

## 밀 재배기간 온도상승이 빵용 밀의 생육 및 품질 특성에 미치는 영향

조철오<sup>1</sup> · 정한용<sup>1</sup> · 김유림<sup>1</sup> · 박진희<sup>1</sup> · 김경훈<sup>1</sup> · 김경민<sup>1</sup> · 강천식<sup>2</sup> · 고종민<sup>2</sup> · 손지영<sup>2,†</sup>

### Growth and Quality Characteristics of Korean Bread Wheat in Response to Elevated Temperature during their Growing Season

Chuloh Cho<sup>1</sup>, Han-yong Jeong<sup>1</sup>, Yurim Kim<sup>1</sup>, Jinhee Park<sup>1</sup>, Kyeong-Hoon Kim<sup>1</sup>, Kyeong-Min Kim<sup>1</sup>, Chon-Sik Kang<sup>2</sup>, Jong-Min Ko<sup>2</sup>, and Jiyoung Shon<sup>2,†</sup>

**ABSTRACT** Wheat (*Triticum aestivum* L.) is a major staple foods and is in increasing demand in the world. The elevated temperature caused by changes in climate and environmental conditions is a major factor affecting wheat development and grain quality. The optimal temperature range for winter wheat is between 15 and 25°C, and it is necessary to study the physiological characteristic of wheat according to elevated temperatures. This study presents the effect of elevated temperature on the yield and quality of two Korean bread wheat (Baekgang and Jokyoung) in temperature gradient tunnels (TGT). Two bread wheat cultivars were grown in TGT at four different temperature conditions: T0 (control, near ambient temperature), T1 (T0+1°C), T2 (T0+2°C), T3 (T0+3°C). The period from sowing to heading stage accelerated and the number of grains per spike and grain yield reduced under T3 condition compared with those under T0 condition. Grain filling rate and grain maturity also accelerated with elevated temperature (T3). The increase in temperature led to the increase in protein contents, whereas decreased the total starch contents. These results are consistent with the decreased expression of starch synthesis genes and increased gliadin synthesis or gluten metabolism genes during the late grain filling stage. Taken together, our results suggest that the increase in temperature (T3) led to the decrease in grain yield by regulating the number of grains/spike, whereas increased the protein content by regulating the expression of starch and gliadin-related genes or gluten metabolism process genes expression. In addition, our results provide a useful physiological information on the response of wheat to heat stress.

**Keywords** : bread wheat, elevated temperature, grain yield, quality, temperature gradient tunnel

**밀**(*Triticum aestivum* L.)은 전세계적으로 약 20%의 단백질과 약 70%의 칼로리를 제공하는 가장 중요한 작물로, 온대 지역, 온난 다습환경에서부터 한랭 건조한 지역까지 광범위한 환경 적응성을 지닌 작물이다(Acevedo *et al.*, 2002; Li, 2013; FAO, 2018; Khan *et al.*, 2020). 그러나 밀은 열 스트레스에 매우 민감하기 때문에 기상이변으로 인한 온도 증가로 세계의 많은 지역에서 밀 생산성을 감소가 보고되었다(Hansen *et al.*, 2012; Gupta *et al.*, 2013; Fontana *et al.*, 2015; Mueller *et al.*, 2015). 밀 파종 후 출현 최저온

도는 0°C, 분얼 적정온도는 13~18°C, 출수 후 적정온도는 14~26°C로 알려져 있으며, 우리나라를 포함한 아시아 지역의 등숙기 평균기온이 3~4°C 상승 시 수량은 10~50% 감소하는 것으로 예상하고 있다(Nuttall *et al.*, 2018; Khan *et al.*, 2020). 등숙기의 고온 스트레스는 등숙속도를 가속화하여 수량 및 천립중 감소를 일으키는데, 국내에서도 평균 온도 상승 시 금강밀의 출수기가 빨라졌으며, 수수와 천립중 감소로 수량이 감소하였다(Dwivedi *et al.*, 2017; Bergkamp *et al.*, 2018; Jeong *et al.*, 2018; Mahdavi *et al.*, 2021).

<sup>1</sup>농촌진흥청 국립식량과학원 밀연구팀 농업연구사 (Agricultural Researcher, Wheat Research Team, National Institute of Crop Science, RDA, Wanju 55365, Korea)

<sup>2</sup>농촌진흥청 국립식량과학원 밀연구팀 농업연구관 (Agricultural Research Officer, Wheat Research Team, National Institute of Crop Science, RDA, Wanju 55365, Korea)

<sup>†</sup>Corresponding author: Jiyoung Shon; (Phone) +82-63-238-5451; (E-mail) olive1001@korea.kr

<Received 26 October, 2022; Revised 4 November, 2022; Accepted 7 November, 2022>

밀 생육기간 온도 상승에 관련된 다양한 생리적인 연구가 수행되었는데, 온도구배터널(Temperature Gradient Tunnels, TGT)은 포장 상태와 비슷한 환경하에서 온도 상승 조건을 형성할 수 있는 장점이 있다(Hadley *et al.*, 1995; Horie *et al.*, 1995). TGT를 이용한 평균 온도상승으로 생육 및 등숙 기간이 단축되면서 건물중과 면적당 종실수 감소로 수량 감소가 발생하였으며, 생육기간 중 개화 전 최고 온도가 31°C 이상인 경우에는 종실수 감소로 인한 수량 감소가 크게 발생하였다(Fischer & Maurer, 1976; Batts *et al.*, 1996; Wheeler *et al.*, 1996). 등숙기 고온 처리로 성숙기 단축이 발생하여 종실 최대 건물중이 감소하였고, 전분 축적이 적은에 비해 빠르게 종료되었다(Altenbach *et al.*, 2003).

온도상승은 품질에도 영향을 미치는데, 고온은 전분합성을 저해하고 전분 과립 형태도 변화시키며, 아밀로스와 아밀로펙틴 비율을 변화시킨다(Liu *et al.*, 2011; Dwivedi *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2018; Kumari *et al.*, 2020). 고온에 의한 단백질 함량 증가는 침전가와 반죽 시간을 증가시킬 뿐만 아니라 고온에 의해서 글리아딘/글루테닌 비율 변화로 글루텐의 특성이 변하게 된다(Tahir *et al.*, 2006; Tao *et al.*, 2018). 이러한 변화는 고온 스트레스에 관련된 다양한 유전자 발현 조절이 관련된 것으로 알려져 있지만(Kino *et al.*, 2020; Kumari *et al.*, 2020; Rangan *et al.*, 2020), 온도 상승에 따른 종실 등숙시기별 유전자의 발현 변화에 대한 연구는 미흡한 실정이다.

TGT을 이용한 온도상승에 따른 밀의 생리 반응 연구가 일부 수행되었으나, 우리나라와는 다른 재배 환경에서 농업적 생육 특성에만 국한되었기 때문에 국산밀을 이용한 생육 특성 및 품질 변화 연구가 필요하다. 본 연구에서는 기후변화에 따른 국산밀의 생육기간 온도상승에 대응하기 위해 온도 상승에 따른 국산 빵용 밀의 수량과 품질 변화와 관련 유전자 발현을 평가하여, 온도 상승이 밀 생육에 미치는 영향을 검토하고 향후 기후변화 대응을 위한 기초 자료로 활용하고자 수행하였다.

## 재료 및 방법

### 시험 재료 및 재배 조건

본 연구는 빵용 밀 품종인 백강과 조경을 이용하였으며, 2020년 11월 10일에 온도구배터널(TGT; Temperature Gradient Tunnels, 25 m × 2.4 m) 4개동에 각각 14 kg/10a, 휴폭 25 cm 간격으로 4줄씩 줄뿌림 하였다. 시비량은 N-P2O5-K2O를 표준시비량인 10a당 9.1-7.4-3.9 kg 사용하였으며, 관수는 포장 수분 상태를 고려하여 점적관수를 통해 관수하였

다. TGT 입구는 공기가 안으로 유입될 수 있도록 개방되어 있으며, 가장 안쪽에는 두 개의 환풍기로 공기를 순환시킬 수 있는 구조로 되어있어 안쪽으로 들어갈수록 측정 지점 온도가 대략 1°C씩 증가하는 시스템이다. TGT의 온도 측정은 입구로부터 약 3.4 m (T0), 9.4 m (T1), 15.4 m (T2), 21.4 m (T3) 지점에 온도센서(SP-110, Apogee instruments, USA)를 설치하여 대조(T0)와 +1°C (T1), +2°C (T2), +3°C (T3) 지점의 온도변화를 기록하였다.

### 농업형질 조사

농업 형질 조사는 농촌진흥청 농업 과학 기술 조사 분석 기준(RDA, 2012)에 준하여 실시하였다. 출수기는 전체 단위 면적당 이삭 수 중에 70%가 출수한 날로 하였으며, 일수립수는 생육이 균일한 장소에서 무작위로 20수를 채취하여 탈곡 후 조사하였다. 수량은 수확 탈곡 건조 후(수분 14% 기준) 설립을 제외하고 종실을 평량하여 10a당으로 환산하여 조사하였다.

### 밀가루 품질 분석

밀가루 품질 분석을 위해 각 조사구에서 수확한 원맥 1 kg을 이용하여 수분 14%로 가수처리한 후 제분기(Buhler MLU-202, Bühler, Uzwil, Switzerland)를 이용하여 제분하였다. 회분, 단백질 함량(%)과 침전가는 AACCI Approved Methods 08-01.01, 46-30.01, 56-61.02 (AACCI, 2010)에 준하여 측정하였다. 밀가루의 아밀로스 함량과 총 전분 함량은 각각 Williams *et al.* (1970)의 방법과 Total Starch Assay Kit (K-TSTA, Megazyme, Chicago, IL, USA)를 이용하여 분석하였다.

### 등숙시기별 유전자 발현 양상 분석

생육기간 중 온도상승에 따른 글리아딘, 글루테닌, 전분 합성 및 대사 관련 유전자 발현을 등숙기 종자 발달 시기에 따라 분석하였다. 등숙시기별 종자는 T0와 T3 지점에서 출수 후 15일부터 50일까지 5일 간격으로 수수의 중간부분에서 채취하였다. 이후 액체질소를 이용하여 종자를 곱게 분쇄하였고, RNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Hilden, NRW, DE)를 이용하여 RNA를 추출하였다. RNA는 NanoDrop™ 2000/2000c Spectrophotometer (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA)를 이용하여 정량하였고, RNA to cDNA EcoDry™ Premix (Oligo dT) Kit (Takara, Moriyama, JP)를 사용하여 cDNA를 합성하였다. 유전자 발현 분석에 사용한 프라이머 정보는 Table 1과 같다. 유전자 발현 분석은 TB Green® Premix Ex Taq™ II (Tli RNaseH Plus) (Takara,

**Table 1.** Oligo nucleotide sequences for qRT-PCR analysis in developing grains.

Gene	Description	Primer sequence (5'→3')	
		Forward primer	Reverse primer
<i>a-Gli</i>	Encoding $\alpha$ -type gliadin	AGACCTTTCTCATCCTTGCC	TGTACCAATGGAACCTTGCTCT
<i>g1Gli</i>	Encoding $\gamma$ -type gliadin	ACAGGTGAACCCATGCAAGAA TTT	TGCATGATGATGGAATGTATG ATGG
<i>Q18</i>	Encoding $\omega$ -type gliadin	AAGGCAAGCAAGCAGTAG	GATTGTTGAGGTGATTGTAGC
<i>Q21</i>	Encoding $\omega$ -type gliadin	CAACCACCACAACAATTC	TTACATCTCTTCATTTTCATAGG
<i>GluDx</i>	High molecular weight glutenin subunit 2	GCAGCAACTCCAACAACGTA	GCCTGGATAGTATGAAACCTG
<i>GluDy</i>	High molecular weight glutenin subunit 12	CCCAAGCGTAACTTCTCCTCGG	TGTTGCCCTTGTCTGCTGTTTC
<i>SPA</i>	Storage protein activator	ATTGACAATAGGGTACTAAAGGC	CTTGGGGGAAATTGTTGGTG
<i>PBF</i>	Prolamin-box binding factor	CATCCAGTTCCGATGCAG	GTCATCTCCTTCCTCGCTAG
<i>SSI</i>	Soluble starch synthase (SSS)	GTTTCCCACAGAATAACTGCA GGTTGC	GTATGGTCTTTCGTATGCCTC GC
<i>SBEII</i>	Starch-branching enzyme (SBE)	GCACCAGTATGTTTCACGGAA ACATG	GGCATACACGACCGCAGTTCT G
<i>ISA-1</i>	Isoamylase (ISA)	GTCTTCAACCATACAGCTGAG GGT	GAACCTCTGGTCATTATGGAT GCAAG
<i>GBSSI</i>	Granule-bound starch synthase (GBSS)	CTCGCCGCCAACTACGACGTC	TGCTCGGGAACCTTCTCCTCCAC
<i>ACT</i>	Actin	GGAGAAGCTCGCTTACGTG	GGGCACCTGAACCTTTCTGA

Moriyama, JP)를 사용하여 Real-Time PCR System (Bio-Rad, CF, CA, USA)를 이용하여 수행하였다.

### 통계 분석

모든 시험은 3회 반복 수행하여 결과를 획득하였으며, 통계 분석은 SPSS 23 (SPSS Inc., Illinois, USA) 통계 패키지를 이용하였다. 통계적 검증은 일원분산분석(ANOVA)을 수행하였고, Duncan 다중범위검정을 실시하여  $p < 0.05$  수준에서 유의성을 검정 하였다.

## 결과 및 고찰

### 생육기간 온도구배터널의 온도 변화

밀 생육기간 중 TGT 각 지점(T0~T3)의 월평균 온도 차이는 Table 2와 같다. TGT 내부의 월평균 온도 차이는 각 지점에 따라 약간의 차이는 보이나 터널 입구(T0)를 기준으로 각 지점에서 대략 +1°C (T1), +2°C (T2) 그리고 +3°C (T3)로 온도구배가 잘 형성되었음을 알 수 있었다. 일평균 온도 역시 TGT의 각 지점에서 온도구배가 잘 형성되었으며, T0 지점은 노지 온도 대비 최저 0.2°C에서 최대 1°C 정도 높게 유지되어(Fig. 1) 실제 재배 온도 조건과 큰 차이는 보이지 않았다.

### 온도상승에 따른 빵용 밀 수량 및 품질 특성 변화

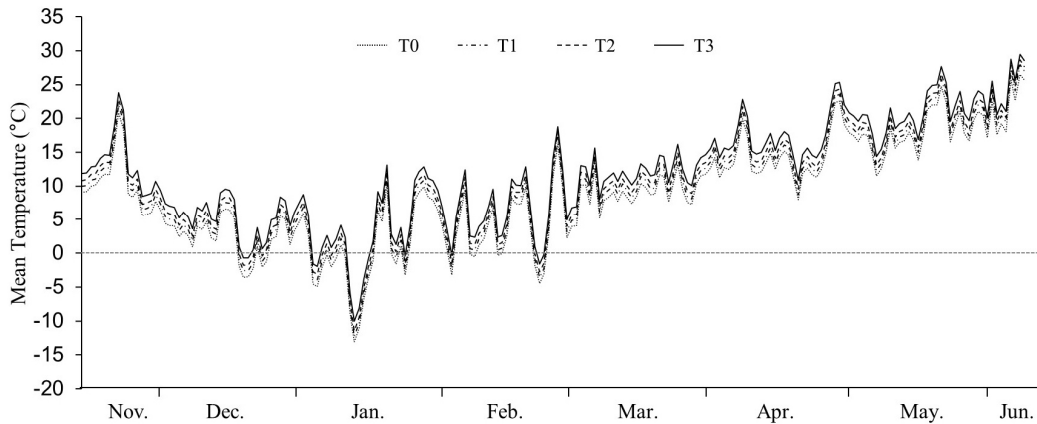
작물의 생육 기간은 온도와 밀접한 관련이 있다. 온도 상승은 발육을 촉진하여 생육기간을 단축시키며 작물의 발달에 변화를 초래하여 생산성에 영향을 미친다. 본 연구에서는 TGT를 이용하여 온도상승에 따른 빵용 밀의 생육 특성을 조사하였다(Table 3). 백강과 조경 두 품종 모두 연차간 차이는 보이나 밀 생육기간 중 온도상승에 따라 출수기가 단축되었으며, 1°C 상승함에 따라 출수기는 대략 3일 정도 단축되었는데, TGT의 온도 상승에 따른 출수기 단축은 기존 결과와 같았다(Fischer & Maurer, 1976; Batts *et al.*, 1996; Wheeler *et al.*, 1996).

온도상승에 따른 일수립수는 백강과 조경 품종 간 차이는 보이지 않았으나 온도가 상승함에 따라 감소하였다. 특히 T3 조건에서 일수립수는 백강이 25.8개, 조경은 25.7개로 T0 (백강-30개/조경-30.5개) 대비 14.0%와 15.7%가 감소하였다. 종실 수량은 T0 조건에서 백강이 558 kg/10a, 조경이 551 kg/10a로 두 품종 간 큰 차이는 보이지 않았으며, 온도상승에 따라 두 품종 모두 감소하였다. 백강과 조경 두 품종 모두 T1 조건에서는 수량 감소를 보이지 않았으며, T2 조건에서 각각 19.7%와 16.9%, T3 조건에서 25.6%와 15.8%의 감소율을 보여 백강이 조경보다 수량 측면에서 온도상승에 민감함을 알 수 있었다. 등숙기 중 온도상승은 중

**Table 2.** Mean temperature and thermal difference of the region in the temperature gradient tunnels (TGT). Thermal difference indicates the difference between the elevated temperature (T1, T2, T3) and T0.

Month	Ambient (°C)	Temperature Gradient (°C)				Thermal Difference (°C)		
		T0	T1	T2	T3	T1	T2	T3
Nov.	9.3	9.5±0.2 <sup>a</sup>	10.5±0.5	11.3±0.4	12.4±0.3	1	1.8	2.9
Dec.	1.7	1.9±0.2	2.9±0.5	3.6±0.4	4.8±0.3	0.9	1.7	2.8
Jan.	0.5	0.9±0.2	1.9±0.5	2.7±0.4	3.8±0.4	0.9	1.7	2.9
Feb.	4.3	4.7±0.1	5.6±0.4	6.4±0.3	7.5±0.2	0.9	1.7	2.8
Mar.	9.5	10.1±0.1	11.0±0.4	11.8±0.2	12.9±0.1	1	1.7	2.9
Apr.	14.4	15.1±0.1	16.0±0.3	16.8±0.2	18.0±0.1	0.9	1.7	2.9
May	17.7	18.7±0.1	19.7±0.2	20.5±0.1	21.7±0.1	1	1.8	2.9
Jun.	22.1	21.4±0.2	22.7±0.4	23.2±0.4	24.0±0.3	1.2	1.8	2.6

<sup>a</sup>Data are means ± SD refers to the average temperature of four TGT at each point. T0, control; T1, control+1°C; T2, control+2°C; T3, control+3°C.



**Fig. 1.** Daily mean temperatures during the growing season of bread wheat in the temperature gradient tunnels (TGT).

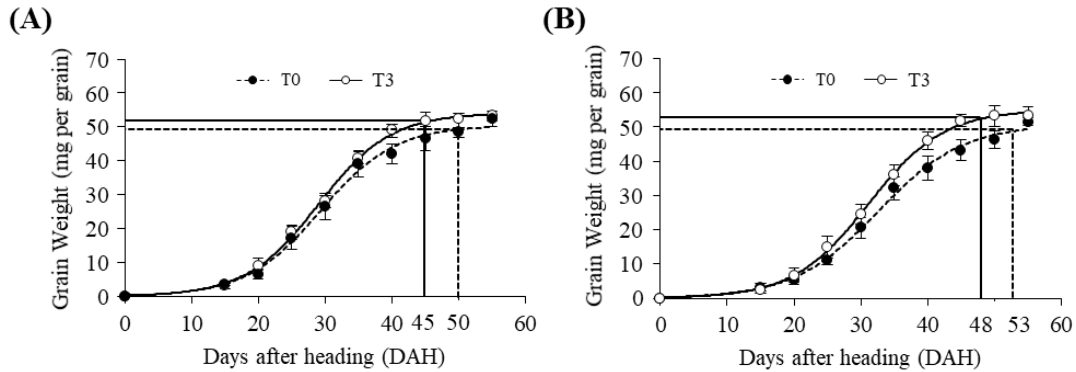
**Table 3.** Growth characteristics of wheat in response to elevated temperature during their growing season.

Cultivar	Thermal Treatment	Heading Date (M. dd)	Number of Grains/Spike	Yield (kg/10a)	
				Grain Weight	Index
Baekgang	T0	3. 31	30.0a <sup>a</sup>	558a	100.0
	T1	3. 28	27.2b	562a	100.8
	T2	3. 23	26.3b	448b	80.3
	T3	3. 20	25.8b	415b	74.4
Jokyoung	T0	3. 31	30.5a	551a	100.0
	T1	3. 28	28.2b	519ab	94.2
	T2	3. 23	27.5b	458bc	83.1
	T3	3. 20	25.7c	464c	84.2

<sup>a</sup>Values followed by the same letters are not significantly different at  $p < 0.05$ .

실의 등숙을 가속화하여 천립중과 수량을 감소시킨다고 알려져 있으나, 온도상승 정도에 따라 종실 발달과 수량에 미치는 영향은 달라진다(Khan *et al.*, 2020). 낮은 수준의 온도상승은 등숙속도와 종실 발달을 개선하지만 높은 수준의 온도상승은 등숙률과 종실 발달을 저해한다고 알려져 있다(Sofield *et al.*, 1977; Dias & Lidon, 2009). 본 연구에서는 생육기간 온도상승이 백강과 조경 두 품종 모두 일수립수의 감소로 인해 종실 수량이 결정된 것으로 판단되며, 이는 등숙기와 같은 특정 시기에서의 온도 처리나 온도상승의 정도에 따라 기존 결과와는 영향이 다르게 나타난 것으로 판단된다.

온도상승은 밀의 생육 및 수량 뿐만 아니라 전분과 단백질 함량과 조성 등 품질 특성에도 영향을 미친다(Spiertz *et al.*, 2006). 밀가루에서 단백질은 가공 적성과 용도에 영향을 미치며, 전분은 가공 식품의 식미에 영향을 미치는 주요



**Fig. 2.** Effect of elevated temperature on the grain dry weight of Baekkang (A) and Jokyoung (B) during grain filling period. Solid and dotted lines in the graphs indicate the days from DAH to the maturity of grains. Error bars indicate standard deviation determined from three independent biological replicates.

**Table 4.** Quality characteristics of wheat in response to elevated temperature during their growing season.

Cultivar	Thermal Treatment	Ash (%)	Total Starch (%)	Protein (%)	SDSS (mL)
Baekkang	T0	0.43aa	74.7a	11.8c	55.0a
	T1	0.42a	74.5a	12.4c	56.0a
	T2	0.42a	74.4a	13.9b	63.0b
	T3	0.48a	71.6b	15.0a	61.5b
Jokyoung	T0	0.42a	75.9a	11.6a	56.4a
	T1	0.41a	75.8a	12.9b	59.3b
	T2	0.47a	73.8ab	14.1c	63.0c
	T3	0.47a	72.4b	15.4d	66.6d

<sup>a</sup>Values followed by the same letters are not significantly different at  $p < 0.05$ .

한 요인으로, 단백질의 함량과 글루텐 단백질의 질적 특성 그리고 전분의 함량과 아밀로스 결정 구조 등에 의해 가공 식품의 특성이 결정된다(Baik, 2010; Sharma *et al.*, 2020). 온도상승에 따른 빵용 밀의 품질 특성 변화는 Table 4와 같다. 회분은 배유부에는 적고 외피 부분에 많이 존재하기 때문에 제분율에 따라 밀가루의 회분 함량이 달라지며, 일반적으로 회분 함량이 낮을수록 밀가루의 품질이 높게 평가된다(Hinton, 1959). 백강과 조경의 회분 함량은 T0 조건에서 0.43%와 0.42%로 나타났으며, 두 품종 모두 온도상승에 따른 회분 함량의 변화는 보이지 않았다.

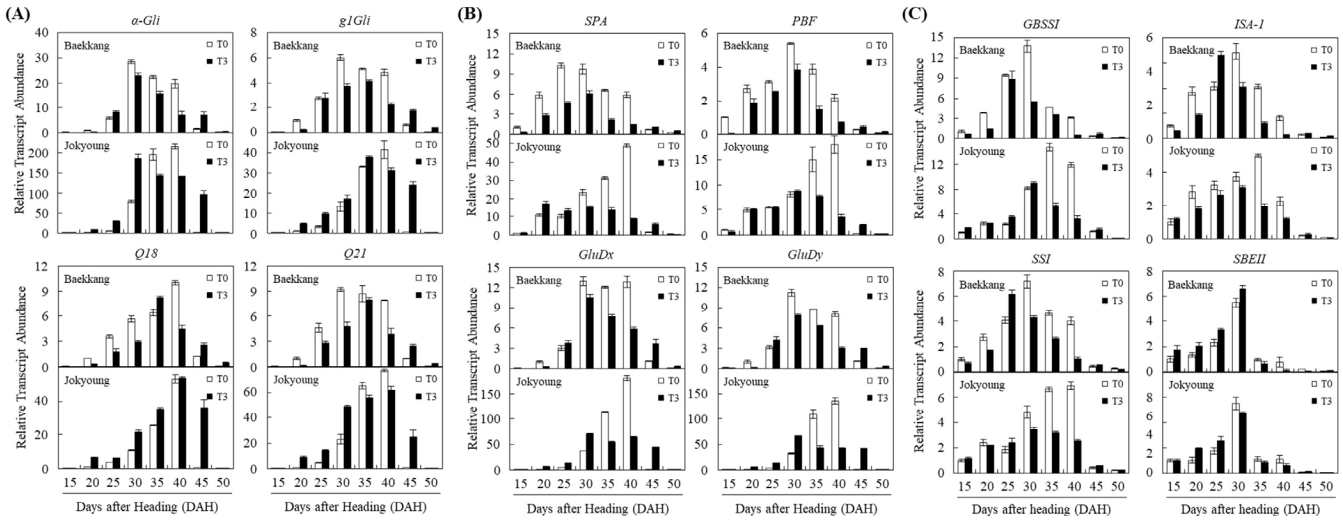
온도상승에 따른 단백질 함량은 T0 조건에서 백강과 조경이 11.8%와 11.6%로 나타났으나, 온도가 상승함에 따라 증가하여 T3 조건에서는 백강이 15.0%, 조경은 15.4%로 나타났다. 글루텐 단백질의 함량과 강도를 간접적으로 알아볼

수 있는 침전가는 온도상승에 따라 증가하여 단백질 함량 증가와 일치하는 경향을 보였다. 전분의 아밀로스와 아밀로펙틴 함량은 국수의 식미에 영향을 미치는 주요 요인으로, 백강과 조경 두 품종의 총 전분 함량은 T3 조건에서 유의하게 감소하여, 전분 구성성분의 함량 변화에 대한 추가적인 연구가 필요할 것으로 생각된다. 온도상승에 따라 단백질 함량은 증가한 반면 총 전분 함량은 감소하였는데, 이러한 결과는 온도상승에 따른 전분 합성은 단백질 합성에 비해 온도변화에 민감하며(Spiertz *et al.*, 2006), 단백질 함량 감소 대비 전분 함량 감소가 많았기 때문일 것이다.

밀 생육기간 중 평균 온도상승은 생육 기간과 등숙기간을 단축시키는 반면, 수량 감소를 유발한다(Fischer & Maurer, 1976; Batts *et al.*, 1996; Jeong *et al.*, 2018). 또한 고온 스트레스는 엽록소 감소로 인한 광합성 저하와 잎의 노화와 더불어 종실의 등숙기간 감소를 유발한다(Farooq *et al.*, 2011). 백강과 조경 두 품종의 등숙시기별 온도상승에 따른 립중 변화를 분석하기 위해 출수 후 15일부터 5일 간격으로 이삭을 채취하여 등숙시기별 립중을 분석하였다. 백강과 조경 두 품종 모두 T0 대비 T3 조건에서 등숙속도가 빨랐으며, 등숙 완료 시기도 대략 5일가량 단축되었다(Fig. 2). 따라서 빵용 밀 생육기간 중 온도상승은 등숙을 촉진하고 등숙 기간을 단축시키나 품종 간 온도에 대한 생리적 반응에서는 차이가 없는 것으로 판단된다.

#### 온도상승에 따른 단백질과 전분 생합성 관련 유전자 발현 변화

밀 생육기간 중 고온 스트레스는 다양한 경로와 관련된 유전자의 발현을 조절한다. 개화 후 고온은 과피 세포벽 신장과 관련된 유전자의 발현을 저해함으로써 종자 무게의 감소를 유발한다(Kino *et al.*, 2020). 등숙 초기와 후기에



**Fig. 3.** Expression profiles of gliadin synthesis-related genes (A), glutenin metabolism-related genes (B) and starch synthesis-related genes (C) grown under the control (T0) and elevated temperature (T3) during grain filling period. Error bars indicate  $\pm$ SD determined from three independent biological replicates.  *$\alpha$ -Gli*, Encoding  $\alpha$ -type gliadin gene;  *$\gamma$ 1Gli*, Encoding  $\gamma$ -type gliadin gene; *Q18* and *Q21*, Encoding  $\omega$ -type gliadin gene; *SPA*, Storage protein activator; *PBF*, Prolamin-box binding factor; *GluDx*, High molecular weight glutenin subunit; *GluDy*, High molecular weight glutenin subunit; *GBSSI*, Granule-bound starch synthase I; *ISA-I*, Isoamylase; *SSI*, Soluble starch synthase I; *SBEII*, Starch-branching enzyme II.

고온 민감성 품종 대비 고온 저항성 품종에서 발현이 증가 되는 유전자군이 확인되었고(Rangan *et al.*, 2020), genome-wide 연구를 통해 고온과 건조 스트레스 시 발현에 변화를 보이는 열 충격 단백질(HSP, heat shock protein) 관련 유전자와 전사 인자 관련 유전자들이 확인되었다(Kumari *et al.*, 2020). 또한 고온 스트레스는 종자 발달 단계에서 전분 생합성 경로, 전분 이동, 전사 인자 그리고 저장 단백질 관련 유전자 발현 등을 다중 경로를 통해 조절한다고 알려져 있다(Chunduri *et al.*, 2021). 글리아딘을 암호화하는 유전자 중  $\gamma$ -와  $\omega$ -type 유전자는 *Gli-1* (Metakovsky *et al.*, 2006),  $\alpha$ -type 유전자는 *Gli-2* 유전자좌(Masci *et al.*, 2002)에 존재한다. 글루테닌 합성에 관여하는 유전자는 *Glu-D1Dx2*와 *Glu-D1Dx12*가 있으며, 글루텐 단백질 응집에 관여하는 유전자는 *PDIL2-1*, *PPIase* 및 *SUMO1*, 종자 발달 동안 전사 인자로 기능하는 *PBF*, *SPA* 및 *GAMYb* 유전자가 있다(Song *et al.*, 2020). 전분은 포도당-1-인산으로부터 5가지 유형의 대사 과정 유전자의 조절을 통해 합성된다: ADP-glucose pyrophosphorylase (AGPase), starch synthase (granule-bound starch synthase, GBSS; soluble starch synthase, SS), starch-branching enzyme (SBE), starch-debranching enzymes (DBEs) (isoamylase, ISA; pullulanase, PUL), 그리고 starch-degrading enzymes (starch phosphorylase, Pho; starch-disproportionating enzyme, DPE;  $\alpha$ - and  $\beta$ -amylases) (Singh *et al.*, 2015).

종실 등숙시기별 온도상승에 따른 저장단백질과 전분 합

성 및 대사 관련 유전자의 발현을 분석하기 위해 real-time RT-PCR을 수행하였다(Fig. 3). 글리아딘 생합성 관련 유전자인  *$\alpha$ -Gli* ( $\alpha$ -type),  *$\gamma$ 1Gli* ( $\gamma$ -type)과 *Q18*, *Q19* ( $\omega$ -type)의 발현 분석 결과, 백강과 조경 두 품종에서 발현양과 발현양상이 약간의 차이는 보이지만, T0 조건에서는 출수 후 15일부터 40일까지 발현이 증가하다 출수 후 45일에는 발현이 거의 되지 않았다. 반면 T3 조건에서는 출수 후 45일에도 발현이 높게 유지됨을 확인하였다(Fig. 3A). 다음으로 종자 발달과정 중 전사 인자로 글루테닌 대사에 관여하는 유전자인 *SPA*와 *PBF*, 고분자 글루테닌 생합성에 관여하는 유전자 *GluDx*와 *GluDy*의 온도상승에 따른 발현 변화를 분석하였다. 백강과 조경 두 품종에서 발현 정도와 양상에 차이는 보이나 T0 조건에서 출수 후 15일부터 40일까지 발현이 증가하였고 출수 후 45일에는 발현이 거의 되지 않았다. 반면 T3 조건에서는 T0 조건에 비해 발현양은 낮지만 출수 후 45일까지 발현이 유지되어(Fig. 3B) 글리아딘 합성 관련 유전자와 유사한 발현 양상을 보였다. 전분 합성 관련 유전자인 *GBSSI*, *ISA-I*, *SSI*와 *SBEII*는 백강과 조경 두 품종에서 발현 양상의 차이는 보이나 등숙기 동안 T3 조건과 비교하여 T0 조건에서 전반적으로 높은 발현양을 보여(Fig. 3C) 글리아딘과 글루테닌 생합성 및 대사 관련 유전자 발현과는 다른 경향을 보였다. 온도상승 시 백강과 조경 두 품종에서 단백질 함량이 증가하고 총 전분 함량은 감소하였는데(Table 3), 이러한 결과는 온도상승 시 단백질 합성

은 증가하고 전분 합성은 감소한다는 기존의 연구결과와 일치한다(Spiertz *et al.*, 2006). 이러한 결과들을 토대로 온도상승에 따라 글리아딘과 글루테닌 합성 및 대사 관련 유전자의 발현 증가로 인해 단백질 함량이 증가하고, 전분 합성 관련 유전자의 발현 감소로 인해 총 전분 함량이 감소했을 것으로 판단된다.

## 적 요

본 연구에서는 온도상승에 따른 국내산 빵용 밀의 수량과 품질 변화 연구를 위해 TGT을 이용하여 생육기간 중 정상 온도 대비 1-3°C 증가한 조건에서 수량구성요소와 수량 그리고 밀가루 품질 및 분자생리적 요인을 분석함으로써 밀 생육기 전반에 미치는 온도상승의 영향을 연구하였고, 연구 결과는 다음과 같다.

1. 밀 생육기간 중 평균온도가 1°C 상승함에 따라 백강과 조경 두 품종 모두 출수기는 3일 정도 단축되었고, 일수립수가 감소하였으며, 온도가 상승함에 따라 수량이 감소하였다.
2. 밀가루 품질 분석 결과 아밀로스와 회분 함량은 백강과 조경 두 품종 모두 온도상승에 의한 영향을 받지 않았으나, T0 조건 대비 T3 조건에서 단백질 함량은 증가하였고 총 전분 함량은 감소하였으며,
3. 등숙기 중 글리아딘과 글루테닌 합성 및 대사 관련 유전자 발현 분석 결과 백강과 조경 두 품종 모두 종자 발달 후기에서 T0 대비 T3 조건에서 발현양이 높았으며, 전분 합성 관련 유전자 발현양은 빠르게 감소하였다.
4. TGT을 이용한 국내산 빵용 밀의 생육기 전반에 미치는 온도상승이 수량과 품질에 영향을 미쳤으며, 관련 유전자 발현 분석은 향후 기후변화 대응을 위한 기초 자료로 활용할 수 있을 것이다.

## 사 사

본 연구는 농촌진흥청 기관 과제(세부과제명: 빵용 밀의 생육기간 온도차이에 의한 품질 변화 구명, 과제 번호: PJ 014285022022)의 지원으로 수행되었습니다.

## 인용문헌(REFERENCES)

Acevedo, E., P. Silva, and H. Silva. 2002. Wheat growth and physiology. Food and agriculture organization. pp. 39-70.

Altenbach, S. B., F. M. DuPont, K. M. Kothari, R. Chan, E. L. Johnson, and D. Lieu. 2003. Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in a US spring wheat. *J. Cereal Sci.* 37 : 9-20.

American Association of Cereal Chemists International. 2010. Approved methods of analysis, 11th Ed. Methods 08-01.01, 26-31.01, 44-15.02, 54-40.02, 54-60.01, 55-40.01, 41756-70.01 Available online from: <https://www.cerealsgrains.org/resources/methods/Pages/default.aspx>.

Baik, B.-K. 2010. Effects of flour protein and starch on noodle quality. *Asian Noodles: Science, technology, and processing*. Hou, G. G. (Ed.) pp. 261-284.

Batts, G. R., T. R. Wheeler, J. I. L. Morison, R. H. Ellis, and P. Hadley. 1996. Developmental and tillering responses of winter wheat (*Triticum aestivum*) crops to CO<sub>2</sub> and temperature. *J. Agr. Sci.* 127(1) : 23-35.

Bergkamp, B., S. M. Impa, A. R. Asebedo, A. K. Fritz, and S. V. Krishna Jagadish. 2018. Prominent winter wheat varieties response to post-flowering heat stress under controlled chambers and field based heat tents. *Field Crop Res.* 222 : 143-152.

Chunduri, V., A. Kaur, S. Kaur, A. Kumar, S. Sharma, N. Sharma, P. Singh, P. Kapoor, S. Kaur, A. Kumari, J. Roy, J. Kaur and M. Garg. 2021. Gene expression and proteomics studies suggest an involvement of multiple pathways under day and day-night combined heat stresses during grain filling in wheat. *Front. Plant Sci.* 12 : 660446.

Dias, A. S. and F. C. Lidon. 2009. Evaluation of grain filling rate and duration in bread and durum wheat under heat stress after anthesis. *J. Agron. Crop Sci.* 195 : 137-147.

Dwivedi, S. K., S. Basu, S. Kumar, G. Kumar, V. Prakash, S. Kumar, J. S. Mishra, B. P. Bhatt, N. Malviya, G. P. Singh, and A. Arora. 2017. Heat stress induced impairment of starch mobilisation regulates pollen viability and grain yield in wheat: Study in eastern indo-gangetic plains. *Field Crops Res.* 206 : 106-114.

FAO. FAOSTAT. 2018. Food and agriculture organization of the united nations. pp. 1-2.

Farooq, M., H. Bramley, J. A. Palta, and K. H. Siddique. 2011. Heat stress in wheat during reproductive and grain-filling phases. *Crit. Rev. Plant Sci.* 30 : 491-507.

Fischer, R. A. and O. R. Maurer. 1976. Crop temperature modification and yield potential in a dwarf spring wheat. *Crop Sci.* 16(6) : 855-859.

Fontana, G., A. Toreti, A. Ceglar, and G. D. Sanctis. 2015. Early heat waves over Italy and their impacts on durum wheat yields. *Nat. Hazards Earth Syst. Sci.* 15 : 1631-1637.

Gupta, N. K., S. Agarwal, V. P. Agarwal, N. S. Nathawat, S. Gupta, and G. Singh. 2013. Effect of short-term heat stress on growth, physiology and antioxidative defence system in wheat seedlings. *Acta Physiol. Plant* 35 : 1837-1842.

Hadley, P., G. R. Batts, R. H. Ellis, L. Morlson, S. Pearson, and T.

- R. Wheeler. 1995. Temperature gradient chambers for research on global environment change. II. A twin-wall tunnel system for low-stature, field-grown crops using a split heat pump. *Plant Cell Environ.* 18 : 1055-1063.
- Hansen, J., M. Sato, and R. Ruedy. 2012. Perception of climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109 : 14726-14727.
- Hinton, J. J. C. 1959. The distribution of ash in the wheat kernel. *Cereal Chem.* 36 : 19-31.
- Horie, T., H. Nakagawa, J. Nakano, K. Hamotanl, and H. Y. Kim. 1995. Temperature gradient chambers for research on global environment change III A system designed for rice in Kyoto, Japan. *Plant Cell Environ.* 18 : 1064-1069.
- Jeong, H. -Y., I. -B. Choi, S. -H. Ahn, W. -H. Hwang, J. -H. Jeong, H. -S. Lee, J. -T. Yun, and K. -J. Kim. 2018. Evaluation of wheat growth and yield change in high temperature conditions of greenhouse. *J. Korean Soc. Int. Agric.* 30(2) : 134-144.
- Khan, A., M. Ahmad, M. Ahmed, and M. Iftikhar Hussain. 2020. Rising atmospheric temperature impact on wheat and thermotolerance strategies. *Plants (Basel)* 10(1) : 43.
- Kino, R. I., T. K. Pellny, R. A. Mitchell, A. Gonzalez-Uriarte, and P. Tosi. 2020. High post-anthesis temperature effects on bread wheat (*Triticum aestivum* L.) grain transcriptome during early grain-filling. *BMC Plant Biol.* 20 : 170.
- Kumari, A., R. R. Kumar, J. P. Singh, P. Verma, G. P. Singh, V. Chinnusamy, S. Praveen, and S. Goswami. 2020. Characterization of the starch synthase under terminal heat stress and its effect on grain quality of wheat. *Biotech.* 10(12) : p. 531.
- Li, D. 2013. Proteins from land plants-potential resources for human nutrition and food security. *Trends Food Sci. Tech.* 32(1) : 25-42.
- Li, R., L. Hou, A. Zhang, Y. Lu, W. Song, W. Tadesse, X. Wang, M. Liu, W. Zheng, and S. Xu. 2018. Heat stress in filling stage confers distinct effect on starch granules formation in different thermotolerant wheat accessions. *Pak. J. Bot.* 50 : 913-920.
- Liu, P., W. Guo, Z. Jiang, H. Pu, C. Feng, X. Zhu, Y. Peng, A. Kuang, and C.R. Little. 2011. Effects of high temperature after anthesis on starch granules in grains of wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Agric. Sci.* 149(2) : 159-169.
- Masci, S., L. Rovelli, D. D. Kasarda, W. H. Vensel, and D. Lafiandra. 2002. Characterisation and chromosomal localisation of C-type low-molecular-weight glutenin subunits in the bread wheat cultivar Chinese Spring. *Theor. Appl. Genet.* 104 : 422-428.
- Mahdavi, S., A. Arzani, S. A. M. M. Maibody, and A. A. Mehrabi. 2021. Photosynthetic and yield performance of wheat (*Triticum aestivum* L.) under sowing in hot environment. *Acta Physiol. Plant* 43 : 106.
- Metakovsky, E. V., G. P. Branlard, and R. A. Graybosch. 2006. Gliadins of common wheat: polymorphism and genetics. In *Gliadin and glutenin: the unique balance of wheat quality.* pp. 35-84.
- Mueller, B., M. Hauser, C. Iles, R. H. Rimi, F. W. Zwiars, and H. Wan. 2015. Lengthening of the growing season in wheat and maize producing regions. *Weather Clim. Extrem* 9 : 47-56.
- Nuttall, J. G., K. M., Barlow, A. J. Delahunty, B. P. Christy, and G. J. O'Leary. 2018. Acute high temperature response in wheat. *Agron. J.* 110 : 1296-1308.
- Rangan, P., A. Furtado, and R. Henry. 2020. Transcriptome profiling of wheat genotypes under heat stress during grain-filling. *J. Cereal Sci.* 91 : 102895.
- Rural Development Administration (RDA). 2012. *Agricultural science and technology of analysis based on research (I).* pp. 315-374.
- Sharma, A., S. Garg, I. Sheikh, P. Vyas, and H. S. Dhaliwa. 2020. Effect of wheat grain protein composition on end-use quality. *J. Food Sci. Technol.* 57(8) : 2771-2785.
- Singh, A., P. Kumar, M. Sharma, R. Tuli, H. S. Dhaliwal, A. Chaudhury, D. Pal, and J. Roy. 2015. Expression patterns of genes involved in starch biosynthesis during seed development in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Mol. Breeding* 35 : 184.
- Sofield, I., L. T. Evans, M. G. Cook, and I. F. Wardlaw. 1977. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.* 4 : 785-797.
- Song, L., L. Li, L. Zhao, Z. Liu, T. Xie, and X. Li. 2020. Absence of *Dx2* at *Glu-d1* locus weakens gluten quality potentially regulated by expression of nitrogen metabolism enzymes and glutenin-related genes in wheat. *Int. J. Mol. Sci.* 21(4) : 1383.
- Spiertz, J. H. J., R. J. Hamer, H. Xu, C. Primo-Martin, C. Don, and P. E. L. van der Putten. 2006. Heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.): Effects on grain growth and quality traits. *Eur. J. Agron.* 25(2) : 89-95.
- Tahir, I. S. A., N. Nakata, A. M. Ali, H. M. Mustafa, A. S. I. Saad, K. Takata, N. Ishikawa, and O. S. Abdalla. 2006. Genotypic and temperature effects on wheat grain yield and quality in a hot irrigated environment. *Plant Breed.* 125 : 323-330.
- Tao, Z., X. Chang, D. Yang, Y. Wang, S. Ma, Y. Yang, and G. Zhao. 2018. Effects of sulfur fertilization and short-term high temperature on wheat grain production and wheat flour proteins. *Crop J.* 6(4) : 413-425.
- Wheeler, T. R., G. R. Batts, R. H. Ellis, P. Hadley, and J. I. L. Morison. 1996. Growth and yield of winter wheat (*Triticum aestivum*) crops in response to CO<sub>2</sub> and temperature. *J. Agr. Sci.* 127(1) : 37-48.
- Williams, P. C., F. D. Kuzina, and I. Hlynka. 1970. A rapid colorimetric procedure for estimating the amylose content of starches and flours. *Cereal Chem.* 47 : 411-421.