

염과 건조처리에 따른 벼 유묘의 수분결핍

강동진* · 石井龍一** · 이인중***†

*경북대학교 농업과학기술연구소, **일본대학 생물자원과학부,

***경북대학교 농업생명과학대학 농학과

Water Deficit in Salt- and Drought- stressed Rice (*Oryza sativa* L.) Seedlings

Dong-Jin Kang* , Ryuichi Ishii**, and In-Jung Lee***†

**Institute of Agricultural Science and Technology, and*

****College of Agriculture and Life-Sciences, Kyungpook National Univ., Daegu 702-701, Korea*

***College of Bioresource Sciences, Nihon Univ., Fujisawa 252-8510, Japan*

Abstract

Plants are often subjected to periods of soil and atmospheric water deficit during their life cycle. To find critical levels for identification of tolerant rice variety to salt- and drought-stresses, we investigated the water deficiency in the leaf of a Dongjinbyeo (DJ) cultivar, identified as intolerant variety, subjected to NaCl- and Polyethylene glycol 6000 (PEG)- treatments. The relative water content and water potential in leaf of DJ plant sharply declined along the high concentration and time after treatment in NaCl- and PEG-treated rice plants. To elucidate the method of simple screening of tolerant variety to salt- and drought-stresses, we examined the relationship between relative water content and water potential of leaves in NaCl- and PEG-treated rice plants. The relationship between relative water content and water potential in leaf of DJ plant showed the highest correlation in 80 mM NaCl-treatment, and showed high correlation only 8% PEG treatment. These results indicate that the critical level of salt stress for screening of tolerant rice was 80 mM NaCl at 48 h after NaCl treatment, and the critical concentration of drought stress for screening of tolerant rice was 8% PEG at 96 h after PEG treatment.

Key words : Leaf water potential, NaCl, *Oryza sativa* L., polyethylene glycol 6000, relative water content, rice, screening.

서 언

최근 전세계적으로 비생물적 스트레스에 의해 작물의 안정된 생산이 크게 위협을 받고 있다. 이러한 환경 스트레스는 식물의 발달, 성장, 생산성에 영향을 미치며, 이 영향은 지역, 토양, 기후, 식생의 특성에 따라 매우 다양하게 나타난다 (Zhu, 2002). 특히 우리나라에서 심각하게 문제시 되고 있는 것이 염해와 한발이라 할 수 있다. 염에 의한 작물 생육장애는 일차적으로 Na^+ , Mg^{2+} , Cl^- 등의 이온 독성에 의한 이온적 스트레스로 나타나며, 이차적으로는 염류의 삼투압 스트레스에 기인하는 것으로 토양의 수분포텐셜을 저하시켜 물의 흡수를 곤란하게 하여 세포팽압을 상실한 결과 기공개도의 저하, 잎의 위조, 광합성 산물의 전류저해 등을 일으킨다(高橋, 1991). 한편, 식물체의 수분은 뿌리를 통해 흡수하는 수분량과 잎에서 손실되는 증발·산란에 의해 조절되며, 자연 상태 하에서 수분 스트레스는 이산화탄소의 동화와 세포분열 및 세포 신장 감소에 직접적으로 영향을 미친다 (Medrano et al., 2002). 또한 식물체가 수분이 결핍 되면 각 기관의 물질분비의 변화, 분화 및 발달의 억제를 통해서 작물의 생산활동이 현저히 저하되어, 작물의 성장, 형태 및 대사생리에 크게 영향을 미친다 (Jia et al., 2001). 최근의 염과 건조 스트레스에 대한 연구는 그들이 가지고 있는 내성기구 등을 Rubisco 활성과 관련한 광합성 조절 (Jagtap et al., 1998; Chaves et al., 2002; Parry et al., 2002), 수분결핍에 유도된 ABA 축적 등의 식물체내 호르몬의 변화 (Jia et al., 2001, Yang et al., 2001; Ober & Sharp, 2003), proline의 축적과 체내 이동 (Sahu et al., 1993; Raymond & Smirnov, 2002), 방사선 동위원소를 이용한 식물체내 수분이동 (Nakanishi et al., 2001) 의 측면에서 다양하게 이루어지고 있다.

이러한 내성 기구에 관한 연구는 최종적으로 비생물학적 스트레스에 대한 내성품종의 육성에 이용하기 위한 것을 목표로 하고 있다 (Araus et al., 2002). 내성이 강한 품종 육성을 위해서는 정확한 내성품종의 선발이 전제가 되어야 한다. 이러한 점을 감안하여 본 실험은 염과 건조 스트레스를 받은 벼 식물체의 생리학적 반응을 수분 보유적인 측면에서 조사하여, 벼의 육묘 단계에서 내성품종과 비내성 품종의 최적의 선발 기준을 밝혀 내성품종 육성에 응용할 수 있는 간이 선발법의 자료를 제공하고자 수행하였다.

재료 및 방법

본 실험에서는 염 및 건조 스트레스에 내성이 없는 품종으로 선발된 동진벼 (최 등, 2003; Kang et al., *In process*) 를 공시재료로 이용하였다. 최아시킨 종자를 육묘상자 (55 cm×30 cm, 구멍개수 406) 에 파종한 후 14일간 생장조절상 (KGC-175 VH, KOENCON)에서 사경(砂耕)으로 생육시켰다. 양액은 Yoshida액 (Yoshida et al., 1976) 을 사용하였으며 생장조절상의 조건을 주간 25°C/16시간, 야간 20°C/8시간, 습도는 75%, 광량은 $1,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 유지하였다.

Yoshida액을 넣은 플라스틱 용기 (25 cm×20 cm×20 cm)에 식물체간의 재식거리를 3 cm×4 cm로 하여 1주 1본으로 이식하였다. 이식 후, 24시간 동안 생장조절상에서 순화시킨 후, 수경양액에 2 M의 NaCl 저장액을 이용하여 20 mM, 40 mM, 80 mM의 농도가 되도록 염 처리하였다. 또한 건조 처리는 Polyethylene glycol 6000 (PEG) 을 2%, 4%, 8%의 농도가 되도록 수경양액에 처리하였다. 생육중의 pH는 1N HCl과 1N NaOH를 이용하여 매일 5.0 ± 0.2 로 조정하였다.

염 및 건조 처리한 후, 잎의 수분포텐셜 (leaf

water potential, LWP)의 변화를 경시적으로 조사하였다. 측정은 염 및 건조처리 직전과 처리 후 24, 48, 96시간째에 행하였다. LWP는 측정당시의 최상위 완전 전개엽 (제4엽)의 중앙부위를 각각 10반복으로 채취한 후 sample chamber (C-52형)에 5초 이내에 밀폐하였다. 각 조직과 chamber내 수증기압의 평형시간은 25℃에서 20분간으로 하였다. 수분포텐셜의 측정은 dewpoint microvoltmeter (WESCOR Ltd., HR-33T)를 이용하여 psychrometry mode로 측정하였다.

상대수분함량 (relative water content, RWC)은 LWP를 측정한 후, 동일한 식물체를 이용하여 염 및 건조처리 직전과 처리종료 후 24, 48, 96시간 경과한 각각의 식물체를 10반복으로 채취하여 조사하였다. 이 때, RWC 산출은 Bars (1968)의 방법을 사용하였다.

뿌리길이는 처리 후 96시간 경과한 각각의 샘플을 10반복으로 조사하였으며, 지상부/지하부 비율 (TR율)은 염 및 건조처리 종료 후 96시간 경과한 각각의 식물체를 지상부와 지하부로 나누어 80℃의 건조기에서 72시간 이상 건조시킨 후, 건물중에 대한 비율로 구하였다.

결과 및 고찰

1. 염 및 건조 처리에 의한 벼 식물체의 근장 및 건물중의 변화

본 실험에서는 벼 식물체 잎의 수분 상태를 조사하기 위해 염 처리 (NaCl)의 삼투적인 반응과 건조 처리 (PEG)에 의한 삼투적인 반응에 대해서 조사하였다. 염 및 건조처리에 대한 식물체의 지하부에서의 반응을 뿌리 길이의 변화로 조사하였다 (Table 1). NaCl 및 PEG 처리를 하지 않은 대조구의 뿌리 길이는 111 mm이었으며, 20 mM NaCl 처리구에서는 대조구에 비해 6% 감소

한 104 mm, 40 mM NaCl 처리구에서는 34% 감소된 75 mm, 80 mM NaCl 처리구에서는 43% 감소된 63 mm로, 벼 식물체의 근장은 NaCl의 농도가 높아짐에 따라 뿌리의 신장이 억제되는 경향을 보였다. PEG 처리구에서는 염 처리구와는 달리, 2% PEG 처리구에서는 대조구에 비해 20% 감소한 89 mm이었으나, 4% PEG 처리구에서는 14% 감소한 96 mm, 8% PEG 처리구에서는 5% 감소한 106 mm로, PEG 처리 농도가 증가함에 따라 저농도의 PEG 처리구에 비해 뿌리 신장의 증가가 관찰되었다. Spollen et al. (2000)의 보고에 의하면, 염 및 건조 스트레스에 의한 식물체 반응은 1차적으로 뿌리에서 나타나며, 이때 생성되는 root signals에 의해 지상부의 생육 변화에 영향을 미친다고 한다. 염에서는 이온적인 반응과 삼투적인 반응의 2가지 생리학적 반응 (Hasegawa et al., 2000)이 동시에 보이는 데 반해, 건조 스트레스는 간접적인 이온흡수 저해는 보이지만 기본적으로는 삼투적인 반응에 의해 식물체의 생육저해가 발생한다 (Sahu et al., 1993; Nandwal et al., 2000). Zhu (2002)는 염 및 건조 스트레스에 의해 식물체가 수분결핍이 되면 root signals가 생성되며, 이 signal은 ABA 생성을 유도하여 잎의 기공의 개폐 뿐만 아니라 잎의 생성유도 및 신장 등을 조절한다고 보고하고 있다. 본 실험에서는 NaCl 처리에 의해 뿌리 신장 억제가 관찰되었으나, 반대로 PEG 처리구에서는 PEG 처리 농도를 높임에 따라 뿌리 신장이 촉진되었다. 이러한 현상은 특히 밭 작물에서 많이 관찰되는 것으로 약한 건조 스트레스에 대해서 식물체는 수분을 획득하기 위해 신장을 촉진하는 일종의 스트레스 회피기작으로 추정된다. Zhu (2002)의 보고와 같이 뿌리에서 생성된 root signals의 체내 이동에 의한 지상부의 생육 억제는 본 실험에서도 명확히 나타났다 (Table 1).

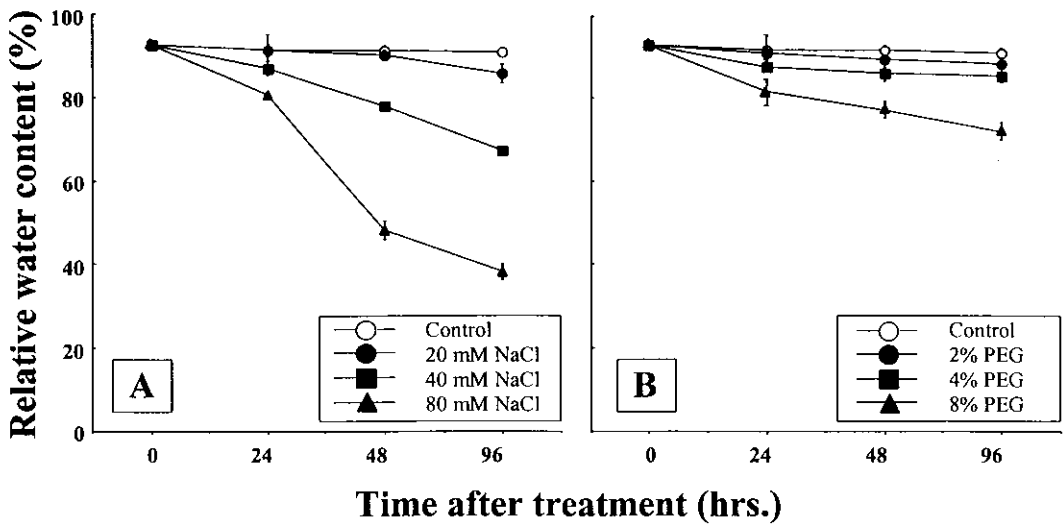


Fig. 1. Time course change of relative water content of Donggiinbyeo in NaCl- and PEG-treated conditions. A: NaCl-treated plants, B: PEG-treated plants. Each value is mean±SE (n= 10 individual plants). If not shown, errors are smaller than the symbol size.

지하부의 건물생산의 감소와 더불어 NaCl 및 PEG 처리 농도가 증가함에 따라 지상부의 건물생산도 유의하게 감소하였다. 이것은 염 및 건조 스트레스 환경에서의 잎은 수분 결핍으로 인해 기공이 폐쇄되어 CO₂흡수가 저해된 결과, 광합성율의 감소 (Cornic & Fresneau, 2002)로 인한 물질생산이 억제되었음을 알 수 있었다. 한편, PEG 처리구에서는 PEG 처리 농도가 증가함에 따라 뿌리 신장이 촉진된 반면에, 뿌리의 건물생산은 감소하는 상이한 결과를 보였다. 이러한 결과는 건조 스트레스 조건에서 수분을 획득하려는 식물체의 일차적 회피기작으로 인해 부피성장 보다는 길이 성장에 에너지를 소모한 결과, 뿌리가 가늘고 길게 되었음을 시사한다. 이러한 결과는 TR율의 변화에서도 명확히 나타나, NaCl 처리 농도가 증가함에 따라 지하부 건물생산의 감소로 인한 TR율의 높은 증가가 관찰되었으나, PEG 처리구에서는 PEG 처리 농도를 증가시킴에 따라 TR율의 완만한 증가를 보였다.

2. 잎의 상대수분함량 (RWC, %)과 수분포텐셜 (LWP, MPa)의 변화

비 식물체의 지상부에서 염 및 건조 처리에 의한 삼투적인 효과를 잎의 RWC와 LWP로 잎의 수분 보유 상태를 조사하였다. 우선, 다양한 농도의 NaCl 및 PEG 처리에 의한 RWC의 변화를 경시적으로 조사하였다 (Fig. 1). NaCl 처리구에서의 RWC변화는 NaCl 처리 후 24시간째부터 관찰되며, 특히 80 mM NaCl 처리구에서는 유의한 감소가 관찰되었다. 이러한 RWC의 감소율은 시간의 경과에 따라 증가하여 처리 후 96시간째에는 40 mM NaCl 처리구의 RWC는 약 70%, 80 mM NaCl 처리구에서는 40% 이하까지 감소하여 잎에서 심한 수분 결핍이 관찰되었다 (Fig. 1. A). 그러나, 20 mM NaCl 처리구에서는 처리 후 48시간째까지는 대조구와 차이는 관찰되지 않았으나 96시간째에는 약간의 RWC의 감소가 관찰되었다. 한편, PEG 처리구에서도 NaCl 처리구와 마찬가지로 처리 후 24시간째부터 RWC의 감

소가 확인되었으며, 이러한 감소는 NaCl 처리구 보다 작았지만 4% PEG와 8% PEG 처리에 의한 RWC의 감소가 확인되었다 (Fig 1. B).

특히, 8% PEG 처리구에서는 시간의 경과에 따라 감소를 계속하여 처리 후 96시간째에는 RWC가 약 75%까지 감소하였다. 앞의 RWC가 약 70%

Table 1. Affects of various NaCl and PEG treatments on the root length and dry weight in Dongjinbyeo (n=10 individual plants).

Treatment	Root length (mm)	Dry weight (mg plant ⁻¹)		T/R ratio
		Shoot	Root	
Control *	111a	85.5a	48.1a	1.77c
20 mM NaCl	104b	66.5b	40.0b	1.70c
40 mM NaCl	75d	56.9c	30.9c	1.97b
80 mM NaCl	63e	41.6d	18.8d	2.38a
2% PEG	89c	60.6bc	53.0a	1.14e
4% PEG	96c	51.3c	43.6ab	1.21e
8% PEG	106ab	41.8d	28.9c	1.48d
Mean	93	57.7	37.6	1.66

Within a column, means not followed by the same letter are significantly different at the 5% level by DMRT.

* The plants grown in the absence of NaCl and PEG.

로 감소하였을 때의 식물체는 기공을 닫고 중요한 생리활성 작용인 광합성과 광합성에 관련된 기구에 손상을 입게 된다(Cornic & Fresneau, 2002). 본 실험에서는 특히 80 mM NaCl 처리 후 48, 96시간 경과한 식물체와 40 mM NaCl 처리 후, 96시간 경과한 식물체, 그리고 8% PEG 처리 후 96시간 경과한 식물체에서 심한 수분결핍이 관찰되었으며 (Fig. 1), 이러한 수분결핍에 의한 광합성과 광합성에 관련된 기구의 손상에 따른 물질생산의 저해가 간접적으로 확인되었다 (Table 1).

RWC와 더불어 NaCl 및 PEG 처리에 의한 잎의 수분 보유 상태를 조사하기 위해 LWP를 측정하였다 (Fig. 2). NaCl 처리에 의한 LWP의 감소 경향은 RWC의 결과 (Fig. 1. A)와 유사하였으며, LWP의 유의한 감소는 처리 후 24시간째부터 보이기 시작하였다. 처리 후 48시간 경과한 때 식물체의 LWP는 40 mM NaCl 처리구에서

약 -1.0 MPa, 80 mM NaCl 처리구에서는 -3.0 MPa로 잎의 위조가 관찰되었다. 게다가 처리 후 96시간째의 LWP는 40 mM NaCl 처리구에서 약 -2.0 MPa로 처리 후 48시간째 보다 유의한 감소를 보였지만, 80 mM NaCl 처리구에서는 -3.0 MPa로, 처리 후 48시간째 이후부터 더 이상의 감소가 보이지 않았다 (Fig. 2. A). 한편, PEG 처리에 의한 LWP의 경시변화도 역시 PEG 처리 후의 RWC의 경시변화와 유사하였다 (Fig. 2. B). LWP의 감소는 처리 후 24시간째부터 관찰되기 시작하여, 4% 및 8% PEG 처리구에서는 시간의 경과에 따라 LWP의 감소를 보였으며, 처리 후 96시간째에는 대조구에 비해 유의적인 감소가 확인되었다. 특히, 8% PEG 처리구의 LWP는 -1.5 MPa까지 감소하여 잎의 수분결핍이 관찰되었다. Hsiao et al. (1976)의 보고에 의하면, 지상부에서 RWC 및 LWP의 저하와 증산속도의 저하는 뿌리의 수분 흡수 능력의 저하에 기인하는 것이며,

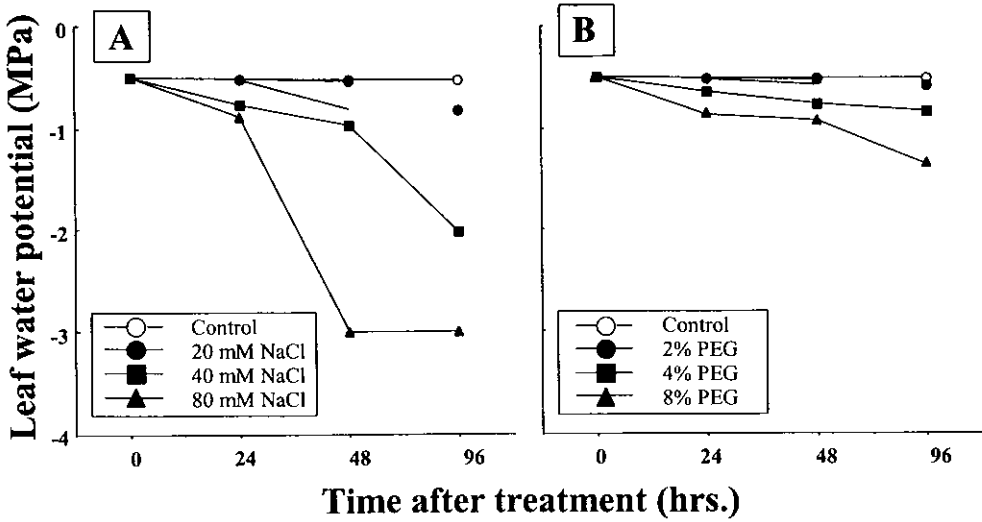


Fig. 2. Time course change of leaf water potential of Dongjinbyeo in NaCl- and PEG-treated conditions. A: NaCl-treated plants, B: PEG-treated plants. Each value is mean \pm SE (n = 10 individual plants). If not shown, errors are smaller than the symbol size.

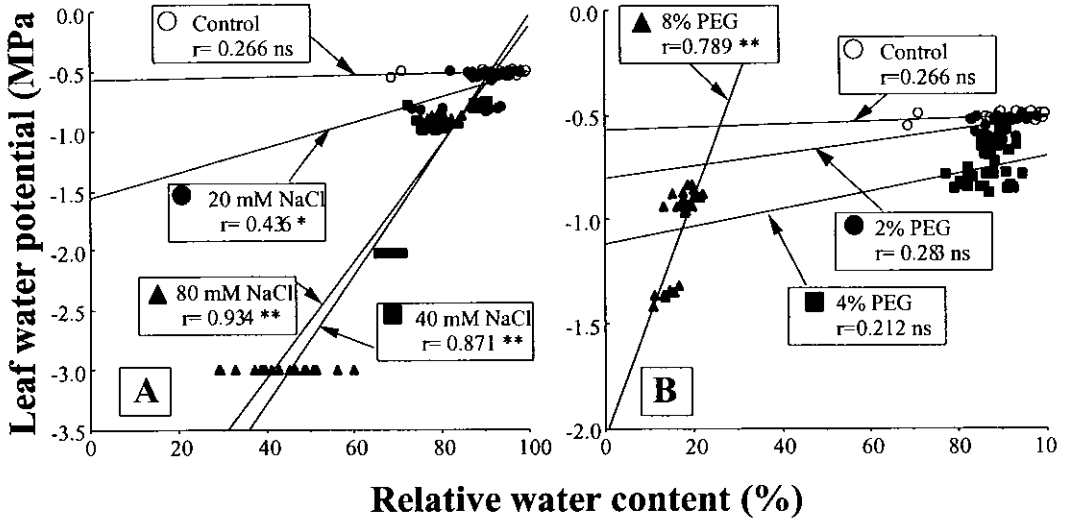


Fig. 3. Relationship between relative water content and leaf water potential in leaves of NaCl- and PEG-treated Dongjinbyeo seedlings (n=30). A: NaCl-treated plants, B: PEG-treated plants. Ns: not significant. *, ** Significant at the $p < 0.05$ and 0.01 levels.

식물체가 중간 정도의 수분 스트레스 (약 $-1.2 \sim -1.5$ MPa 까지)를 입으면 ABA의 합성, 기공폐쇄, CO_2 동화 등이 영향을 받으며, 그것보다 강

한 수분 스트레스 (약 -1.5 MPa 이하)를 받으면 호흡의 증가 및 당과 proline 축적으로 세포대사의 교란이 일어난다고 한다.

NaCl 및 PEG 처리에 의한 잎의 수분결핍은 RWC와 LWP의 경시변화로 확인할 수 있었다. 실제로 RWC와 LWP를 이용하여 염 및 한발에 대한 내성품종의 간이 선발 기준을 도출하기 위해 두 요인 사이의 상관관계를 조사한 것이 Fig. 3이다. NaCl 처리의 경우, RWC와 LWP 사이에는 20 mM NaCl 처리구에서 낮은 상관 ($r=0.436$, $p<0.05$) 보이기 시작하여 40 mM NaCl 처리구에서는 $r=0.871^{**}$, 80 mM NaCl 처리구에서는 $r=0.994^{**}$ 로 처리 농도가 높아짐에 따라 높은 상관관계를 보였다 (Fig. 3.A). 한편, PEG 처리구에서는 8% PEG 처리구에서만 RWC와 LWP 사이에 높은 상관 ($r=0.789^{**}$)이 관찰되었다 (Fig. 3.B). RWC와 LWP 사이에 높은 상관으로 볼 때, 측정방법이 까다로운 LWP보다 측정이 용이한 RWC를 이용하여 염 및 한발에 대한 내성 품종을 선발하는 것이 효율적이라 판단된다.

또한, 이 등(1999)의 보고에서도 언급된 것과 같이 내성품종 선발은 내성품종과 비내성품종의 차이가 뚜렷한 유묘 단계에서 선발을 하는 것보다 효율적인 것으로 사료된다. 상기한 결과로부터 염에 대한 벼 내성품종을 선발하기 위해서는 NaCl 농도가 80 mM NaCl 처리가 적절하며 선발에 필요한 시간은 RWC 및 LWP의 감소가 가장 현저히 나타나는 처리 후 48시간째에 하는 것이 좋을 것이라 사료된다. 또한 PEG를 이용한 한발에 대한 내성품종 선발에 있어서는 RWC와 LWP의 감소가 가장 큰 8% PEG 처리로 하여 선발은 처리 후 96시간에 하는 것이 효율적이라 사료된다.

적 요

본 실험은 염과 건조 스트레스를 받은 벼 식물체의 생리학적 반응을 잎의 수분 보유적인 측

면에서 조사하여, 벼의 내성품종과 비내성품종을 효율적으로 선발하기 위한 critical level을 밝혀 내성품종 육성에 응용할 수 있는 기초자료를 제공하고자 수행한 시험결과를 요약하면 다음과 같다.

1. NaCl 및 PEG 처리에 의한 벼 식물체의 반응은 일차적으로 뿌리 신장의 억제가 NaCl 처리에 의해 관찰되었으나, PEG 처리에서는 벼 식물체의 뿌리가 PEG 처리 농도를 증가함에 따라 증가하는 경향이 보였다.
2. NaCl 및 PEG 처리에 의한 벼 식물체의 잎의 RWC와 LWP 사이의 상관관계를 조사한 결과, 40 mM NaCl ($r=0.871^{**}$)와 80 mM NaCl 처리구 ($r=0.934^{**}$)에서 RWC와 LWP 사이에 높은 상관관계가 확인되었으나, PEG 처리에 의한 RWC와 LWP 사이에는 8% PEG 처리구 ($r=0.789^{**}$)에서만 상관관계를 보였다.
3. RWC와 LWP 사이에 높은 상관의 결과로부터 측정방법이 까다로운 LWP보다 간단하게 측정할 수 있는 RWC를 이용하여 염 및 건조 스트레스에 대한 내성 품종을 선발하는 것이 효율적이라 사료된다.
4. 염에 대한 벼 내성품종을 선발할 경우에는 80 mM NaCl을 처리한 후 48시간째에 선발하는 것이 적합하고, 한발에 대한 내성품종 선발에는 8% PEG를 처리한 후 96시간째에 선발하는 것이 효율적이라 사료된다.

사 사

이 논문은 2002년도 한국학술진흥재단의 지원에 의하여 연구되었음. (KRF-2000-005-G00002).

참고문헌

1. Araus, J. L., G. A. Slafer, M. P. Reynolds, and C. Royo. 2002. Plant breeding and drought in C3 cereals: What should we breed for ?. *Ann. Bot.* 89: 925-940.
2. Bars, H. D. 1968. Determination of water deficits in plant tissues. In Kozlowski, T. T. ed., *Water Deficits and Plant Growth*, Academic Press, New York. pp. 236-368.
3. Chaves, M. M., J. S. Pereira, J. Maroco, M. L. Rodrigues, C. P. P. Ricardo, M. L. Osorio, I. Carvalho, T. Faria, and C. Pinheiro. 2002. How plants cope with water stress in field: Photosynthesis and growth. *Ann. Bot.* 89: 907-916.
4. 최원영, 이규성, 고종철, 최송열, 최돈향. 2003. 간척지 벼 재배시 토양 및 관개수 염의 안전 한계농도. *한국작물학회지*. 48: 238-242.
5. Cornic, G., and C. Fresneau. 2002. Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought. *Ann. Bot.* 89: 887-894.
6. Hasegawa, P. M., R. A. Bressan, J. K. Zhu, and H. J. Bohnert. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Biol.* 51: 463-499.
7. Hsiao, T. C., E. Acevedo, E. Fereres, and D. W. Henderson. 1976. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc. London.* 273: 479-500.
8. Jagtap, V., S. Bhargava, P. Streb, and J. Feierabend. 1998. Comparative effects of water, heat and light stresses on photosynthetic reactions in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *J. Exp. Bot.* 49: 1715-1721.
9. Jia, W., J. Zhang, and J. Liang. 2001. Initiation and regulation of water deficit-induced abscisic acid accumulation in maize leaves and roots: cellular volume and water relations. *J. Exp. Bot.* 52: 295-300.
10. Kang, D. J., Y. E. Seo, J. D. Lee, R. Ishii, and I. J. Lee. JA differentially affects growth, ion uptake and ABA concentration in salt-tolerant and salt-sensitive rice cultivars. *Ann. Bot.* (In progress)
11. 이강수, 최선영, 최원열. 1999. 벼 발아기 및 유평기의 내염성. *한국육종학회지*. 31: 301-305.
12. Medrano, H., J. M. Escalona, J. Bota, J. Gulias, and J. Flexas. 2002. Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: Stomatal conductance as a reference parameter. *Ann. Bot.* 89: 895-905.
13. Nakanishi, T. M., K. Tanoi, H. Yokota, D. J. Kang, R. Ishii, S. S. Ishioka, S. Watanabe, A. Osa, T. Sekine, S. Matsushashi, T. Ito, T. Kume, H. Uchida, and A. Tsuji. 2001. ¹⁸F used as tracer to study water uptake and transport imaging of a cowpea plant. *J. Radioanal. Nucl. Chem.* 249: 503-507.
14. Nandwal, A. S., M. Godara, S. Sheokand, D. V. Kamboj, B. S. Kundu, M. S. Kuhad, B. Kumar, and S. K. Sharma. 2000. Salinity induced changes in plant water status, nodule functioning and ionic distribution in phenotypically differing genotypes of *Vigna radiata* L. *J. Plant Physiol.* 156: 350-359.
15. Ober, E. S., and R. E. Sharp. 2003. Electrophysiological responses of maize roots to low water potentials: relationship to growth and

- ABA accumulation. *J. Exp. Bot.* 54: 813-824.
16. Parry, M. A. J., P. J. Andraojc, S. Khan, P. J. Lea, and A. J. Keys. 2002. Rubisco activity: Effects of drought stress. *Ann. Bot.* 89: 833-839.
 17. Raymond, M. J., and N. Smirnov. 2002. Proline metabolism and transport in maize seedlings at low water potential. *Ann. Bot.* 89: 813-823.
 18. Sahu, A. C., D. Mishra, and M. Kar. 1993. Proline accumulation during senescence of excised leaves of rice (*Oryza sativa* L.) under NaCl stress in light and dark. *Indian. J. Exp. Biol.* 31: 342-344.
 19. Spollen, W. G., M. E. LeNoble, T. D. Samuels, N. Berstein, and R. E. Sharp. 2000. Abscisic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production. *Plant Physiol.* 122: 967-976.
 20. 高橋英一. 1991. 植物における鹽害發生の機構と耐鹽性. 日本土壤肥料學會編. 鹽集積土壤と農業. 博友社. 東京. pp. 123-154.
 21. Yang, J., J. Zhang, Z. Wang, Q. Zhu, and W. Wang. 2001. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling. *Plant Physiol.* 315-323.
 22. Yoshida, S., D. A. Forno, J. H. Cock, and K. A. Gomea. 1976. Routine procedure for growing rice plants in culture solution. Laboratory manual for physiological studies of rice (3rd ed.). International Rice Research Institute, Los Banos, Laguna, Philippines. pp. 61-65.
 23. Zhu, J. K. 2002. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 53: 248-273.