반면 地表面의 最低溫度는 百葉箱의 最低溫度 보다 훨씬 낮고 1日中의 溫度變化幅도 가장 커졌다.

麥體의 器官 및 組織部位別 耐凍性에서 뿐만 아니라 Vascular transitional zone의 組織은 葉身이나 頂端分裂組織보다 耐凍性이 훨씬 弱하며, 組織내에 水分含量이 높아 질수록 耐凍性은 약해졌다.

細胞液의 凍結形態는 平衡凍結型, 不平衡凍結型 및 軟한 組織의 不平衡凍結型 等 3 가지 類型이 있으며 凍結型에 따라 組織의 凍死溫度는 크게 달랐다.

組織의 耐凍性은 硬化處理에 의해 크게 높아졌는데, 硬化의 效果는 硬化時 組織의 水分含量 및 溫度와 品種에 따라 각기 다르게 나타났다.

營養生長期인 越冬期間中의 耐凍性은 一般的으로 밀이 보리보다 높아 凍害에는 強하나 生殖生長期인 봄철의 凍霜害에는 反對의 傾向을 보였다.

麥類가 寒害를 입을 수 있는 主要時期는 대체로 4期로 區分할 수 있으며, 第1期와 第3期는 凍霜害를 받는 時期이고, 第2期는 凍害를 받는 時期이며, 第4期는 霜害 또는 冷溫障害를 받는 時期로 区分된다. 우리나라의 地域別 寒害를 받는 時期를 区分하면 中部 以北地方은 第2期인 凍害의 被害가 主流를 이루고, 다음은 第3期의 順이나 南部地方은 第3期 > 第2期 > 第4期 > 第1期의 順이 되는 것으로

로 檢討되었다.

引　用　文　獻

1. Crescini, F. and A. Tettamanzi. 1929. Sulla resistenza del grano alli basse temperature. Ital. Agric. 66 : 546-552.
2. Chen, T. H-H, L.V. Gusta and D.B. Fowler. 1983. Freezing injury and root development in winter cereals. Plant Physiol. 73 : 773-777.
3. 曹章煥·河龍雄·申萬均·朴武彥·尹儀炳·南潤一·柳龍煥·金石東. 1983. 麥類의 幼穗分化調查基準 및 管理要領 p.23 農振廳.
4. 曹章煥·李殷燮·河龍雄·李正日. 1982. 冬作物의 氣象災害와 그 對策. 韓作誌 27(4) : 411-434.
5. 趙載英·尹象鉉·李殷雄. 1987. 栽培學原論 鄉文社. p.187-197.
6. De La Roche, I.A., C.J. Anderws and M. Kates. 1973. Changes in phospholipid composition of a winter wheat cultivar during germination at 2°C and 24°C plant physiol. 51 : 468-473.
7. Grenier, G. and C. willemot. 1974. Lipid changes in roots of frost hardy and less hardy alfalfa varieties under hardening conditions. Cryobiology 11 : 324-331.
8. Gusta, L.V. and D.B. Fowler. 1977. Factors affecting the cold survival of winter cereals Can. J. Plant Sci. 57 : 213-219.
9. Gusta L.V., D.B. Fowler and P. chen. 1979. A nuclear magnetic resonance study of water in cold acclimating cereals. Plant Physiol. 63 : 627-634.
10. Graefius, J.E. 1981. Breeding for winter hardiness, In C.R. Olien and M.N. smith(ed) Analysis and improvement of plant cold hardiness. p215 CRC Press Boca Raton, FL
11. Gusta L.V. and T.H.H. chen. 1987. The physiology of water and temperature stress. p.115-142. In E.G. Heyne(ed) Wheat and Wheat Improvement Second Edition.
12. 岩下友記·岡正·太田敏雄. 1971. 栽培のた

- めの作物生理。農業圖書株式會社。p.97-107.
13. Horvath, I., L.Vigh, A. Belear and T. Farkas. 1980. Hardiness dependent accumulation of phospholipids in leaves of wheat cultivars. *Physiol. Plant* 49 : 117-120.
 14. 郭炳華・任綱彬・孫膺龍・金容旭. 1968. 三訂植物生理學 鄭文社。p.266-269.
 15. 金石東・權容雄. 1985. 秋播大小麥의 早期出穗에 따른開花, 登熟 및 收量性變化. 韓作誌 30(1) : 39-46.
 16. 金石東・朴武彦・河龍雄・權容雄. 1985. 低溫이 麥類의 不稔, 花粉活力 및 收量性에 미치는 影響. 農試論文(作物) 27(2) : 114-119.
 17. Legge, W.G. 1979. The cold hardiness of tillers of acclimated winter wheat (*Triticum aestivum* L.) plant. M.Sc. thesis univ. of saskatchewan, Saskatoon.
 18. Metcalf, E.L., C.E. Cress, C.R.Olien and E.H.Everson. 1970. Relationship between crown moisture content and killing temperature for three wheat and three barley cultivars. *Crop Sci.* 10 : 362-365.
 19. 麥類研究所. 1981. 麥類試驗研究報告書.
 20. 農村振興廳. 1977. 麥類新品種 地方適應連絡試驗報告書.
 21. 農水產部 統計局 1981. 農林統計年報 p. 66-79.
 22. 南潤一・河龍雄・高田寛之. 1983. 麥類의 分蘖別 生育相 및 生產能力의 變異에 관한 研究. 韓作誌 28(1) : 115-121.
 23. Livingston, J.E. and J.C. Swinbank 1950. Some factors influencing the injury to winter wheat heads by low temperature. *Agron. J.* 42 : 153-157.
 24. Newton, R., W.R. Brown. 1926. Seasonal changes in the composition of winter wheat plants in relation to frost resistance. *J. Agr. Sci.* 16(4) : 522-538.
 25. 大谷義雄. 1942. 春季に於ける麥類の凍害 (II). 農業及園藝 17(4) : 417-425.
 26. 小田桂三郎. 1963. 作物大系 第2編 麥の生理生態. 養賢堂. p.1-104.
 27. Olien, C.R. 1964. Freezing processes in the crown in "Hudson" barley, *Hordeum vulgare* (L. emend. Lam.) Hudson, *Crop. Sci.* 4 : 91-95.
 28. 嶺南作物試驗. 1988. 嶺南地域 作物氣象災害 98-103.
 29. Olien, C.R. 1969. Freezing stresses in barley. *Barley Genetics II* 356-363.
 30. Olien, C.R. 1981. Analysis of mid winter freezing stress p.35-59. In C.R. Olien and M. N. Smith(ed) *Analysis and improvement of plant cold hardiness*. CRC. Press, Boca Raton FL.
 31. Peltler and Kiesselbach. 1934. The comparative cold resistance of spring small grains. *J. Amer SOC. Agr.* 26 : 681-686.
 32. Pauli A.W. and H.L. Mitchilell. 1960. Changes in certain nitrogenous constituents of winter wheat as related to cold hardness. *Plant Physiology* 35(4) : 539-542.
 33. Pauli A.W., B.Kolp, and F.C. Stickler. 1961. Relationship of cold hardiness to solubleprotein nitrogen content and epicotyl growth rates in winter wheat. *Crop. Sci.* 1 : 137-138.
 34. Suneson and Peltler. 1934. Effect of stage of seedling development upon the cold resistance of winter wheats. *Jour. Amer. Soc. Agron.* 20 : 687-692.
 35. 關塙清藏・花房堯土. 1950. 暖冬により早期出穂する裸麥の寒害について. 農業技術 5(5) : 35-41.
 36. Siminovitch, D., B. Rheaume, K. Pomeroy and M. Lepage. 1968. Phospholipid, protein, and nucleic acid increases in protoplasm and membrane structures associated with development of extream freezing resistance in black locust tree cells. *Cryobiology* 5 : 202-225.
 37. Singer, S.J. 1971. Structure and function of biological membranes, (ed), L.I. Rothfield, 145-222. N.Y. Academic 486.
 38. Singh J. Al De La Roche, D. Siminovitch. 1975. Membrane augmentation in freezing tolerance of plant cells. *Nature* 257 : 669-670.
 39. Singh J. and R.W. Miller. 1982. Spin-Probe

- studies during freezing of cells isolated from cold hardened and nonhardened winter rye. *Plant Physiol.* 69 : 1423-1428.
40. Steponkus, P.L., M.F. Dowgert, R.Y. Evans and W.J. Gordon-Kammin. 1982. Plant cold hardiness and freezing stress. Mechanism and Crop Implications, Vol 2 Academic Press. N. Y.
41. Tysdal, H.M., S.C. Salmon. 1926. Viscosity and winter hardness in small grain. *J. Amer. Soc. Agr.* 18(12) : 1099-1100.
42. Tesar, M.B. 1984. Physiological basis of crop growth and development, 205-210 *Amer. soc. of Agr.* Madison, wisconsin.
43. 田口亮平. 1958. 作物生理學. 養賢堂.
44. 田島克己・佐藤曉子・池永昇. 1975. 麥類の凍霜害対應 技術に關する研究. 6. 幼穂長及び低温の程度と幼穂凍死率との關係. *日作紀(別號)* 191-192.
45. Willemot C. 1975. Stimulation phospholipid biosynthesis during frost hardening of winter wheat. *Plant Physiol.* 55 : 356-359.
46. 山田登. 1948. 農學2.
47. Zech and Pauli. 1960. Cold resistance in three varieties of winter wheat as related to nitrogen fraction and total sugar. *Agron. Jour.* 52 : 334-337.