

저산소 조건하에서 맥류 유묘의 근생장 및 혐기발효 효소의 반응

박명렬* · 임정현* · 유남희** · 권인숙*** · 김정곤**** · 최경구*** · 윤성중***†

*전북대학교 생물자원과학부, **전북대학교 농업과학기술연구소, ***한일장신대학교,
****작물과학원 호남농업연구소

Effects of Hypoxia on Root Growth and Anaerobic Fermentative Enzymes in Winter Cereal Seedlings

Myoung Ryoul Park*, Jeong Hyun Lim*, Nam Hee Yoo**, In Sook Kwon***, Jung Gon Kim****, Kyung Gu Choi***, and Song Joong Yun***†

*Division of Biological Resources Sciences, and

**Institute of Agricultural Science and Technology, Jeonju 561-756, Korea

***Hanil Univ. and Presbyterian Theological Seminary, Wanju 565-832, Korea

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

ABSTRACT : Wet-injury often occurs in upland cereals growing in the paddy field due to oxygen deficiency in the rhizosphere caused by excessive water in the soil. Under hypoxia, energy metabolism is diminished causing non-reversible damage to root cells. This study was conducted to investigate effects of hypoxia on root growth and enzymes involved in the fermentative energy metabolism in upland cereals including barley, wheat, rye and triticale. Young seedlings were subject to hypoxia for up to 7 days. Root fresh weight and dry weight were decreased significantly by hypoxia for 5 to 7 days in all cereal seedlings. Root growth retardation under hypoxia was lowest in barley. Hypoxia-induced increases in activity and isozyme expression of alcohol dehydrogenase (ADH) and lactate dehydrogenase (LDH) were commonly observed in roots of all cereal seedlings. The inherent ADH activity levels were higher in barley but the hypoxia-induced increases in ADH activities were lowest in barley than other cereals. The inherent LDH activity levels were lower in barley and the hypoxia-induced increases in LDH activities were lower in barley than other cereals. The results suggest the importance of the rapid enhancement of fermentative enzyme systems for increased tolerance to hypoxia.

Keywords: cereal, fermentative enzyme, hypoxia, root growth

우리나라에서 맥류 재배 시 발생하는 습해(濕害)는 맥류의 수량과 생산물의 품질을 저하시키는 주요 원인이다. 최근 기상이변의 발생빈도가 점차 높아지고 맥류의 답리작 재배면적

이 증가하면서 습해 피해가 증가하고 있다.

토양이 과습하면 근권이 혐기화하여 산소부족을 초래한다. 산소부족 조건에서는 혐기 호흡이 진행되고 탄수화물의 발효 과정을 통한 산화에 의해 젖산과 알코올 그리고 소량의 에너지가 생성된다(Thomson *et al.*, 1989). 따라서 식물의 혐기조건에 대한 내성은 解糖과정과 혐기발효과정의 효율(Hole *et al.*, 1992) 및 세포 내 적정 pH 조절 능력(Roberts *et al.*, 1985)과 밀접한 관계가 있다. 혐기조건에서 진행되는 알코올 발효는 pyruvate decarboxylase(PDC)에 의한 pyruvate의 탈탄산과 alcohol dehydrogenase(ADH)의 작용에 의해 ethanol을 생성한다. 한편, 젖산 발효과정에서는 lactate dehydrogenase(LDH)의 작용에 의해 pyruvate가 lactate로 환원된다. 보리 유묘에서도 혐기조건에 의한 ADH와 LDH의 활성 증가가 보고되었다(Choi *et al.*, 2004). 결과적으로 식물이 혐기적 조건에 처하게 되면 ethanol이나 lactate의 체내 함량이 증가한다(Bray, 2000).

또한, 혐기조건에서는 xanthine oxidase, peroxidase, lipoxygenase, amino acid oxidase, glucose oxidase 등의 작용에 의해 superoxide anion radical($\cdot O_2^-$), hydrogen peroxide (H_2O_2), hydroxyl radical($\cdot OH$) 등 반응성이 높은 유해한 활성 산소종(reactive oxygen species, ROS)의 생성이 증가한다. 혐기조건에서의 ROS의 증가는 보리와 밀에서도 관찰되었다(Biemelt *et al.*, 2000; Kalashnikov *et al.*, 1994).

따라서 세포가 혐기조건에 처하게 되면 대사활성 저하에 의한 에너지와 중간대사 산물의 부족, 그리고 ROS에 의한 세포 구성성분의 산화와 기능 저하에 의해 생리적 장애와 세포사멸이 조장되어(Inze & Van Motagu, 1995) 습해가 발생하게 된다.

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

<Received November 26, 2005>

한편, 맥류의 습해 저항성은 맥종 간에 상당한 차이가 있으며, 밀과 호밀은 보리에 비하여 습해 저항성이 높다(하, 2000). 맥종 간에 존재하는 상이한 내습성 정도는 각 맥종의 습해 발생 조건에서의 세포내 활성과 대사적응 능력과 관련된 내습성 기작에 의해 결정된다. 그러나 맥종 간 내습성 기작에 대한 비교연구 결과는 찾아 보기 어렵다. 따라서 본 연구에서는 습해 저항성 정도가 다른 보리, 밀, 호밀, 트리티케일 등의 혐기조건에 대한 근생장 및 에너지 획득과정 효소의 반응특성을 분석하여 맥류의 습해 저항성 기작의 일부를 해명하고자 하였다.

재료 및 방법

식물재료

공시품종으로는 내한쌀보리, 두원찰쌀보리, 은파밀, 탐동밀, 울호밀, 팔당호밀, 수원 24호(트리티케일)를 사용하였다. 종자는 차아염소산나트륨(sodium hypochlorite, Duksan, Korea) 1% 용액에 20분 진탕하여 소독한 다음, 증류수로 수회 세척하고, 발아 접시에 치상하여 20 °C 배양상에서 16시간 배양하여 발아시켰다. 발아된 종자를 양액재배 용 포트에 옮겨 심고, 1.5엽기 식물체로 생육시켜 실험에 사용하였다. 배양액은 전작물 용 木村氏 양액(北條良夫, 1985)을 개량하여 사용하였다.

혐기처리 및 생육 조사

호기상태에서 재배한 1.5엽기 유묘에 대해 1, 3, 5, 7일간 혐기처리를 실시하였다. 혐기처리는 질소가스(N₂)를 0.25 kg f/cm² L/min으로 통기시켜 배양액의 용존산소 농도를 1.5-2 ppm으로 조절하여 실시하였다. 배양액의 용존산소 농도는 용존산소 측정기(dissolved oxygen meter, Model #52CE, Yellow Springs, USA)를 이용하여 매일 1회 측정하였다. 대조처리는 공기를 통기시켜 용존산소 농도를 9-10 ppm으로 조절하였다(Choi *et al.*, 2004). 혐기처리 일자별 공시 품종의 근생체중과 근건물중을 상법에 따라 조사하였다. 엽록소 함량은 엽록소 측정기(SPAD, Minolta, USA)를 이용하여 측정하였다.

효소활성 검정 및 동위효소 분석

Alcohol dehydrogenase(E.C. 1.1.1.1; ADH)와 lactate dehydrogenase (E.C. 1.1.1.27; LDH) 추출액은 50 mM Tris/HCl(pH 8.0), 10 mM sodium borate, 5 mM dithiothreitol (DTT), 15% glycerol, 그리고 5 mg/mL bovine serum albumin (BSA)이 포함된 완충용액을 이용하여 준비하였다. 단백질 정량용 추출액은 BSA를 제외하였다. 시료균질액을 4 °C에서 12000 g로 20분간 원심분리하였고, 그 상정액을 제염칼럼(Microcon YM-10, Amicon, USA)을 이용하여 제염하였다

(Bouny & Saglio, 1996). 효소추출액의 단백질 함량은 Bradford법(Bradford, 1976)을 이용하여 측정하였다.

ADH와 LDH 활성은 25 °C에서 100 mM Tricine(pH 7.6)를 이용하여 분석하였다. β-Nicotinamide adenine dinucleotide (NAD)의 환원과 산화는 340 nm에서 측정하였다(Bouny & Saglio, 1996). ADH의 반응용액의 조성은 0.4 mM NAD와 100 mM ethanol이었다. 반응은 ethanol의 첨가에 의해 시작하였다(Bouny & Saglio, 1996). LDH의 반응용액의 조성은 100 mM pyrazole, 10 mM potassium cyanide(KCN), 0.2 mM reduced β-nicotinamide adenine dinucleotide(NADH), 그리고 12 mM pyruvate이었다. 이 방법은 pyrazole이 pyruvate decarboxylase(PCD)와 ADH의 반응을 억제하는 조건에서 pyruvate가 lactate로 변화되는 양을 측정하는 것으로 pyruvate의 첨가에 의해 반응을 시작하였다(Bouny & Saglio, 1996).

ADH 동위효소는 10% glycerol을 첨가한 비변성 polyacrylamide gel(8% T, 3% C)을 이용하여 4 °C에서 150V로 11시간 동안 분리하였다. 활성염색은 30 °C의 50 mM Tris-HCl(pH8.0), 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 용액에서 1시간 동안 실시하였다(Ricard *et al.*, 1998). LDH 동위효소는 10% glycerol을 첨가한 비변성 polyacrylamide gel(8% T, 3% C)을 이용하여 4 °C에서 150 V로 11시간 동안 분리하였다. 활성염색은 30 °C의 50 mM Tris-HCl(pH8.0), 0.02%(w/v) NAD, 0.2%(w/v) lactic acid, lithium salt, 0.02%(w/v) NBT, 0.004%(w/v) PMS이 포함된 용액에서 1시간 동안 실시하였다(Ricard *et al.*, 1998).

결 과

혐기조건에 대한 뿌리생육 및 엽록소 함량 반응

모든 맥종의 뿌리 생육은 혐기조건에서 감소하였다. 뿌리의 생체중은 혐기조건에서 감소하였으며 감소반응 양상과 정도는 맥종에 따라 다소 상이하였다. 7일간의 혐기처리에 의한 생체중의 감소는 보리에서 15%로 가장 작았으며 트리티케일에서 40%로 가장 컸다. 밀과 호밀의 감소정도는 30% 정도로 비슷하였다. 각 맥종내 품종간의 감소정도는 큰 변이를 보이지 않았다(Fig. 1).

뿌리의 건물중도 생체중과 유사하게 혐기조건에서 감소하였다. 혐기처리 7일 후 뿌리 건물중의 감소정도는 보리가 20%, 밀과 호밀이 약 22%, 트리티케일이 44%였다. 건물중의 경우도 생체중과 유사하게 각 맥종내 품종간의 감소정도의 변이는 크지 않았다(Fig. 1).

엽록소 함량은 혐기조건에서 모든 맥종에서 평균 10% 감소하였다. 밀의 경우를 제외하고는 맥종내 품종간 차이는 크지 않았다(Fig. 2).

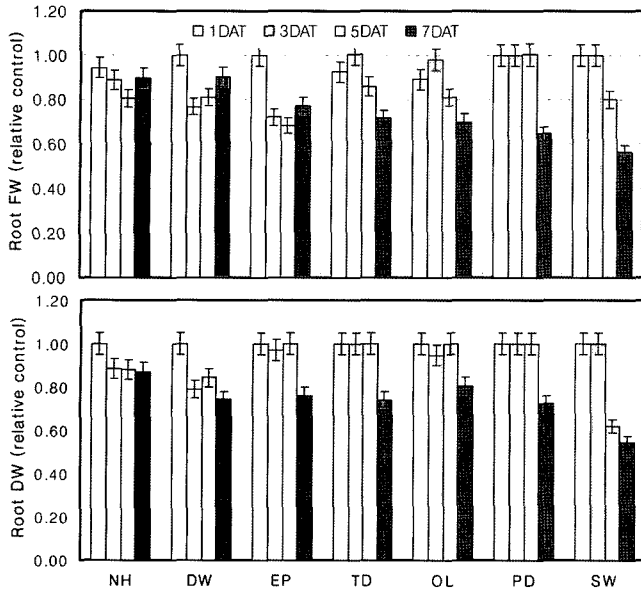


Fig. 1. Growth of barley, wheat, rye, and triticale seedlings roots under hypoxia. Root fresh weight (FW) and dry weight (DW) under hypoxia relative to those under control condition. Hypoxia (1 ppm of dissolved oxygen) was induced by purging the culture solution with nitrogen gas (N₂) for 1, 3, 5 and 7 days, respectively. NH, Naehanssal-bori; DW, Doowonchapssal-bori; EP, Eunpa-mil; TD, Tapdong-mil; OL, Ol-homil; PD, Paldal-homil; SW, Suwon 24.

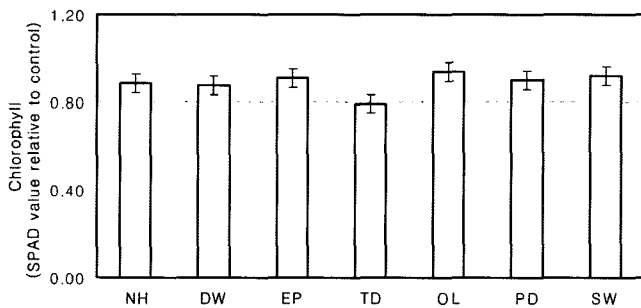


Fig. 2. Decrease in chlorophyll content of barley, wheat, rye, and triticale seedlings under hypoxia for 5 days. Chlorophyll contents were measured with chlorophyll meter (SPAD, Minolta, USA) and expressed relative to the control treatments of each variety. Hypoxia (1 ppm of dissolved oxygen) was induced by purging the culture solution with nitrogen gas (N₂). NH, Naehanssal-bori; DW, Doowonchapssal-bori; EP, Eunpa-mil; TD, Tapdong-mil; OL, Ol-homil; PD, Paldal-homil; SW, Suwon 24.

혐기발효대사 효소

ADH 활성은 호기조건에서는 보리가 다른 맥종 보다 높았다. 밀, 호밀, 트리티케일의 ADH활성은 보리의 ADH활성의 약 76, 46, 17% 수준이었다. 각 맥종내 품종별 활성 수준은 유사하였다. ADH 활성은 5일간의 혐기처리에 의해 모든 맥

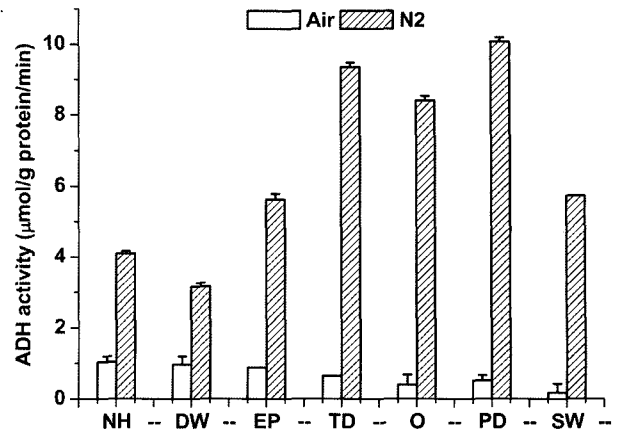


Fig. 3. Activities of ADH in the roots of barley, wheat, rye, and triticale seedlings under hypoxia. Hypoxia (1 ppm of dissolved oxygen) was induced by purging the culture solution with nitrogen gas (N₂) for 5 days. Air, air-purged control. NH, Naehanssal-bori; DW, Doowonchapssal-bori; EP, Eunpa-mil; TD, Tapdong-mil; O, Ol-homil; PD, Paldal-homil; SW, Suwon 24.

Barley		Wheat		Rye		Triticale	
NH	DW	EP	TD	O	PD	SW	
C	N	C	N	C	N	C	N



Fig. 4. Isozyme profiles of ADH in the roots of barley, wheat, rye, and triticale seedlings under hypoxia. Hypoxia (1 ppm of dissolved oxygen) was induced by purging the culture solution with nitrogen gas (N) for 5 days. C, air-purged control. NH, Naehanssal-bori; DW, Doowonchapssal-bori; EP, Eunpa-mil; TD, Tapdong-mil; O, Ol-homil; PD, Paldal-homil; SW, Suwon 24.

종에서 크게 증가하였는데, 보리, 밀, 호밀, 트리티케일이 대조 대비 각각 2.6, 9.4, 19.1, 31.0배 증가하였다(Fig. 3). 따라서 혐기처리 5일 후의 ADH활성은 밀, 호밀, 트리티케일이 보리 보다 각각 2.0, 2.5, 1.6배 높았다.

ADH 동위효소의 조성은 맥종 간에 매우 상이하였으나 맥종 내 품종간에는 동일하였다. 호기조건에서 주요 동위효소 수는 보리, 밀, 호밀, 트리티케일이 각각 3종, 3종, 1종, 5종이었다. ADH 동위효소의 양상은 혐기처리에 의해 모든 맥종에서 현저히 변화하였다. 호기조건에서 발현되는 주요 동위효소의 활성이 증가하고 호기조건에서는 발현되지 않는 동위효소의

발현이 뚜렷이 유도되었다. 그 결과 혐기조건에서의 ADH 총 동위효소 수는 보리와 호밀이 6종, 밀과 트리티케일이 각각 7종과 9종이었다(Fig. 4).

호기조건에서 LDH활성은 맥종 간에 다소의 차이를 보였으며 보리와 트리티케일은 비슷한 수준이었고 밀과 호밀은 보리보다 각각 60%와 70% 높았다. LDH 활성은 5일간의 혐기처리에 의해 모든 맥종에서 증가하였으며, 대조대비 활성증가 정도는 보리, 밀, 호밀, 트리티케일이 각각 35%, 20%, 34%, 54%로 맥종간에 큰 차이를 보이지 않았다(Fig. 5). 따라서 혐

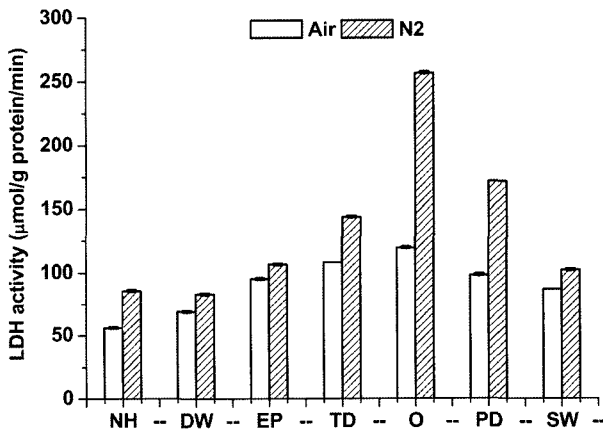


Fig. 5. Activities of LDH in the roots of barley, wheat, rye, and triticale seedlings under hypoxia. Hypoxia (1 ppm of dissolved oxygen) was induced by purging the culture solution with nitrogen gas (N₂) for 5 days. Air, air-purged control. NH, Naehanssal-bori; DW, Doowonchapssal-bori; EP, Eunpa-mil; TD, Tapdong-mil; O, Ol-homil; PD, Paldal-homil; SW, Suwon 24.

Barley		Wheat		Rye		Triticale	
NH	DW	EP	TD	O	PD	SW	
C	N	C	N	C	N	C	N



Fig. 6. Isozyme profiles of LDH in the roots of barley, wheat, rye, and triticale seedlings under hypoxia. Hypoxia (1 ppm of dissolved oxygen) was induced by purging the culture solution with nitrogen gas (N₂) for 5 days. C, air-purged control. NH, Naehanssal-bori; DW, Doowonchapssal-bori; EP, Eunpa-mil; TD, Tapdong-mil; O, Ol-homil; PD, Paldal-homil; SW, Suwon 24.

기처리 조건에서의 맥종간 상대적 활성 수준은 호기조건에서와 큰 차이를 보이지 않았다.

LDH 동위효소는 모든 맥종에 주요 동위효소 1종과 소수의 미소동위효소가 존재하였다. 혐기조건에 의해 모든 동위효소의 발현이 증가하였다(Fig. 6).

고찰

뿌리생육 및 엽록소 함량 반응

맥류의 유묘기 습해는 산소결핍에 의한 뿌리의 생장 및 기능 저하에 의해 나타난다(하, 2000). 본 실험에서도 유묘기 혐기조건에 의해 모든 맥종의 뿌리 생체중과 건물중이 감소하였다. 그러나 감소 정도는 내습성이 약한 보리가 내습성이 강한 밀과 호밀보다 낮았다. 혐기조건에서의 뿌리 생육 반응을 맥종간에 비교 분석한 결과가 보고된 바 없어 본 연구 결과와의 비교 평가가 불가한 실정이다. 그러나 본 연구 결과는 혐기조건에서의 유묘기 뿌리 생육의 양적 저해 정도가 내습성과 밀접하게 관련되어 있지 않을 가능성을 제시하고 있다. 즉, 혐기조건에서의 맥류 유묘 뿌리의 기능 특성과 더불어 뿌리생장의 다소간의 가소성이 내습성 증진에 기여할 수 있을 가능성이 있는 것으로 생각된다.

혐기조건에 의해 뿌리의 생육 및 기능 장애가 발생하면 지상부의 생리적 장애가 초래된다. 습해 발생에 따른 지상부 생리장애의 대표적 증상의 하나는 엽록소의 감소이다(하, 2004). 본 연구에서도 혐기조건에 의해 모든 맥종에서 엽록소 함량이 감소하였다. 그러나 엽록소 감소 정도는 맥종의 일반적 내습성 정도와 밀접한 관계를 보이지 않았다. 이러한 결과는 내습성의 양적 형질적 특성과 다른 형질간의 상호 관련성이 생육 시기에 따라 다소 상이할 수 있기 때문일 것으로 생각된다.

혐기발효대사 효소 활성

호기적 생물이 혐기조건에 처하게 되면 세포 대사에 필요한 에너지를 혐기 발효대사를 통해 생산한다. 혐기대사는 ADH에 의해 촉매되는 알코올 발효와 LDH에 의해 촉매되는 젖산 발효에 의해 진행된다.

본 실험에서 각 맥종의 혐기조건에서의 ADH 활성 증가 정도는 맥종 간에 현저한 차이를 보였으며 보리가 가장 낮았다. 이러한 활성반응의 맥종 간의 차이는 동위효소의 발현 양상과 밀접한 관계를 보였다. Fig. 4에 검출된 각 동위효소의 농도를 스캐너를 이용하여 수치화하여 호기조건에서의 주요 동위효소 활성에 대한 혐기조건에서 새로 유도된 동위효소의 활성 비율을 산출하면 보리, 밀, 호밀, 트리티케일이 각각 0.9, 6.9, 4.6, 4.3이다. 이는 밀, 호밀, 트리티케일은 혐기조건에서만 발현되는 동위효소의 활성이 호기조건과 혐기조건에서 모두 발현되는 동위효소의 활성보다 각각 6.9배, 4.6배 및 4.3배 높음을 뜻한다. 따라서, 내습성이 높은 맥종은 혐기조건에 처

하게 되는 경우 호기조건에서 발현되지 않는 동위효소의 신속한 발현 유도 능력이 높으며, 이러한 능력을 이용하여 혐기조건에서의 에너지 수급을 개선하여 혐기조건에 대한 내성을 증진시키는 것으로 생각된다. 한편, 혐기조건에 의한 LDH의 활성 증가 정도는 모든 맥종에서 유사하였다. 이는 모든 맥종에서 ADH의 혐기조건에 대한 반응이 LDH보다 현저히 민감함을 의미한다. 혐기조건에서의 보리 유묘의 ADH와 LDH의 활성 증가는 동위효소의 발현조절에 의해 나타난다고 보고된 바 있다(Choi *et al.*, 2004).

식물이 혐기조건에서 진행되는 발효반응은 알코올과 젖산 발효과정에 의해 생성되는 성분에 의한 세포질 pH의 변화와 혐기 발효 반응에 관여하는 효소의 최적 pH범위에 의해 조절된다(Davies *et al.*, 1974). LDH는 알칼리성 pH에서 활성을 나타내므로 혐기조건이 유도된 초기에 LDH가 pyruvate를 lactate로 변화시켜 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. 한편, 혐기조건에서의 ethanol 생성은 PDC와 pyruvate dehydrogenase(PDH)의 작용에 의해 조절되는 pyruvate의 농도에 의해 조절될 수 있다(Tadege *et al.*, 1998). 즉, 호기조건에서는 pyruvate가 구연산회로에 의해 이용되므로 세포 내 농도가 낮다. 그러나 혐기조건에서는 구연산회로와 PDH의 활성이 현저히 감소하여 pyruvate의 세포 내 농도가 증가하게 되므로 이에 따라 PDC가 활성화 되어 ethanol이 생성된다. 어느 경우든 혐기조건에서의 ethanol의 생성은 중간대사산물과 에너지의 생성을 가능하게 하여 혐기조건에서의 대사적 적응을 가능하게 하므로 ethanol 생성 경로의 활성 정도는 혐기조건에 대한 적응 능력과 관계된다.

본 연구에서는 모든 맥종에서 혐기조건에 의해 ADH와 LDH의 활성이 동시에 증가하였다. 그러나 그 증가 정도는 ADH가 LDH보다 현저히 높았다. 따라서 맥류에는 혐기조건에서 젖산발효보다 알코올 발효과정이 더 촉진되는 것으로 생각된다. 이는 맥류의 혐기조건에서의 에너지 획득과정이 다른 식물과 유사한 특성을 지내고 있음을 의미한다. 옥수수의 경우, 혐기조건에서 알코올발효 반응을 자극하여 세포질의 산화를 막고 에너지 생산을 진행하는 능력이 내습성과 밀접한 관련이 있는 것으로 알려져 있다(Buchanan *et al.*, 2000).

본 연구의 흥미로운 결과는 혐기조건에서의 ADH 활성 증가 정도는 내습성이 높은 밀과 호밀이 내습성이 낮은 보리보다 매우 높다는 것이다. 그러나 밀의 품종간 비교에서 혐기조건에서의 ADH와 LDH의 활성 정도와 밀 품종의 혐기조건에

대한 저항성 정도 간에는 일정한 관계가 인정되지 않았다(Akhtar *et al.*, 1998). 또한, 쌍자엽 식물인 담배에서 PDC과 다 발현에 의한 ethanol의 생성 증가 정도와 내습성 정도와는 인과관계가 인정되지 않았다(Tadege *et al.*, 1998). 따라서 혐기조건에서 내습성 정도가 높은 밀과 호밀의 혐기발효 대사계의 활성 증가 정도가 현저히 높은 특성은 맥류의 내습성을 비롯한 환경장에 저항성 증진에 결정적인 역할 보다는 보조적인 역할을 수행하고 있을 가능성이 높은 것으로 생각된다.

적 요

본 연구에서는 맥류 습해의 원인인 과습에 의한 근권의 산소부족이 맥류 뿌리의 생장 및 혐기 발효대사 효소(alcohol dehydrogenase, ADH; lactate dehydrogenase, LDH)에 미치는 영향을 조사하였다. 양액재배를 이용하여 1.5엽기 맥류 유묘에 용존산소 1.5-2 ppm 정도의 혐기처리를 1, 3, 5, 7일간 실시하였다. 혐기조건에서 뿌리의 생장은 모든 맥종에서 감소하였으며, 감소 정도는 내습성이 낮은 보리가 내습성이 높은 밀과 호밀보다 낮았다. 정상조건에서 ADH활성은 보리가 LDH활성은 호밀이 가장 높았으나 두 효소 모두 맥종 간의 차이는 크지 않았다. 혐기처리에 의해 ADH와 LDH 활성은 모든 맥종에서 공통적으로 증가하였으며 증가 정도는 호밀과 밀에서 가장 높았고 보리에서 가장 낮았다. 혐기조건에서 이들 효소의 활성증가는 모든 맥종에서 유사하게 항시발현 동위효소의 증가 및 새로운 동위효소의 발현유도에 의해 나타났다. 혐기조건에서 ADH와 LDH 활성 증가 정도는 맥종의 재해저항성과 정의 상관관계가 인정되었다. 이러한 결과는 맥류의 내습성에 혐기 발효계 효소가 관여하고 있음을 의미하는 것으로 판단된다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 국제기술개발사업의 지원으로 수행되었음.

인용문헌

- 北條良夫, 石塚潤彌. 1985. 最新 作物生理學實驗法. 農業技術協會. pp. 385-391.
- Akhtar, J., J. Gorham, R. H. Qureshi, and M. Aslam. 1998. Does tolerance of wheat to salinity and hypoxia correlate with root dehydrogenase activities or aerenchyma formation? *Plant Soil* 201 : 275-284.
- Biemelt, S., U. Keetman, H. P. Mock, and B. Grimm. 2000. Expression and activity of isoenzymes of superoxide dismutase in wheat roots in response to hypoxia and anoxia. *Plant Cell Environ.* 23 : 135-144.
- Bouny, J. and P. H. Saglio. 1996. Glycolytic flux and hexokinase activ-

- ities in anoxic maize root tips acclimated by hypoxic pretreatment. *Plant Physiol.* 111 : 187-194.
- 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.
- Bray, E., J. B. Serres, and E. Weretilnyk. 2000. Responses to abiotic stresses. In *Biochemistry and Molecular Biology* (B.B. Buchanan, W. Gruissem, R.L. Jones eds.). American Soc. Plant Physiol. Rockville, USA.
- Buchanan, B. B., W. Gruissem, and R. L. Jones. 2000. *Biochemistry and molecularbiology of plants*. American Society of Plant Physiologists, pp. 1177-1189.
- Choi, H. R., J. H. Lim, J. G. Kim, K. G. Choi, and S. J. Yun. 2004. Growth and anaerobic glycolysis in barley seedling in response to acute hypoxia. *Kor. J. Crop Sci.* 49 : 522-527.
- Kalashnikov, J. E., T. I. Balakhnia, and D. A. Zakrzhevsky. 1994. Effect of soil hypoxia on activation of oxygen and the system of protection from oxidative destruction in roots and leaves of *Hordeum vulgare*. *Russian J. Plant Physiol.* 41 : 583-588.
- Davies D. D., S. Grego, and P. Kenworthy. 1974. The control of the production of lactate and ethanol by higher plants. *Planta* 118 : 297-310.
- 하용웅. 2000. 보리. *거목문화사*. pp. 282-285.
- 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.
- Inze, D. and M. V. Montagu. 1995. Oxidative stress in plants. *Curr. Opin. Biotechnol.* 6 : 153-158.
- 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. Andenson. 1985. Further evidence that cytoplasmic acidosis is a determinant of flooding intolerance in plants. *Plant Physiol.* 77 : 492-494.
- Tadege, M., R. Brandt, and C. Kuhlemeier. 1998. Anoxia tolerance in tobacco roots: effect of overexpression of pyruvate decarboxylase. *Plant J.* 14 : 327-335.
- Thomson, C. J. and B. J. Atwell. 1989. Analysis of growth components in roots of wheat seedlings exposed to low O₂ concentrations. *Environmental and Experimental Botany.* 29 : 387-389.