

NaCl처리에 대한 벼 원형질체 생존율과 캘러스내 양이온 함량의 품종간 차이

이영만* · 정창남 · 장미순 · 신서호
전남대학교 농과대학 응용식물학부

Varietal Difference of Survival Rate of Protoplast and Ion Content of Callus Treated with NaCl in Rice

LEE, Young Man* · JUNG, Chang Nam · CHANG, Mi Soon · SHIN, Seo Ho

Division of Applied Plant Science, College of Agriculture, Chonnam National University, Kwangju, 500-757, Korea

ABSTRACT Protoplast and callus of three rice varieties, CI5309 (salt-tolerant), Dongjinbyeo (moderately tolerant), Nakdongbyeo (salt-sensitive), were cultured on the MS medium containing 0, 0.3, 0.6, and 0.9% of NaCl. The survival rates of protoplasts were decreased according to the hours after NaCl treatment, and the survival rates of protoplast differed among three varieties at 9~12 hours after treatment. The contents of proline of CI5309 and Dongjinbyeo were almost the same at the different levels of NaCl, and that of Nakdongbyeo, however, was greatly decreased at the high concentration of NaCl. The contents of Ca, K and Mg were decreased according to the increasing of NaCl concentrations, but the contents of those did not differ among three varieties at the high concentration of NaCl. The contents of Na in each varieties were almost the same at the three levels of NaCl.

Key Words: Callus, NaCl, proline, protoplast

서 론

벼의 내염성은 많은 유전자형의 유묘검정을 통하여 유전자 형간에 차이가 있음이 인정되었으며 (Oh and Lee 1996; Lee and Senadhira 1996; Yeo et al. 1990) 또한 자포니카형과 인디카형 간에도 차이가 있음이 보고되었다 (Kaddah and Fakhry 1961).

이러한 내염성의 품종간 차이에 따라 우리나라에서는 내염성 품종으로부터 내염성 유전자의 도입을 통한 교배육종이 오래 전부터 이루어져 왔다. Miah 등 (1996)은 염해에 내성이 높은 계통과 낮은 계통간의 교배에서 얻은 F₁의 약배양을 통하여 내성이 높은 개체를 얻기도 하였다.

지금까지는 내염성 품종육성은 주로 이양재배를 대상으로 이루어져 내염성 검정도 이양 이후 성체를 대상으로 이루어져 왔다. 그러나 간척지에서의 벼 재배양식이 이양재배에서 직파재배로 감에 따라 염해의 발생은 발아에서부터 나타나게 되므로 내염성 검정도 발아부터 이루어져야 할 것이다. 벼의 내염성 정도는 생육단계에 따라 차이를 보이며 (Kaddah and Fakhry 1961) 발아와 발아 직후의 어린 묘에서 내염성이 품종간에 차이가 있음이 보고 (Pearson et al. 1966; Akbar et al. 1972)되고 있으며 내성 정도는 성체에서보다 차이가 더 크고 뚜렷하게 나타난다.

지금까지 교배육종을 통하여 많은 내염성 품종을 육성하였으나 뚜렷하게 내염성을 나타내는 품종은 육성하지 못하였다. 이것은 내염성 품종이라 하더라도 다른 품종에 비하여 현저하게 높은 내성을 나타내는 유전자를 찾지 못하고 있는데 그 원인이 있다.

근래에는 기존 품종이 가지고 있는 내염성보다 더 높은 내

*Corresponding author. Tel 062-530-2074 Fax 062-530-2079
E-mail ymlee@chonnam.ac.kr

염성을 나타내는 유전자를 얻기 위하여 세포배양을 통한 변이체를 얻기 위한 노력이 진행되고 있다. 여기에는 캘러스를 NaCl이 포함되어 있는 배지에서 배양한 후 생존한 세포를 기관 재분화를 통하여 완전한 식물체로 만드는 방법이다 (Barakat et al. 1996; KrishnaRaj and SreeRangasamy 1993; Reddy and Vaidyanath 1986; Winicov 1996; Vajrabhaya et al. 1989).

원형질체를 이용한 NaCl 내성 변이체의 선발은 Kwon 등 (1995)이 돌연변이원 EMS를 원형질체에 처리하여 얻은 캘러스를 NaCl이 첨가된 배지에서 배양하여 NaCl 내성 변이체를 얻었으나 원형질체에 직접 NaCl을 처리한 보고는 없다.

벼의 염해를 일으키는 기구에 대하여는 많은 연구가 이루어졌으며 Serrano 등 (1999)은 세포단위에서 각종 이온의 동태에 대한 기구를 지금까지의 연구결과를 종합하여 설명하고 있다.

벼의 유묘에서 나타나는 염해의 초기증상으로는 잎의 노화 현상으로 이것은 단백질이나 엽록소의 감소에 의하여 나타난다. 이것은 또한 Na와 Cl 이온의 과다축적과 K와 Ca 이온의 감소 및 proline의 축적과 관련이 있는 것으로 알려져 있으며 내성계통이 감수성계통보다 proline함량이 더 높은 것으로 알려져 있다 (Chaudhary et al. 1997; Moftah and Michell 1987; Sahu and Mishra 1987; Yeo et al. 1985; Yeo et al. 1991).

Lee 와 Sennadhira (1996)는 NaCl에 내성인 품종이 감수성 품종보다 식물체내에 Na의 함량이 적었으며 K함량은 내성과 어떤 관계를 나타내지 않아서 Na/K은 낮게 나타났음을 보고하였으며 Hedge 와 Josh (1974)는 내염성 품종인 Kalarata가 감수성 품종에 비하여 K의 흡수가 많고 Na의 흡수가 억제된다고 보고하였다. Lee 등 (1998)은 벼 유묘에서 NaCl처리 농도를 증가할 때 Na함량은 증가하나 내성과 감수성 품종간에 일정한 경향을 보이지는 않았으나 K함량은 감소하였는데 NaCl 농도의 증가에 따라 감수성 품종의 감소 정도가 더 커서 Na/K비율이 내성품종이 더 낮았음을 보고하였다. Lutts 등 (1996)은 캘러스에 NaCl을 처리하였을 때 Na는 증가하나 Ca, K, Mg는 감소하였으며 내성 계통은 Na와 Ca는 적었으나 K와 Mg는 차이가 없었음을 보고하였다.

Kwon 등 (1995)은 캘러스 배양에서 얻은 내염성 변이세포와 원래 세포에 NaCl을 처리한 결과 내염성 변이체가 Na와 Ca 함량은 약간 높았고 K함량은 높게 나타났으나 Na/K는 차이를 보여주지 않았다고 하였다. Olmos and Hellin (1996)은 *Pisum sativum*에서 NaCl 처리 시 내성계통이 Na와 K는 많으나 Ca와 Mg는 적었다고 하였다.

어떤 품종의 원형질체나 캘러스 배양에서 NaCl 처리에 대한 반응이 식물체의 NaCl 내성과 같다면 품종의 내성정도에 따라 NaCl의 처리농도를 달리하여야 할 것이다. 따라서 NaCl에 내성 품종과 감수성 품종의 원형질체와 캘러스의 NaCl에 대한 반응 차이를 비교 검토할 필요가 있게 된다.

본 연구에서는 몇 가지 NaCl 농도에서 유묘에서 내성과 감수성을 나타낸 품종의 원형질체와 캘러스가 유묘와 같은 반응인지를 알아보고 이들 품종의 캘러스의 proline과 몇 가지 이온함량을 비교하기 위하여 실시하였다.

재료 및 방법

원형질체 유기 및 NaCl 처리

공시품종으로 Oh와 Lee (1996)가 710개 품종 및 계통의 NaCl에 대한 검정 결과 내성이 높았던 CI5309와 동진벼 및 감수성인 낙동벼를 사용하였다. 세 개 품종의 현미를 2,4-D 2.0 mg/L, sucrose 3% (w/v), agar 0.8%가 첨가된 MS배지에 치상하여 26°C 암조건에서 캘러스를 유기시켰다.

원형질체 유기는 4주된 캘러스를 사용하였다. CPW배지에 0.35 M mannitol과 4% cellulase Onozuka RS (Yukult Honsha Co., Japan), 1% maserozyme R-10 (Yukult Honsha Co., Japan)이 첨가된 효소액을 pH 5.8로 적정하고, 0.22 µm filter에 여과시킨 후, 효소액 8 mL에 캘러스 1.0 g (fr. wt.)을 넣은 후 4시간 동안 40 rpm으로 26°C 암조건에서 진탕배양 하였다.

이 후 70 µm nylon sieve에 통과시킨 후 여과액을 100×g로 3분 동안 원심분리한 후, 상층액을 버리고 CPW 5 mL로 다시 채워 원심분리를 두 번 반복하여 실시하였다. 순수한 원형질체를 분리하기 위해 효소액이 제거된 여과액을 0.6 M sucrose 5 mL가 들어 있는 15 mL Falcon tube 상층부위에 5분 정도 올려둔 후에 가운데 부위에 있는 원형질체 밴드만을 뽑았으며 동일한 방법으로 2회 수세한 후, KM8P배지를 1 mL 넣은 후 헤모사이토미터로 원형질체의 수를 조사하였다.

NaCl이 0, 0.3, 0.6, 0.9% 들어 있는 KM8P배지에 각 품종의 원형질체를 넣어 배양하였으며 처리 3, 6, 9, 12시간 후에 전체 원형질체 수와 생존 원형질체 수를 위상차현미경을 사용하여 생존율을 계산하였다. 조사는 10반복으로 수행되었다.

캘러스의 NaCl처리 및 proline과 이온함량 분석

현미를 치상한 4주 후의 캘러스를 NaCl 0, 0.3, 0.6, 0.9%가 첨가된 MS배지에 옮겼으며 4주 후에 캘러스의 생체중 및 proline과 이온함량을 측정하였다.

Proline분석은 액체질소에서 캘러스를 마쇄한 후에 원심분리 (2000 rpm, 10 min, 15°C)한 후 상등액 2 mL를 취하여 빙초산 3 mL, ninhydrin reagent 3 mL를 첨가하여 항온수조에 한시간 중탕하고 실온에서 식힌 후 5 mL toluene를 첨가하였다. 24~30 hr 실온에 방치한 후 이층분리가 일어나면 520 nm에서 proline량을 측정하였다 (Bates et al. 1973).

이온함량 측정은 켈러스를 1 mM SrCl₂ 용액에서 3분간 세척하여 48시간 75°C에서 건조한 후에 1 N HNO₃에서 3일간 침전시킨 후 ICP-Atomic Emission Spectrometer로 측정하였다 (Lutts et al. 1996).

결과 및 고찰

NaCl 처리에 대한 원형질체 생존율의 품종간 차이

내염성의 정도가 다른 벼 세 개 품종의 원형질체를 NaCl 이 0, 0.3, 0.6, 0.9%가 함유된 배지에서 배양한 결과, 처리 3, 6, 9, 12시간 후 생존한 원형질체 수를 백분율로 나타낸 것이 figure 1이다.

무처리에서는 3시간 후에 세 품종의 생존율이 92~96%로 품종간에 유의적인 차이를 보였으나 그 차이가 4%로 매우 적었다. 6시간 경과 후 세 품종 모두 90~92%의 생존율을 보였고 12시간 후에는 86~87%를 나타내어 시간의 경과에 따라 생존율이 다소 낮아지고 있으나 그 정도는 크지 않으며 각 시간에서 세 품종간에 유의차가 없었다.

NaCl를 0.3%로 낮게 처리되었을 때는 원형질체의 생존율이 처리 3시간 후에는 품종간에 차이가 매우 적었다. 처리 9시간 후에는 세 품종간에 유의적인 차이를 보였으나 CI5309와 동진벼는 각각 84%와 80%로 차이가 적었으며, 이에 비하여 낙동벼는 59%로 두 품종과는 유의적인 큰 차이를 나타내었다. 처리 12시간 경과 후에는 그 차이가 더 커져 CI5309, 동진벼, 낙동벼 순으로 각각 82%, 72%, 51%를 나타내었다.

NaCl 0.6%를 처리하였을 때는 시간의 경과에 따라 품종간

의 생존율 차이가 더 커졌으나 그 양상은 0.3% 처리시와 같았다. 처리 6시간 후 낙동벼는 나머지 두 품종보다 12%가 낮았고 처리 9시간 후에는 낙동벼는 48%로 다른 두 품종에 비하여 차이가 커졌다. 처리 12시간 후에는 세 품종간에 생존율에 더 큰 차이를 보여 CI5309와 동진벼 간에도 12%의 차이를 보였고 낙동벼는 생존율이 40%로 동진벼와 CI5309에 비하여 각각 27%와 39%가 낮았다.

NaCl 0.9%를 처리하였을 때도 시간의 경과에 따른 품종간의 원형질체의 생존율은 낮은 농도에서와 같은 양상을 보여 처리 6시간까지는 CI5309와 동진벼는 생존율에 차이가 적었으나 낙동벼는 이 두 품종보다는 낮았다. 처리 9시간 후에는 그 차이가 더 커졌으며 12시간 경과 후에는 생존율이 CI5309, 동진벼, 낙동벼의 순으로 각각 72%, 63%, 37%로 유의적인 차이를 보였다.

대체적으로 보아 NaCl의 처리 농도를 높여감에 따라 생존율은 CI5309, 동진벼, 낙동벼의 순으로 낮아졌는데 이것은 유묘검정에서의 내염성 차이와 일치하고 있다 (Oh and Lee 1996). 즉, 유묘검정에서 내염성이 CI5309, 동진벼, 낙동벼의 순이었는데 원형질체 검정에서도 같은 경향이였다.

시간의 경과에 따른 생존율의 변화는 세 품종 모두 6시간에서 9시간까지가 변이가 가장 컸고 9시간에서 12시간까지는 다소 완만해지고 있어 원형질체의 검정은 생존율로 보아서는 12시간 정도가 적정할 것으로 생각된다.

식물체의 NaCl에 대한 품종간 차이는 이미 알려져 (Oh and Lee 1996; Lee and Sennadhira 1996; Yeo et al. 1990) 있으나 그것이 원형질체에서도 동일한 양상을 나타내는지 알려져 있지 않다. 본 실험에 공시된 품종은 Oh 와 Lee (1996)의 NaCl에 대한 유묘검정에서 CI5309가 내성이 가장

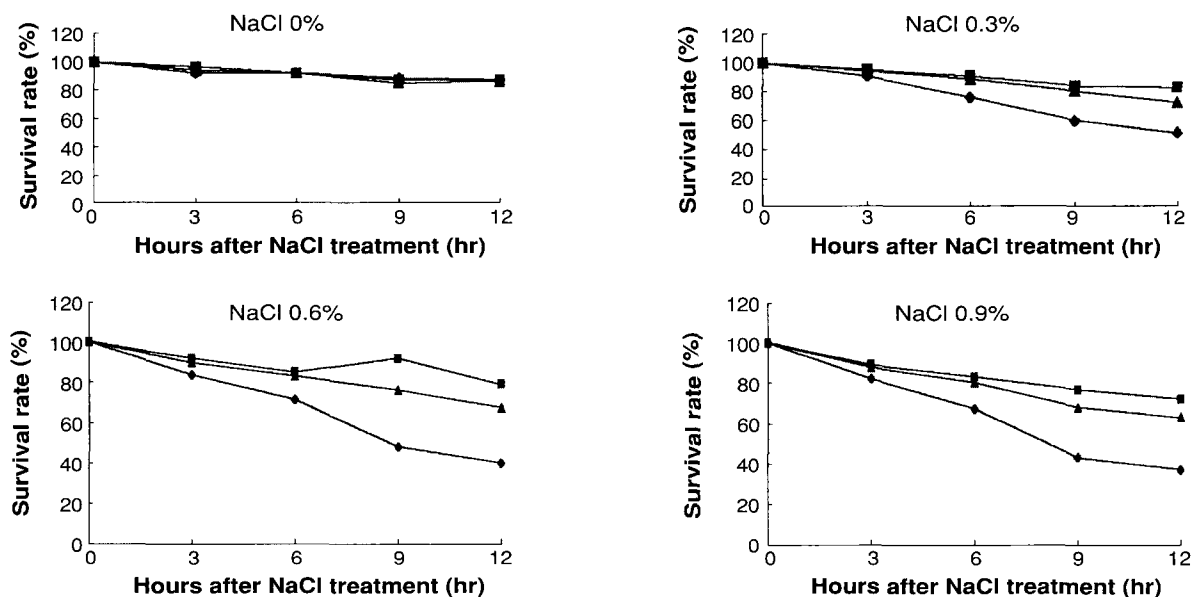


Figure 1. Effect of NaCl concentrations on the survival rate of protoplasts of three rice varieties during NaCl treatment. (■: CI5309 ▲: Dongjinbyeo ◆: Nakdongbyeo)

높았고 다음이 동진벼였으며 낙동벼는 감수성을 나타내어 이들 품종의 내성 차이가 원형질체 검정에서도 동일하게 나타나고 있음은 다른 품종들도 이런 경향을 보일 가능성이 있어 보인다.

NaCl에 대한 원형질체의 생존율이 유식물의 반응과 같은 경향을 보임에 따라 원형질체 배양으로 NaCl 내성 변이체를 얻기 위하여는 식물체의 NaCl에 대한 내성을 고려하여야 함을 시사하고 있다. 즉, 본 실험의 CI5309와 같이 유묘의 NaCl에 대한 내성이 높은 품종은 원형질체 배양시 내성이 낮은 품종보다 NaCl의 농도를 높이거나 처리시간을 길게 하여 줄 필요가 있다. 반대로 본 실험에서 낙동벼와 같은 감수성 품종은 원형질체를 NaCl 0.9%로 12시간 처리하였을 때 생존율이 40%이하로 떨어지므로 50%이상의 생존율을 유지하려면 NaCl의 처리농도를 낮추거나 처리시간을 짧게 하여야 할 것이다.

NaCl 처리에 대한 proline 및 이온함량의 품종간 차이

CI5309, 동진벼, 낙동벼의 캘러스를 NaCl 0, 0.3, 0.6, 0.9%가 함유된 배지에 치상하여 4주 후의 생체중의 변화는 세 품종 모두 NaCl 모든 농도에서 처리 전과 차이를 보이고 있지 않았으며 외관상으로도 NaCl의 피해증상이 나타나지 않았다. 따라서 NaCl처리에 의한 캘러스의 성장저해는 0.9% 이상의 고농도나 저농도에서도 4주 이상의 처리가 있어야 할 것으로 보였다.

각 품종별 NaCl 농도별 proline 함량을 무처리에 대한 백분율로 나타낸 것이 figure 2이다. Proline 함량은 NaCl 0.3%의 낮은 농도에서는 내성이 낮은 낙동벼가 가장 높고 다음은 동진벼였으며 내성이 가장 높은 CI5309가 가장 낮았다. 그러나 NaCl을 0.6%로 높였을 때는 낙동벼는 proline 함량이 급격히 낮아져 무처리의 106%였고 나머지 두 품종은 무처리의 416~422%였다. NaCl이 가장 높은 0.9%처리에서는 내성이

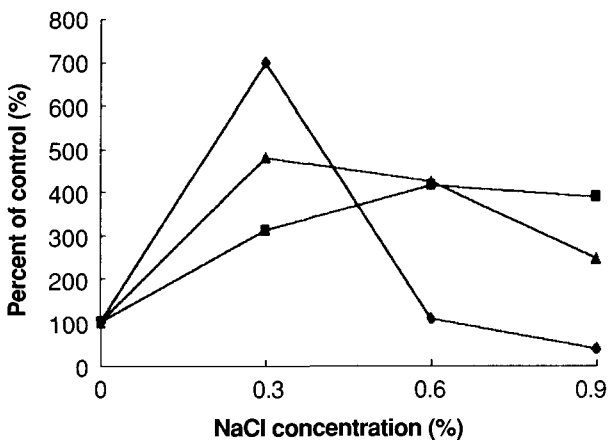


Figure 2. Effect of NaCl concentrations on proline contents of calli induced from three rice varieties. (■ : CI5309 ▲ : Dongjinbyeo ◆ : Nakdongbyeo)

높은 순으로 CI5309 388%, 동진벼 248%, 낙동벼 38%를 각각 나타내어 캘러스의 proline 함량과 유묘의 내성 정도와 일치함을 보여 주었다. NaCl이 0.6%이하의 낮은 농도에서는 NaCl에 대한 proline의 양이 변화하고 있는 과정으로 품종의 특성이 잘 나타나고 있지 않으나 0.9%에서 유묘의 내성과 proline의 관계가 분명하게 나타남을 보여주고 있다.

NaCl처리에 따라 proline이 축적됨은 이미 알려져 있으며 유묘나 캘러스에서 내성 품종이 감수성 품종보다 높다는 사실이 많이 보고되고 있으며 본 연구에서도 이러한 경향이 분명하게 나타나고 있다 (Lutts et al. 1996; Moftah and Michel 1987; Olmos & Hellin 1996).

세 품종별 NaCl 농도별로 Ca, K, Mg, Na 이온함량을 나타낸 것이 figure 3이다.

Ca이온은 NaCl 농도 증가에 따라 감소하는 경향이나 가장 높은 농도인 0.9%에서 무처리의 80% 정도로 그 차이가 크지 않았으며 세 가지 농도 모두에서 세 품종간에 유의적인 차이가 없어 내성 차이에 따른 Ca 함량 차이는 인정되지 않았다.

K이온은 NaCl 농도가 증가함에 따라 세 품종 모두 감소하는 경향이었으나 품종간 차이가 농도 증가에 따라 적어지는 경향이였다. NaCl이 낮은 농도인 0.3%에서는 CI5309가 무처리의 86%로 가장 많고 동진벼가 54%로 가장 적어 그 차이가 32%였으나 0.6%에는 그 차이가 적어지고 0.9%에서는 세 품종이 무처리의 43~48%로 유의적인 차이가 없었다. NaCl에 대한 반응이 안정적으로 나타나는 0.9%의 높은 농도에서는 품종의 내성과 K 함량과는 관련이 없이 동일한 함량을 보여 주었다.

Mg이온도 NaCl농도가 증가함에 따라 세 품종 모두 감소하는 경향을 보여 주었는데 농도에 따라 품종간 차이는 크지 않았다. 0.9%의 높은 농도에서 내성이 가장 높은 CI5309와 감수성인 낙동벼가 같고 내성이 중간 정도인 동진벼가 이 두 품종보다 적어 품종의 내성 정도와 일치하지 않았다.

Na이온은 NaCl 처리에 의하여 그 함량이 현격하게 증가하여 무처리의 300~550%를 나타내었으나 농도의 증가에 따라 각 품종은 큰 변이를 보여주지 않았다. 따라서 0.3%에서 CI5309, 낙동벼, 동진벼 순으로 많았던 것이 0.9%에서도 동일한 순을 나타내었으며 품종간 차이도 거의 일정하였다.

Kwon 등 (1995)은 NaCl 농도를 증가하였을 때 Ca는 내성 계통과 감수성 계통이 차이가 없었음은 본 실험결과와 일치하나 K는 내성 계통은 변화가 크지 않으나 감수성 계통은 크게 감소하였던 것과는 다른 결과를 나타내었다. Na는 NaCl의 일정 농도까지 증가하였으나 두 계통간에 차이가 없었던 것도 본 실험과 비슷한 경향이였다.

Lutts (1996)가 캘러스에 NaCl를 처리하였을 때 Na는 증가하고 Ca, K, Mg는 감소하였다는 보고와 본 실험 결과와 일치하고 있다. 그러나 내성계통과 감수성 계통간에 K와 Mg는 차이가 없었음은 본 실험 결과와 동일하나 Ca과 Na는 결과가 다소 차이를 보이고 있다.

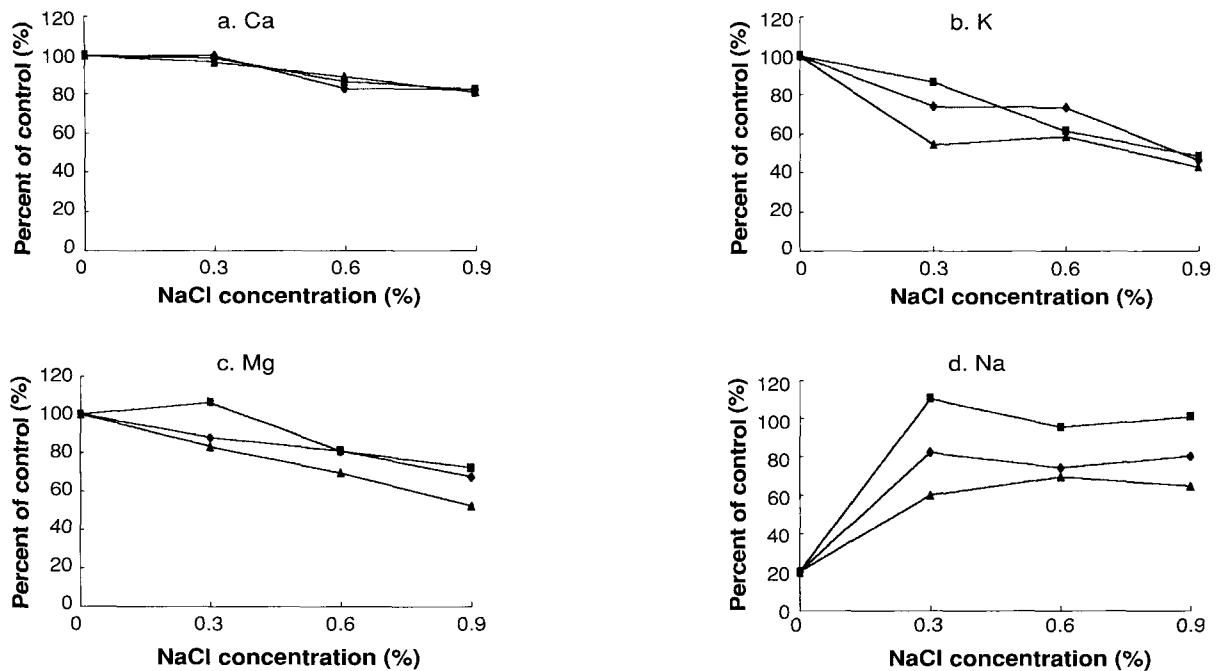


Figure 3. Ca, K, Mg and Na ion contents of callus treated with several NaCl concentrations. (■ : CI5309 ▲ : Dongjinbyeo ◆ : Nakdongbyeo)

NaCl이 들어 있는 배지에서 캘러스를 배양할 경우 생존한 모든 세포가 동일한 상태라고 볼 수 없다. 고농도의 NaCl에서 생존한 캘러스를 다시 계대배양하였을 때 여전히 죽는 캘러스가 있음은 이러한 사실을 뒷받침하여 준다 (Vajrabhaya et al. 1989; Liua and Baob 1998). 따라서 캘러스 내의 이온 함량을 분석하였을 경우 캘러스 상태에 따라 다소 상이한 결과를 보일 수도 있을 것으로 생각된다.

에 따른 차이는 거의 없었으며 그 양은 CI5309, 나동벼, 동진벼 순이었다.

사사 - 이 연구는 전남대 연구년 연구비에 의하여 수행되었음.

적 요

NaCl에 대한 내성이 다른 CI5309, 동진벼, 나동벼의 원형질체와 캘러스에 NaCl 0, 0.3, 0.6, 0.9%를 처리하여 원형질체의 생존율과 캘러스의 proline 및 이온 함량을 조사하였다. 원형질체에 NaCl을 처리하였을 때 NaCl 농도가 증가함에 따라 품종간에 생존율의 차이가 컸다. 유묘검정에서 내성이 높은 CI5309와 동진벼는 차이가 거의 없으나 나동벼는 이들보다 생존율이 현격하게 낮았으며 그 정도는 처리시간이 길어질수록 더 커졌다. 캘러스 내의 proline함량은 NaCl 농도 증가에 따라 내성인 CI5309와 동진벼는 변화가 거의 없었으나 감수성인 나동벼는 현격하게 적었으며 0.9%의 높은 농도에서 CI5309, 동진벼, 나동벼의 순으로 함량이 많았고 이 순서는 유묘의 내성정도과 일치하였다. NaCl 농도 증가에 따라 캘러스 내의 Ca는 세 품종 다 감소하나 그 정도는 크지 않았으며 K도 감소하나 0.9%에서 세 품종이 같았다. Mg도 농도 증가에 따라 세 품종 모두 감소하였으나 동진벼가 가장 낮았고, Na는 무처리에 비하여 월등히 많았으나 세 품종 다 농도

인용문헌

- Akbar M, Yabuno T, Nakao S (1972) Breeding for saline resistant varieties of rice. I. Variability for salt tolerance among some rice varieties. *Japan J Breed* 22:277-284
- Barakat MN, Abdel-Latif TH (1996) In vitro selection of wheat callus tolerance to high levels of salt and plant regeneration. *Euphytica* 91:127-140
- Bates LS, Waldren RP, Teare ID (1973) Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil* 39:205-207
- Chaudhary MT, Merrett MJ, Wainwright SJ (1997) Growth, ion content and proline accumulation in NaCl-selected and non-selected cell lines of lucerne cultured on sodium and potassium salts. *Plant Sci* 127:71-79
- Hedge BA, Josh GV (1974) Mineral salt absorption in saline rice variety kalarata. *Plant and Soil* 41:421-424
- Kaddah MT, Fakhry I (1961) Tolerance of Egyptian rice to salt. I. Salinity effects of different stages of growth after transplanting. *Soil Sci* 91:120-133
- KrishnaRaj S, SreeRangasamy SR (1993) In vitro salt tolerance screening in long-term anther culture of rice (*Oryza sativa* L.) variety IR 50. *J Plant Physiol* 142:754-758

- Kwon T, Abe T, Sasahara T** (1995) Enhanced saline stress resistance in threonine and methionine overproducing mutant cell line from protoplast culture of rice (*Oryza sativa* L.) *Plant Physiol* **145**:551-556
- Lee KS, Senadhira D** (1996) Salinity tolerance in japonica rice (*Oryza sativa* L.) *Sabrao J* **28**:11-17
- Lee YM, Yun J, Shin SH, Choi WY** (1998) Varietal difference in seedling growth and cation contents under NaCl treated rice. *Kor J Breed* **30**:104-113
- Liu P, Baob W** (1998) Cell types in the wild type callus of rice (*Oryza sativa* L.) as revealed by screening for salt tolerant lines with selection pressure. *Plant Sci* **131**:195-202
- Lutts S, Kinet JM, Bouharmont J** (1996) Effects of various salts and of mannitol on ion and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice (*Oryza sativa* L.) callus cultures. *J Plant Physiol* **149**:186-195
- Miah MAA, Pathan MS, Quayum HA** (1996) Production of salt tolerant rice breeding line via doubled haploid. *Euphytica* **91**:285-288
- Moftah AE, Michell NE** (1987) The effect of sodium chloride on solute potential and proline accumulation in soybean leaves. *Plant Physiol* **83**:238-240
- Oh MK, Lee YM** (1996) Varietal difference in response to salt-treatment in rice. *Kor J Breed* **28**:199-204
- Olmos E, Hellin E** (1996) Mechanisms of salt tolerance in a cell line of *Pisum sativum* : Biochemical and physiological aspects. *Plant Sci* **120**:37-45
- Pearson GA, Ayers AD, Eberhard DH** (1966) Relative salt tolerance of rice during germination and early seedling development. *Soil Sci* **102**:151-156
- Reddy PJ, Vaidyanth K** (1986) In vitro characterization of salt stress effects and the selection of salt tolerant plants in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor Appl Genet* **71**:757-760
- Sahu AC, Mishra D** (1987) Changes in some enzyme activities during excised rice leaf senescence under NaCl-stress. *Biochem und Physiol der Pflanzen* **182**:501-506
- Serrano R, Mulet JM, Rios G, Marquez JA, Larrinoa IF, Leube MP, Mendizabal I, Pascual-Ahuir A, Proft M, Ros R, Montesinos C** (1999) A glimpse of the mechanisms of ion homeostasis during salt stress. *J Exp Bot* **50**:1023-1036
- Vajrabhaya M, Thanapaisal T, Vajrabhaya T** (1989) Development of salt tolerant lines of KDML and LPT rice cultivars through tissue cu.
- Yeo AR, Caporn SJM, Flowers TJ** (1985) The effects of salinity upon photosynthesis upon photosynthesis I rice (*Oryza sativa* L.) : gas exchange by individual leaves in relation to their salt content. *J Exp Bot* **36**:1240-1248
- Yeo AR, Lee KS, Izard P, Boursier PJ, Flowers TJ** (1991) Short- and long-term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa* L.) *J Exp Bot* **42**:881-889
- Yeo AR, Yeo ME, Flowers SA, Flowers TJ** (1990) Screening of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes for physiological characters contributing to salinity resistance, and their relationship to overall performance. *Theor Appl Genet* **79**:377-384

(접수일자 2000년 10월 30일)