

## 염해 및 한발에 대한 보리의 생화학적 반응 - 항산화효소 활성 및 아미노산 함량의 변화

김대욱<sup>†</sup> · 허화영 · 서세정 · 이영호 · 김시주

작물과학원

### Differentiation of Barley Response to Drought and Salt Stress in Antioxidant Enzyme Activity and Free Amino Acid Content

Dea-Wook Kim<sup>†</sup>, Hwa-Young Heo, Sae-Jung Suh, Yeong-Ho Lee, and Si-Ju Kim

National Institute of Crop Science, RDA, Suwon 441-100, Korea

**ABSTRACT** To differentiate barley responses to drought and salt stress, barley seedlings at the second leaf stage were treated with 218 mM NaCl and 29.5% PEG6000 iso-osmotic to 218 mM NaCl for 6 days. Shoot fresh weight and leaf relative water content of barley seedlings were more reduced by drought compared to salt stress. Hydrogen peroxide content increased under both stress conditions, but its accumulation was more severe at 6 days after salt stress. The activity of ascorbate peroxidase, glutathione reductase (GR) and catalase (CAT) was enhanced until 4 days after salt stress. On the other hand, the activity of GR and CAT increased gradually until 6 days after drought. Among the amino acids measured in this study, the accumulation of glycine, arginine and GABA ( $\gamma$ -aminobutyric acid) was lower under salt stress than drought. However, considerably larger amount of proline was accumulated by salt stress. It is concluded that the antioxidant enzymes activity and amino acid content of barley seedlings were differently regulated in response to the iso-osmotic condition of salt and drought stress.

**Keywords** : barley, drought, salt stress, antioxidant enzymes, amino acids

**보리**는 우리나라에서 작부체계상 중요한 작물임에도 불구하고 80년대 이후 식량작물로서의 수요가 감소하면서 재배 면적과 생산량이 급감하였다(농림부통계정보 : www.maf.go.kr). 따라서, 보리의 새로운 수요를 창출하기 위한 방안이 다각도로 모색되고 있으며 그러한 노력의 일환으로 최근

에는 간척지에서 보리를 바이오에너지의 원료작물로 재배하는 방법이 검토되고 있다. 그러나, 간척지에서는 보리의 재배기간 중에 토양의 염분이 작토층까지 상승하여 보리의 생육과 수량을 저해할 우려가 있으므로, 작토층의 제염을 위한 재배적 조치와 더불어서 내염성이 강한 보리품종의 육성을 위한 기초연구가 필요하다.

일반적으로, 작물의 생육억제에 미치는 염해의 일차적인 영향은 토양수의 삼투포텐셜이 저하됨에 따른 삼투압스트레스와,  $\text{Na}^+$ 와 같은 특정이온이 작물체내에 다량으로 흡수되어 발생하는 이온밸런스의 불균형 등으로 알려져 있다(Hasegawa *et al.*, 2000). 한편, 염해의 일차적인 영향에 대한 작물의 다양한 반응들 중에서 활성산소의 생성과 그것을 소거하는 항산화효소들의 활성, 그리고 삼투압조절물질로 추정되는 특정 아미노산의 축적 등에 관한 연구결과가 활발하게 보고되어 왔으며, 이러한 반응들은 작물의 내염성을 나타내는 생화학적 지표로 사용될 수 있다(Ashraf & Harris, 2004).

염해를 입은 작물의 잎에서는 광합성과정의 전자전달계가 과도하게 환원되고, 잉여전자는 산소와 결합하여 활성산소를 생산하는데, 적절하게 소거되지 못한 활성산소는 세포의 구성물질을 파괴하는 독성물질로 작용하게 된다(Asada, 1999). 한편, 식물체에는 활성산소를 소거하기 위한 항산화시스템이 존재하며, 이러한 항산화시스템의 효율적인 반응은 작물의 내염성과 깊은 관련이 있는 것으로 알려져 있다(Parida & Das, 2005).

Proline은 염해조건 등에서 다량으로 축적되는 아미노산이며, 그것의 생합성이 세포내의 정상적인 대사작용에 피해를 주지 않는 특성으로 인하여 compatible solute이라고 불

<sup>†</sup>Corresponding author: (Phone) +82-31-290-6732  
(E-mail) deawook@hotmail.com

린다(Yancy *et al.*, 1982). Proline의 주된 기능으로는 삼투압스트레스 조건에서 작물 내부의 삼투압을 낮춤으로서 작물의 수분흡수와 세포확장에 필요한 팽압을 유지할 수 있도록 하는 것으로 추정된다(Hasegawa *et al.*, 2000). 그러나, 염해조건에서 축적되는 proline과 작물의 내염성과의 관계에 대해서는 아직 확실하게 규명되어 있지 않다(Lutts *et al.*, 1999).

이상과 같은 작물의 두 가지 생화학적 반응들은 염해에서 뿐만 아니라 삼투압스트레스가 일차적인 원인으로 작용하는 한밭에서도 공통적으로 나타난다. 그러나, 각각의 반응들에 대한 조절은 스트레스 조건과 작물의 종류에 따라서 상이하게 이루어지며(Keleş & Öncel, 2002; Munns, 2002), 이러한 점은 간척지에서 재배되는 작물의 염해가 한밭과 동시에 발생하는 특성을 고려할 때 매우 중요하게 검토되어야 할 사항이다.

본 연구에서는 삼투포텐셜이 동일한 NaCl 및 polyethylene glycol(PEG6000) 용액을 이용하여 염해와 한밭조건에서 보리의 항산화효소의 활성 및 몇 가지 주요한 유리아미노산 함량의 변화를 살펴봄으로써, 각각의 스트레스에 대한 보리의 생화학적 반응이 어떻게 다른지 검토하였다.

## 재료 및 방법

### 보리의 재배 및 스트레스 처리

겉보리 품종인 대백보리(*Hordeum vulgare* L. cv. Dae-baegbori)를 공시하여 생육상에서 시험하였다. 생육상의 환경조건은 광도  $180 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ , 온도  $20^\circ\text{C}$ (주간) /  $15^\circ\text{C}$ (야간), 일장 12시간, 습도 60%로 유지하였다. 균일하게 최아된 보리 종자를 상토에 파종하여 일주일간 재배한 후 생육이 일정한 유묘를 선택하여 뿌리에 붙어있던 토양을 증류수로 조심스럽게 제거한 후 수경액(kasugai, 1939)이 담긴 포트에 이식하였다. 보리의 제 2엽이 완전히 전개된 시기에 염해 및 한밭처리를 하였으며, 이때 염해 및 한밭처리구의 삼투포텐셜이 같아지도록 NaCl(염해) 및 PEG6000(한밭)을 수경액에 첨가하여 각각의 농도가 218 mM 및 29.5%가 되도록 하였다. Lang(1967) 및 Michel & Kaufmann(1973)이 제시한 방정식에 의하면 위와 같은 농도에서 NaCl 및 PEG 6000 용액의 삼투포텐셜은 동일한 수준(-1MPa)이 된다.

### 잎의 상대수분함량 및 과산화수소의 측정

잎의 상대수분함량(Leaf relative water content)은 Turner (1981)의 방법에 준하여 측정하였다. 보리의 제 2엽을 5 cm

씩 절단하여 생체중을 측정된 후 증류수에 띄워  $4^\circ\text{C}$ 의 암소에서 24시간 보관한 후 흡습지로 잎 표면의 물을 제거한 후 포화중을 측정하였고, 동일한 시료를 다시  $85^\circ\text{C}$ 의 건조기에서 48시간 건조 시킨 후 건물중을 측정하였다. 상대수분함량은 다음의 식으로 계산하였다.

$$\text{잎의 상대수분함량(\%)} = (\text{생체중} - \text{건물중}) / (\text{포화중} - \text{건물중}) \times 100$$

과산화수소의 함량은 Alexieva(2001)의 방법에 준하여 측정하였다. 보리 잎 0.5 g을 액체질소를 이용하여 동결마쇄하여 분말상태의 시료를 얻은 후 5 ml의 Trichloroacetic acid(0.1%)와 혼합하였다. 혼합액을 원심분리(12,000 g × 15 min)하고 여과하였다. 여과액 0.5 ml를 Potassium phosphate buffer(10 mM : pH 7.0) 0.5 ml 및 Potassium iodide(1M) 2 ml와 혼합한 후 암소에서 1시간 동안 치상한 후 분광광도계(UV-2450, Shimadzu, Kyoto, Japan)로 390 nm에서 혼합액의 흡광도를 측정하였다.

### 항산화효소 활성의 측정

효소 추출 및 측정은 Sunohara & Matsumoto(2004)의 방법에 준하여 실시하였다. 액체질소에 동결한 보리 잎 0.5 g을 마쇄하여 분말상태의 시료를 얻은 후 0.4 mM EDTA-4H, 1 mM ascorbate, 2%(w/v) polyvinylpolypyrrolidone를 포함한 25 mM의 potassium phosphate buffer(pH 7.8) 5 ml와 함께 균일하게 혼합하였다. 혼합액을 원심분리(15,000 g × 20 min,  $4^\circ\text{C}$ ) 하여 얻은 상청액을 여과해서 조효소액으로 사용하였다. 효소의 활성은 분광광도계(UV-2450, Shimadzu, Kyoto, Japan)를 이용하여  $30^\circ\text{C}$ 에서 단위시간내의 흡광도의 변화를 추적하는 방법으로 측정하였다. Ascorbate peroxidase(APX)의 활성은, 조효소액 0.05 ml를 0.25 mM ascorbate, 0.1 mM EDTA-4H 및 0.1 mM  $\text{H}_2\text{O}_2$ 를 포함한 25 mM potassium phosphate buffer(pH 7.0) 0.95 ml와 혼합하고, ascorbate의 분해를 290 nm의 흡광도의 감소를 추적하여 측정하였다. Catalase(CAT)의 활성은 조효소액 0.05 ml를 10 mM  $\text{H}_2\text{O}_2$ 를 포함한 50 mM potassium phosphate buffer(pH 7.0) 0.95 ml와 혼합하고,  $\text{H}_2\text{O}_2$ 의 분해를 240 nm의 흡광도의 감소를 측정하였다. Glutathion reductase(GR)의 활성은 조효소액 0.1 ml를 0.5 mM oxidized glutathione, 0.12 mM NADPH를 포함한 25 mM potassium phosphate buffer(pH 7.8) 0.9 ml와 혼합하고, NADPH의 분해를 340 nm의 흡광도의 감소를 추적하여 측정하였다.

### 아미노산 함량의 분석

아미노산 분석을 위한 시료는 Desmaison *et al.*(1984)의 방법에 준하여 준비하였다. 보리 잎 0.5 g을 액체질소를 이용하여 동결마쇄한 후 얻어진 분말상태의 시료를 15 mM의 HCl 2 ml와 균일하게 혼합하여 원심분리(2,000 g × 5 min, 4°C)하였다. 상청액 0.5 ml에 포함된 단백질을 제거하기 위해서 0.1 ml의 10% 5-sulfosalicylic acid를 첨가하여 혼합한 후 15분간 4°C에서 방치하였다. 혼합액을 다시 원심분리(2000 g × 5 min, 4°C)하여 상청액을 얻은 후 1N의 NaOH를 이용하여 pH를 2.2로 조절하였다. 아미노산의 분리 및 측정은 automatic amino acid analyzer(JLC-300, JEOL Ltd., Tokyo, Japan)를 사용하였다.

### 결과 및 고찰

#### 보리의 생육, 잎의 상대수분함량

Fig. 1a는 염해 및 한발처리에 의한 지상부 생체중의 변화를 대조구의 백분율로 나타낸 것이다. 염해 및 한발처리 후 2일에 조사된 보리의 생육은 대조구의 약 82% 수준이었으나 스트레스 처리간의 차이는 나타나지 않았다. 한편, 보리의 생육은 염해처리보다 한발처리에 의해서 더욱 억제되었는데, 처리 후 6일에는 염해 및 한발처리에 의해서 각각 42% 및 50%의 생육감소를 나타내었다. 보리 잎의 상대수

분함량(RWC)은 염해 및 한발처리에 의해서 경시적으로 감소되었으며 처리 후 6일에 염해처리에서는 73%였으나 한발처리에서는 65%까지 감소되었다(Fig. 1b).

작물의 생육이 염해조건에서 보다 한발조건에서 더욱 감소된 것은 Choi & Park(1997) 및 Murillo-Amador *et al.*(2002) 등의 연구에서도 발견할 수 있는데, Murillo-Amador *et al.*(2002)은 염해조건의 동부(cowpea)가 한발에서보다 더욱 빠르고 효율적으로 체내의 삼투압을 조정하여 염해조건에서 발생하는 삼투스트레스의 영향을 적게 받은 것으로 해석하였다. 따라서, 본 연구에서는, 염해조건보다 한발조건에서 발생하는 삼투스트레스가 보리의 수분상태를 더욱 악화시켰고, 이것이 한발조건에서 보리의 생육이 더욱 억제되는 주요한 요인이 되었다고 생각된다.

#### 활성산소의 함량과 항산화효소의 활성

Fig. 2는 염해와 한발처리에 의해 보리의 잎에서 생성되는 과산화수소의 함량과 그것을 소거하는 항산화효소들의 활성변화를 나타낸 것이다. 본 연구에 앞서 실시한 예비실험에서 대조구의 과산화수소 함량과 항산화효소의 활성은 스트레스 처리구보다 낮은 수준이었고 경시적인 변화도 특이하지 않았으므로 본 실험에서는 제외하였다. 염해와 한발조건에서 보리 잎의 과산화수소 함량은 경시적으로 증가하였으며, 처리 후 6일에는 염해처리에 의한 과산화수소의 함

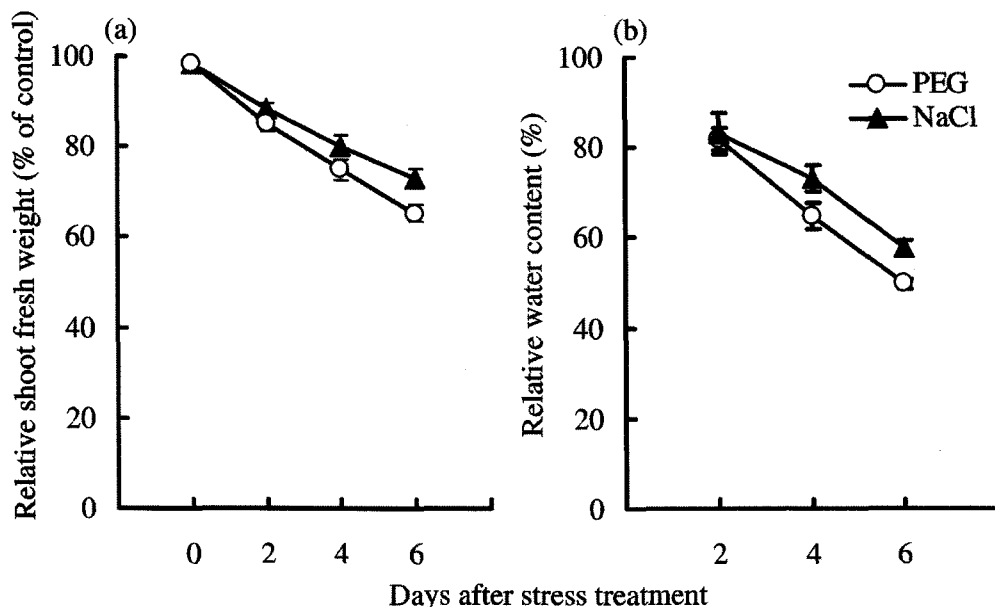


Fig. 1. Effect of drought and salt stress on relative shoot fresh weight and relative water content of barley seedlings. Values are means from ten (relative shoot fresh weight) and five (relative water content) replications, and the error bars indicate standard errors.

량이 한발보다 27.5% 많았다(Fig. 2a). 한편, 항산화효소들의 활성은 한발처리보다 염해처리에 의해서 더욱 증가해서, 염해처리 후 4일에 나타난 APX, CAT 및 GR의 활성은 한발처리보다 각각 12.6%, 27.9%, 23.3% 높았다(Fig. 2b-d). 염해처리에서 항산화효소의 활성은 처리 후 4일까지 증가한 후 6일에는 비슷한 수준(APX, GR)이거나 또는 감소(CAT)하는 경향을 보였지만, 한발처리에서는 활성이 감소한 APX를 제외하고 CAT와 GR의 활성이 6일까지 점진적으로 증가하는 경향을 나타내었다.

염해와 한발처리 후 2일에 측정된 과산화수소의 함량은 염해처리보다 한발처리에서 더욱 많았으며, 이때 APX의 활성은 스트레스처리간의 차이 없이 비슷한 수준으로 증가하였으나, CAT의 활성은 한발보다 염해조건에서 21.4% 증가하였다. 이것은 한발보다 염해조건에서 CAT의 활성이 빠르게 유도되어 같은 기간에 발생한 과산화수소가 보다 효율적으로 소거되었음을 시사하는 결과라고 생각된다. 한편, Keleş & Öncel(2002)는 6개 품종의 밀에 한발 및 염해처리

를 하였을 때 염해처리구에서는 품종에 상관없이 밀의 CAT 활성이 대조구보다 크게 증가하였으나 한발처리구에서는 밀 품종에 따라서 CAT의 활성이 대조구보다 약간 증가하거나 오히려 감소하는 경향을 나타내었다고 하였다. 한편, 염해처리구의 보리 잎에서는 처리 4일 이후로 항산화효소들의 활성이 더 이상 증가하지 않았는데, 이것은 염해처리 6일 후에 과산화수소의 함량이 한발보다 크게 증가하는 원인이 되었던 것으로 생각된다.

#### 유리 아미노산 함량

보리의 유묘에 6일간 염해 및 한발처리를 하여 잎의 아미노산 함량을 측정된 결과는 Fig. 3과 같다. Serine은 염해 및 한발처리구에서 대조구보다 약 36-43% 수준으로 증가하였으나 스트레스 처리간의 유의한 차이는 없었다. 한편, Glycine의 함량은 대조구보다 염해처리구에서 67.3% 감소하였으나 한발처리구에서는 대조구보다 2.7배 증가하였다. 한발조건에서 변화하는 작물의 대사작용으로서 광호흡의

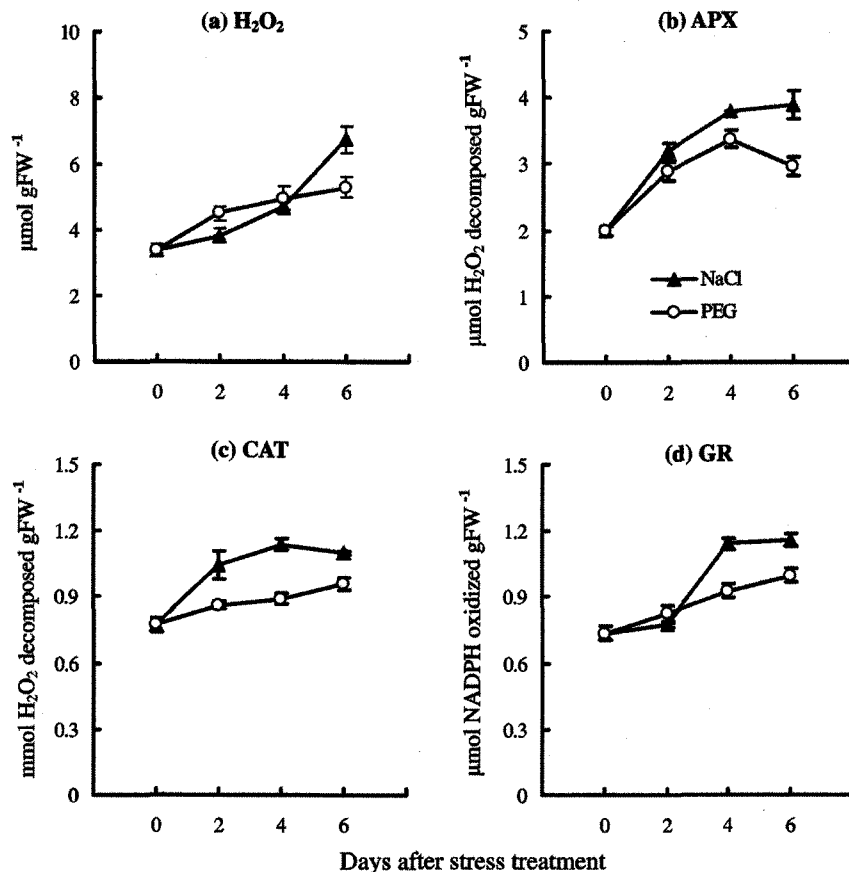


Fig. 2. Effect of drought and salt stress on H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content and antioxidant enzyme activities of the 2<sup>nd</sup> leaf of barley seedlings. Values are means based on triplicate determination, and the error bars indicate standard errors.

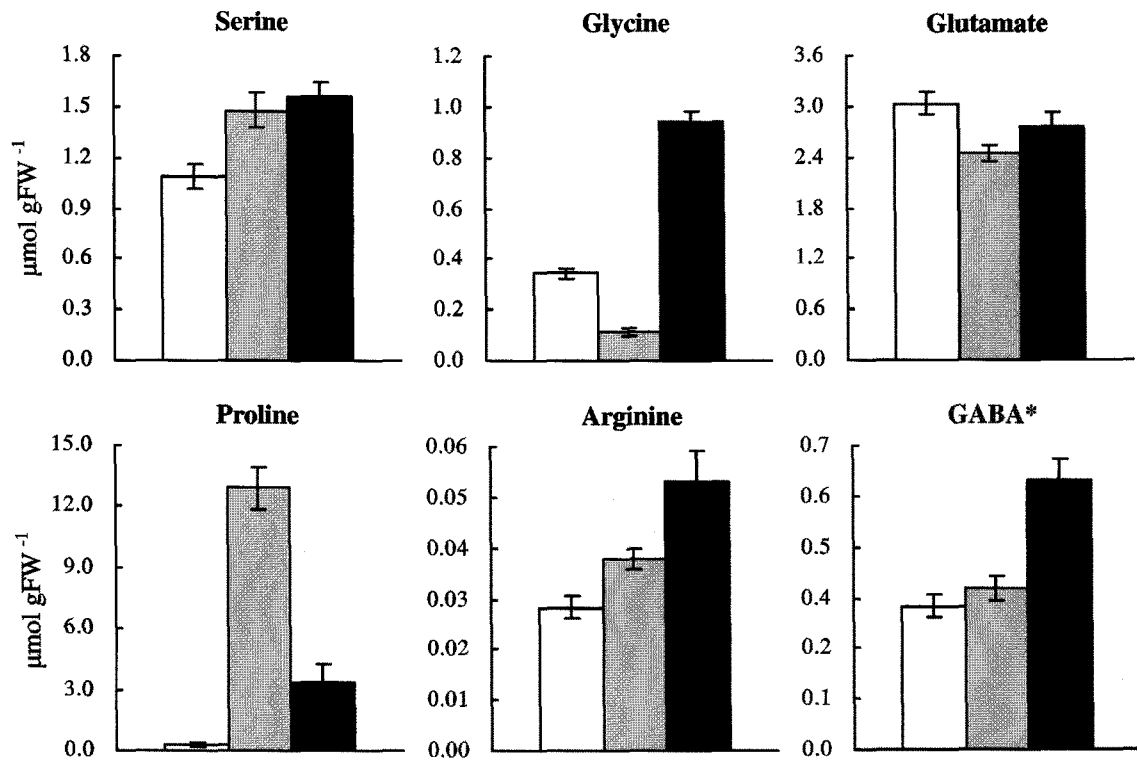


Fig. 3. Effect of drought and salt stress on the content of amino acids of the 2<sup>nd</sup> leaf of barley seedlings. The white, grey and black bars represent unstressed control, NaCl and PEG600 treatment, respectively. Values are means based on triplicate determination, and the error bars indicate standard errors. \*means  $\gamma$ -aminobutyric acid.

증가가 보고된 바 있는데(Noctor *et al.*, 2002), Wingler *et al.*(1999)는 glycine decarboxylase가 결핍된 보리 돌연변이에 한발처리를 하였을 때 돌연변이 보리의 잎에서는 glycine의 함량이 증가하고 광합성율이 감소되었다는 결과를 통해, 한발조건에서는 보리 잎의 광호흡이 증가하며, 이것은 작물의 광합성을 유지하기 위한 것이라고 제안하였다. 본 연구에서 처리한 한발조건에서는 보리 잎의 광호흡을 통한 glycine의 전환이 효율적으로 이루어지지 못한 것으로 생각된다.

Glutamate의 함량은 염해와 한발처리에 의해서 대조구에 비하여 각각 19% 및 8.4% 감소하였다. Proline의 함량은 대조구에서 미량만이 측정되었으나 한발과 염해 처리에 의해서 크게 증가하였고, 특히 한발처리구보다 염해처리구에서 proline 함량은 3.8배 증가하였다. 한편, arginine의 함량은 대조구에 비하여 염해 및 한발처리구에서 각각 33% 및 87% 증가하였다. 작물내의 Proline이 다량 축적되는 현상은 한발 및 염해에 대한 작물 대표적인 반응으로 알려져 있으며, 작물의 스트레스 저항성에 관여하는 것으로 추정되었다(Parida & Das, 2005). 본 연구에서는, 염해처리 후 6일에

조사된 보리의 생육감소(Fig. 1a)와 proline의 함량이 반대의 경향으로 나타났는데, 이것은 proline의 축적이 작물의 내염성 보다는 염해를 나타내는 지표라는 Lutts *et al.*(1999)의 주장을 뒷받침하는 결과라고 생각된다. 한편, glutamate가 arginine과 proline의 생합성 과정에서 전구물질인 점을 고려할 때, 본 연구의 결과는 glutamate의 전환이 염해와 한발조건에서 다르게 이루어짐을 시사한다고 생각된다.

GABA( $\gamma$ -aminobutyric acid)의 함량은 염해처리에서 대조구와 유의한 차이를 보이지 않았으나 한발처리구에서는 대조구보다 88.6% 증가하였다. GABA는 다양한 스트레스조건에서 작물내에 축적되는 아미노산으로서(Bown & Shelp, 1997). 그것의 구체적인 기능은 아직 확실하지 않으나, Bouché & Fromm(2004)는 GABA의 특성이 기존에 알려진 삼투압조절물질과 유사하며, 그것의 세포내 운반체가 proline을 운반하는 것과 동일하다는 사실 등의 이유로 수분스트레스 조건에서 식물체의 삼투압을 조절하는 역할을 하는 것으로 추정하였다. 본 연구의 결과는 보리 잎의 GABA와 proline은 두 물질간의 유사성에도 불구하고 염해와 한발조건에서의 변화양상은 상이하다는 것을 나타낸다.

## 적 요

본 연구는 삼투포텐셜이 동일한 NaCl과 PEG6000 용액을 사용하여 염해와 한발에 대한 보리의 생화학적 반응을 검토하였으며 시험결과를 요약하면 다음과 같다.

1. 보리의 지상부 생육 및 보리 잎의 상대수분함량은 염해보다 한발에 의해서 더욱 감소하였다.

2. 과산화수소의 발생은 염해처리 후 6일에 한발보다 27.5% 많았으며, 염해처리 후 4일에 나타난 APX, CAT 및 GR의 활성은 한발처리보다 각각 12.6%, 27.9%, 23.3% 높았다. 한편, 보리의 경우 CAT의 활성은 한발보다 염해조건에서 더욱 신속하게 유도되는 것으로 나타났다.

3. 아미노산 함량의 변화는 염해 및 한발처리에 의해서 서로 다른 양상을 보였다. 특히 glycine, arginine 및 GABA의 함량은 한발처리에서 더욱 증가하였으나, proline의 함량은 염해처리에서 크게 증가하였다.

4. 본 연구를 통해서 보리의 항산화효소 활성 및 아미노산 함량이 염해와 한발에 의해서 상이하게 조절되는 것이 확인되었다. 이러한 결과들은 염해에 대한 보리의 특이적인 반응지표가 될 수 있을 것으로 생각되었다.

## 인용문헌

- Alexieva, V., I. Sergiev, S. Mapelli, and E. Karanov. 2001. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant, Cell and Environ.* 24 : 1337-1344.
- Asada, K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts : Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50 : 601-639.
- Ashraf, M. and P. J. C. Harris. 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Sci.* 166 : 3-16.
- Bouché, N. and H. Fromm. 2004. GABA in plants : just a metabolite? *Trends in plant Sci.* 9 : 110-115.
- Bown, A. W. and B. J. Shelp. 1997. The metabolism and functions of  $\gamma$ -aminobutyric acid. *Plant Physiol.* 115 : 1-5.
- Choi, W. Y. and J. H. Park. 1997. Physiological responses of barley to water stress and salt stress at seedling stage. *Korean J. Crop Sci.* 42 : 693-698.
- Desmaison, A. M., M. H. Marcher, and M. Tixier. 1984. Changes in the free and total amino acid composition of ripening chestnut seeds. *Phytochemistry* 23 : 2453-2456.
- 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 Mol. Biol.* 51 : 463-499.
- Kasugai, S. 1939. Studies on the hydroponic cultures. *J. Sci. Soil Manure* 13 : 669-822 (in Japanese).
- Keleş, Y. and I. Öncel. 2002. Responses of antioxidant defence system to temperature and water stress combinations in wheat seedlings. *Plant Sci.* 163 : 783-790.
- Lang, A. R. G. 1967. Osmotic coefficient and water potentials of sodium chloride solutions from 0 to 40°C. *Aust. J. Chem.* 20 : 2017-2023.
- Lutts, S., V. Majerus, and J. M. Kinet. 1999. NaCl effects on proline metabolism in rice (*Oryza sativa*) seedlings. *Physiol. Plant.* 105 : 450-458.
- Michel, B. E. and M. R. Kaufmann. 1973. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiol.* 51 : 914-916.
- Murillo-Amador, B., R. López-Aguilar, C. Kaya, J. Larrinaga-Mayoral, and A. Flores-Hernández. 2002. Comparative effects of NaCl and polyethylene glycol on germination, emergence and seedling growth of cowpea. *J. Agronomy & Crop Sci.* 188 : 235-247.
- Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ.* 25 : 239-250.
- Noctor, G., S. Veljovik-Jovanovik, S. Driscoll, L. Novitskaya, and C. H. Foyer. 2002. Drought and oxidative load in the leaves of C<sub>3</sub> plants : a predominant role for photorespiration? *Ann. Bot. (London)* 89 : 841-850.
- Parida, A. K. and A. B. Das. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicol. Environ. Safety* 60 : 324-349.
- Sunohara, Y. and H. Matsumoto. 2004. Oxidative injury induced by the herbicide quinclorac on *Echinochloa oryzicola* Vasing. and the involvement of antioxidative ability in its highly selective action in grass species. *Plant Sci.* 167 : 597-606.
- Turner, N. C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and soil* 58 : 339-366.
- Wingler, A., W. P. Quick, R. A. Bungard, K. J. Bailey, P. J. Lea, and R. C. Leegood. 1999. The role of photorespiration during drought stress: an analysis utilizing barley mutant with reduced activities of photorespiratory enzymes. *Plant Cell Environ.* 22 : 361-373.
- Yancy, P., M. E. Clark, S. C. Had, R. D. Bowlus, and G. N. Somero. 1982. Living with water stress : evolution of osmolyte system. *Science* 217 : 1214-1222.