

환경조건에 따른 생강의 기공행동 및 Chlorophyll Fluorescence의 변화

현동윤* · 김기영 · 최인록 · 김수동 · 박문수
호남농업시험장

Change of Stomatal Behavior and Chlorophyll Fluorescence to Environmental Conditions in Ginger (*Zingiber officinale* Rosc.)

Hyun, Dong Yun* · Kim, Ki Young · Choi, In Lok · Kim, Soo Dong · Park, Moon Soo

National Honam Agricultural Experiment Station, RDA, Iksan 570-080, Korea

*corresponding author

Abstract

We determined photosynthetic parameters to microclimatic change of ginger with a short-term in a controlled-environment chamber within which individual leaves were enclosed in a cuvette. In relationship between stomatal conductance for CO_2 (g_{sc}) and transpiration (t_r), g_{sc} increased rapidly as irradiance increased from zero, and saturated at relatively low values of light intensity ($400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Under series of leaf temperature, g_{sc} showed peaked response to 29°C , but t_r increased with the increased irradiance and temperature. Increasing external CO_2 concentrations caused g_{sc} and t_r to decrease, and also g_{sc} was relatively insensitive to increasing soil moisture availability until a threshold was reached ($0.5\text{--}2.0 \text{g} \cdot \text{g}^{-1}$), whereupon in $2.0\text{--}3.5 \text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ regime, g_{sc} increase approximately linearly with increasing transpiration. Fluorescence parameter F_v/F_m of electron transfer in PS II decreased sharply with increasing photon flux density (PFD) on regime from 100 to $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ with step of $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. After exposure to increasing leaf temperature, its value was high at above 25°C . F_v/F_m was maximally induced between 25°C and 37°C , in compared with the low temperature (15°C). These results suggested that temperature and soil water content are one of determining factors during growth period.

Additional key words: F_v/F_m , stomatal conductance for CO_2 , transpiration

緒 言

식물의 성장은 유전적인 특성과 환경요인과의 상호작용에 의하여 좌우되는데, 특히 광합성에서도 다수의 요인들이 관련되어 있기 때문에 환경변화에 따른 광합성 능력을 조사하는 것은 매우 중요하다. 특히 기공행동은 광합성이 진행되는 동안 대기의 CO_2 이용효율 및 증산작용에 영향을 미치며 태양 에너지 이용효율은 전자전달 체계, 즉 PS II에서 에너지 준위의 변화를 의미한다.

CO_2 교환은 엽육세포와 기공간의 상호작용에 의존적이며, 또한 이들의 상호작용은 수분이용효율에 영향을 미친다. 즉, 기공은 세포간극내 CO_2 농도를 수분이용에 적합한 수준으로 유지하도록 조절 한다. 에너지 준위에서의 전자생성과 CO_2 교환과의 차이는 Rubisco의 CO_2/O_2 특이적 반응 (Peterson, 1989, 1990) 및 엽육세포의 확산저항 및 엽록체내 CO_2 농도를 예측할 수 있다 (Di Marco et al, 1990). 그러므로 이들의 환경변화에 따른 반응은 곧 적합한 환경조건을 알 수 있는 중요한 정보로 생각된다. 생강은 열대성 작물이며 재배지역이 인도를 중심으로 동부 아시아 지역으로 분포하고 있어 비교적 온난한 기후에 재배되는 것으로 알려져 있으나 생육에 적합한 환경조건에 관한 구체적인 내용에 관한 보고가 없다. 따라서 주요 환경인자가 생강의 광합성능에 미

치는 영향에 관하여 기공행동 및 chlorophyll fluorescence로 조사하였다.

材料 및 方法

재료

생강은 온실에서 동계와 하계기간동안 직경이 22cm 높이가 25cm인 포트 15-20g 정도 되는 괴경 1본씩을 정식 하여 재배하였다. 온실내의 온도는 주야간 $28\text{--}32^\circ\text{C}/20\text{--}23^\circ\text{C}$, 광조건은 자연상태로 유지하였고 동계기간에 광도가 낮아지는 경향을 보여 약 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 의 광을 보광하였다. 관수는 하루에 한 번씩, 비료는 Hoagland액으로 일주일에 한 번씩 공급하였으며 초장이 24-28cm, 경수가 4-5개, 총엽수가 24-27개일 때 인위적으로 조절된 환경조건으로 옮겨 반응을 조사하였다.

단엽에 대한 처리조건

생육상의 광도는 PFD(photon flux density)를 기준으로 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 에서 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 까지 $100 \pm 18 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 단계로 조절하였으며 광도조절은 온도를 29°C 로 유지한 상태로 진행하였다. 광원은 tungsten lamp와 halogen lamp 그리고 fluorescence lamp을 혼합하였다. 온도는 일온도를 기준으로 15°C 에서 37°C 까지 $2^\circ\text{C} \pm 0.4$ 간격으로 조절하였다. 온도조절은 PFD를 $400 \pm 18 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

로 유지 하였다.

생장을 생육상에 옮긴 후 단엽의 기공행동을 알아보기 위해 서 면적이 78cm², 용적은 49cm³인 미기상 조절용 상자 (PLC, ADC, U. K.)를 leaf microclimate control system(LMCS, ADC, U. K.)과 연결하여 생육상의 환경조건과 같은 상태로 조절하였다.

외부의 CO₂ 농도는 200ppm부터 1200ppm까지 100±12ppm 단계로 동화상내로 분당 350mL 속도로 흘러 보냈으며 그 때의 광도 및 잎온도는 각각 400μmol·m⁻²·s⁻¹과 29℃로 유지하였다.

토양수분함량은 포트내의 토양을 400mL의 스텐레스 용기에 넣어 120℃에서 24시간 건조시켰을 때 수분함량이 0.5에서 3.5g·g⁻¹ 범위내에 증가폭을 0.5±0.07g·g⁻¹로 하여 7등급으로 구분할 수 있도록 수분을 공급 하였다.

CO₂ 교환량 및 수분압 측정

CO₂ 교환량 측정은 주경에서 5-8번째 잎을 대상으로 하였으며 미기상 조절용 상자(PLC, ADC, U.K.)를 개방제로 하여 근적외선 분석기(LCA-4, ADC, U.K.)로 하였으며, CO₂ 흡수는 대기중의 CO₂ 농도와 21% 산소조건하에서, CO₂ 방출은 sodalime으로 CO₂ gas를 제거한 다음 21% 산소조건에서 측정 하였다. 수증기압 측정은 수분함량을 근적외선 분석기로 측정한 값과 잎온도를 노점온도 감지기로 측정한 값을 변수로 하여 산출하였다.

CO₂ 확산시 기공전도도, CO₂ 동화량 및 증산량 계산

CO₂ 확산시 기공전도도(gsc)는 Ball 등(1987)이 제시한 모델을 PFD와 대기온도의 영향을 고려하여 계산 하였다.

CO₂ 동화량 계산은 Farquhar 등(1980)이 제시한 모델로 계산 하였고 증산량은 잎에서 발생하는 H₂O를 수분압으로 변형하여 산출하였다.

Chlorophyll fluorescence 측정

Chlorophyll fluorescence 측정은 생장잎을 측정하기전에 약 30분간 암상태로 유지 한 다음 fluorometer probe를 잎 양쪽면에 고정 한 다음 FIM 1500(Analytical development company limited, Hoddesdon, U.K.)으로 5초간 3000 μmol·m⁻²·s⁻¹의 적색광을 조사하여 발산되어 나오는 fluorescence를 Kausky와 Hirsch(1934)법에 준하여 계산 하였다.

측정된 변수중 Fv은 용기최고점(Fm)에서 용기시작점(Fo)을 뺀 값이며, Fv/Fm은 PSⅡ에서 에너지 준위의 상대적인 값이다.

結果 및 考察

기공행동의 변화

환경변화가 기공행동에 미치는 영향을 알아본 결과 그림 1과 같다. 광합성 유효 광량자를 100μmol·m⁻²·s⁻¹ 단계로 100μmol·m⁻²·s⁻¹에서 1200μmol·m⁻²·s⁻¹까지 증가시키면 증산량은 광량자 증가에 따라 증가하는데 반해 CO₂ 확산시 기공전도도(g_{as})의 값은 증산량이 1.4mmol·m⁻²·s⁻¹에서 포화되는 현상을 보였다. 온도반응에서 잎온도를 15℃에서 37℃까지 2℃ 간격으로 증가하면, 증산량이 2mmol·m⁻²·s⁻¹까지 g_{as}가 증가하는 경향을 보인 후 그 이상의 증가부터는 감소하는 경향을 나타내 수분확산과 CO₂ 확산은 독립적으로 작용하고 있음을 알 수 있었다. 수분 1mol 당 고정되는 CO₂ 농도를 수분이용효율로 계산할 때 광량자와 온도 상승은 수분이용

Table 1. Change of CO₂ assimilation (Ai), transpiration (Tr) and water use efficiency (WUE) to change of microclimatic condition.

Microclimatic condition	Ai (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	Tr (mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	WUE (mmol·mol ⁻¹)
PFD^x (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)			
100	1.42±0.1	0.33±0.2	4.3±0.4
200	1.91±0.2	0.79±0.1	2.4±0.3
300	2.61±0.1	1.26±0.2	2.1±0.1
400	2.91±0.2	2.01±0.4	1.4±0.2
500	3.01±0.2	2.86±0.3	1.1±0.1
600	2.96±0.1	3.37±0.2	0.9±0.2
800	2.98±0.2	4.24±0.3	0.7±0.1
1000	3.01±0.2	4.56±0.2	0.6±0.1
1200	3.05±0.2	4.96±0.3	0.6±0.1
Leaf temperature (℃)			
15	1.85±0.1	0.31±0.2	5.9±0.3
17	1.98±0.2	0.69±0.3	2.9±0.4
19	2.14±0.3	0.89±0.2	2.4±0.5
21	2.35±0.2	0.38±0.1	1.7±0.2
23	2.49±0.1	2.22±0.2	1.1±0.3
25	2.69±0.2	2.54±0.1	1.1±0.1
27	3.18±0.1	2.92±0.1	1.1±0.3
29	3.75±0.1	3.32±0.1	1.1±0.2
31	3.45±0.2	3.91±0.1	0.9±0.4
33	2.95±0.3	4.17±0.2	0.7±0.3
35	1.72±0.1	4.62±0.1	0.4±0.3
37	0.92±0.2	4.82±0.2	0.2±0.4
External CO₂ concentration (ppm)			
200	3.25±0.4	3.51±0.4	0.9±0.3
300	3.71±0.3	2.39±0.4	1.6±0.2
400	4.02±0.2	1.76±0.5	2.4±0.1
500	4.32±0.3	1.28±0.2	3.4±0.3
600	4.56±0.4	0.87±0.4	5.2±0.2
700	4.32±0.2	0.60±0.2	7.2±0.1
800	4.31±0.3	0.56±0.3	7.7±0.2
1000	4.11±0.5	0.49±0.1	8.4±0.1
1200	4.09±0.2	0.42±0.2	9.7±0.3
SWC^y (g·g ⁻¹)			
0.5	0.63±0.2	0.27±0.1	2.3±0.4
1.0	0.82±0.1	0.32±0.1	2.7±0.3
1.5	1.02±0.2	0.42±0.1	2.4±0.1
2.0	1.28±0.3	0.56±0.2	2.3±0.2
2.5	2.64±0.2	1.08±0.1	1.5±0.3
3.0	2.82±0.4	2.11±0.3	1.3±0.2
3.5	3.01±0.3	2.32±0.2	1.3±0.5

^x: Photon flux density.

^y: Soil water content.

Values represent means±SD at least eight experiments.

All data measured in 1996.

Table 2. Change of CO₂ evolution to change of leaf temperature.

Leaf temperature	CO ₂ evolution ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
15	0.06 $\pm$ 0.02
17	0.09 $\pm$ 0.03
19	0.16 $\pm$ 0.04
21	0.27 $\pm$ 0.05
23	0.27 $\pm$ 0.04
25	0.31 $\pm$ 0.02
27	0.42 $\pm$ 0.03
29	0.48 $\pm$ 0.04
31	0.61 $\pm$ 0.03
33	0.78 $\pm$ 0.05
35	1.02 $\pm$ 0.06
37	2.35 $\pm$ 0.04

Values represent means $\pm$ SD at least eight experiments.
All data measured in 1996.

효율의 감소를 초래하였으며, 또한 g_{as} 의 포화 점과 CO₂ 동화율의 포화 점은 광합성 유효 광량자가 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 까지 도달할 때, 온도는 29 $^{\circ}\text{C}$ 에서 이루어져 g_{sc} 는 CO₂ 동화율과 밀접한 관계가 있음을 알 수 있었다(Table 1). 특히, 온도반응에서 잎온도가 29 $^{\circ}\text{C}$ 이상부터 감소하는 경향은 호흡에 의한 CO₂ 방출로 인한 결과임을 알 수 있었다(Table 2).

외부 CO₂ 농도가 1200ppm에서 200ppm까지 100ppm 수준으로 감소하였을 경우 증산량과 g_{as} 와의 관계는 외부 CO₂농도 감소에 따라 증산량이 증가되는데, 증산량이 0.4에서 2mmol $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 까지는 증산량 증가에 따라 g_{as} 가 증가하였으나 CO₂농도가 500ppm이하부터 증산량 증가에 따른 g_{as} 의 변화가 인정되지 않았다. 따라서 g_{as} 에 부의 영향을 미치는 CO₂ 농도는 500ppm 이상으로 생각되나 CO₂ 동화율은 500ppm 이상부터 일정한 수준을 유지하고 있음을 알 수 있다(Table 1). 이는 500ppm 이상의 CO₂ 농도에서 g_{as} 가 감소되는 원인은 잎표면의 CO₂ 농도 증가에 따른 증산량 감소 및 대기 수증기압으로 인한 일ջ계층 저항값이 높아지기 때문으로 생각된다. 또한 증산량감소는 수분이용효율을 높아지게 하는 원인으로 해석되고 이를 대두에서 나타난 현상과 비교하면(Raul 등, 1985), 비교적 낮은 외부 CO₂ 농도에서 증산량 감소현상을 보였다.

토양수분의 변화에서, 토양수분의 증가는 증산량과 g_{as} 의 증가를 의미하는데, 증산량이 0.2에서 1.7mmol $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 범위에서는 g_{as} 의 변화가 없으나 1.7에서 2.3mmol $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 까지는 증산량이 증가함에 따라 g_{sc} 도 증가하는 경향을 보였다. 따라서 g_{as} 의 변화가 없었던 범위에서 토양수분의 함량은 0.5에서 2.0g $\cdot \text{g}^{-1}$ 이며 2.0g $\cdot \text{g}^{-1}$ 부터 3.5g $\cdot \text{g}^{-1}$ 범위에서는 g_{as} 가 급격히 증가한다는 사실과 CO₂ 동화율에 있어서도 2.0g $\cdot \text{g}^{-1}$ 부터 3.5g $\cdot \text{g}^{-1}$ 범위에서 높은 경향을 보인 반면 수분이용효율이 감소되어 (Table 1) 생강은 생육기간중 수분을 비교적 많이 요구하는 작물임을 알 수 있었다.

Chlorophyll fluorescence의 변화

광반응 중심체인 PSⅡ에서의 에너지 준위의 변화는 광합성 유효 광량자(PFD) 및 온도와 밀접한 관계가 있음을 알 수 있

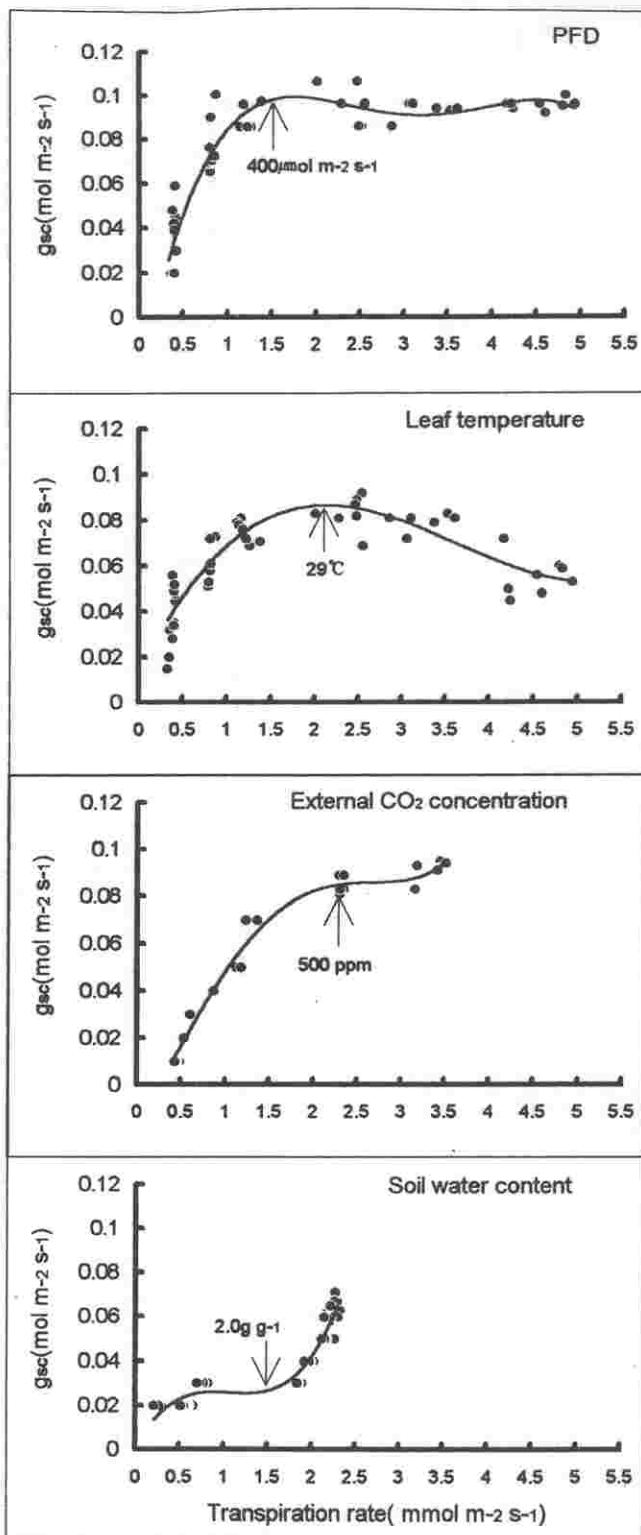


Fig. 1. Relationship between stomatal conductance as a function of CO₂ diffusion and transpiration on a leaf of ginger.

Regime of PFD, Leaf temperature, external CO₂ concentration and soil water content were the same as in Table 1.

All data measured in 1997.

었는데 (Fig. 2), 광량자 수준을 100에서 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 까지 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 단계로 증가시키면, Fv/Fm의 비율이 급격히 감소하는 경향을 보이며 그 이상부터는 감소의 폭

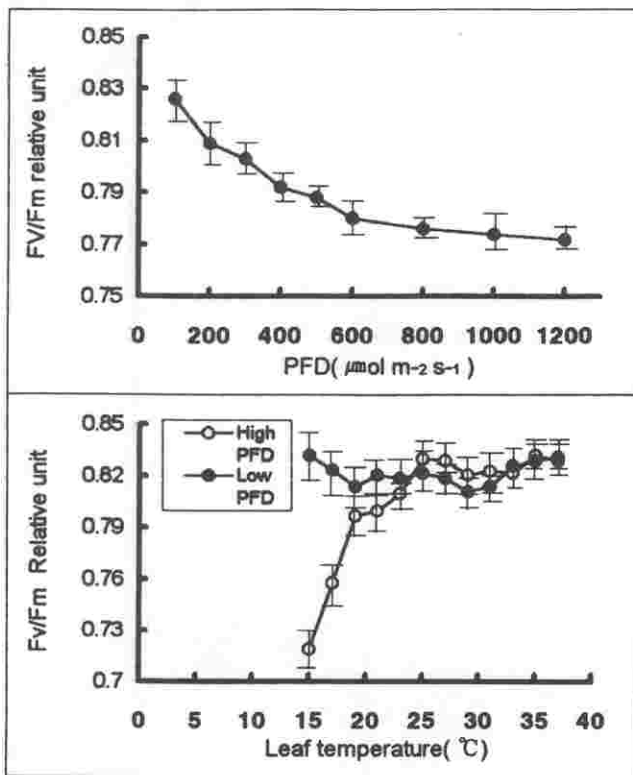


Fig. 2. Change of fluorescence parameter Fv/Fm of electron transport in PS II to change PFD and leaf temperature. Low and high PFD are $120 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. Bars represent means $\pm$ SD at least eight experiments. All data measured in 1997.

이 줄어들면서 일정한 수준으로 유지되었다.

온도변화에 따른 Fv/Fm의 비율을 알아보기 위하여 PFD 수준을 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 으로 유지한 다음 온도를 15°C에서 37°C까지 2°C간격으로 증가시켰을 경우, 25°C 이상에서 높게 나타나 저온보다 고온에서 에너지 준위가 높아짐을 알 수 있었다. 그러나 낮은 PFD 수준($120 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)에서는 온도변화에 따른 Fv/Fm의 변화가 없었다. 이와 같이 비교적 낮은 PFD 수준에서 에너지 준위가 높은 경우와 높은 PFD 수준에서 에너지 준위가 낮아지는 것은 광 stress에 대한 방어기작, 즉 적정수준의 ATP와 NADPH를 유지하기 위한 전자생성의 조절 mechanism으로 생각되며(Foyer 등, 1990) 온도반응에서 고온에서 Fv/Fm의 비율이 높아지는 것은 저온보다 광량자 이용효율이 높기 때문이라 생각된다.

이상의 결과에서 생장 생육중에 PFD 및 CO₂ 농도에 대한 포화점은 비교적 낮으나 온도 및 토양내 수분함량은 높아 이들 요인들이 생육에 큰 비중을 차지하고 있음을 알 수 있었다.

抄 錄

생장이 성장하는 동안 단기적으로 조절된 환경변화에서 기공행동 및 chlorophyll fluorescence 반응을 알아 본 결과는 다음과 같다. CO₂에 대한 기공전도도(g_{as})와 증산율 관계에서, g_{as} 는 비교적 낮은 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 의 광합성 유효광량자(PFD)에서 포화되는데 반해, 증산율은 PFD 증가에 따라 증가하였다. 잎온도 반응에서도 g_{as} 는 29°C에서 포화되었으나 증산율은 온도증가에 따라 증가하였다. 외부의 CO₂

농도 증가는 g_{as} 와 증산율 감소의 원인이 되었으며, 토양수분에 따른 g_{sc} 와 증산율에서 토양수분함량이 0.5에서 $2.0 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$ 까지는 증산율 증가에 따른 g_{as} 변화가 상대적으로 민감한 반응을 보이지 않으나 2.5에서 $3.5 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$ 범위에서 부터는 증산율 증가에 따라 g_{as} 가 증가하는 경향이었다. 광반응 중심계 PS II에서 Fv/Fm은 PFD가 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 에서 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 증가함에 따라 감소하였으며, 잎온도 상승에 따른 Fv/Fm은 15°C 보다는 25-37°C에서 최고 수준을 유지 하였다. 이상의 결과에서 온도 및 토양내 수분함량이 생육에 중요한 요인으로 작용하고 있음을 알 수 있었다.

추가 주요어: CO₂ 확산계 기공전도도, 증산율, Fv/Fm

引用 文 獻

- Ball, J.T., I.E. Woodrow, and J.A. Berry. 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. Progress in photosynthesis research, Vol. IV, p.221-224. In: I. Biggins(ed.). Martinus Nijhoff Publishers, Netherlands.
- Di Marco, G., M. Manes, D. Tricoli, and E. Vitale. 1990. Fluorescence parameters measured concurrently with net photosynthesis to investigate chloroplastic CO₂ concentration in leaves of *Quercus ilex* L. J. Plant Physiol. 136:538-543.
- Farquhar, G.D., S.V. Caemmerer, and J.A. Berry. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. Planta 149:78-90.
- Foyer C., R. Furbank, J. Harbinson, and P. Horton. 1990. The mechanisms contributing to photosynthetic control of electron transport by carbon assimilation in leaves. Photosynth. Res. 25:83-100.
- Kautsky, H. and A. Hirsch. 1934. Chlorophyll Fluoreszenz und Kohlensäureassimilation, Das Fluoreszenzverhalten grüner Pflanzen. Biochem. Zeitschrift 274: 423-434.
- Peterson, R.B. 1989. Partitioning of noncyclic photosynthetic electron transport to O₂ dependent dissipative processes as probed by fluorescence and CO₂ exchange. Plant Physiol. 90:1322-1328.
- Peterson, R.B. 1990. Effects of irradiance on the in vivo CO₂:O₂ specificity factor in tobacco using simultaneous gas exchange and fluorescence techniques. Plant Physiol. 94:892-898.
- Raul, V., J.W. Mishore, J.W. Jones, and L.H. Allen, Jr. 1985. Transpiration rate and water use efficiency of soybean leaves adapted to different CO₂ environments. Crop Science 25:477-482.