

단기 혐기조건에 대한 보리 유묘의 생육과 혐기대사 과정의 반응 특성

최혜란* · 임정현* · 김정곤** · 최경구* · 윤성중*†

*전북대학교 생물자원과학부, **작물과학원 호남농업연구소

Growth and Anaerobic Glycolysis in Barley Seeding in Response to Acute Hypoxia

Heh Ran Choi*, Jeong Hyun Lim*, Jung Gon Kim**, Kyeong-Gu Choi*, and Song Joong Yun*,†

*Division of Biological Resources Sciences and Institute of Agricultural Science and Technology, Jeonju 561-756, Korea

**National Honam Agricultural Research Institute, NICS, Iksan 570-080, Korea

ABSTRACT : Barley growing in paddy fields often suffers from wet-injury due to oxygen deficiency in rhizosphere caused by excessive water in the soil. This study was conducted to investigate responsiveness of growth, development and anaerobic glycolysis enzymes to acute hypoxia in barley seedlings. Barley seedlings at the third leaf stage were subjected to hypoxia (1 ppm dissolved oxygen) by sparging the culture solution with nitrogen gas for up to seven days. Length and fresh weights of the shoot and root were affected little by hypoxia for up to 5 days. But root dry weight was slightly decreased by hypoxia for 7 days. In the root, alcohol dehydrogenase and lactate dehydrogenase activities increased drastically under hypoxia, reaching at their maximum levels in 3 to 5 days of hypoxia and decreasing slightly thereafter. However, the activities of both enzymes changed little in the shoot. Increases of their activities in the root were contributed by all the isozymes found in barley. These results suggest that barley seedlings first adapt to hypoxia by rapidly activating fermentative glycolysis to stabilize cellular pH and to increase energy production for the following morphological adaptative changes.

Keywords: aerenchyma, barley, anaerobic glycolysis, wet-injury

우리나라에서 보리 재배시 발생하는 습해(濕害)는 보리의 수량과 생산물의 품질을 저하시키는 주요 요인이다. 최근 기상 이변의 발생빈도가 점차 높아지고 보리의 답리작 재배비율이 증가하면서 습해 피해가 증가하고 있다. 우리나라에서는 1970년대와 1980년대 전반기의 활발한 연구를 통하여 내습성과 뿌리의 형태적 특성과의 관련성을 구명하였다. 내습성이 강한 품종은 뿌리가 굵고, 부정근수가 많으며, 근중이 무겁고 주경 하

위절의 부정근수가 많고 근장이 길며 근의 산화력이 높은 특성이 있다(Suh, 1971, 1977, 1978, Suh & Park, 1979) 한편, 뿌리의 형태는 식물의 성장과 발달에 영향을 미치는 생리 생화학 반응에 의해 결정된다. 따라서 혐기조건에 대한 뿌리의 형태 및 에너지 대사과정의 반응성에 대한 이해를 통하여 내습성 증진에 필요한 기초정보를 얻을 수 있다 그러나 답리작 재배와 보리 생육기간 중 많은 강수량 등의 습해 유발조건에 대한 보리 뿌리의 형태 및 에너지 대사과정의 반응특성에 대한 연구는 극히 미진한 실정이다.

내습성이 높은 습지 적응성 식물의 특징 중의 하나는 뿌리에 잘 발달된 통기조직이 존재하는 것이다 토양 과습에 의해 토양으로부터 산소공급이 제한 될 경우에는 통기조직을 통해 지상부로부터 뿌리로 산소를 공급하여 혐기조건에서도 뿌리의 발달과 기능이 유지된다. 벼, 피, 옥수수 등은 관수시 뿌리에 통기조직의 발달이 촉진되어 내습성이 증진된다(Jackson, 1982). 따라서 통기조직의 발달 정도와 능력은 내습성기작의 중요한 요인 중의 하나이다.

뿌리가 정상적인 생육과 기능을 유지하기 위해서는 산소와 함께 탄소에너지원이 필수적이다. 지상부로부터의 탄소에너지원의 공급과 공급된 에너지원의 효율적인 이용 능력은 내습성과 밀접한 관계가 있다(Sing *et al.*, 2001) 그러므로 혐기상태에 대한 내성에는 해당과정의 진행에 충분한 sucrose의 공급(Xia & Saglio, 1992), 해당과정과 알코올 발효과정의 효율증진(Hole *et al.*, 1992) 및 세포내 적정 pH 조절(Roberts *et al.*, 1985)등이 매우 중요하다. Alcohol dehydrogenase(ADH)와 lactate dehydrogenase(LDH)는 이러한 과정의 진행에 중요한 역할을 담당한다(Hanson *et al.*, 1984, Hoffman *et al.*, 1986).

우리나라에서 발생하는 동계 또는 춘계습해의 주된 원인은 토양과습에 의한 근권의 산소부족이다 따라서 본 연구에서는 근권의 산소부족 조건에서의 보리 유묘의 생육반응과 혐기적

†Corresponding author (Phone) +82-63-270-2508 (E-mail). sjyun@chonbuk.ac.kr

<Received October 27, 2004>

해당과정에 관여하는 효소의 양적 및 질적 반응 특성을 조사 분석하여 습해유발초기 내습성 반응의 작용특성을 해명하고자 하였다.

재료 및 방법

식물재료

공시품종으로는 내한살보리를 사용하였다. 종자는 sodium hypochlorite(Duksan, Korea) 1% 용액에 20분 진탕 배양하여 소독한 다음 2차 증류수로 5번 세척하고, 상온에서 12시간 침종하였다 침종한 종자는 페트리디쉬에 치상하여 20 °C 배양 상에서 16시간 배양하여 발아시켰다 발아된 종자는 양액재배 용 포트에 옮겨 심고 3엽기까지 생육시켜 실험에 사용하였다. 양액은 전작물용 木村氏 양액을 사용하였다(Park *et al.*, 2003) 혐기처리는 배양액에 질소가스(N₂)를 약 0.25 Kg f/cm² L/min으로 통과시켜 배양액의 산소농도를 1 ppm(1 ppm dissolved oxygen(DO)) 내외로 조절하였고, 대조처리는 공기를 통과시켜 산소농도를 8-10 ppm(8-10 ppm DO)으로 조절하였다(Park *et al.*, 2003).

뿌리조직의 관찰

근단으로부터 1 cm 부위까지를 1 mm 두께로 횡단하여 뿌리조직 관찰 재료로 사용하였다. 절편은 곧 바로 4 °C에서 1 시간동안 2% paraformaldehyde, 2% poly-vinylpyrrolidone 40 그리고 0.001 M dithiothreitol(DTT)이 포함된 고정액(pH 7.0)에 고정하였다. 고정된 재료는 4 °C의 초순수를 5회 교환하여 약 16시간 세척하였다. 절편은 해부현미경(Nikon SMZ1000, Japan)을 이용하여 관찰하였고 사진은 digital camera(Nikon CoolPix995, Japan)로 촬영하였다. 통기조직의 공간은 화상분석 software(Image-Pro Lite, Media Cybernetics, USA)를 이용하여 조사하였다.

효소 활성 및 동위효소 검정

효소 추출액의 준비 - 효소활성 검정용 시료는 액체질소 하에서 마쇄하여 사용하였다. Alcohol dehydrogenase(E C.1.1.1.1, ADH)와 lactate dehydrogenase(E C 1.1.1.27; LDH)의 단백질 추출액은 50 mM Tris/HCl(pH 8.0), 10 mM sodium borate, 5 mM DTT, 15% glycerol, 그리고 5 mg/mL bovine serum albumin(BSA)이 포함된 완충용액을 이용하여 추출하였다(Bouny and Saglio, 1996). 단, 단백질 정량을 위해서는 BSA를 제외하였다. 시료균질액을 4 °C에서 12000 g로 20분간 원심분리하여 얻은 상정액을 제염충진제(MICROCON YM-10, Amicon, USA)을 이용하여 제염하여 활성검정에 사용하였다. 효소추출액의 단백질 함량은 Bradford법(Bradford, 1976)을 이용하여 측정하였다.

효소활성 검정 - ADH와 LDH 활성은 100 mM Tricine(pH

7.6)를 이용하여 25 °C에서 분석하였다. β-Nicotinamide adenine dinucleotide(NAD)의 환원과 산화는 340 nm(UV-VIS spectrometer, Shimazu, Japan)에서 측정하였다(Bouny and Saglio, 1996) ADH의 반응용액의 조성은 0.4 mM NAD와 100 mM ethanol이었으며 반응은 ethanol의 첨가에 의해 시작하였다(Bouny and Saglio, 1996). LDH의 반응용액의 조성은 100 mM pyrazole, 10 mM potassium cyanide(KCN), 0.2 mM reduced β-nicotinamide adenine dinucleotide(NADH), 및 12 mM pyruvate이었다. 이 방법은 pyrazole이 pyruvate decarboxylase(PDC)와 ADH의 반응을 억제하는 조건하에서 pyruvate가 lactate로 변화되는 양을 측정하는 것으로 pyruvate의 첨가에 의해 반응을 시작하였다(Bouny & Saglio, 1996)

동위효소 분석 - ADH 동위효소는 10% glycerol을 첨가한 비변성 polyacrylamide gel(8% T, 3% C)을 이용하여 4 °C에서 150V로 11시간동안 분리하였다 활성염색은 50 mM Tris-HCl(pH 8.0), 0.02%(w/v) NAD, 0.4%(v/v) ethanol, 0.02%(w/v) nitro blue tetrazolium chloride(NBT), 0.004%(w/v) phenazine methosulfate(PMS)이 포함된 용액을 이용하여 30 °C에서 1시간동안 실시하였다(Ricard *et al.*, 1998).

LDH 동위효소도 10% glycerol을 첨가한 비변성 polyacrylamide gel(8% T, 3% C)을 이용하여 4 °C에서 150 V로 11시간동안 분리하였다 활성염색은 50 mM Tris-HCl(pH 8.0), 0.02%(w/v)NAD, 0.2%(w/v) lactate, lithium salt, 0.02%(w/v) NBT, 0.004%(w/v) PMS이 포함된 용액을 이용하여 30 °C에서 1시간동안 실시하였다(Ricard *et al.*, 1998).

결과 및 고찰

생육 및 형태적 특성의 반응

용존산소 1 ppm의 혐기처리가 3엽기 유묘의 생육에 미치는 영향을 조사하였다. 혐기처리는 근장과 초장, 지상부와 근 생체중에 유의한 영향을 미치지 않았다(Table 1) 근건물중은 혐기처리 7일 후 대조구에 비하여 7% 감소하였으며, 지상부 건물중은 혐기처리 7일 후 대조구에 비하여 6% 감소하였다 따라서 용존산소 1 ppm 정도의 혐기조건에 대한 유묘의 초기 생장감소는 미미하였다.

호기상태(8-10 ppm DO)에서 재배한 3엽기 유묘에 대해 7일간 혐기처리(1 ppm DO)를 실시하여 뿌리의 통기조직의 크기를 조사한 결과 관근의 통기조직의 크기는 대조구에 비해 3% 증가하고 종자근의 통기조직은 2% 증가하였으나 유의한 차이는 인정되지 않았다. 즉, 제 3엽기 유묘의 뿌리의 통기조직은 7일간의 혐기처리에 의해 별다른 영향을 받지 않았다(Fig. 1A, B).

통기조직은 혐기조건에서 산소를 공급하기 위한 식물의 적응기작 중 하나로 통기조직의 발달 정도는 내습성 정도와 정반대의 상관이 있다. 벼, 피, 옥수수 등의 뿌리에서는 세포의 노화

Table 1. The growth response of barley to hypoxia (1 ppm DO).

Trait	Treatment?	Days after treatment				
		0	1	3	5	7
Root length(cm)	C	9.82(0.76)	10.94(0.68)	11.68(0.61)	13.03(0.68)	14.35(1.06)
	N		10.70(0.60)	11.57(0.21)	13.12(0.41)	13.76(1.16)
Shoot length(cm)	C	20.08(1.29)	22.00(1.03)	25.54(1.01)	26.75(0.90)	30.21(1.20)
	N		21.42(0.35)	25.93(0.50)	26.98(0.70)	30.39(1.08)
Root fresh weight(g)	C	0.85(0.15)	0.96(0.19)	0.93(0.04)	1.21(0.04)	1.61(0.12)
	N		0.92(0.11)	0.99(0.02)	1.29(0.09)	1.54(0.08)
Shoot fresh weight(g)	C	2.45(0.34)	2.82(0.28)	3.24(0.13)	4.24(0.13)	5.89(0.37)
	N		2.73(0.20)	3.31(0.08)	4.47(0.30)	5.68(0.28)
Root dry weight(g)	C	0.053(0.003)	0.063(0.012)	0.067(0.002)	0.080(0.004)	0.100(0.004)*
	N		0.061(0.007)	0.064(0.001)	0.079(0.009)	0.093(0.002)
Shoot dry weight(g)	C	0.26(0.02)	0.287(0.028)	0.306(0.011)	0.403(0.017)	0.550(0.033)
	N		0.274(0.020)	0.300(0.010)	0.400(0.045)	0.518(0.027)

Values are means (standard error) of 4 replications.

[†]The culture solution for 3-week-old seedlings were purged with air (C) or nitrogen gas (N) for 1, 3, 5 and 7 days, respectively.

*, ** the paired means of C and N treatments are significantly different at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively.

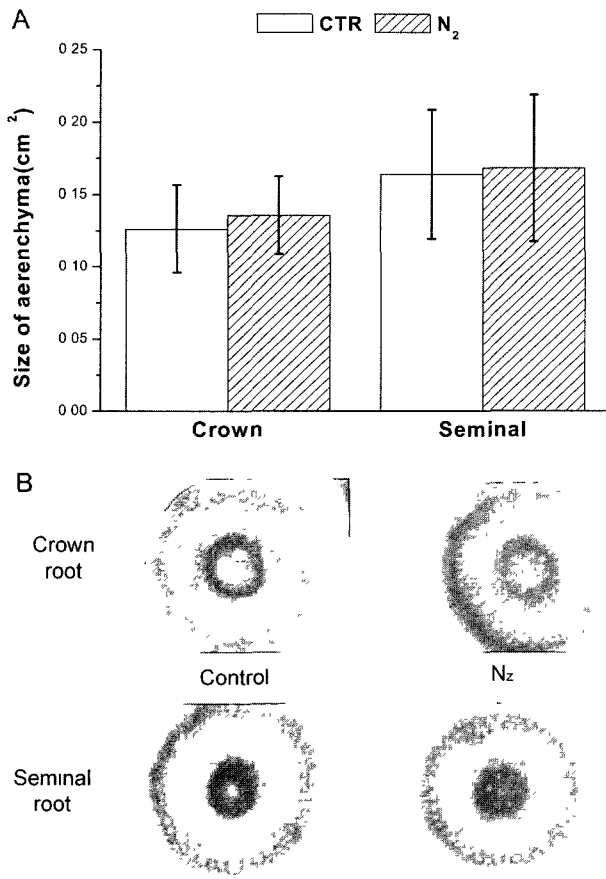


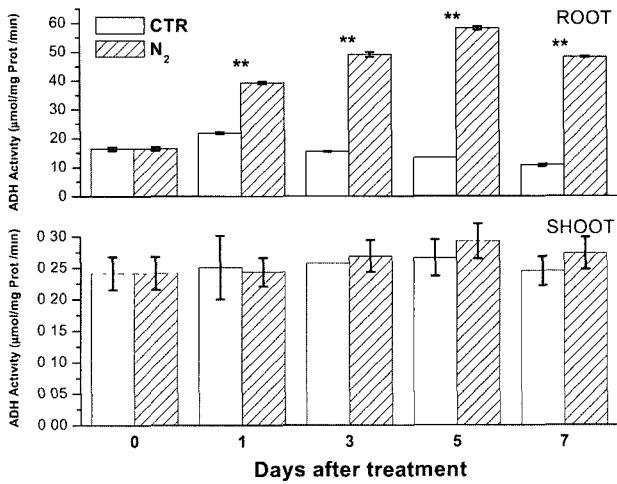
Fig. 1. Effect of hypoxia on aerenchyma development. The culture solution for the seedlings at the three leaf stage were purged with air (control) or nitrogen gas (N₂) for 7 days.

와 분해 등에 의해 내피층 외측과 근단 후부의 피층에 통기조직이 발달하는데, 관수와 같은 혐기조건에서 형성이 촉진된다 (Jackson & Armstrong, 1999). 그러나 보리와 같이 건조지역에 적응한 식물은 뿌리의 통기조직 발달이 미약한 것으로 알려져 있다 따라서 보리의 내습성 정도는 습지적용 식물종에 비하여 현저히 낮고 습해저항성 기작의 일부도 다를 것으로 추정된다.

혐기적 해당 대사의 반응

호기상태에서 재배한 3엽기 유묘에 1, 3, 5, 7일간 혐기처리를 실시하여 혐기적 해당대사반응관련 효소의 활성 및 동위효소 발현의 혐기조건에 대한 반응 특성을 조사하였다. 보리 유묘의 총 ADH활성은 뿌리가 지상부보다 약 50배 이상 높았다. ADH활성의 혐기처리에 대한 반응은 조직에 따라 뚜렷한 차이를 보였다(Fig. 2A, B). 혐기처리에 의해 총ADH활성이 뿌리에서는 현저히 증가하였으나 지상부에서는 변화하지 않았다. 뿌리의 단백질당 총ADH활성은 각각의 대조구에 대해서 처리 1, 3, 5, 7일에 각각 79%, 218%, 336%, 346% 증가하였다(Fig. 2A).

정상조건인 보리 뿌리에서는 모두 6종의 ADH 동위효소가 검출되었는데 그 중 3종의 동위효소는 발현이 높고 나머지 3종은 발현이 낮았다(Fig. 2B). 발현정도가 높은 동위효소는 각 ADH polypeptide의 동질 2량체에 해당하는 동위효소인 것으로 추정되었다(Hanson *et al.*, 1984). 혐기처리에 대한 동위효소의 발현반응은 뿌리와 지상부에서 모두 총 ADH 활성 반응과 유사하였다. 즉, 혐기처리에 의해 동위효소의 발현정도가 처리 5일째까지 현저히 증가하였으며 이후에는 증가 정도가



(A)

ROOT					SHOOT				
0D	1D	3D	5D	7D	0D	1D	3D	5D	7D
C	C	N	C	N	C	C	N	C	N



(B)

Fig. 2. Responses of activities (A) and isozyme profiles (B) of ADH to hypoxia. The culture solution for the seedlings at the three leaf stage were purged with air (C) or nitrogen gas (N) for 1, 3, 5 and 7 days, respectively. Numbers for each isozyme indicate 1, ADH2/ADH2, 2, ADH2/ADH3; 3, ADH3/ADH3; 4, ADH1/ADH2, 5, ADH1/ADH3; and 6, ADH1/ADH1, respectively.

둔화하였다 혐기처리 3, 5, 7일째에는 정상조건에서는 검출되지 않는 발현정도가 낮은 새로운 동위효소 2종이 ADH3/ADH3와 ADH2/ADH3 동위효소 사이에서 검출되었다 혐기 조건에서의 동위효소의 발현은 ADH3 동질2량체 동위효소의 발현이 상대적으로 높은 경향을 유지하면서 모든 동위효소의 발현이 증가하였다(Fig. 2B)

지상부 조직에서는 모두 2종의 ADH 동위효소만 검출되었으며 총 ADH 활성과 마찬가지로 동위효소의 발현양상도 혐기처리에 의해 거의 변화하지 않았다(Fig 2B) 보리의 종자 이외의 조직에서의 이러한 동위효소의 조직특이적 발현에 대한 보리에서의 연구보고는 찾아볼 수 없다.

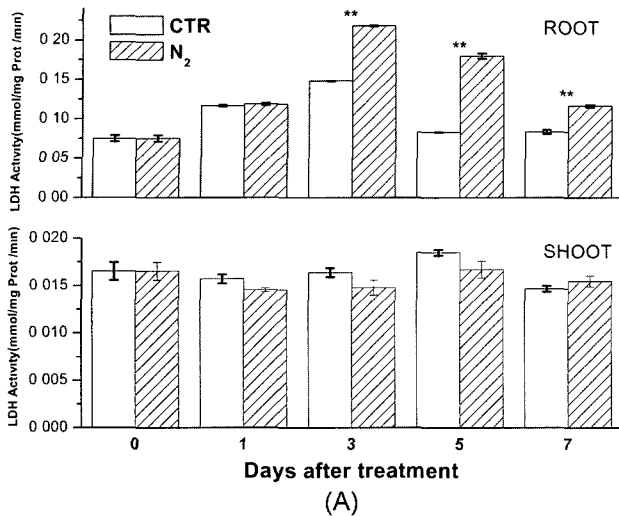
보리에는 3종의 ADH 유전자(*Adh1*, *Adh2*, *Adh3*)가 있으며 이들 유전자에 의해 발현되는 3종의 polypeptide(ADH1,

ADH2, ADH3)가 2량체를 형성하여 총 6종의 ADH 동위효소가 형성되며, 동위효소의 비변성 PAGE gel에서의 이동성은 ADH1<ADH3<ADH2 순인 것으로 알려져 있다(Hanson *et al.*, 1984). 보리 호분층의 경우 호기적 조건에서는 ADH1으로 구성된 동질 2량체만 존재하며, 혐기적 조건에서는 ADH1, ADH2, ADH3간에 형성이 가능한 6종의 동질 또는 이질 2량체로 형성된 동위효소가 출현한다(Hanson *et al.*, 1984). 각 단량체의 발현은 산소농도와 밀접한 관계가 있어 호기적 조건에서는 ADH1이 발현되고 산소농도가 낮아지면서 ADH2와 ADH3이 차례로 발현된다. 즉 ADH3은 산소농도가 가장 낮은 상태에서 발현된다 본 연구에서도 혐기처리 조건에서의 동위효소 발현 증가 정도는 Hanson 등(1984)의 결과와 유사하였다 그러나 동위효소형의 발현 정도는 호분층과 다소 차이를 보였다 호분층의 경우 발현이 높은 동위효소형은 ADH1/ADH1, ADH1/ADH2, ADH2/ADH3이었으나 뿌리에서는 ADH1/ADH1, ADH2/ADH2, ADH3/ADH3 등 모두 동질 2량체형의 동위효소 발현이 높았다 이러한 차이는 *Adh1*, *Adh2*, *Adh3*의 조직특이적 발현에 의한 결과로 추정되며 *Adh* 유전자의 조직특이적 발현 가능성은 동일 품종을 이용한 조직간 발현양상 비교 연구를 통하여 확인될 수 있을 것으로 생각된다. 혐기처리 3, 5, 7일째에 ADH3/ADH3와 ADH2/ADH3 동위효소 사이에서 검출된 발현이 낮은 동위효소 2종은 본 실험에서 사용한 검출방법으로는 판단하기 어려웠다 그러나 혐기조건에서의 번역과정의 조기 종결에 의한 결과로 출현했을 가능성을 배제할 수 없을 것으로 생각된다.

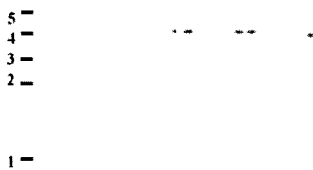
보리 유묘의 총LDH활성은 뿌리가 지상부보다 약 8-10배 높았다. LDH활성의 혐기처리에 대한 반응은 ADH와 유사하였으나 처리일수에 따른 증가 속도와 정도는 ADH보다 낮았다. 각 처리구의 뿌리의 단백질당 총LDH활성은 각 처리일의 대조구에 비하여 1, 3, 5, 7일 처리에서 각각 2%, 47%, 118%, 40% 증가하였다(Fig. 3A).

정상조건의 보리 뿌리에서는 모두 2-5종의 LDH 동위효소가 검출되었다. 동위효소 발현의 혐기처리에 대한 반응은 뿌리와 지상부에서 모두 총 LDH 활성 반응과 유사하였다 즉, 혐기처리에 의해 동위효소의 발현정도가 처리 3일과 5일째까지 현저히 증가하였으며 이후에는 증가 정도가 둔화하였다. 처리시기에 따라 다소 차이는 있으나 혐기조건에 의해 기존의 각 동위효소의 발현이 현저히 증가하고 새로운 동위효소는 발현되지 않았다(Fig. 3B). 동위효소별 발현정도는 혐기처리 기간이 길어질수록 이동성이 느린 동위효소 활성이 다른 동위효소에 비하여 상대적으로 더 높아지는 경향이 있었다 지상부에서는 2종의 LDH 동위효소가 검출되었는데 효소활성과 마찬가지로 동위효소의 발현양상도 혐기처리에 의해 거의 변화하지 않았다(Fig. 3B). 보리 LDH 동위효소의 조직 특이적 발현에 대한 보고는 찾아보기 어렵다.

Hoffman 등(1986)은 혐기처리에 대한 LDH활성과 동위효소



ROOT					SHOOT				
0D	1D	3D	5D	7D	0D	1D	3D	5D	7D
C	C	N	C	N	C	C	N	C	N



(B)

Fig. 3. Responses of activities (A) and isozyme profiles (B) of LDH to hypoxia. The culture solution for the seedlings at the three leaf stage were purged with air (C) or nitrogen gas (N) for 1, 3, 5 and 7 days, respectively. Numbers for each isozyme indicate 1, (LDH1)₄; 2, (LDH1)₃(LDH2)₁; 3, (LDH1)₂(LDH2)₂; 4, (LDH1)₁(LDH2)₃; 5, (LDH2)₄, respectively

발현 반응을 받아 2주후의 보리 뿌리에서 관찰하였다. LDH활성은 혐기처리 정도가 높을수록 증가하였으며 산소농도 0.06% 처리에 의해서는 처리 4-7일에 활성이 최고 20배 이상 증가하였고, 산소농도 2.6% 처리에 의해서는 약 4배 정도 증가하였다. 본 실험에서는 LDH활성이 최고 2배 정도 증가하였는데 이는 3엽기 보리 유묘에 낮은 수준의 혐기처리를 실시하였기 때문으로 생각된다.

혐기처리에 대한 LDH 동위효소의 발현양상은 Hoffman 등 (1986)의 결과와 유사하였다. 혐기처리에 의해 동위효소 3, 4, 5 등과 같은 음극측 동위효소의 상대적 활성이 더 높아졌다. 이러한 결과는 2개의 유전자에 의해 발현되는 분자량이 서로 다른 2종의 LDH 단량체 단백질이 4량체로 연합하여 활성을 나타내는 LDH효소 체계의 특성(Everse & Kaplan, 1978)으로

보아 혐기상태에서 고분자량의 단백질을 암호화하는 유전자의 발현이 높아질 경우에 나타날 수 있는 것으로 예상된다.

산소가 부족한 식물조직에서 해당과정의 최종 생성물은 lactate와 ethanol이다. Lactate와 ethanol은 혐기적 조건에서 진행되는 발효과정에 의해 pyruvate로부터 생성되는데, 이 과정에서 NAD⁺가 재생성된다. 혐기조건에서 생성되는 lactate는 세포질에 축적되어 세포질의 pH를 저하시키고 세포에 해로운 영향을 미친다. 그러나 ethanol은 세포질 밖으로 확산되어 매우 높은 농도가 아니면 세포에 해로운 작용을 미치지 않는다. 혐기조건에서 lactate와 ethanol의 생성은 각각 LDH와 pyruvate decarboxylase(PDC)에 의해 조절되므로 이들 효소의 활성이 세포질의 pH에 영향을 미치게 된다(Tadegé *et al.*, 1999). LDH는 알칼리성 pH에서 활성을 나타내므로 pyruvate를 lactate로 변화시키고, 그 결과로 세포질에 lactate가 축적되고 pH가 낮아진다. pH가 낮아지면 LDH의 활성이 저해되고 PDC의 활성은 증가하여 pyruvate가 acetaldehyde로 전환되고 ADH에 의해 acetaldehyde로부터 ethanol이 생성된다. ADH에 의해 acetaldehyde가 ethanol로 환원되는 과정에서 NADH가 산화되어 NAD⁺가 재생성되고 ethanol은 원형질막을 통과하여 확산된다. 결과적으로 혐기조건에서의 LDH와 ADH의 활성 증가는 산화된 세포질의 pH를 안정화시키고 에너지 생산이 진행될 수 있도록 한다(Tadegé *et al.*, 1999). 본 연구에서는 ADH가 LDH 보다 혐기조건에 더욱 민감하게 반응하였는데, 이는 보리의 혐기조건에서의 에너지 획득과정이 다른 식물과 유사한 특성을 지니고 있음을 의미한다. 옥수수는 혐기조건에서 ethanol 발효를 자극하여 세포질의 산화를 막고 에너지 생산반응이 진행될 수 있도록 하여 내습성을 갖는 것으로 알려져 있다(Buchanan *et al.*, 2000; Sachs *et al.*, 1996). 또한 벼와 피의 높은 혐기조건 저항성에 ADH와 LDH가 관여하고 있다(Kennedy *et al.*, 1992) 따라서 PDC, ADH 및 LDH의 활성과 보리의 내습성과의 관계에 대한 보다 상세한 연구가 필요할 것으로 생각된다.

적 요

유묘기 보리 습해의 주요 원인은 과습에 의한 근권의 산소 부족이다. 따라서 혐기조건에 대한 뿌리와 지상부의 생육 및 혐기적 해당발효 효소 활성의 양적 및 질적 반응을 양액재배를 이용하여 용존산소 1 ppm 수준의 혐기조건을 1-7일간 처리한 3엽기 보리 유묘를 재료로 이용하여 분석하였다. 보리생육 및 통기조직의 발달은 단기적 혐기조건에 의해 크게 영향을 받지 않았다. 반면 뿌리의 ADH와 LDH의 활성이 현저히 증가하였다. 효소활성 수준의 현저한 증가는 모든 동위효소의 발현 증가에 의해 나타났다. 그러나 지상부의 효소활성과 동위효소 발현 양상은 혐기처리에 의해 변화하지 않았다. 이러한 결과는 혐기조건 초기에는 산소부족 조건에서 세포의 pH

변화를 안정시키면서 혐기적 해당과정을 통한 에너지 획득 효율을 증가시키기 위한 반응이 우선적으로 급속히 진행되는 것으로 해석된다. 이상의 결과는 보리의 내습성 정도와 혐기적 해당과정의 능력과의 관계에 대한 보다 자세한 연구의 필요성을 제시하는 한편, 내습성 품종 육성효율을 증진시키는데 필요한 내습성 간편검정법 개발에 유용한 정보로 활용될 수 있으리라 생각된다

사 사

본 연구는 농촌진흥청의 산학연 공동연구사업의 지원으로 수행되었음.

인용문헌

- Bradford, M 1976 A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding *Anal Biochem* 72 : 248-254
- Bouny, J and P H Saglio 1996 Glycolytic flux and hexokinase activities in anoxic maize root tips acclimated by hypoxic pretreatment *Plant Physiol* 111 : 187-194
- Buchanan, B. B , W. Grussem, and R. L. Jones 2000 *Biochemistry and molecular biology of plants* American Society of Plant Physiologists pp 1177-1189
- Everse, J and N O. Kaplan 1978 Lactate dehydrogenases structure and function. *Adv Enzymol* 37 61-611.
- Hanson, A D., J V Jacobesen, and J A Zwar 1984 Regulated expression of three alcohol dehydrogenase genes in barley aleurone layers *Plant Physiol* 75 573-581
- Hoffman, N. E., A. F Bent, and A N. Hanson 1986 Induction of lactate dehydrogenase isozymes by oxygen deficit in barley root shoot *Plant Physiol* 82 : 658-663
- Hole, D J , B G Cobb, P. S Hole, and M. C Drew. 1992 Enhancement of anaerobic respiration in root tips of *Zea mays* following low-oxygen (hypoxia) acclimation. *Plant Physiol*. 99 . 213-218.
- Jackson, M. B., B Herman, and A Goodenough 1982 An examination of the importance of ethanol in causing injury to flooded plants *Plant Cell Environ* 5 . 163-172
- Jackson, M and B W Armstrong. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence *Pant Biol* 1 274-287.
- Kennedy, R A , M E Rumpho, and T C Fox 1992 Anaerobic metabolism in plants *Plant Physiol* 100 1-6
- Park, M. E , H R Choi, J S. Choi, J K Kim, S J Seo, H J Kang, J. G Kim, K G Choi, and S J Yun 2003 Characteristics of barley seedlings in hydroponic culture conditioned artificial wet injury. *Kor J Crop Sci* 48 160-168
- Ricard, B , T Vantoai, P Chourey, and P Saglio 1998 Evidence for the critical role of sucrose synthase for anoxic tolerance of maize roots using a double mutant *Plant Physiol* 116 . 1323-1331
- Roberts, J K M , F H Andrade, and I C Anderson 1985 Further evidence that cytoplasmic acidosis is a determinant of flooding intolerance in plants *Plant Physiol.* 77 492-494
- Sachs, M M , C C Subbaiah, and I N Saab 1996 Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize *J Exp Bot* 47 1-15
- Sing, H P, B B Singh, and P C Rama 2001 Submergence tolerance of rainfed lowland rice search for physiological marker traits. *J. Plant Physiol.* 158 . 883-889.
- Suh H S 1971 Studies on the wet-injury of wheat and barley varieties I Varietal difference of wet-injury resistance of wheat and barley *Kor J Breeding* 3 . 98-106.
- Suh H S 1977 Studies on the wet-injury of wheat and barley varieties III Effect of various moisture levels on the top and root growth of barley crop. *Kor J Crop Sci.* 22 80-92
- Suh. H. S 1978. Studies on the wet-injury of wheat and barley varieties IV Effect of Excess-moisture in the soil on the growth of wheat, six row and two row barley at various stage *Kor J Crop Sci* 23 26-31
- Suh H S. and R K Park 1979 Studies on the wet-injury of wheat and barley varieties. V Interrelationship among the characters of roots and those of tops in barley and wheat crop *Kor J Crop Sci* 24 66-72
- Tadege, M , I. Dupuis, and C Kuhlemeier 1999 Ethanolic fermentation. new functions for an old pathway *Tran. Plant Sci* 4 320-325.
- Xia, J H and P H Saglio 1992 Lactate acid efflux as a mechanism of hypoxia acclimation of maize root tips to anoxia *Plant Physiol* 100 40-46