

NaCl Stress에 따른 보리 유묘의 생육특성 및 세포학적 반응

조진웅 · 김충수 · 이석영¹⁾ · 박기선
충남대학교 농과대학 농학과, ¹⁾농촌진흥청 농업과학기술원 유전자원과

Growth and Histological Characteristics of Barley (*Hordium vulgare L.*) Seedling to NaCl Stress

Jin-Woong Cho, Choong-Soo Kim, Sok-Young Lee¹⁾, and Ki-Sun Park(College of Agr., Choongnam National Univ., Taejeon 305-764, Korea. ¹⁾Agricultural Science and Technology Institute, RDA Suwon, 441-707, Korea)

Abstract : This study was conducted to determine the morphological responses of barley seedlings to NaCl stress and to investigate histological changes of cells with transmission electron microscope(TEM) after NaCl stress. Plant height and root length of 10-day old barley seedlings with NaCl stress were reduced and inhibition level was found to be more severe in the plant height than in the root length. The leaf length, leaf width and leaf area were shorter as well with NaCl stress than without NaCl stress. However, there was no difference in the number of roots between NaCl treatments. The weight of dry matter decreased at higher NaCl concentrations, especially at 100mM NaCl. The water content of shoots tend to decrease at higher NaCl concentrations, but there was no difference in the water content of roots. The reduced sugar content was greatly increase than starch. Cellulose content was higher in NaCl stressed-plant than control, and tended to decreased at higher NaCl concentrations. Lignin content also decreased NaCl stressed-plant but there was no tendency at NaCl stress concentrations.

Electric conductivity of cell sap with seedlings was high with NaCl stressed-plant. Amount of cell sap gradually increased with time in the roots than in the shoots. The grana of chloroplasts was changed by 150mM NaCl concentration. The christs of mitochondria in root meristematic sells ruined in structure and cell wall of leaf and root was also ruined by NaCl stress.

Key words : barley, NaCl stress, electric conductivity, cellulose, cell wall, chloroplast, mitochondria

서 론

염류지는 아시아를 비롯한 세계 6대륙에 걸쳐 약 9억 5천만여 ha에 이르며 지구상의 작물재배 가능지의 약 10%에 이르며 우리나라의 경지면적의 약 440배에 달한다¹⁾. 그러나 염류토양은 토성이 불량하고 염분농도가 높아 작물생육에 매우 부적합하다. 따라서 이의 해결을 위해서는 염류지의 생성과정과 토성·토질을 알며 작물생장에 미치는 영향을 파악하고, 작물의 내염성 정도를 구분하며 염류지에서 잘 자라는 식물과 그렇지 못한 식물의 반응 기작과 유전적 특징, 분자 및 미생물학적 양상 등을 고찰하여야 할 것이다²⁾.

염에 대한 식물의 성장 반응으로 Greenway³⁾는 4가지로 분류하였는데 이 중 보리는 비교적 내염성이 강한 식물로 분류하였다. 또한, 식물은 각 생육기별로 염해 정도는 차이

가 있는데 벼의 경우 유식물기, 이앙기, 발아기 순으로³⁾, 수수는 발아기나 성숙기보다 영양생장에⁴⁾, 사탕무우는 발아기, 토마토, 밀, 보리 등은 발아기 이후인 유묘기⁵⁾에 가장 심하다. 염에 의한 작물 생육 장애는 배지의 수분포텐셜 감소에 따른 수분 흡수 장애와 Na⁺, Cl⁻ 등의 식물체내의 과다축적에 의한 이온 독성장해, 그리고 이에 따른 영양적 불균형 등이 그 원인으로 알려지고 있다^{1,2,6,11,13,16,17,24)}. 토양의 수분포텐셜의 감소는 작물체내로의 수분이동이 억제되며 이에 따라 효소활동, 광합성, 호흡 등에 영향을 미친다^{2,6,11,16)}. 또한, 염해를 받은 작물은 삼투조절을 위하여 세포질내에 proline, betaine, D-sorbitol 등과 같은 적합성물질(compatible solute 또는 osmotic solute)을 생성하거나 축적시켜 성장을 지속시키며 염해를 경감하거나 보호하는 작용을 한다^{1,2)}. 그러나 염해를 받은 작물은 여러 가지 구성물질에도 영향을 미치는데 셀룰로오스와 리그닌 등의 세포벽 구성물질의 감

소^{7,8)}, 단백질 함량 감소⁶⁾, 탄수화물의 증가^{12,13)} 등을 일으킨다. 또한 염해는 식물체의 형태를 변화시키는데 엽수와 엽면적을 감소시키거나 잎의 두께를 증가시키거나 다즙질화하며, 세포 수, 세포 크기에도 영향을 미치고, 세포내 엽록체나 미토콘드리아 그리고 세포벽 등에도 영향을 미친다고 한다^{11,13)}.

따라서 본 연구는 NaCl stress를 받은 보리 유묘의 형태적 변화와 세포내 엽록체와 미토콘드리아, 세포벽 등의 변화 양상을 알고자 실시하였으며 이를 토대로 염해 생리 기구를 밝히며, 내염성 품종 개발의 기초적 자료를 제시하고자 실시하였다.

재료 및 방법

공시재료 및 시험내용

본 실험은 충남대학교 농과대학에서 수행하였으며 공시재료는 늘살보리를 이용하였다. NaCl 처리에 따른 보리 유묘의 생장 및 세포적 구조 변화를 알기 위해 NaCl 수준을 50, 100, 150mM로 조절한 1/4 Hoagland 용액에서 파종 후 10일째의 유묘를 대상으로 조사 실시하였다. 생육환경은 광도가 25,000lux이며, 온도는 낮에는 25~28℃, 밤에는 20~22℃로 조절하였고 일장은 12시간이었으며 상대습도는 60%로 조절하였다.

조사항목은 10일 유묘의 초장, 제1엽장, 제1엽폭, 엽면적, 근장, 근수, 수분함량, 건물중 등의 생육 특성을 조사하였다.

분석방법

전분 및 환원당 함량은 완전히 건조된 시료를 완전히 분쇄한 후 80% ethanol로 추출하여 80℃에서 ethanol을 증발시킨 후 2%의 anthrone를 포함한 H₂SO₄로 발색시켜 spectrophotometer(Shimazu, uv-120-40s)로 630nm로 측정하였으며 표준곡선은 glucose를 이용하여 구하였다.

셀룰로오스와 리그닌 함량 측정은 Crampton¹⁴⁾ 방법으로 수행하였는 바 완전히 분쇄된 시료를 500mg을 정확히 칭량한 후 0.2% cetyl trimethyl ammonium bromide가 포함된 1N H₂SO₄로 용액 20ml와 decahydronaphthalene 0.5ml를 넣고 sand condensor에서 끓는 상태에서 정확히 60분 끓인 후 glass filter crucible로 감압 여과하고 뜨거운 증류수로 세척한 다음 105℃에서 12시간 건조시킨 후 칭량한 것을 셀룰로오스 함량으로 하였다. 또한 이를 다시 차가운 72% H₂SO₄를 crucible에 부으면서 유리봉으로 저은 후 3시간 방치한 다음 이를 감압 여과한 후 H₂SO₄가 완전히 제거될 때 까지 씻어 내리고 여과시켜 105℃에서 12시간 건조시킨 후 칭량한 것을 리그닌 함량으로 하였다.

식물세포액 유출액의 전기전도도는 지상부는 제 1엽을

대상으로 하여 지름 3.5mm cork-borer로 취하였으며, 뿌리는 길이 5mm 간격으로 절편하여 100mg을 칭량하여 각각 10ml의 증류수에 침지한 후 24시간 동안 4시간 간격으로 침출액에 대하여 전기전도도 측정기(Electric conductivity meter, TOA M-40s)를 이용하여 측정하였다.

보리 유묘의 세포조직내의 기관을 관찰하기 위하여 전자현미경(Transmission microscope, Hitachi H-600형)을 이용하였다. 전 고정은 잎의 경우 가로 세로 5mm 정도로, 뿌리는 5mm의 길이로 자른 후 2.5% glutaraldehyde 용액에서 2시간 탈기 시킨 후 인산완충액(0.1M, pH 7.0)으로 전 고정액을 씻은 후 4℃에서 1%의 osmium tetroxide가 포함된 인산완충액에 2시간 정도 후 고정하였다. 25, 50, 70, 90, 99, 100%의 ethanol로 탈수 시킨 후 embedding하여 초박절기(sovall, MT-500)으로 5μm 두께로 박절하여 광학현미경으로 관찰부위를 선정한 후 50~60nm 두께로 초박절하여 관찰하였다.

결과 및 고찰

네 수준의 NaCl 농도 처리에 따른 보리 유묘의 생육 특성은 표 1과 같다. 초장은 작물생육에 있어 건물생산을 결정하는 요인의 하나¹⁾로서 NaCl과 같은 생리적 장애를 받을 경우 세포의 크기, 단위면적 당 세포 수 등이 감소함에 따라 초장의 크기는 달라진다. NaCl 처리에 따른 보리 유묘의 초장은 NaCl 농도가 높을수록 작아지는 경향으로서 무처리에는 19.0cm였으며, 100mM NaCl 처리는 13.3cm으로 급격하게 감소하였으며, 150mM NaCl 처리에서는 12.2cm으로 무처리보다 약 36% 초장 감소를 보였다. 또한 광합성 동화기관으로서 중요한 요소인 엽장과 엽폭은 초장과 비슷한 수준으로 NaCl에 의한 억제를 받았으며, 이에 따라 엽면적 역시 배지의 NaCl 농도가 높을수록 크게 감소하였다. 그러나 근장의 경우 NaCl 농도가 100mM 까지는 크게 변화를 보이지 않았으며 뿌리 수 또한 큰 영향을 받지 않았

Table 1. Biomass and morphological changes of 10 days old barley seedlings grown in different NaCl concentration

Characters	NaCl concentration(mM)				
	0	50	100	150	LSD(5%)
Plant height(cm)	19.0	17.7	13.3	12.2	3.2
1st leaf length(cm)	12.4	11.1	6.6	2.5	0.9
1st leaf width(mm)	6.6	5.9	5.0	3.0	0.7
Leaf area(㎤/plant)	8.6	8.8	3.6	2.6	0.9
Root length(cm)	10.7	10.9	10.6	7.4	1.3
Root number(no./plant)	5.5	5.2	5.4	6.1	1.0
Shoot water content(%)	93.2	91.6	82.0	83.7	0.9
Root water content(%)	93.8	93.8	92.8	91.9	0.7
Shoot dry matter(g/10 plant)	205.3	216.2	167.7	137.4	20.8
Root dry matter(g/10 plant)	47.4	45.5	43.1	41.7	5.2

다. 이와같은 결과는 Shalhevet¹²⁾ 등에 의하면 12가지의 작물을 대상으로 초장과 근장의 염해 정도를 살펴본 결과 보리와 콩은 초장이 근장보다 크게 억제된다는 보고와 일치하였으며 지상부 생장억제가 상대적으로 크게 작용한다는 Munns와 Termaat¹³⁾의 결과와 일치하였다. 또한 Rawson¹⁵⁾ 등은 염해지의 내염성 정도는 유묘기의 엽면적과 상관성이 매우 높아 유묘기의 엽면적은 최종 수량과 크게 관련이 깊다고 하였으며, Berstein¹⁶⁾ 등은 염 stress가 잎의 전개에 미치는 영향은 성숙된 잎보다 크게 작용한다고 하였는데 본 실험 결과 100mM NaCl 처리에서 급격한 엽면적 감소를 보여 앞으로 보리의 경우 이 정도의 농도에서 내염성 선발에 이용할 수 있을 것으로 생각된다.

한편, 염에 의한 작물 생육 장애의 원인으로 배지의 낮은 수분포텐셜로 인한 수분흡수 장애를 들 수 있는데 작물체내의 수분함량은 배지의 낮은 수분 포텐셜에 따른 수분흡수장애와 관련이 깊다¹⁴⁾. NaCl 처리에 따른 보리 유묘의 수분함량은 배지의 NaCl 농도가 높아짐에 따라 감소하는 경향을 보였다. 지상부의 수분함량은 무처리와 93.2%였지만 100mM NaCl 처리는 82.0%로 약 12%의 수분 함량 감소를 보였다. 또한 지하부는 지상부보다 감소폭이 매우 적어 100mM NaCl 처리가 92.8%로 무처리보다 겨우 2% 함량 감소를 보였다. 건물중에 있어서도 NaCl 농도가 높을수록 건물중 감소가 크게 나타났으며 지상부가 지하부의 건물중 감소폭보다 더 크게 나타났다.

NaCl stress에 따른 보리 유묘의 탄수화물 함량은 표 2

Table 2. Changes of carbohydrates of 10 days old barley seedlings grown in different NaCl concentration.

Carbohydrate (%/D.W.)	Parts	NaCl concentration(mM)				
		0	50	100	150	LSD(5%)
Starch	Shoot	8.2	6.8	6.6	6.3	0.8
	Root	9.5	9.5	15.2	14.4	2.4
Reduced sugar	Shoot	7.8	3.5	4.3	6.5	1.0
	Root	2.9	3.4	2.2	1.7	0.5
Cellulose	Shoot	19.5	17.2	16.0	14.6	2.0
	Root	21.0	23.4	19.5	16.8	1.5
Lignin	Shoot	5.1	4.3	2.7	3.1	0.5
	Root	2.1	1.9	1.0	0.7	0.7

Table 3. Electric conductivity of cell sap outflow solution in 1st leaf and roots of 10 days old barley seedlings grown in different NaCl concentration

NaCl conc. (mM)	Soaking Time(hr.)											
	4		8		12		16		20		24	
	Shoot	Root	Shoot	Root	Shoot	Root	Shoot	Root	Shoot	Root	Shoot	Root
0	45	52	61	63	67	90	73	129	76	159	78	184
50	59	62	71	80	77	128	86	149	92	165	102	184
100	78	84	87	106	98	143	115	167	129	183	143	220
150	85	98	107	107	130	147	148	185	157	228	166	268

와 같다. 전분함량의 경우 지상부는 NaCl 처리로 함량이 적어졌지만 지하부는 오히려 증가하여 100mM NaCl 처리는 15.2%로 무처리보다 약 60% 정도 증가하였다. 그러나 환원당의 경우 NaCl 처리로 함량은 적어졌지만 일정한 경향은 없었다. cellulose와 lignin은 세포벽 구성물질로써 영양적 역할보다는 구조적인 역할을 하는 물질로 세포의 견고성 유지에 관여한다. NaCl stress에 의한 cellulose 함량은 감소하였으며 NaCl 농도가 높아질수록 감소 폭은 점점 커지는 경향이였다. cellulose 감소는 지상부와 지하부 모두 거의 같은 비율로 감소하였다. 이는 Huang⁷⁾의 야생형보리와 재배형 보리의 cellulose 함량이 감소되었다는 것과 Tsuchiya⁸⁾ 등의 염해를 받은 벼 뿌리에서 cellulose 함량이 감소하였다는 보고와 일치하였다. lignin의 경우 NaCl 처리로 함량이 감소하였지만 지상부는 일정한 경향이였으며 지하부는 NaCl 농도가 높을수록 감소하는 경향을 보였다.

한편, NaCl stress에 의한 10일 보리 유묘의 세포액 유출액의 전기전도도는 표 3과 같이 배지의 NaCl 농도가 높은 곳에서 생육한 보리의 전기전도도는 높게 나타났다. 또한 시료의 침지 시간이 경과함에 따라 전기전도도는 점차적으로 높아졌다. 전기전도도는 잎보다 뿌리가 더 높았다. 이와 같이 세포 유출액의 전기전도도의 증가는 작물이 한해나 동해를 받는 경우 체액의 유출이 단시간에 급격히 이루어진다는 것¹⁶⁾과 염해는 침지시간이 경과함에 따라 체액 유출이 서서히 점진적으로 나타난다는 이¹⁹⁾ 등의 결과와 비교해 볼 때 이와 같은 현상은 세포막이나 세포벽의 물리적인 손상이 아니라 구조적, 화학적 변화로써 이와같은 결과가 일어난다고 생각된다.

보리 유묘의 제1엽의 엽육세포의 엽록체를 살펴보면 150mM NaCl 처리에서 틸라코이드 구획이 다소 넓게 나타나고 있으며 아래 위 부분에 빈 공간이 보인다(그림 1). 명반응에 의하여 ATP, NADPH, O₂를 생성하는 곳으로써 NaCl stress에 의한 그라나의 변형으로써 광합성에 영향을 미치는 것으로 생각된다. Murota²⁰⁾ 등은 담배 잎의 엽록체에 대한 염 stress의 1차 손상 부위는 틸라코이드막의 광계 II 중심단백질 반응과 산소 발생 기능을 가진 23-kDa 폴리펩타이드의 해리라고 하면서 염해로 인하여 산소발생이

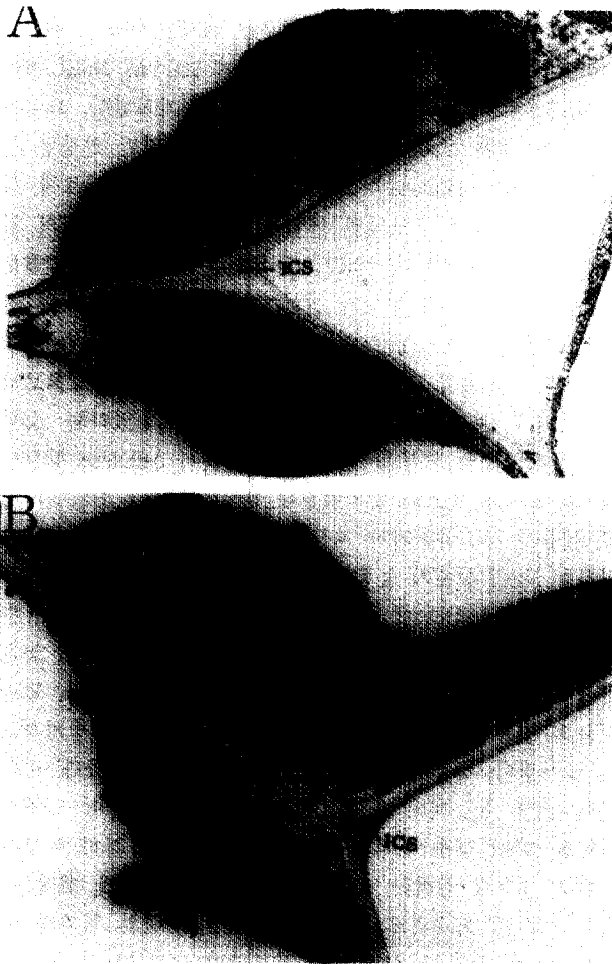


Fig. 1. Structure of chloroplast in mesophyll cell of barley(cv. Neulssalbori)1st leaf cultivated for 10 days in 0 (A) and 150mM (B) NaCl solution (x 11,300). G; granum, NG; normal granum, RG;intercellular space

현저히 감소되었으며, 23-kDa 폴리펩타이드가 해리되면서 틸라코이드막 구조는 변형될 것이라고 한 것과 일치하였다. 또한 이 부위의 세포간극을 확대하여 살펴보면, 150mM NaCl 처리구의 경우 세포벽으로부터 세포질액이 세포간극으로 유출되는 것을 볼 수 있었다(그림 2). 이와같이 염해에 의한 세포질액의 유출은 세포에 축적된 Na^+ 와 Cl^- 이 세포벽 구성물질인 Ca^{2+} 와 셀룰로오스 함량을 감소²¹시킴에 따라 세포막과 세포벽을 약화시키거나 변형시켜 세포질액이 세포밖으로 유출되는 것으로 생각되며 세포벽의 Na^+ 와 Cl^- 함량은 높을 것으로 생각된다. 또한 세포막은 염해에 의해 구조적, 지질 구성성분의 변형, 막 단백질의 변형 등으로 막의 선택성이 상실하여 비전해질 물질의 침투가 증가한다는 것²¹과 비교하여 고찰하면 염해에 의한 세포 형태의 모습 변형은 삼투적 요인보다는 이온 독성이 원인이라고 생각된다.

또한 뿌리의 성장점에 있는 세포를 대상으로 하여 전자현미경으로 미토콘드리아의 구조 변화를 살펴본 결과 무처

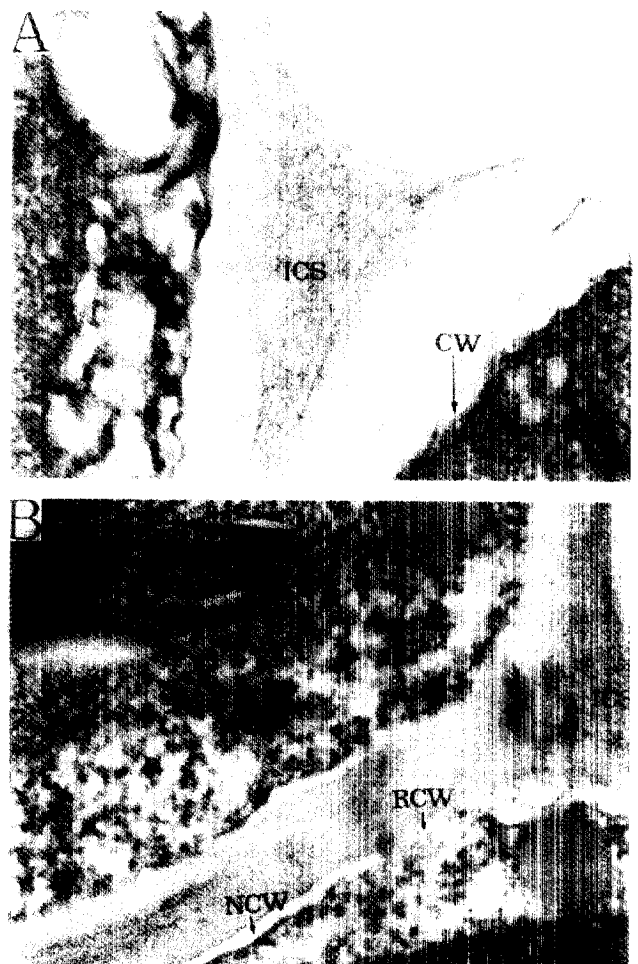


Fig. 2. Structure of intercellular space in mesophyll cell of 1st leaf cultivated for 10 day in 0 (A) and 150ml (B) NaCl solution (x 50,000). CW;cell wall, NCW;normal cell, RCW;ruined cell wall, ICS;intercellular space.

리는 미토콘드리아 내부의 크리스테가 매우 치밀한 조직을 보였지만 150mM NaCl 처리는 미토콘드리아 내부의 크리스테 부분이 무처리보다 다소 굵으며, 모습도 엉성하고 빈 공간도 많이 발견되었다(그림 3). 이와 같이 미토콘드리아의 파괴된 모습은 75mM NaCl에서 생육한 보리 유묘의 뿌리 분열조직의 미토콘드리아는 파괴된다고 한 이와 김²²의 결과와도 같은 결과를 얻었다. 또한 Hernandez²³는 미토콘드리아내의 초산화음이온($\text{superoxide anion O}_2^-$)의 세포간 조절자에 관하여 중요성을 지적하였던 바, 초산화음이온은 Flavoprotein NADH dehydrogenase와 Ubiquinone-cytochrome b에서 생성되는데 초산화음이온은 과산화수소를 생성하여 호흡장애를 일으킨다고 하며 염해를 받은 식물 특히 염 감수성 작물일수록 초산화음이온의 생성이 많아 과산화수소를 많이 생성된다고 한다. 비록 catalase에 의해 약 15% 정도 과산화수소를 제거한다고 하지만 잔존하는 과산화수소가 세포기관의 막을 통과하며 이에 따라 외부에서 흡수된 Na^+ 와 Cl^- 이 막을 통과 및 확산되어 미토

콘드리아와 엽록체와 같은 기관에 침투하여 독성작용을 일으킨다고 한다. 따라서 NaCl stress에 의한 미토콘드리아의 파괴는 퍼옥시좀에서 생성된 초산화음이온과 과산화수소에 의하여 손상을 입지 않았나 생각된다. 또한 호흡과 ATP 생산 장소인 미토콘드리아의 변형이나 손상은 호흡 불량이나 ATP 생산량 및 효율이 떨어질 것이다. 그러나 Naito²³⁾ 등은 염해를 받은 벼의 호흡은 감소하였지만 Na⁺ 함량과 호흡량과의 관계는 유의성이 없다고 한 것과 염해에 의한 세포 형태의 모습 변형은 삼투적 요인보다는 이온 독성이 원인이라고 한 것²¹⁾을 생각할 때 염해에 의한 미토콘드리아의 파괴는 수분문제와 이온문제가 복합적으로 작용하여 이러한 현상이 보인 것 같다. 한편 뿌리세포의 세포간극 부위를 살펴본 결과 세포벽은 잎의 세포벽과 비슷하게 파괴된 것을 볼 수 있다(그림 4). 따라서 Thuchiya⁸⁾ 등의 세포벽 구성물질인 셀룰로오스, 리그닌, 실리카 등이 염해에 의해 감소되었다는 결과를 생각할 때 세포 유출액의 전기 전도도는 NaCl 농도가 높을수록 높아지는 것이며 아울러 K⁺과 Na⁺ 유출량이 많다는 보고^{19,24)}와 일치하였다.



Fig. 3. Structure of mitochondria in root tip meristem cell of barley root cultivated for 10 days in 0(A) and 150mM(B) NaCl solution (x 64,000). C;crista, Mt;mitochondria.

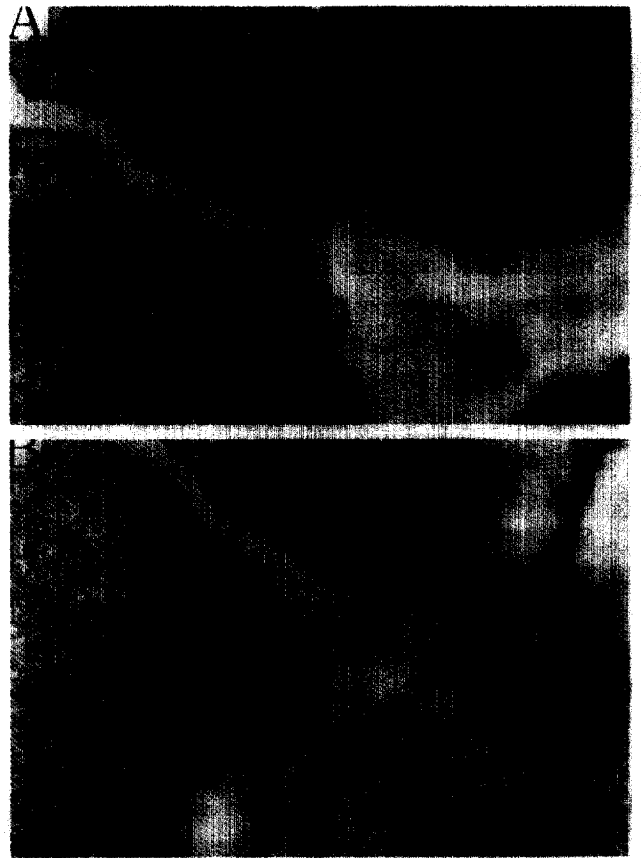


Fig. 4. Structure of intercellular space in root tip meristem cell of barley root cultivated for 10 days in 0(A) and 150 mM (B) NaCl solution (A;50,000). ER;endoplasmic reticulum, ICS;intercellular space, CW; cell wall, NCW;normal cell wall, RCW;runined cell wall, M;mitochondria

참 고 문 헌

1. Kim, C. S. (1992). *Physiological Mechanisms of Halophytes*. R.D.A. Symposim 17. 100-123.
2. Greenway, H. and R. Munns. (1980). Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:149-190.
3. Arbar, M. and T. Yabuno. (1974). Greeding for saline-resistant varieties of rice. *Jpn. J. Breed.* 24:176-181.
4. Boursier, P. and A. Laüchli. (1990). Growth response and mineral nutrient relations of salt-stressed sorghum. *Crop Sci.* 30:1226-1233.
5. Maas, E. V., G. J. Hoffman. (1977). Crop salt tolerance-current assessment. *J. Irrig. Drin. Div. Am. Soc. Civ. Eng.* 103:115-134.
6. Marschner, H. (1995). *Mineral nutrition of higher plants*. Second edition. AP. London. pp:239-242, 657-

- 680.
7. Huang, J. and R. E. Redmann. (1996). Carbon balance of cultivated and wild barley under salt stress and calcium deficiency. *Photosynthetica*, 32:23-35.
 8. Tsuchiya, M., H. Natio, H. Erara and T. Ogo. (1992). Physiological response to salinity in rice plant. I. Relationship between Na⁺ uptake and transpiration under different humidity and salinity condition. *Jpn. J. Crop Sci.* 61:16-21.
 9. Lee, S. Y. and C. S. Kim. (1995). Cellular structural change of Barley seedling on different salt concentration under hydroponic culture. *Kor. J. Crop Sci.* 40:481-486.
 10. Munns, R. (1992). A leaf elongate assay detects on unknown growth inhibitors in zylem sap from wheat and barley. *Aust. J. Plant Physiol.* 19:127-135.
 11. Lee, S. Y. (1993). *Physiological response of winter barley to salt stress at germinating stage*. Chungnam Nati. Uiv. Doctor thesis.
 12. Shalhevet, J., M. G. Huck and B. P. Schroeder. (1995). Root and shoot growth responses to salinity in maize and soybean. *Agron. J.* 87:512-516.
 13. Munns, R., and A. Termeat. (1986). Whole-plant response to salinity. *Aust. J. Plant Physiol.* 13:143-160.
 14. Crampton, E. W. and L. A. Maynard. (1938). The relation of cellulose and lignin content to the nutritive value of animal feeds. *J. Nutr.* 15:383.
 15. Rawson, H. M., R. A. Richards and R. Munns. (1988). An examination of selection criteria for salt tolerance in wheat, barley and triticale genotypes. *Aust. J. Agric. Res.* 39:759-772.
 16. Bernstein, N., L. E. Francois, and R. A. Clark. (1974). Interactive effects of salinity and fertility on yields of grains vegetables. *Agron. J.* 66:412-421.
 17. Bernstein, N. L., and H. E. Hayward. (1958). Physiology of salt tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 9:25-46.
 18. Lee, S. Y., C. S. Kim, J. W. Cho and Y. K. Kang. (1996). Physiological response of barley seedling to salt stress. *Kor. J. Crop Sci.* 41:665-671.
 19. Murata, K., Y. Ohshita, A. Watanabe, S. Aso, F. Sato and Y. Tamada. (1994). Changes related to salt tolerance in thylakoid membranes of photoautotrophically cultured green tobacco cells. *Plant Cell Physiol.* 35:107-113.
 20. Mansour, H. M. F., Lee-Stadelmann, O. Y., and E. J. Stadelmann. (1993). Salinity stress and cytoplasmic factors. A comparison of cell permeability and lipid partiality in salt sensitive and salt resistant cultivars and lines of *Triticum aestivum* and *Hordium vulgare*. *Physiol. Plant.* 88:141-148.
 21. Hernandez, J. A., F. J. Corpas, M. Gomez, L. A. DelRio, and F. Serilla. (1993). Salt-induced oxidative stress mediated by activated oxygen species in pea leaf mitochondria. *Physiol. Plant.* 89:103-110.
 22. Natio, H., M. Tsuchiya, and S. Kunano. (1994). Physiological response to salinity in rice. I. Relationship of sodium excusion to transpiration and root-respiration rates in NaCl-treated rice plant. *Jpn. J. Crop Sci.* 63:320-325.
 23. Cramer, G. R., E. Esptein and A. Lanühli. (1990). Effects of sodium, potassium, calcium on salt-stressed barley. I. Elemental analysis. *Physiol. Plant.* 81:197-202.