

## 한발저항성 정도가 다른 보리 품종들의 한발처리에 따른 생리적 특성변화

부금동\* · 백남천\* · 김정곤\*\* · 이변우\*\*

\*서울대학교 식물생산과학부, \*\*농촌진흥청 작물시험장

## Changes in Physiological Characteristics of Barley Genotypes under Drought Stress

Jin-Dong Fu\*, Nam Chon Paek\*, Jung Gon Kim\*\*, and Byun Woo Lee\*†

\*Department of Plant Science, Seoul National University, Seoul 151-742, Korea

\*\*National Crop Experiment Station, RDA, Suwon 441-100, Korea

**ABSTRACT:** Six barley varieties that showed different degree of drought tolerance were grown with and without drought stress treatment (control), and investigated for the temporal changes in growth and several physiological traits after drought treatment. Soil water potential was  $-0.05$  MPa at the initial stage of drought treatment and dropped to  $-0.29$  MPa at 19 days after withholding irrigation. Soil water potential (SWP) maintained at  $-0.05$  MPa in the control. The dry weight (DW) under the drought treatment were reduced compared to the control as follows: Dicktoo-S (short awn), 69%; Dicktoo-L (long awn), 70%; Dicktoo-T (tetra), 86%; Dongbori-1, 69%; Suwonsalbori-365, 55% and Tapgolbori, 37%. Dicktoo lines and Dongbori-1 were more tolerant than Suwonsalbori-365 and Tapgolbori. Leaf relative water contents (RWC) and leaf water potential (LWP) decreased obviously under the drought condition, the decrease being greater especially in the less drought-tolerant barley genotypes. Dongbori-1 and Dicktoo-L in drought treatment showed net photosynthesis of 38% and 17% compared to the control, respectively, and the other four genotypes much lower photosynthesis of 1.1% to 7.0%. Stomatal conductance, mesophyll conductance, and the photochemical efficiency (Fv/Fm) of PS II were reduced by drought treatment, the reduction being greater in drought-sensitive genotypes. The drought-tolerant genotypes had greater osmotic adjustment (OA) capacity under water stress. Thus, the decrease of RWC and LWP was lower and the turgor pressure conservation capacity was higher under water stress in drought-tolerant genotypes. Drought-tolerant genotypes showed less decrease of photosynthesis because stomatal conductance, mesophyll conductance and the ratio (Fv/Fm) of the variable to maximal fluorescence of drought-resistant genotype was decreased less in the

drought stress condition. In conclusion, the drought-tolerant genotypes had better water conservation capacity through efficient OA, and this led to the lower decrease of photosynthesis and growth in water stress condition.

**Key words:** barley, drought stress, water potential, relative water content, osmotic adjustment, photosynthesis, stomatal conductance, mesophyll conductance, chlorophyll fluorescence

보리는 밀, 벼, 옥수수 다음으로 재배면적과 생산량이 많은 세계 제 4위의 곡물로서 온대 및 아열대에 걸쳐 2001년 현재 약 5,380만 ha가 재배되고 있다. 한국에서는 재배면적이 급격히 감소하여 2001년 현재 약 8만 ha로 재배면적이 많지 않지만 작부체계상 매우 중요한 식량작물이며 보리는 남부지역의 논에서 벼 후작, 밭에서 콩 후작으로 재배되어 주요 농가소득원이 되고 있다. 수분 스트레스는 보리의 생산량 감소를 가져오는 중요한 요인 중의 하나인데 전세계적으로 보면 수분 스트레스에 의한 생산량감소는 여타의 모든 요인에 의한 생산량 감소보다 많을 것으로 추정하고 있다(Kramer, 1983). 보리는 비교적 서늘하고 건조한 기상에 적응하는 작물이지만 한국에서는 보통 10월에 파종하여 익년의 6월에 수확하기 때문에 한국 기후 특성상 가장 강우량이 적은 기간동안 재배되므로 상습적으로 한발피해를 받기 쉽다. 때문에 보리의 안전다수를 위해서는 한발 저항성 품종의 육성이 필요하며 이를 위해서는 한발에 관한 깊은 연구가 필요하다.

수분은 작물의 생산을 제한하는 가장 중요한 요인으로서 왕성하게 자라는 초본성 작물체의 70-90%를 점유하는데 이 수준 이하가 되면 생리활성이 크게 손상을 받게 된다. 수분 스트레스가 커짐에 따라 식물의 잎 수분포텐셜(leaf water potential, LWP)과 상대함수량(relative water content, RWC)이 점차로

†Corresponding author: (Phone) +82-02-880-4544 (E-mail) leebw@snu.ac.kr

<Received November 26, 2003>

내려가고 이에 따라 기공저항이 증가하여 광합성이 저하되고, 엽면적과 건물중이 감소되며(Park, 1995; Choi *et al.*, 1997; Costa *et al.*, 2000), 결국 작물의 수량이 감소한다(Park, 1995; Agueda *et al.*, 1999).

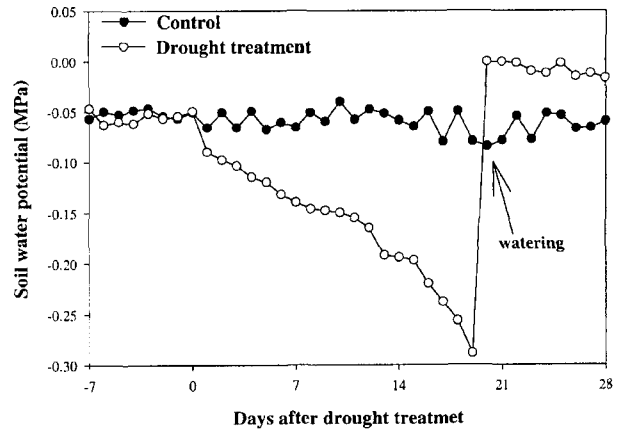
LWP는 식물체내의 수분 상태 및 변화를 나타 낼 수 있고 RWC는 수분부족의 정도를 나타낼 수 있다(Slatyer, 1973). 한발저항성이 강한 식물은 비교적 높은 보수력을 갖고 있고 자체의 수분조절능력이 비교적 강하여 비교적 높은 RWC를 유지할 수 있게 한다(Costa *et al.*, 2000)고 하였는데 맥류의 경우도 수분 스트레스조건하에서 비교적 높은 RWC와 LWP를 유지하는 것이 한발저항성 품종의 중요한 특징 중의 하나라고 하였다(Keim & Kronstad, 1981). LWP가 어느 정도 저하되면 삼투조정(osmotic adjustment, OA)작용이 일어난다. OA는 능동적으로 세포 용질의 농도를 증가시키는 과정으로서, 세포 팽압(turgor pressure)을 유지하고(Li *et al.*, 1992), 기공의 개도를 유지하여 광합성이 정상적으로 진행하도록 하며 잎의 말림을 지연시키는 등 여러 면에서 중요한 작용을 한다(Hsiao, 1984). 광합성작용은 수분 스트레스에 매우 민감한데 수분 스트레스의 강도가 증가함에 따라 광합성은 저하한다(Farpuhar & Richards, 1984; Costa *et al.*, 2000). 수분 스트레스 하에서 광합성이 영향을 받게 되는 데는 기공요인과 기공 이외의 요인 두 가지 측면이 원인을 제공한다. 전자는 수분 스트레스 하에서 기공이 닫혀 CO<sub>2</sub>의 확산저항이 커지게 되는 것이고(Boyer, 1970), 후자는 PS II 활성 및 광인산화 활성의 저하, RuBP의 재생저해(Hsiao, 1973) 등에 의한 광합성저해를 말한다.

그러나 보리의 경우 수분 스트레스에 대한 저항성 생리, 저항성 품종 선발을 위한 선발지표, 유전자원의 저항성 검정 등에 대한 연구는 많지 않으며 특히 한국의 경우는 이에 대한 연구가 매우 제한적이다.

따라서 본 연구는 한발저항성이 다른 보리 품종들의 한발 처리에 따른 생육과 함수량, 삼투조정, 광합성 등 생리적 특성의 변화 특성을 비교 분석하여 한발저항성의 생리적 지표를 검토하고자 하였다.

**재료 및 방법**

이 실험은 서울대학교 부속 농장 유리 온실에서 프라스틱포트(75 cm×55 cm×45 cm)를 이용해서 수행되었다. 공시 품종은 한발저항성이 강한 것으로 알려진 Dicktoo-S(short awn), Dicktoo-T(Tetra), Dicktoo-L(long awn), 동보리 1호등 4품종과 한발저항성이 약한 탑골보리, 수원쌀보리 365호 등 2품종 총 6개 보리 품종이었다. 모든 품종은 2001년 10월 15일에 사각포트에 조건 20 cm로 점파하였다. 비료는 기비로 N-P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>-K<sub>2</sub>O=6-9-7 kg/10a를 사용하였고 2001년 12월 5일에 추비로 질소 6 kg/10a를 사용하였다. 토양수분관리는 한발처리 전까지는 모든 포트에 대해서 -0.06 MPa이하로 떨어지면 관개하였는



**Fig. 1.** Change of soil water potential in control and drought treatment.

데, 관개량은 식 ①과 같이 계산하였다.

$$\text{관개량} = (18.5\% - \text{TDR 측정치}) \times \text{토양체적} \quad \text{①}$$

한발처리는 2001년 12월 27일부터 2002년 1월 16일까지 하였는데 이 기간 중 적습처리(대조구)는 중전과 같이 관개를 하였고 한발처리는 관개를 하지 않았다. 실험기간 중 토양수분상태는 Fig. 1과 같이 대조구는 -0.05 MPa 내외로 유지되었으며 한발처리는 처리 후 19일에 -0.29 MPa까지 낮아졌다. 실험은 난괴법 4반복으로 배치하였다.

**토양수분 측정**

토양수분은 한발 처리전 7일부터 매일 오후 6시에 용적함수량(volumetric water content)과 수분포텐셜(soil water potential, SWP)을 조사하였다. 용적함수량은 P3형 센서(길이는 15 cm)를 이용하여 Time-Domain-Reflectometry(TDR, Santa Barbara, CA, USA)로 포트 가운데에서 2회 측정하였다. SWP는 조사 시작하기 전 4일에 포트중간의 토양표면 이하 10-15 cm 사이에 센서를 설치하여 watermark meter로 용적함수량 측정과 같은 시간에 측정하였다.

**엽면적과 건물중 측정**

20일간의 한발처리 종료 후 8일째에 LI3,100(LI-COR사, USA)엽면적 측정기를 이용해서 엽면적을 측정하고 지상부 식물체를 80°C 열풍건조기에서 72시간 건조시킨 후 건물중을 칭량(稱量)하였다.

**수분포텐셜, 상대함수량, 삼투포텐셜, 팽압 및 삼투조정 조사**

잎의 수분포텐셜(LWP, Ψl)은 일출 직전에 pressure chamber (PMS Corvallis, USA)로 최상위 완전 전개엽에 대해 측정하였으며 측정된 후에 잎을 곧바로 5 cm 정도로 절단하여 parafilm으로 싸서 수분증발을 억제하고 zipper bag에 넣은 후

에 일부는 생체중을 칭량하고 일부는 삼투압을 측정하기 위해서 -20°C 냉동고에서 보관하였다.

잎의 상대습수량(RWC)은 생체중을 칭량한 잎을 4°C 압조건에서 증류수에 24시간 담근 후 흡습지로 잎의 표면의 물을 제거한 후 포화중을 측정한 후 70°C의 건조기에서 72시간 건조 시킨 후 건물중을 칭량하고 식 ②에 의해서 계산하였다.

$$\text{상대습수량(RWC, \%)} = (\text{생체중} - \text{건물중}) / (\text{포화중} - \text{건물중}) \times 100 \quad (2)$$

잎의 삼투압(OP)은 냉동 시킨 잎을 이용해서 psychrometer (HR-33T, Wescor Inc., USA)로 측정하였으며 아래 식 ③과 ④(Wilson *et al.*, 1979)에 의해 삼투조정(OA, osmotic adjustment)을 계산하였으며 식 ⑤에 의해 팽압을 계산하였다.

$$\text{- Osmotic potential}(\Psi_s) \text{ at full turgor}(\Psi_{s100}) \\ \Psi_{s100} = \Psi_s \times \text{RWC} / 100 \quad (3)$$

$$\text{- Osmotic adjustment (OA)} \\ \text{OA} = \text{droughted leaf } \Psi_{s100} - \text{irrigated leaf } \Psi_{s100} \quad (4)$$

$$\text{- Leaf turgor pressure}(\Psi_p) \\ \Psi_p = \Psi_l - \Psi_s \quad (5)$$

#### 광합성 측정

가. **포화광 순광합성속도:** 최상위 완전전개엽에 대해서 한발처리 일부부터 7일 간격으로 오전 11시부터 오후 2시 사이에 휴대용 광합성 측정기(LI-6400, Li-Cor Inc., USA)를 이용하여 측정하였다. 측정시 5초 간격으로 총 10번 측정을 설정하였으며 leaf chamber내의 환경은 CO<sub>2</sub>농도를 350 ppmv, 온도는 20°C, 챔버내 VPD는 5 hP 내외, PAR은 1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>로 조절 하였다.

나. **기공전도도:** 기공전도도(stomatal conductance, C<sub>s</sub>)는 LI-6400을 통해 얻어진 전체 전도도(total conductance, C<sub>t</sub>)와 엽면경계층 전도도(boundary layer conductance, C<sub>b</sub>)값에 의해 식 ⑥으로부터 구하였다. k는 stomatal ratio로 잎의 양면에 기공을 가진 보리의 경우 0.5의 값을 갖는다.

$$C_s = \frac{1}{\frac{1}{C_t} - \frac{k}{C_b}} \quad [\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}] \quad (6)$$

다. **엽육전도도:** 엽육전도도(mesophyll conductance, C<sub>m</sub>)는 LI-6400으로 측정한 순광합성(F<sub>n</sub>)과 세포간극의 CO<sub>2</sub>농도(C<sub>i</sub>), 식 ⑧(Goudriaan & van Laar, 1994)에 의해 계산한 CO<sub>2</sub> 보상점(Γ)으로부터 계산하였다(식 ⑦). T는 광합성 측정시 측정 한 엽온(°C)이고, Q<sub>10</sub>은 2로 하였다.

$$F_n = (C_i - \Gamma) \cdot C_m \quad [\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}] \quad (7)$$

$$\Gamma = \frac{44}{24} \cdot 40 \cdot Q_{10}^{\frac{\Gamma - 20}{10}} \quad [\mu\text{g CO}_2 \text{ m}^{-3}] \quad (8)$$

라. **엽록소형광:** 엽록소 형광측정은 chlorophyll fluorometer (OS5-FL, Opti-Science, USA)로 최상위 완전전개엽에 대해 11시 - 14시 사이에 측정하였다. 측정시 light level(PFD)은 400 μmol/m<sup>2</sup>/s로 설정하였고 측정할 부분을 암 상태에서 20분간 적응시킨 후에 측정하여 F<sub>v</sub>, F<sub>m</sub> 등을 구하였다.

#### 통계처리

실험은 난괴법 3반복으로 수행하였으며 통계처리는 SAS 프로그램(SAS8.0)을 이용하여 F-검정을 거친 후 최소 유의차검정(LSD, P≤0.05)을 실시하였다.

## 결 과

#### 식물의 생장

20일간의 한발처리 종료 후 8일째에 지상부 건물중과 엽면적지수를 조사한 결과는 Table 1과 같다. 대조구 지상부건물중의 경우 동보리 1호와 탑골보리가 가장 컸으며 Dicktoo-T가 가장 작았다. 엽면적의 경우는 동보리1호가 가장 컸고 Dicktoo-T가 가장 작았다. 한발처리의 경우 6개의 품종 모두 대조구에 비해 생장이 크게 억제되었는데 생장억제 정도는 품종에 따라 큰 차이가 있었다. 동보리 1호는 대조와 한발처리

**Table 1.** Shoot dry weight and leaf area in six barley varieties with and without exposure to water stress for 20 days.

Variety	Shoot Dry Weight (g/plant) <sup>†</sup>			Leaf Area (cm <sup>2</sup> /plant) <sup>†</sup>		
	Control (a)	Drought (b)	b/a (%)	Control (a)	Drought (b)	b/a (%)
Dicktoo-S	1.96bc <sup>‡</sup>	1.36bc	69ab	1063.00a	637.57a	60ab
Dicktoo-L	2.06bc	1.44bc	70ab	1088.19a	711.48a	65ab
Dicktoo-T	1.71cd	1.47bc	86a	500.13cd	381.15bc	76a
Dongbori-1	3.09a	2.14a	69ab	1185.32a	777.00a	66ab
Suwonssal-365	2.33b	1.28bc	55b	645.97bc	315.41c	49b
Tapgolbori	3.14a	1.17c	37c	763.49b	353.10bc	46b

<sup>†</sup>Plant were sampled at 8 days after post-stress rehydration.

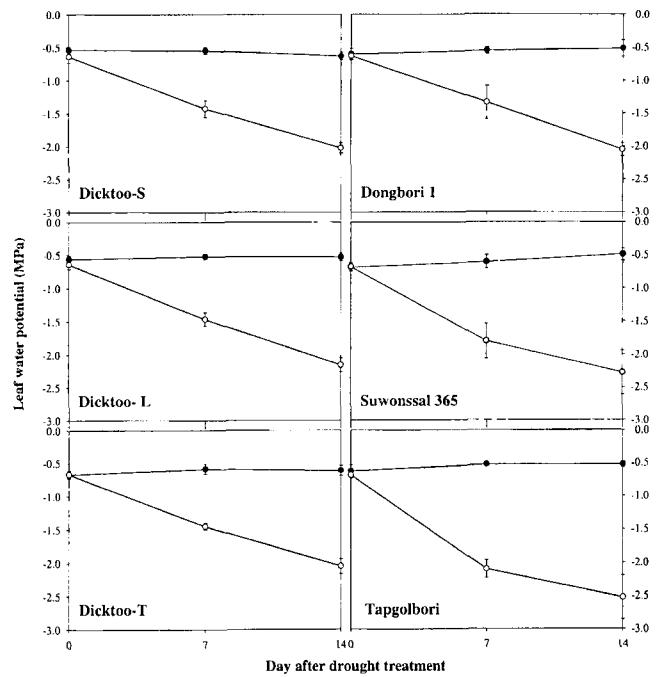
<sup>‡</sup>The same letters within the row mean no significant difference by Duncan's multiple range test at probability level of 1%.

조건 모두에서 생육이 가장 양호하였으나 탑골보리의 경우는 대조조건에서는 생장이 매우 양호하였지만 한발조건에서는 생육이 가장 불량하였다. 한발처리에 의한 생육억제율을 보면 Dicktoo-T가 생육억제가 가장 적었으며 다음이 동보리 1호, Dicktoo-S, Dicktoo-L 순이었으며 수원쌀보리 365호와 탑골보리의 생육억제가 가장 컸다. 이로부터 판단해 볼 때 Dicktoo 계통들은 식물체가 왜소하면서 한발저항성이 크지만 동보리 1호는 생장이 양호하면서 저항성이 컸으며 수원쌀보리 365호와 탑골보리는 한발저항성이 약하였다.

**잎의 수분상태 변화**

일출전 잎의 상대습수량(RWC)과 수분포텐셜(LWP)의 한발 처리 후 경시적 변화를 나타낸 것이 각각 Fig. 2과 Fig. 3이다.

**잎상대습수량(RWC):** 정상적으로 관개를 한 대조구의 경우 조사시간 중 잎의 RWC는 96%내외, LWP는 -0.5 MPa내외를 유지하였으며 품종간에 차이가 없었다. 그러나 한발 처리구의 경우 한발 처리기간이 길어서 수분 스트레스가 강해짐에 따라 RWC와 LWP는 급격히 하강하였는데(Fig. 2, Fig. 3), 하강 정도는 품종에 따라 현저한 차이가 있었다. 한발처리 7일 후 RWC는 Dicktoo-T(91.7%) > Dicktoo-L(90.8%) > 동보리 1호(89.6%) > Dicktoo-S(85.4%) > 수원쌀보리 365호(80.0%) > 탑골보리(71.3%) 순이었다. 14일 후에는 더 크게 하강하였으며 Dicktoo-T(83%) > 동보리 1호(78%) > Dicktoo-L(77%) > Dicktoo-S(70%) > 수원쌀보리 365호(69%) > 탑골보리(59%) 순이었다. 이로부터 볼 때 Dicktoo-T, Dicktoo-L, 동보리 1호 품종은



**Fig. 3.** Changes in predawn leaf water potential of six barley varieties with (●-) and without drought (○-) treatment.

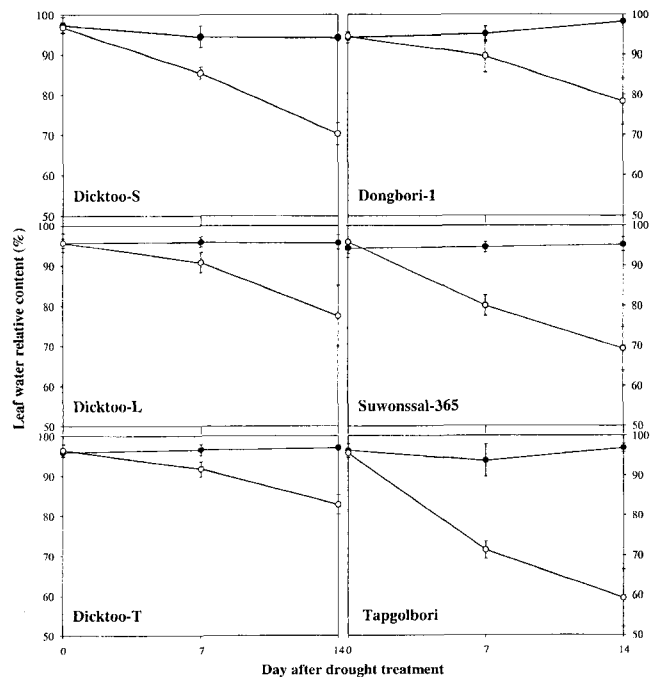
Dicktoo-S, 수원쌀보리 365호, 탑골보리 품종보다 더 강한 수분 유지능력을 갖고 있었으며 그 중에서도 Dicktoo-T의 수분 유지능력이 가장 강하였고 탑골보리의 수분유지능력이 가장 약한 것으로 판단되었다.

**잎수분포텐셜(LWP):** LWP와 RWC의 변화 경향과 유사하였는데 한발처리 7일 후의 LWP(Fig. 3)는 동보리 1호(-1.33 MPa) > Dicktoo-S(-1.43 MPa) > Dicktoo-T(-1.45 MPa) > Dicktoo-L(-1.47 MPa) > 수원쌀보리 365호(-1.80 MPa) > 탑골보리(-2.10 MPa) 순이었다. 한발처리 14일 후의 LWP는 더 낮게 하강되었고 Dicktoo-S(-2.03 MPa) > 동보리 1호 (-2.05 MPa) > Dicktoo-T(-2.05 MPa) > Dicktoo-L(-2.16 MPa) > 수원쌀보리 365호 (-2.28 MPa) > 탑골보리(-2.53 MPa)순이었다. 6개 품종 중에서 동보리 1호, Dicktoo-T는 계속하여 비교적 높은 LWP를 유지하였고 수원쌀보리 365호, 탑골보리는 LWP가 가장 낮았다.

**삼투조정**

일출직전 잎의 삼투포텐셜(OP), 팽압(LTP) 및 삼투조정(OA)의 한발 처리 후 경시적 변화를 나타낸 것이 각각 Fig. 4, Fig. 5, Fig. 6이다.

**삼투포텐셜(OP):** 한발처리기간 중 대조구의 경우 OP는 큰 변화를 보이지 않았으며 한발처리구의 경우 처리기간이 길어서 수분스트레스가 강해짐에 따라 OP는 점차적으로 하강하였는데 하강정도는 품종간에 차이가 있었다. 처리 후 7일의 OP는 탑골보리(-1.45 MPa) > 수원쌀보리 365호(-1.49 MPa) > Dicktoo-S(-1.53 MPa) > Dicktoo-L(-1.60 MPa) > 동보리 1호(-1.68 MPa) >



**Fig. 2.** Changes in predawn leaf relative water content of six barley varieties with (●-) and without drought (○-) treatment.

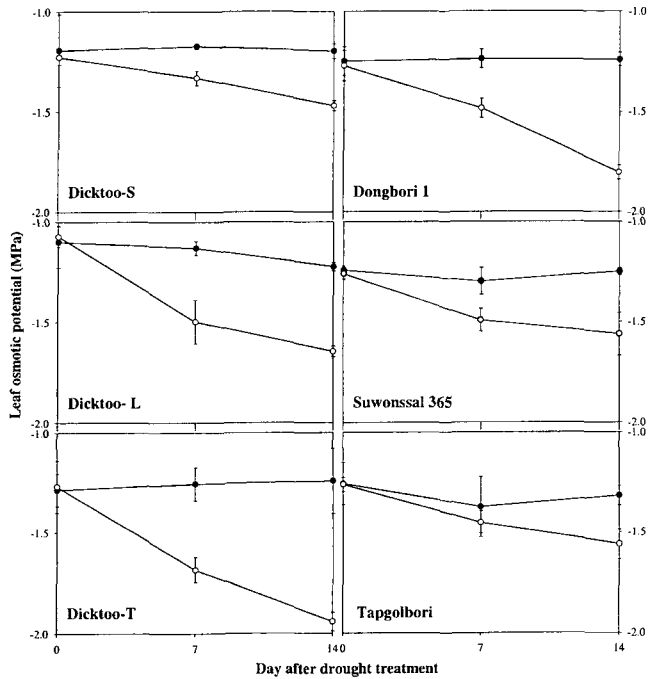


Fig. 4. Changes in predawn leaf osmotic potential of six barley varieties with (●-) and without drought (○-) treatment.

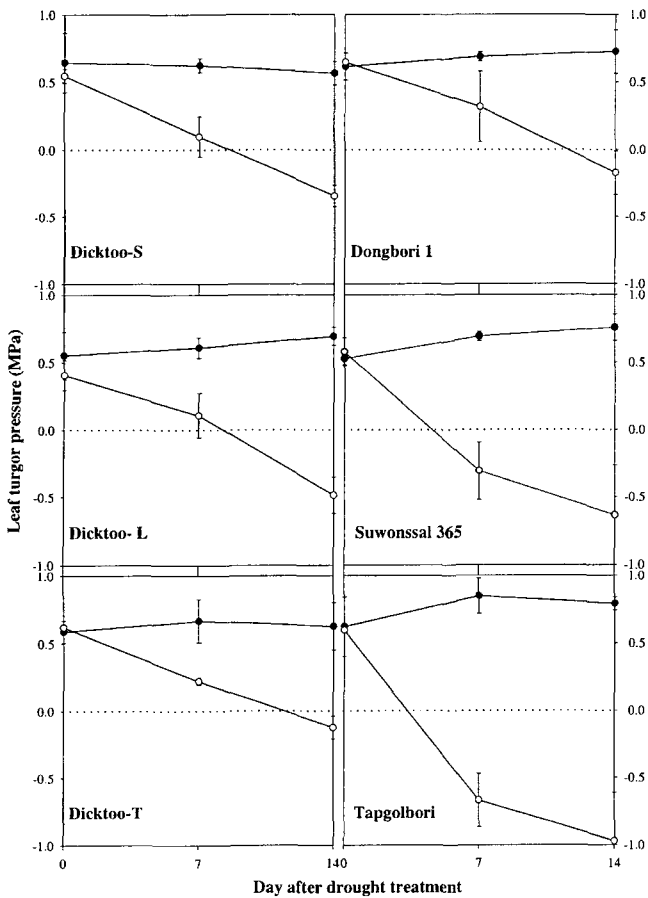


Fig. 5. Changes in predawn leaf turgor pressure of six barley varieties with (●-) and without drought (○-) treatment.

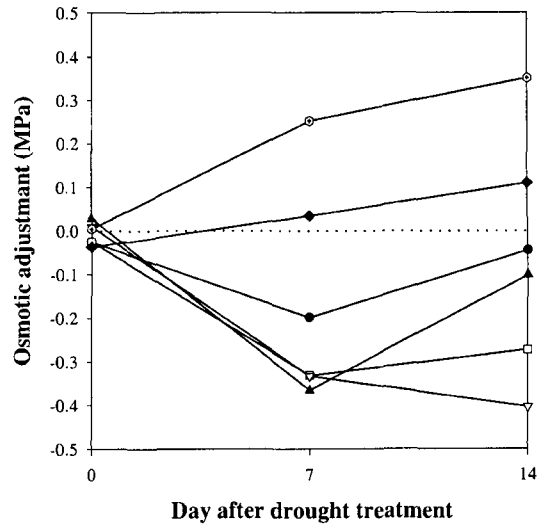


Fig. 6. Changes in osmotic adjustment of six barley varieties with and without drought treatment. Dicktoo-S (●-), Dicktoo-L (□-), Dicktoo-T (▲-), Dongbori-1 (▽-), Suwonssalbori-365 (◆-), Tappolbori (○-).

Dicktoo-T(-1.69 MPa) 순이었고 처리 후 14일째의 OP는 더 낮은 수치로 하강하였고 수원쌀보리 365호(-1.56 MPa) > 탐보리 (-1.56 MPa) > Dicktoo-L(-1.65 MPa) > Dicktoo-S(-1.67 MPa) > 동보리 1호(-1.90 MPa) > Dicktoo-T(-1.94 MPa) 순이었다. 수분유지능력이 강한 Dicktoo-T와 동보리 1호(Fig. 2, Fig. 3)의 OP가 제일 낮은 수치로 하강되었는데, 이는 한발저항성이 강한 품종은 자체의 삼투압을 하강시켜서 비교적 높은 수분함량을 유지하기 때문인 것으로 판단된다.

**삼투조정(OA):** OA(Fig. 6)는 품종간에 현저한 차이를 보였다. 수원쌀보리 365호, 탐골보리는 한발처리 7일 후에 이미 삼투조정 능력을 상실한 것으로 판단되었고, 동보리 1호, Dicktoo-T는 한발처리 후 계속 부의 방향으로 하강하여 -0.35 MPa 정도의 OA를 나타내어 삼투조정능력이 제일 강하였다. 14일 후에는 Dicktoo-L, Dicktoo-S품종도 삼투조정능력을 상실한 것으로 보였으며, 오직 동보리 1호, Dicktoo-T품종만 삼투조정능력이 유지 또는 향상되었다.

**팽압(LTP):** 한발처리 기간이 길어짐에 따라 6개 품종 모두 LTP가 현저하게 하강하였으며(Fig. 5) 하강정도는 품종에 따라 현저한 차이가 있었다. 한발 처리 7일 후에는 동보리 1호와 Dicktoo-T 두 품종은 여전히 비교적 높은 LTP를 유지하였으며, 그 외 4개 품종의 LTP는 모두 0 MPa 또는 0 MPa이하로 하강하였다.

그러나 14일 이후에는 모두 0 MPa이하로 하강하였다.

**광합성**

한발처리기간 중 대조구와 한발처리구의 포화광 순광합성속도, 기공전도도, 엽육전도도, 엽록소형광(Fv/Fm)의 변화를 나타낸 것이 각각 Fig. 7-10이다.

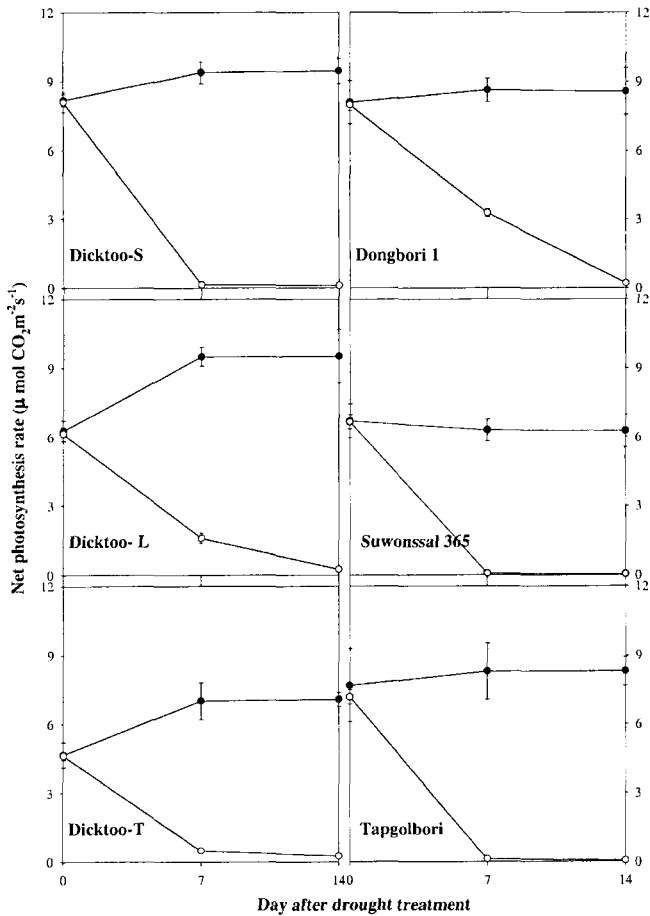


Fig. 7. Changes in net photosynthesis rate of six barley varieties with (●-) and without drought (-○-) treatment.

**순광합성:** Fig. 7은 한발처리에 따른 포화광 순광합성의 변화를 나타낸 것이다. 한발처리 7일 후 대조구에 대한 한발처리구의 순광합성 비율은 동보리 1호(38%) > Dicktoo-L(17%) > Dicktoo-T(7%) > Dicktoo-S(1.5%) > 탑골보리(1.3%) > 수원쌀보리 365호(1.1%)의 순으로 동보리1호 광합성 억제도가 가장 낮았고 수원쌀보리 365호, 탑골보리가 광합성 억제도가 가장 컸다. 한발처리 14일 이후에는 모든 품종의 순광합성이 0에 근접하였다.

**기공전도도:** Fig. 8은 한발처리에 따른 기공전도도의 변화를 나타낸 것이다. 대조구의 기공전도도는 수원쌀보리 365호가 가장 컸으며 Dicktoo계통들은 매우 낮은 기공전도도를 나타내었다. 한발처리에 따라 기공전도도가 급격히 저하하였는데 그 저하속도는 품종간에 현저한 차이가 있었다. 한발처리 7일 후 대조구에 대한 처리구의 기공전도도 비율은 동보리 1호(45%) > Dicktoo-L(23%) > Dicktoo-T(15%) > Dicktoo-S(3%) > 탑골보리(2%) > 수원쌀보리 365호(2%) 순으로 동보리 1호는 기공전도도 저하가 가장 작았고 수원쌀보리 365호, 탑골보리는 기공전도도 억제도가 가장 컸다. 한발처리 14일 후 처리구의 기공전도

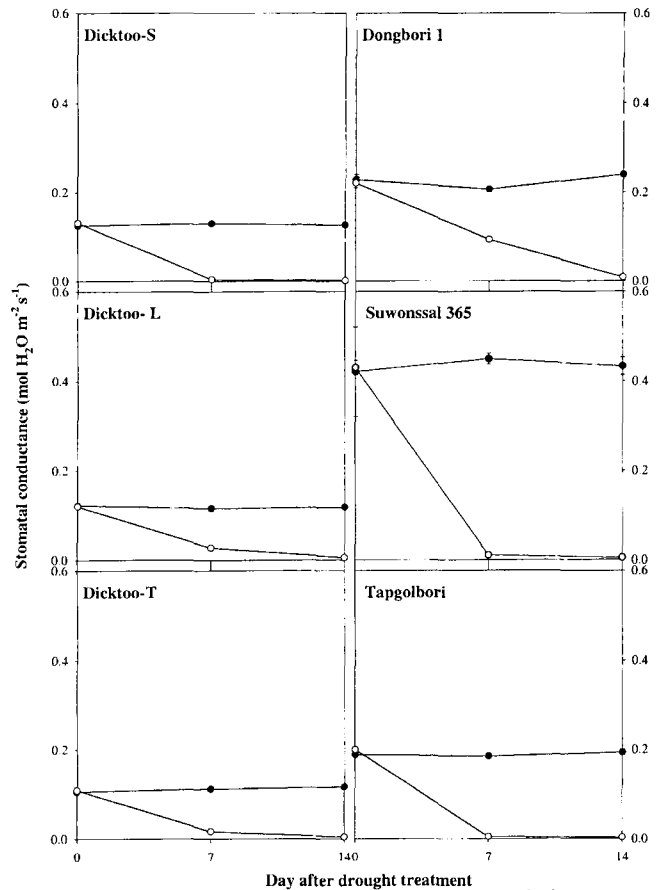


Fig. 8. Changes in stomatal conductance of six barley varieties with (●-) and without drought (-○-) treatment.

도는 모든 품종에서 대조구 기공전도도의 4%이하로 작아졌다.

**엽육전도도:** Fig. 9는 한발에 따른 CO<sub>2</sub>의 엽육전도도의 변화를 나타낸 것이다. 한발처리 7일 후 엽육전도도의 변화는 광합성속도 및 기공전도도와 유사하게 저하였다. 엽육전도도의 대조구에 대한 한발처리구의 비율은 동보리 1호(31%) > Dicktoo-L(17%) > Dicktoo-T(7%) > Dicktoo-S(1%) = 수원쌀보리 365호(1%) = 탑골보리(1%) 순이었고, 한발처리 후 14일의 이 비율은 모든 품종에서 거의 0에 근접하였다.

**엽록소형광(Fv/Fm):** Fv/Fm은 PS II의 광화학반응 효율(최대 광양자수율)을 의미한다. Fig. 10에서 보면 한발처리 기간 중에도 관개를 하여 적습상태를 유지한 대조구의 경우 처리기간 중 모든 품종이 0.82내외의 Fv/Fm을 유지하여 품종간 최대광양자수율의 차이는 없었다. 그러나 한발처리의 경우 처리일수가 길어짐에 따라 점진적으로 Fv/Fm이 저하하였으며 저하정도는 품종간에 현저한 차이가 있었다. 동보리 1호와 Dicktoo-T는 저하가 완만하여 한발처리 7일 후에 대조구의 89-90%, 처리 14일 후에는 83-84% 정도를 유지하였으며 수원쌀보리 365호와 탑골보리는 급격히 저하하여 처리 7일 후 77-79% 정도로, 14일 후에는 63-65% 정도로 낮아졌다.

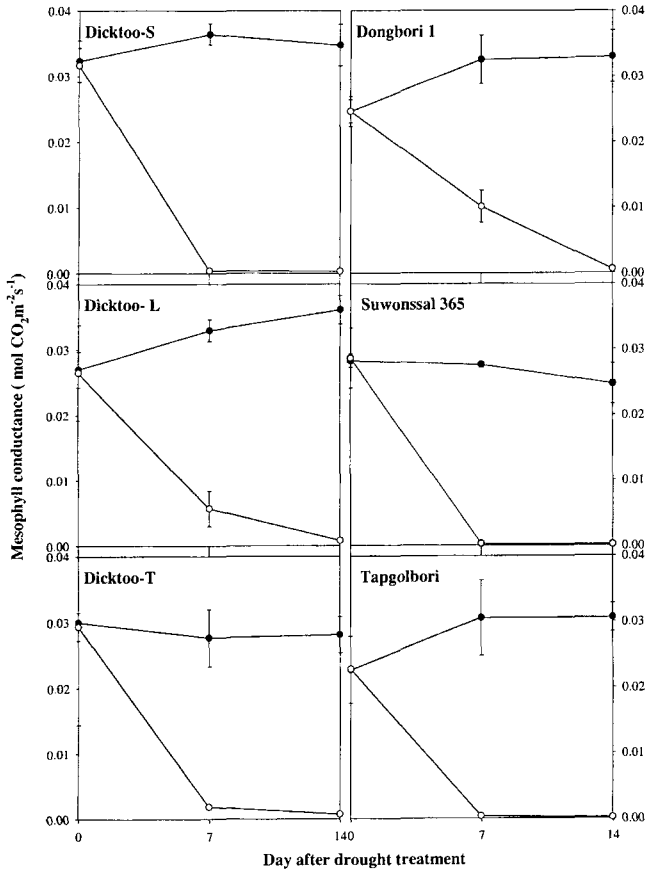


Fig. 9. Changes in mesophyll conductance of six barley varieties with (●-) and without drought (○-) treatment.

잎의 수분상태와 광합성과의 관계

일출직전의 LWP와 RWC에 따른 포화광 순광합성, 기공전도도, 엽육전도도 및 엽록소형광의 변화를 나타낸 것이 Fig. 11과 Fig. 12이다.

한발 처리를 시작할 당시의 LWP는 -0.5 MPa, RWC는 96% 정도로 품종간에 차이가 없었으나 순광합성은 Dicktoo-T가 4.6  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 으로 제일 낮았고 다른 5개 품종은 6-8  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  범위로 품종간 차이는 크지 않았다. 그러나 잎의 수분이 손실됨에 따라 순광합성속도는 급격히 하강하였는데(Fig. 11), 하강정도는 품종에 따라 현저한 차이가 있었다. LWP가 -1.4 MPa로 하강하면 Dicktoo-S, 수원쌀보리 365호와 탐골보리의 순광합성은 0에 근접했고, 동보리 1호, Dicktoo-L과 Dicktoo-T는 각각 한발처리시 순광합성의 38%, 17%, 7%로 낮아졌고 순광합성이 0에 근접할 때의 LWP는 약 -2.0 MPa이었다.

한발처리 직전의 수분이 충분한 조건에서의 기공전도도는 수원쌀보리 365호가 가장 크고 다음이 동보리 1호와 탐골보리이었으며 Dicktoo 계통들이 가장 작았다. 한발이 진행되어 LWP와 RWC가 낮아짐에 따라 기공전도도는 급격히 감소하였으나 그 정도는 품종간에 차이가 있었다. LWP가 -1.4 MPa까지 하강하여도 동보리 1호는 어느 정도 기공전도도가 유지되

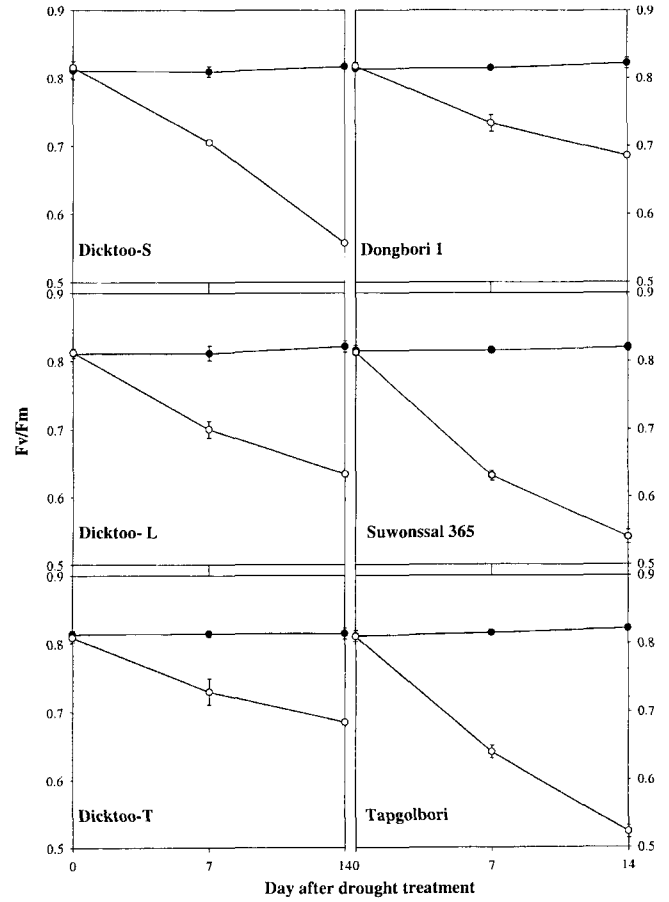
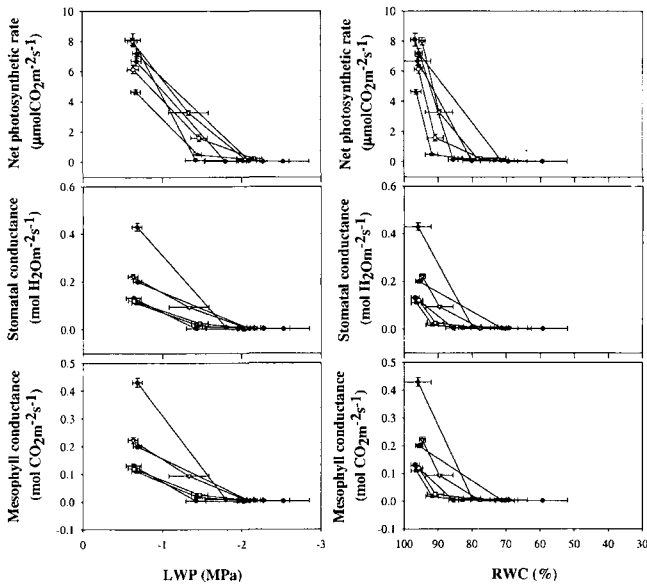


Fig. 10. Changes in a chlorophyll fluorescence parameter, Fv/Fm of six barley varieties with (●-) and without drought (○-) treatment.

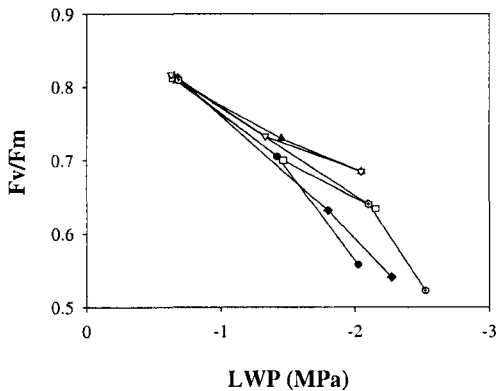
었으나 다른 5개 품종은 기공이 거의 다 닫혀 기공전도도는 0에 근접하였다. 동보리1호가 다른 품종보다 기공이 가장 늦게 닫혔으며 닫힐 때의 LWP는 -2.05 Mpa 정도였다.

LWP와 RWC가 높은 조건에서 수원쌀보리 365호는 가장 큰 엽육전도도를 갖고 있고 다음이 동보리 1호와 탐골보리이었으며 Dicktoo 계통들이 가장 작았다. 한발이 진행되어 LWP와 RWC가 낮아짐에 따라 엽육전도도는 큰 폭으로 감소하였으나 그 정도는 품종간에 차이가 있었다. LWP가 -1.4 MPa까지 하강하여도 동보리 1호는 어느정도 엽육전도도가 유지되었으나 다른 5개 품종의 엽육전도도가 거의 0에 근접하였다. 동보리 1호의 엽육전도도가 0까지 하강할 때의 LWP는 -2.0 MPa이었다.

LWP에 따른 잎의 엽록소형광(Fv/Fm)의 변화를 나타낸 것이 Fig. 12이다. 한발 처리직전의 잎의 수분이 충분한 조건에서 Fv/Fm은 약 0.82로 품종간에 차이가 없었으나 한발처리로 LWP와 RWC가 낮아짐에 따라 Fv/Fm은 직선으로 하강하였는데 기온기 즉 LWP와 RWC감소에 따른 Fv/Fm감소정도는 다르게 나타났다. LWP가 약 -1.4 MPa까지 낮아지면 Dicktoo-L, Dicktoo-T, 동보리1호, Dicktoo-S의 Fv/Fm 감소율은 10-13%



**Fig. 11.** Changes in leaf net photosynthesis rate, stomatal conductance and mesophyll conductance in response to leaf water potential (LWP) and leaf relative water content (RWC) at predawn in six barley varieties exposed to water stress. Dicktoo-S (●-), Dicktoo-L (□-), Dicktoo-T (▲-), Dongbori-1 (▽-), Suwonssalbori-365 (◆-), Tapgolbori (⊙-).



**Fig. 12.** Changes in chlorophyll fluorescence (Fv/Fm) in response to leaf water potential(LWP) at predawn of six barley varieties exposed to water stress. Dicktoo-S (●-), Dicktoo-L (□-), Dicktoo-T (▲-), Dongbori-1 (▽-), Suwonssalbori-365 (◆-), Tapgolbori (⊙-).

로 탑골보리와 수원쌀보리 365호의 22%보다 적었으며 LWP가 더 하강되면 그 차이는 더 커져서 LWP가 -2.0 MPa일 때 Fv/Fm감소율은 Dicktoo-T(16%) < 동보리 1호(17%) < Dicktoo-L(23%) < Dicktoo-S(32%) < 수원쌀보리 365호(34%) < 탑골보리(36%)순이었다.

**고 찰**

본 연구는 보리 영양생장기 한발 스트레스에 따른 저항성정

도가 다른 보리 품종들의 생리적 반응의 차이를 비교하고자 Dicktoo-S, Dicktoo-T, Dicktoo-L, Dongbori-1, Tapgolbori, Suwonssal-365 등 6개 품종을 공시하여 겨울철 유리온실에서 인위적 한발처리 실험을 하였다.

대조구는 주기적으로 관개를 하여 토양수분함량이 -0.05 MPa로 유지되었으며 한발처리구는 관개종료 후 지속적으로 토양수분이 감소하여 다시 관개를 하기 직전인 20일 후에는 -0.3 MPa까지 토양수분 포텐셜이 낮아졌다(Fig. 1). 한발처리종료 후 다시 관개를 하고 8일째에 보리 품종들의 생장을 조사한 결과(Table 1), Dicktoo 계통들과 동보리1호는 처리구의 건물증과 엽면적이 대조구에 비하여 각각 69-86%과 60-76%를 나타내어 각각 37%-55%, 46-49%를 나타낸 탑골보리와 수원쌀보리 365호에 비하여 생육의 억제가 적어 한발저항성이 강하였다. 특히 Dicktoo-T는 생육 억제율로 보면 한발저항성이 가장 강하였으나 대조구에서도 광합성속도가 다른 품종보다 현저히 낮아(Fig. 7) 생육이 가장 저조하고 엽면적은 다른 Dicktoo 계통과 동보리 1호의 50% 수준이었다. 동보리 1호의 경우는 생육억제 정도로 보면 Dicktoo-L과 Dicktoo-S와 비슷한 정도의 저항성을 나타내었으나 대조구와 한발처리구 모두에서 생육이 가장 양호하였다.

광합성에 대한 한발의 영향은 품종간에 큰 차이가 있었다. 포화광 광합성억제 정도는 Dicktoo-S, 탑골보리와 수원쌀보리 365호가 제일 크고, 그 다음은 Dicktoo-T, Dicktoo-L이었고, 동보리1호가 제일 작았다(Fig. 7). 한발에 따른 광합성 저하 원인은 기공폐쇄에 따른 CO<sub>2</sub> 확산 저하와 비기공적 요인 즉 광화학반응계와 Rubisco의 활성 등의 저하에 따른 CO<sub>2</sub> 고정 능력 저하에 기인하는 것으로 볼 수 있는데, 본 연구에서 기공전도도와 엽육전도도(Fig. 8, Fig. 9) 및 엽록소형광(Fig. 10) 측정 결과로부터 보면 기공폐쇄요인과 비기공적 요인 모두가 광합성저하 원인으로 판단되었다. 그러나 비기공적 요인은 엽육전도도의 저하로 판단할 수 있는데 PS II의 광화학반응효율(Fv/Fm)의 저하(Fig. 10)만으로는 엽육전도도 저하 전체를 설명할 수 없으므로 광화학계의 활성저하 이외에 Rubisco의 활성저하(Wu *et al.*, 1999)등 다른 요인도 관련하는 것으로 볼 수 있다.

한발조건에서 세포의 팽압이 유지되면 광합성과 엽생장이 지속될 수 있다. 본 실험에서 동보리1호는 팽압을 제일 높게 유지하였고(Fig. 5) 기공이 열린 기간도 길어서(Fig. 8) 광합성 억제정도가 제일 작았고(Fig. 7) 이에 따라 생육억제도 가장 작았다(Table 1). 탑골보리는 팽압이 제일 빨리 0 MPa에 근접하였고 기공이 열린 기간도 짧아서 광합성 억제정도가 제일 컸고 이에 따라 생육억제도 가장 컸다. 기공이 닫히는 것은 식물 수분손실을 줄면서 수분 스트레스를 일시적으로 회피하는 기작이지만(Ludlow *et al.*, 1980) CO<sub>2</sub>가 엽육 세포 내로 확산되어 들어가는 것을 억제하기 때문에 광합성이 억제된다. 본 실험에서 기공이 제일 빨리 닫힌 Dicktoo-S, 수원쌀보리



365호와 탑골보리의 건물중과 엽면적은 제일 크게 감소 되었으며 기공이 늦게 닫힌 Dicktoo-T, Dicktoo-L과 동보리1호는 CO<sub>2</sub>동화 기간이 길어서 건물중과 엽면적의 감소정도가 작았다(Table 1). Dicktoo-S, 수원쌀보리 365호와 탑골보리는 기공이 제일 빨리 닫혔지만 잎 수분손실이 다른 3품종보다 현저히 컸다(Fig. 2, Fig. 3). 이는 표피 각질층의 증산량이 많기 때문일 수도 있고, 잎의 삼투포텐셜이 효율적으로 하강하지 못해서 수분유지능력이 약하기 때문일 수도 있다. 본 실험에서 수분유지능력이 강하였던 Dicktoo-T, Dicktoo-L과 동보리 1호는 OP가 낮게 떨어졌는데(Fig. 4) 이는 단순히 RWC감소에 의한 세포액농도 증가에 의한 것이 아니고 삼투조정물질의 집적에 의한 삼투조정능력이 크기 때문이었다(Fig. 6). 식물이 수분 스트레스를 받으면 삼투조정물질인 자유 아미노산, 당 등의 세포내 농도가 높아져서 세포의 수분 유지 능력이 높아질 수 있을 뿐만 아니라 세포막과 대분자 물질의 주위에 수분층이 형성되어 세포막과 대분자 물질을 보호하는 역할을 한다(Crowe, 1988). 세포 수준에서 한발저항능력을 갖고 있는 식물은 한발 조건이 매우 심하더라도 항상 어느 정도의 기공 개도를 유지할 수 있어서 한발 조건에서도 CO<sub>2</sub>의 흡수가 가능하다고 한다(Brestic *et al.*, 1995).

이상의 결과에서 보면 동보리 1호 등 한발 저항성이 강한 품종은 수분 스트레스시 삼투조정능력이 강하여 세포의 수분 유지 능력이 강하고 이에 때문에 기공폐쇄정도가 작을 뿐만 아니라 PS II 광화학계와 Rubisco의 활성 저하가 적어서 광합성의 저하가 적은 특성을 가진 것으로 판단된다.

## 적 요

이 논문은 한발저항성이 다른 6개 보리 품종의 한발에 따른 생장, 잎의 수분포텐셜(leaf water potential, LWP), 상대함수량(leaf relative water content, RWC), 삼투압(leaf osmotic potential, OP), 삼투조정(osmotic adjustment, OA), 팽압(leaf turgor pressure, LTP), 순광합성, 기공전도도, 엽육전도도, 엽록소형광 등의 변화를 조사하여 비교한 결과를 요약하면 다음과 같다.

1. 한발 처리시 토양수분포텐셜은 -0.05 MPa이었고, 종료시에는 -0.29 MPa로 저하하였다. Dicktoo-S, 동보리 1호, Dicktoo-L, Dicktoo-T, 수원쌀보리 365호, 탑골보리 품종의 한발처리구 건물중은 각각 대조구(처리기간중 -0.05 MPa 유지)에 비하여 68%, 69%, 70%, 86%, 55%, 37%를 나타내어 Dicktoo 계통과 동보리1호의 한발저항성이 강하였고, 수원쌀보리 365호와 탑골보리는 한발저항성이 약하였다.

2. 한발저항성이 강한 품종은 삼투조정능력이 커서 한발처리에 따른 RWC와 LWP의 저하가 작았고 팽압유지능력이 컸다.

3. 한발처리에 따라 순광합성이 저하하였고 그 저하정도는 한발저항성이 큰 품종이 작았는데, 이는 한발저항성이 큰 품종이 기공전도도, 엽육전도도 및 PS II 최대양자수율(Fv/Fm)의

저하가 적었기 때문이었다.

4. 결론적으로 저항성이 큰 품종은 삼투조정에 의한 수분유지능력이 크고 이에 따라 광합성저하가 적어 상대적으로 생장의 감소가 적은 것으로 판단되었다.

## 사 사

이 연구는 농촌진흥청 산학연공동연구사업비 지원에 의하여 이루어진 것임.

## 인용문헌

- Agueda, G., M. Isaura, and A. Luis. 1999. Barley yield in water stress conditions. The influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance. *Field Crops Research*. 62 : 23-34.
- Boyer, J. S. 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiol.* 26 : 233-235.
- Brestic, M., G. Cornic, M. J. Fryer, and N. R. Baker. 1995. Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in French bean leaves from photoinhibition during drought stress. *Planta*. 196 : 450-457.
- Choi, W. Y., Y. W. Kwon, and J. H. Park. 1997. Grain yield and physiological responses of water stress at reproductive stage in barley. *Korean J. Crop. Sci.* 42(3) : 263-269.
- Costa, F. M. G., A. T. Pham Thi, C. Pimentel, R. O. Pereyra Rossiello, Y. Zuily-Fodil, and D. Laffray. 2000. Differences in growth and water relations among *Phaseolus vulgaris* cultivars in response to induced drought stress. *Environ. Exp. Bot.* 43 : 227-237.
- Crowe, J. H., L. M. Crowe, J. F. Carpenter, *et al.* 1988. Interaction of sugars with membranes[J]. *Biochimica et Biophysica Acta Membranes Reviews*. 947 : 367-384.
- Farquhar, G. D. and R. A. Richards. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes. *Aust. J. Plant Physiol.* 11 : 539-552.
- Goudriaan, J. and H. H. van Laar. 1994. Modelling potential crop growth processes textbook with exercises. Klumwer Academic Publishers. 152-160.
- Hsiao, T. C. 1973. Plant response to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*. 24 : 519-570.
- Hsiao, T. C., J. C. O'Toole, E. B. Yambao, and N. C. Turner. 1984. Influence of osmotic adjustment n leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiol.* 75 : 338-341.
- Keim, D. L. and W. E. Kronstad. 1981. Drought response of winter wheat cultivars grown under field stress conditions. *Crop Sci.* 21 : 11-15.
- Kramer, P. J. 1983. Water relations of plants. Academic Press. 404-492.
- Li, D. Q., Y. Q. Zhang, Q. Zou, and B. S. Cheng. 1992. Effect of soil water stress on water status, photosynthesis and yield of wheat with drought resistance. *Journal of Shandong Agricultural University*. 23(2) : 125-130.
- Ludlow, M. M. 1980. Adaptive significance of stomatal responses to water stress. In: Turner, N.C., P. J. Kramer(EDs). *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Wiley, New York. 123-138.

- Park, M. E. 1995. The effect of soil moisture stress on the growth of barley and grain quality. *Korean J. Soc. Soil. Sci. Fert.* 28(2) : 165-175.
- Slatyer, R. O. 1973. *Plant response to climatic factors.* Unesco Paris. 184.
- Wilson, J. R., M. J. Fisher, E. D. Schulze, G. R. Dolby, and M. M. Ludlow. 1979. Comparison between pressure-volume and dew point-hygrometry techniques for determining the water relations characteristics of grass and legume leaves. *Oecologia.* 41 : 77-88.
- Wu, Y. Y., D. Q. Li, S. J. Zhao, and Q. Zou. 1999. Osmotic adjustment and photosynthesis of wheat leaves under soil water stress. *Acta. Agro. SINICA.* 25(6) : 752-758.