

벼 등숙기간중 CO₂ 동화율, 기공전도도 및 수용성 탄수화물 농도의 내생 리듬

현 동 윤

Endogenous Rhythms of CO₂ Assimilation, Stomatal Conductance and Soluble Carbohydrate Concentration during Grain Filling in Rice

Dong Yun Hyun

ABSTRACT : Persistent circadian rhythms in carbon assimilation, stomatal conductance and soluble carbohydrate concentration were investigated during grain filling period in rice plant transferred from a natural photoperiod to constant conditions.

A weak rhythm in photosynthesis, measured as carbon assimilation, and stomatal opening, as conductance to water vapor, with a period of approximately 24-hours, occurred under constant condition. Carbon assimilation and stomatal conductance reached maximum values near noon and minimum values near midnight during the early stage (until 72-hour) after transferring to constant condition, and then the amplitude and phase were changed slowly, the rhythms with little damping, reaching maximum values near midnight and minimum values near noon during 96~120-hours after transferring. However, photosynthesis in plants grown for 14days after anthesis under constant moderate light(day and night) did not oscillated in constant condition unlike plants grown under a cycle of light and darkness.

These phenomenon was observed in soluble carbohydrate concentration in flag leaves as well.

Evidences from several approaches indicate that endogenous rhythms of CO₂ assimilation, stomatal conductance and soluble carbohydrate concentration are closely coupled with each other and particularly important to plants, which depend on the natural day-night cycle as a external signal.

Key words : *Oryza sativa* L., Endogenous rhythm, CO₂ assimilation, Stomatal conductance, Soluble carbohydrate concentration.

등숙기간중 종자내의 전분축적은 잎몸, 잎집 및 줄기에서 진행되는 동화작용에 의존적이며 이는 환경요인 및 영양조건들과 매우 긴밀한 관계를 갖고 있다¹⁵⁾. 동화작용 중에서도 탄소동화작용이 비교적 큰 비중을 차지하고 있으며 탄소동화율은 기

공행동 즉, 기공전도도와 매우 밀접하다는 사실도 밝혀져 있다. 또한 이들에게 직접적으로 영향을 미치는 요인은 빛, 온도, 수증기압 그리고 대기중의 CO₂ 농도이며 이들 요인 중에 빛은 다른 환경요인들 보다 낮기간 중에 변화가 심하고 낮과 밤

의 길이가 명확하게 구분되기 때문에 빛이 작물생장에 중요한 signal로 작용하고 있음을 지적하고 있다.^{3,5,6,10,16)}

Timothy와 Field¹⁶⁾는 낮과 밤(photoperiod)에 대한 작물의 반응을 강남콩을 재료로 하여 내생리듬으로 고찰하였으며 내생리듬은 이들 일장에 의존적이라는 사실 또한 밝혔다.

내생리듬에 관한 보고 중 Huber 등⁷⁾과 Hyun 등⁸⁾은 일중 탄소동화율과 기공행동의 변화, 즉 광합성으로 설명하고 있으나 대체적으로 잠재적인 광합성 능력을 알아 보고자 실시된 것으로 생각되고 그 원인에 관하여는 언급되지 않고 있다. 다만 Timothy와 Field¹⁶⁾에 의하여 광합성의 내생리듬은 기공행동에 의하여 나타나는 현상이며 탄소동화율과 매우 밀접한 관계임을 언급하고 있다. 그러나 이들 내생리듬이 과연 성장과 관계가 있는 것인지에 관하여는 알 수 없다.

따라서 탄소동화율과 기공전도도의 내생리듬이 성장과 관련이 있다면 등속기간중 동화물질전류에 중요한 요인으로 작용할 것으로 생각되고 또한 물질생산면에서도 고려하여야 할 요인으로 판단되어 본 실험을 실시하게 되었다.

材料 및 方法

본 실험은 동진벼를 1993년과 1994년에 걸쳐 5월 1일에 육묘상장에 파종 육묘하여 5월 25일 포트당 한 주씩 이앙하였으며 시비량 및 재배관리는 농촌진흥청 벼 표준재배법에 준하였다.

광도 및 온도는 동화상(1,050cm³)에 부착된 광 및 온도 sensor(Li-6000, U.S.A.)를 한국표준연구원에서 표준치로 조절한 다음 측정하였으며 광도는 PPFD(photosynthetic photon flux density)로 하였다. 생장상(192,000cm³)의 광도는 630±11μmol m⁻² s⁻¹로 온도는 27±0.3℃로 유지하였으며 수증기압은 19±0.8mbar로 하였다. 동화상내의 CO₂ 농도는 gas diluter(GD 600-7474, ADC, U.K.)를 이용하여 측정시 일정한 수준(330±2.4μbar)으로 유지될 수 있게 하였다. 동화상 및 생장상내의 공기유입속도는 다음과 같

이 Poiseuille's equation을 참고로 하여 분당 120ml로 조절하였다.¹⁹⁾

CO₂ 흡수 측정은 출수 후 14일부터 지엽을 대상으로 적외선 가스 분석기(Infra-red gas analyzer, LCA2, U.K.)로 측정하였는데, 동화상을 개방계로 설치한 후 일정한 농도의 CO₂ gas를 공기유입속도에 준하여 동화상내로 흐르게 한 다음 일정한 CO₂농도와 동화상내의 CO₂농도의 차이로 하였다.

탄소동화율과 기공전도도는 다음과 같이 biophysical model¹³⁾에 준하였으며 이에 해당하는 변수값은 data logger(Delta-T, U.K.)를 거쳐 IBM personal computer 486DX2에 data 전송 프로그램을 이용하여 전송한 후 분당 평균값을 계산하였다.

$$CO_2 \text{ assimilation} = \{C_i - [C_e / (P - E_o)]\} \times V$$

C_i: CO₂ partial pressure in air entering cuvette(μbar)

C_e: CO₂ partial pressure in cuvette, Error maximum = 2.0

E_o: Vapour pressure of water of air in cuvette(bar)

P: Atmospheric pressure(bar)

V: Volume of low per unit leaf area(120 ml / min)

$$\text{Stomatal conductance} = 1 / R_s$$

$$R_s = (E_i / E_o - 1) / W - R_b$$

E_i: Saturated vapour pressure at leaf temperature(bar)

E_o: Vapour pressure of air in cuvette(bar)

W: Mass flow of dry air per unit leaf area (mol m⁻² s⁻¹)

$$[(V+P) / (273+t_a)] \times 120.311 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$$

V: Volume flow rate of dry air into cuvette (cm³ s⁻¹)

P : Atmospheric pressure(bar)
 t_a : Air temperature($^{\circ}\text{C}$)
 a : Projected leaf area(cm^2)
 R_b : Boundary layer resistance to water vapour($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

수용성 탄수화물 측정은 주간의 지엽을 12시간 간격으로 액화질소로 고정된 후 -70°C 에 저장하여 분석에 이용하였다. 시료내의 수용성 탄수화물을 추출하기 위하여 Michael⁽¹²⁾법을 참고로 하여 시료 0.25g을 40ml의 0.02N NaOH에 넣은 후 95°C 에서 30분간 가열하였다.

추출된 시료($200\mu\text{l}$)는 곧바로 100mM HepesKOH(pH 7.05), 5mM MgCl_2 , 1mM MgCl_2 , 1mM NADP^+ , 1mM ATP, 5mM DTT, 0.25 unit yeast hexokinase, 1 unit yeast phosphoglucoisomerase, 1.25 unit yeast G6P dehydrogenase, and 16 units yeast invertase가 들어 있는 용액 1ml에 넣은 후 25°C 에서 정확히 30분간 배양시킨 후 340nm에서 흡광도를 측정하였으며 농도계산은 표준 sucrose를 이용하여 산출하였다.

結果 및 考察

동숙기간 중에 벼의 탄소동화율과 기공전도도의 내생리들을 알아보기 위하여 자연환경조건에서 재배된 벼를 개화후 자연상태의 광조건에서 온도를 $27 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ 으로 조절하여 14일간 적응시킨 후 일정한 환경조건(그림 1)으로 옮긴 다음 지엽을 대상으로 이들의 반응을 관찰한 결과 그림 2와 같다.

벼의 탄소동화율은 광조건, 온도, 수증기압 및 CO_2 농도가 일정한데도 불구하고 시간이 경과함에 따라 약 24시간을 1주기로 하여 일정한 진폭으로 변화되었으나 72시간이 경과할 때 쯤부터 진폭은 점차적으로 줄어 들었으며, 또한 탄소동화율의 최고 최저 시각은 초기에는 각자 정오와 한밤중에 나타났으나 점차 지연되어 96시간부터 120시간 때 최저가 정오에 최고가 한밤중에 나타났다. 이

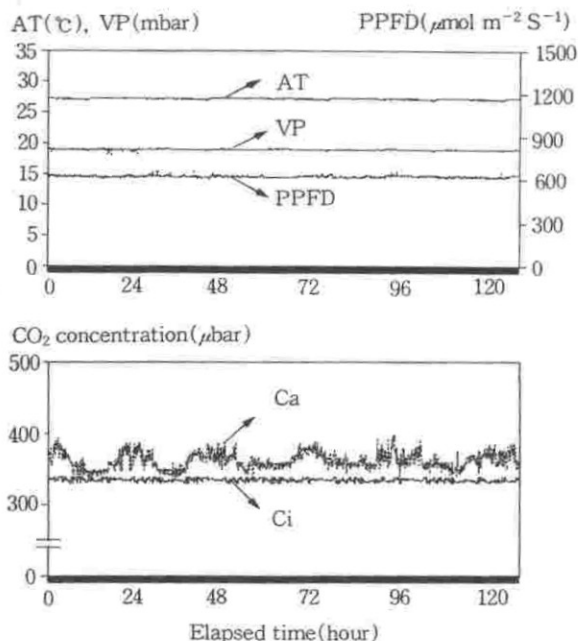


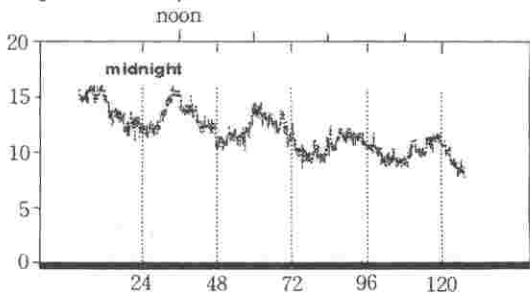
Fig. 1. Time course of light flux density, air temperature, vapour pressure and CO_2 partial pressure in a plastic-covered chamber. All data measurements were obtained with a sensor connected to a computer data acquisition system which recorded the signal at 1-min intervals.

PPFD, Photosynthetic photon flux density; AT, Air temperature; VP, Vapour pressure in air condition; Ca, CO_2 concentration in air condition; Ci, CO_2 partial pressure in air entering cuvette.

와 같은 반응은 기공전도도에서도 찾아볼 수 있어 이들 관계는 매우 밀접하다는 사실을 알 수 있었다. 반면, 자연상태의 환경조건에서 재배된 벼를 개화 후 낮과 밤 기간에 광조건을 $630 \pm 11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 으로 온도를 $27 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ 으로 조절하여 14일간 적응시킨 후 일정한 환경조건(그림 1)으로 옮긴 다음 지엽을 대상으로 탄소동화율과 기공전도도의 반응을 살펴본 결과 전자와 같이 주기적인 진폭의 변화없이 일정한 수준으로 지속됨을 관찰할 수 있었다(그림 3).

이상에서 짐작할 수 있는 것은 앞에서 진행되는 탄소동화작용과 기공전도도가 24시간을 1주

CO₂ assimilation ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)



Stomatal conductance ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

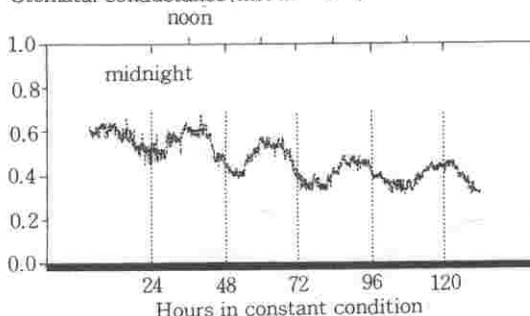
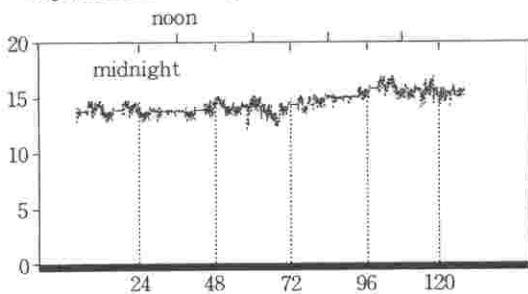


Fig. 2. Time trend of CO₂ assimilation and stomatal conductance of flag leaf exposed to constant condition shown graphically Figure 1.

This plant developed under natural light at $27 \pm 0.3^\circ\text{C}$ for 14 days after anthesis before it was transferred to constant condition.

The data shown are for a single plant, but are representative of data from eight other plants.

CO₂ assimilation rate ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)



Stomatal conductance ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

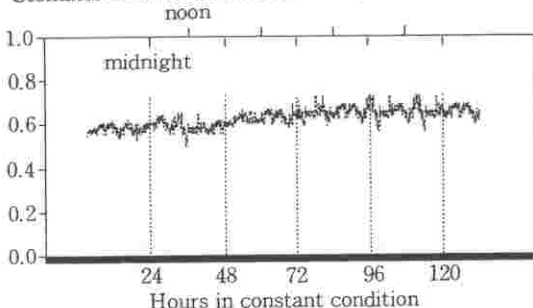


Fig. 3. Time trend of CO₂ assimilation and stomatal conductance of flag leaf exposed to constant condition shown graphically Figure 1.

This plant developed in a growth chamber under constant light ($630 \pm 11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) at $27 \pm 0.3^\circ\text{C}$ for 14 days after anthesis before it was transferred to constant condition.

The data shown are for a single plant, but are representative of data from six other plants.

기로 하여 일정한 진폭으로 cycling되는 경우는 이전의 자연상태의 광조건 즉, 낮과 밤 길이의 balance에 의존하고 있음을 시사한다. 이와 같이 약 24시간을 한 주기로 한 변화의 폭은 정오에 최고에 달하고 밤 12시에 최저에 달하는데, 처리기간이 길어질수록(약 72시간 부터) 변화양상이 정오에 낮아지다가 밤 12시에 높아지는 현상으로 바뀌어지고 변화폭도 작아지는 현상을 보여 낮과 밤의 길이에 의존하던 리듬이 후자와 같이 일정한 광조건으로 장기화 되면서 리듬의 변화가 점차적으로 소멸됨을 짐작할 수 있다. 따라서 개화 후 14일간 낮과 밤 모두 일정한 광조건에서 생육

시킨 경우에 주기적인 변화가 없었던 것은 처리가 장기화 되면서 내적인 리듬이 소멸되었기 때문이라 생각된다. 또한 탄소동화율과 기공전도도의 변화는 잎내의 수용성 탄수화물농도의 변화와 관련지어 설명할 수 있는데⁷⁾, 잎내의 수용성 탄수화물의 변화는 탄소동화율과 기공전도도의 변화와 매우 일치하는 경향을 보였다(그림 4).

이상의 결과에서 탄소동화율, 기공전도도 및 수용성 탄수화물 농도의 변화는 reductive pentose cycle 및 광합성 물질 분배와 관련이 있는데^{2,3,7)}, 이들은 광주기에 따라서 그 정도가 달라지고 내생리듬에 의하여 조절되어지는 것 같다.

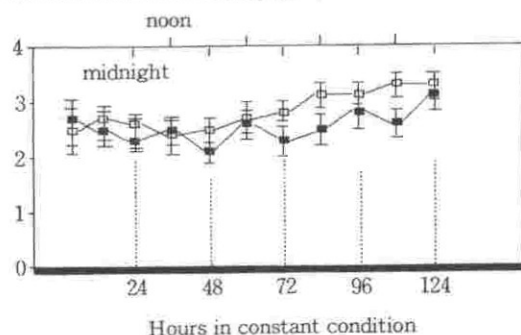


Fig. 4. Time trend of sucrose concentration of the flag leaf of rice plants grown in an alternating dark:light cycle for 14days after anthesis(—■—) and continuous light for 14days after anthesis(—□—) before it was transferred to constant condition shown graphically in Figure 1. Vertical bars indicate the standard deviation for the ten replication.

특히, 잎내의 광합성 물질이 성장과 저장기관으로 이행하는데는 pH변화와 PGA(3-phosphoglyceric acid) / Pi(inorganic phosphate) 비율과 관련이 있으나^{4,14} 이들을 조절하는 주요인자는 아직 알려져 있지 않다. 다만 잎내의 수용성 탄수화물 농도의 내적인 변화로 봐서 형성과 전류는 영양, 유전적 요인과 더불어 환경요인인 광주기에 의존적이며, 또한 낮과 밤의 길이의 balance는 곧 잎내의 수용성 탄수화물이 저장기관으로 이행하는데 주용한 조절인자로 작용하고 있음을 시사한다.

摘 要

등숙기간중 벼의 탄소동화율과 기공전도도 그리고 수용성 탄수화물농도의 내생리들을 알아보기 위하여 자연상태의 광주기 조건에서 재배된 벼를 일정한 환경조건으로 옮긴 다음 지엽을 대상으로 이들의 반응을 관찰하였다.

자연상태의 광조건에서 성장한 벼의 탄소동화율은 약 24시간을 1주기로 하여 일정한 진폭으로

변화되었으며, 정오에 최고에 달하고 한밤중에 최저에 이르나 72시간이 경과할 때 쯤 변화의 폭은 점차적으로 줄어들어 120시에는 최고, 최저에 도달하는 시각이 바뀌어 정오에 최저에 달하고 한밤중에 최고에 이르는 현상을 나타내었다. 이와 같은 반응은 기공전도도에서도 찾아볼 수 있어 이들 관계는 매우 밀접함을 보였다. 반면, 개화 후 14일 동안 낮과 밤 모두 일정한 광조건에서 성장한 벼의 탄소동화율과 기공전도도의 반응은 전자와 같이 주기적인 폭의 변화를 찾아볼 수 없었다.

잎내의 수용성 탄수화물 농도의 변화 또한 탄소동화율과 기공전도도의 변화에서 나타나는 현상과 일치하는 경향을 보였다.

이상에서 탄소동화율과 기공전도도 그리고 수용성 탄수화물의 내생리들은 작물에 부분적으로 중요한 역할을 하고 있음을 시사하며, 또한 이들은 광주기(photoperiod)에 의존적이기 때문에 광주기가 탄소동화작용 및 수용성 탄수화물 형성에 중요한 조절 요인으로 작용하고 있음을 시사한다.

引用文獻

1. Burton, W.G. 1982. Post-harvest physiology of food crops. Longman press, pp 69-96.
2. Chatterton, N.Jerry and J.E. Silvius. 1980. Photosynthate partitioning into leaf starch as affected by daily photosynthetic period duration in six species. *Physiol. Plant.* 49:141-144.
3. Chio-Looi A.S. and B.G. Cumming. 1972. Circadian rhythms of dark respiration, flowering, net photosynthesis, chlorophyll content and dry weight changes in *Chenopodium rubrum*. *Can. J. Bot.* 50: 2219-2226.
4. Heldts, H.W., C.J. Chon, D. Maronde, A. Herold, Z.S. Stankovic, D.P. Walker, A. Kraminer, M.R. Kirk, and U. Heber.

1977. Role of orthophosphate and other factors in the regulation of starch formation in leaves and isolated chloroplasts. *Ibid.* 59:1146-1155.
5. Holly, L.G., W.E. Williams and S.M. Assmann. 1993. Circadian rhythms in stomatal responsiveness to red and blue light. *Plant Physiol.* 103:399-406.
6. Holmes, M.G. and W.H. Klein. 1986. Photocontrol of dark circadian rhythms in stomata of *Phaseolus vulgaris* L. *Plant physiol.* 82:28-33.
7. Huber, S.C., T.W. Rufty and P.S. Kerr. 1984. Effect of photoperiod on photosynthate partitioning and diurnal rhythms in sucrose phosphate synthase activity in leaves of soybean(*Glycine max* L.[Merr]) and tobacco(*Nicotiana tabacum* L.). *Plant Physiol.* 75:1080-1084.
8. Hyun Dong-Yun, Jong-Kyu Hwang, Sun-Young Choi and Jae-Seong Jo. 1993. 고려인삼의 광합성 특성 I. 광도와 잎온도의 변화에 따른 광합성 반응. *고려인삼학회지* 17 (3):240-245.
9. Hyun Dong-Yun, Kyeong-Gu Choi, Jin-Key Kim. 1994. 동화상내 공기유입 속도의 변화에 따른 벼의 광합성 반응. *한국작물학회지* 39(6):526-530.
10. Jones, M.B. and T.A. Mansfield. 1970. A circadian rhythm in the level of the carbon dioxide compensation point in *Bryophyllum* and *Coffea*. *J. Exp. Bot.* 21:159-163.
11. Loneragan, T.A. 1981. A circadian rhythm in the rate of light-induced electron flow in three leguminous species. *Plant Physiol.* 68:1041-1046.
12. Michael, G.K., W.H. Jones, Jr. Outlaw, and O.H. Lowry. 1977. Enzymic assay of 10^{-7} to 10^{-14} moles of sucrose in plant tissues. *Plant Physiol.* 60:379-383.
13. Parkinson, K.J. 1983. Porometry in S.E. B. symposium on instrumentation for environmental physiology. Cambridge University Press.
14. Preiss, J. and C. Levi. 1979. Metabolism of starch in leaves. In *Photosynthesis II. Photosynthetic Carbon Metabolism and Related Processes*(M. Gibbs and E. Latzko, eds.), pp. 282-312. Springer-Verlag, Heidelberg, New York.
15. Shigemitsu Akita. 1993. Nonstructural carbohydrate accumulation and crop yield. *Crop production technology and strategy.* 11-22, KSCS, Korea.
16. Timothy, L.H. and C.B. Field. 1991. Circadian rhythms in photosynthesis. Oscillations in carbon assimilation and stomatal conductance under constant conditions. *Plant physiol.* 96:831-836.