

고등식물체에서 유년기의 생리적 특성

양 덕 조
(충북대학교 자연과학대학 생물학과)

Physiological Character of Juvenility in Higher Plant

Yang, Deock Cho
(Dept. of Biology, Chungbuk Nat. Univ., Cheongju)

Abstract

Common usage of the concept of juvenility implies that there is one physiological phase, the juvenile phase, which manifests itself in the various morphological and physiological phenomena observed in juvenile higher plants.

The juvenile phase is often defined as that time from seed germination until the plant attains the ability to flower regulating such behaviour. This definition precludes plants from flowering in the juvenile phase. It is of major interest, therefore, to identify the physiological controls(Bluehreife) regulating such behavior.

The length of the juvenile period in higher plants ranges from one year to over 60 years in different species. The long juvenile period of seedling is the main cause of the long duration of the breeding process. I determined the length of the juvenile period in various plants and its control of phase changes in natural system in relation to factors such as plant size and age, shoot morphology, apex size, root system and phytohormonal and nutritional status is reviewed. From the own experimental and observational evidence available it appears that both hormonal and nutritional factors can be involved in control of juvenility but that a specific juvenile or flowering hormone is not involved. Grafting, ringing, scoring, root pruning and fertilization have been used to accelerate flowering, but in most cases these cultured treatments are only successful on plants that were passed the juvenile phase.

It is suggested that there are intrinsic difference between the meristematic cells of the apieces of juvenile and adult shoot, which are thus determined with

respect to there development potentialities. The problems associated with the maintenance of the determined state through mitosis are discussed. The properties of transitional forms of *Ribes nigrum* L. intermediate between the juvenile and adult phase, are described and there implications discussed. Analogies are drawn between juvenile phenomena in woody perennials and in herbaceous species.

서 론

고등식물의 생활사(life cycle)는 생장(성장과 분화)를 토대로 하여 유년기(juvenile phase)와 성숙기(adult phase)로 나뉘어 발현된다. 이들 두 생장 단계는 Determination 되어 있으며 유전적으로 고정된 범위 내에서 식물은 외부 환경 요인인 일장, 광질, 광량, 온도, 영양,(무기이온)등의 영향을 받을수 있다.

식물의 유년기간(duration of juvenility)은 목본식물과 초본식물 뿐만아니라 품종내에서도 상당한 차이를 나타내고 있는데, 땅콩(*Arachis hypogaea*)에서는 juvenile phase가 거의 0에 가깝다(Wellensiek, 1957). 이 식물에서는 flower primodia(화원기)가 이미 embryo 발생과정에서 형성된다.

이와는 반대로 목본식물인 떡갈나무나 너도밤나무 같은 식물에서는 40 - 60년이상의 비교적 장시간 juvenile phase를 갖고 있으며, 대나무의 경우에는 60년 이상의 juvenile phase를 거친후에 비로서 개화하면서 생리적으로 고사하는 짧은 adult phase가 존재한다. 산업적으로 이용되고 있는 유용식물에서는 Table 1과 같은 juvenile phase가 관찰되었다.

따라서 유년기(juvenile phase)가 길면 길수록 이에 수반되는 육종기간이 길어지기 때문에 실제적으로 신 품종개발에 있어서 애로점이 많다. 현재 전세계에 재배되고 있는 딸기의 경우에는 대부분이 1945년 이후에 인위적으로 육종된 품종이 주를 이루고 있는 반면, 사과나 배 같은 과실수의 품종은 약

Table 1. Duration of juvenile phase

Plant species	Duration year or Leaves
보 리	7 잎
칼 난 초	5 잎
도 꼬 마 리	6 잎 (10 - 30일)
밭 기	1 - 2 년
석양까치밥나무	2 - 3 년
사 과	5 - 10년
배	6 - 12년
감 굴	5 - 10년
망 고	5 - 6 년
감	5 - 7 년

100년전부터 수행된 교잡 또는 자연적으로 우연히 형성된 품종임을 감안해 볼때, 장기간 소요되는 유년기가 신품종 육성에 미치는 문제점을 잘 제시해 주고 있다.

그래서 고등식물의 juvenile phase를 단축시킴으로써 종자발아에서 부터 꽃눈 형성때까지 장시간 소요되는 영양생장단계를 단축시키려는 연구가 수행되고 있으나, 고등식물의 juvenile phase에 나타나는 형태, 생리학적 특성과 juvenility(유형성)의 원인이 구명되고 있지 않기 때문에 고등식물의 juvenile phenomenon을 좀더 자세히 이해함으로써 juvenile periods을 조절 또는 단축시키는데 필요한 accelerated conditions를 밝혀낼 수 있을 것이다.

1. 식물의 유년기(juvenile phase)에 대한 개념

고등식물의 생장과정중에 나타나는 juvenile phase는 primary juvenile

phase와 secondary juvenile phase로 나뉜다.

Primary juvenile phase(P.J.)라 함은 배발생과정을 거쳐 형성된 종자가 발아하여 일정기간 동안 왕성한 영양생장을 하다가 성숙기(adult phase)에 이르는 일련의 기간(duration of juvenility)을 말한다. 다시말해서 juvenile phase의 고유한 생리적 특징은 이러한 단계에 성장하고 있는 동안 화아형성이 전혀 불가능하다는 것이다. 따라서 모든 식물은 juvenile stage가 지나야 화아분화가 가능하며, juvenile phase에서 adult phase로 넘어가는 phase change의 전환점에서 화성능(Bluehreife)를 획득하게 된다(Krebs, 1918). 그러나 이미 Bluehreife를 획득한 clone 식물에 있어서는(tissue culture; apical meristem) 또다시 일정기간동안 영양생장을 거친다음 화아형성(꽃눈유도+꽃눈분화)이 가능하게 되는데 영양단계에서 화아형성까지의 단계를 "Secondary juvenile phase"라고 한다(Yang, 1979).

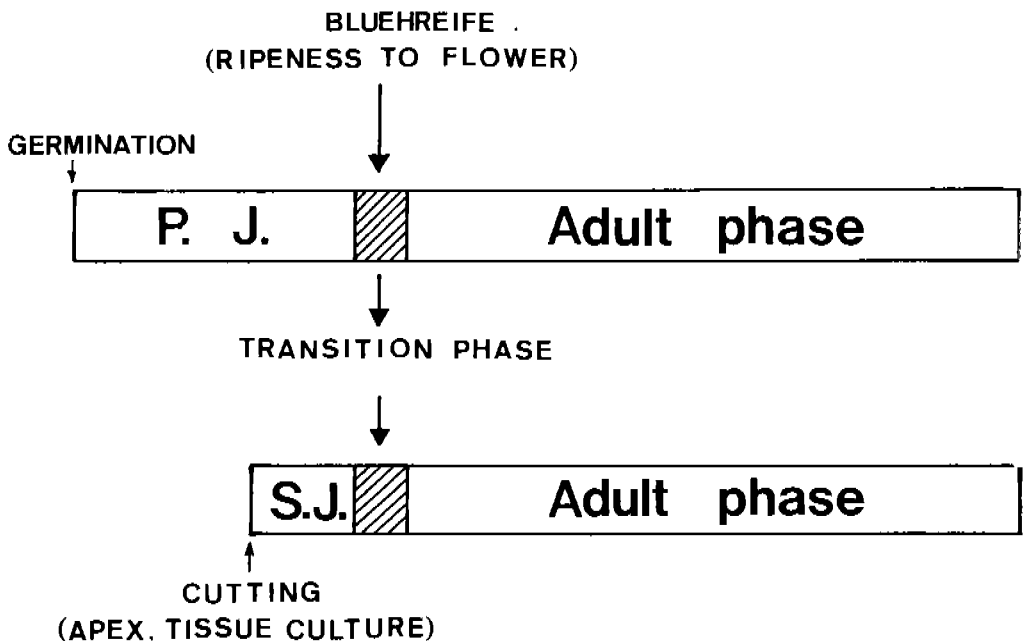


Fig. 1. Schematic view of phase change from the juvenile to the adult stage.

일반적으로 secondary juvenile phase는 primary juvenile phase보다 짧은 juvenile phase를 나타낸다.

또한 bluehreife를 획득하지 않은 juvenile form stem에서 영양번식하여 clone 식물을 얻었을 때, 이 식물의 juvenile phase는 단축되지 않고 오히려 연장되는 경향이었으며, adult phase에 있는 식물은 비교적 빨리 개화하는 것으로 알려져 있다.

2. 유년기와 성숙기에서 성장하는 식물의 형태발생

대부분의 목본식물과 많은 종의 초본식물(herbaceous plants)은 형태발생학적 측면에서 볼 때 juvenile phase와 adult phase사이에 특이한 차이를 나타내고 있다. 이들 두 성장단계의 형태적 차이는 leaf shape, phyllotaxis, pigmentation, growth habit, rooting ability 등에서 찾아 볼 수 있는데, 어느 특정 식물에서는 juvenile phase 특유의 형태가 식물의 생활사 전반에 걸쳐 변화되지 않고 보존되어 있다. 이러한 형태발생을 "Juvenile form(유형)"이라고 부른다. 이런 식물은 최소한 그들의 형태적 특징이 adult한 목본과 뚜렷한 차이가 있으며(Beissner, 1888), 담쟁이(*Hedera helix* L.)에서 juvenile form의 잎은 3 - 5엽편으로 되어 있는 반면 adult form은 타원형에 가까운 모양을 하고 있다((Frydman and Wareing, 1974). *Hedera helix* L.의 좀더 자세한 phase development에 관한 특성은 Table 2 에 제시하였다.

그러나 전술한 바와 같이 식물의 생육단계에 나타나는(determine) 형태적차이(phase specific characters)는 식물종마다 다르며, absolute하지 않을 뿐만 아니라, 식물의 연령(chronological, ontogenetical, physiological ageing)에 따라 다르게 나타날 수 있다.

Table 2. Juvenile and adult characters of English ivy (*Hedera helix* L.)

Juvenile characters	Adult characters
Three or five-lobed palmate leaves	Entire, ovate leaf
Alternate phyllotaxy	Spinal phyllotaxy
Anthocyanin pigmentation of young leaves and stem	No anthocyanin pigmentation
Stems pubescent	Stems slabrous
Climbing and plagiorropic growth habit	Orthotropic growth habit
Shoots and unlimited growth and lack terminal buds	Shoots show limited growth terminated by buds with scale
Absence of flowering	Presence of flowers

Kemmer(1950)는 가시(thorn)가 붙은 근처의 배나무 가지의 juvenile form 에서 열매가 맺는 것을 관찰하였으며, 감귤에서도 유사한 점을 관찰하였기 때문에 thorn 형성의 유무 또는 형태학적 차이에 따른 juvenile phase와 adult phase의 구별은 효과적인 방법이 아님을 강조한 바 있다.

3. 유년기의 생리적 특성

1) 발근율

Juvenile phase(유년기)에서 성장하고 있는 식물의 생리적 특성은 rooting 을에서 나타난다. Juvenile form(유형)에서 삼복한 줄기의 발근능력이 adult form(성형)보다 현저히 높다(Hess, 1962).

Table 3. The rooting and cuttings *Hedera helix* shows a sharp decrease with maturity. This is expressed in cutting from both dormant and growing plants (Hess, 1962)

Stems	Rooting of Cuttings (%)	
	Dormant	Growing
Juvenile forms	83	100
Adult forms	0	17

이렇게 서로 다른 발근능력에 대한 원인의 하나로 내성 auxin 함량과 juvenile phase와의 관계를 고찰한 바 있다. 그러나 *Hedera helix* L. 에서 Hess(1961)는 juvenile form과 adult form 사이에 auxin 함량의 유의차를 발견하지 못하였으나, juvenile form에서는 4종류의 "Rooting cofactors"를 발견하였다. Zimmerman(1963)도 *Pinus* 에서 똑같은 cofactors를 발견하였지만 juvenile form과 adult form 사이에는 유의차가 없었다.

2) 화성능

Juvenile phase와 adult phase 사이에서 나타나는 결정적인 생리적 차이점은 화성능(Bluehreife) 획득에 있다. Juvenile phase에 있는 식물은 화아(화아유도+화아분화)를 형성하지 못할 뿐만 아니라 삼목한 juvenile form 조직의 rooting율이 매우 높은 것으로 밝혀졌다(Schwabe, 1976).

이와 관련된 보문을 읽고 종합한 결과 목본식물과 여러 초본식물들은 공히

일정한 생리적 연한(physiological ageing) 또는 일정한 숫자의 마디(node)나 잎이 분화된 후에 Bluehreife에 도달하게 된다는 학자들의 견해가 수렴됨을 알수 있었다.

그래서 만일 어느 식물이 이러한 생리적 개화 성숙단계(Physiological stage of bluehreife)에 도달하지 못하면 개화유도(flower induction) 조건인 일장, 온도, 호르몬, 접촉 등에 대한 처리도 아무런 영향을 주지 못한다.

Bluehreife(화성능)라는 개념의 물질적 구성 또는 생리적 원인이나 메카니즘에 대해서는 지금까지 전혀 밝혀진 바 없다. 원인규명에 관한 연구를 더욱 어렵게 하는 요인은 현재까지 juvenile phase에서 Bluehreife로 진입하는 전환점을 정량적으로 파악할 수 없다는 것이 문제해결을 더욱 어렵게 하고 있다. 이러한 상황에서 juvenile phase의 종결을 가시적인 방법으로 측정하는 방법은 영양생장기에 있는 식물의 종단생장점(종단분열조직)이 생식생장으로 넘어갈때 나타나는 꽃눈원기(flower primordia)의 분화가 그 지표가 될 수 있겠으나 Bluehreife가 triggering 되는 시간은 화아형성 이전인 꽃눈유도기에 이미 이루어 졌다고 보아야 한다.

Table 4. Conditions for ripeness to flower (Bluehreife) in various plant species

Species	Nodes and Leaves
<i>Humus lupulus</i>	30 - 32 Node
<i>Malus pumila</i>	90 - 120 Node
<i>Salvia splendens</i>	46 Node
<i>Xanthium</i>	6 Leaf
<i>Kalanchoe</i>	5 pairs Leaf
<i>Hordeum vulgare</i>	7 Leaf

전술한 바와같이 실제적으로 화성능(Bluehreife)은 식물줄기의 특정 마디수, 잎수가 형성되어야 이루어 지는데, 서양까치밤나무(*Ribes nigrum* L.)에서는 20 node(Yang, 1985), 사과나무(*Malus hupehensis*)에서는 75 - 80 node(Zimmerman, 1973)가 형성되어야 화아형성이 가능하며 이와 유사한 연구결과는 타 식물에서도 많이 보고되었다(Table 4).

3) 개 화

우리가 사용하고 있는 개화는 전문용어이면서도 일상생활에서 흔히 사용되는 말이다. 그러나 개화라는 용어속에는 여러종류의 전문용어가 함축되어 있다.

본 소고에서 필자는 개화라는 개념은 adult phase에 있는 식물의 꽃눈(flower

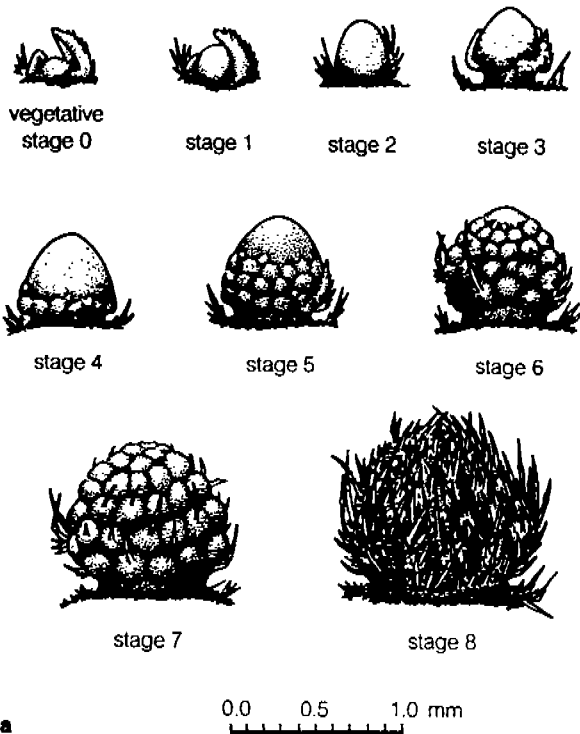
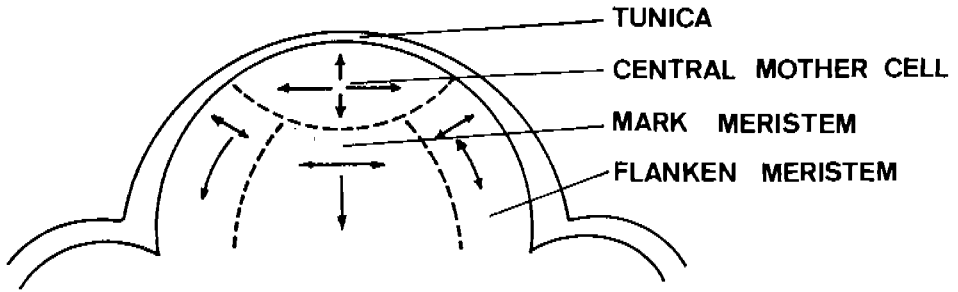


Fig. 2. Stage of development in the stem of *Xanthium*, from vegetative growth to complete inflorescence primordium (from Salisbury, 1955).



primodia)이 분화되어 가지적으로 발현된 형태발생(개나리, 히야신스, 튜립처럼 이미 봉오리나 구근속에 꽃눈이 형성되어 있어 단지 추대[bolting]되는 현상)으로 이해하며, 여기서 말하는 진정한 개화는 화아형성으로써, juvenile phase에 있는 유식물이 화성능을 획득하여 영양생장점이 생식생장점으로 전환되는 교차점을 초기로 하여 분화되는 것으로 이해하고자 한다.

생식생장으로 전환됨과 동시에 영양생장점의 잎과 줄기의 조직세포는 성장과 분화가 억제되고, 궁극적으로 고사된다.

또한 화성능 유도후에 영양생장점이 생식생장점으로 전환될때 구조적 변화가 나타나는데 특히 central meristem의 활성이 억제되며 이 분열조직의 세포가 신장되면 액포(vacuole)을 형성하며, parenchymatic central cell이 점점 소멸되면서 flanken meristem으로 흡수되어 버린다. 이렇게 함으로써 정상적인 영양생장점이 생식생장점(화아)으로 전환된다.

4. Juvenile phase와 호르몬

Juvenile phase에서 adult phase로 전환되는 과정에 있어서 중단생장점에서는 특수한 성분들이 다량으로 de novo synthesis 된다. 꽃눈형성기작에는 phytohormone이 관련되어 있는데, 그 이유는 식물의 phase change 때 호르몬의 농도와 구성이 중단분열조직에서 변화되기 때문이다. 지금까지의 수 많은

연구자들이 꽃눈에서 호르몬분석을 시도한 결과 phytohormone pattern이 나타나지 않고 농도의 차이만 다소 있을 뿐이다. Acrylamide gel electrophoresis를 이용하여 isoenzyme 의 pattern과 활성화된 물질대사의 생리적 변화를 구명코자 했으나 정확한 동위효소의 기능과 꽃눈형성에 대한 결정적인 열쇠를 찾지 못하였다. 그래서 화성 호르몬이라고 부르는 florigen(일장처리에 의한 stimulus)이나 vernalin(춘화처리에 의한 불투명한 stimulus)은 아직까지 확실하게 구명되지 않은 물질(자극)이다. 이와 관련하여 Hess(1979)는 GA₃와 화성호르몬 상호간에 밀접한 관계가 있음을 배제하지 않았다.

Pharis등(1965)은 *Arizona cypress*에 GA₃를 처리하였던 바, 발아후 약 4 - 5년에 개화하는 식물이 55일 만에 개화하는 것을 관찰한 반면, 유사한 *Picea abies* L. 실험에서 Bleimueller(1976)는 juvenile phase 의 단축을 확인하지 못하였다. 일반적으로 exogenous하게 처리한 GA₃는 과실수의 화성능 획득을 억제시키는 것으로 알려져 있다(Yoshida 등, 1974). 따라서 GA₃은 juvenile phase에서 adult phase로 전환하는 phase change를 억제할 뿐 만아니라 이미 adult phase에서 성장하고 있는 식물을 juvenile phase로 역전환 (reverse transition)하는 작용도 한다(Jonkers, 1975; Schwabe, 1976).

Frydnam 과 Wareing(1973)은 담쟁이의 juvenile form의 봉오리와 adult form 봉오리의 내성 GA₃ 함량을 측정하고 유년기에 있는 식물의 봉오리에 높은 함량의 GA₃이 존재함을 밝혔다. 또한 juvenile buds에 나타나는 높은 함량의 GA₃은 뿌리(GA₃-대사 매듭점)에서 농도구배에 의해 기인된다고 하였는데, 이러한 연구 결과는 Schwabe와 Aldoori(1973)의 *Ribes nigrum* L. 실험결과 20마디가 분화됐을 때 부터 Bluhreife에 도달한다. 그러나, 이미 화성능을 획득한 식물체는 첫째 마디부터 화아분화가 가능하다

Schwabe(1976), Wareing 과 Frydman(1976)는 juvenile phase에서 성장하고 있는 *Ribes* 식물의 juvenile form 에 나타나는 개화불능(basis sterility)은 뿌리에서 합성된 GA₃함량 때문에 기인된다는 가설을 제시하였다.

이 가설은 이미 언급한바와 같이 adult phase 에 있는 개화능을 갖춘 식물에 GA₃을 처리하여도 꽃눈 형성이 억제됨을 감안하여 볼 때 매우 명쾌한 논리적 전개라고 할 수 있겠다. 그러나 위의 authors 가 세운 가설은 지지를 받지 못하였다. Yang(1985)은 juvenile stage 에 있는 *Ribes*식물과 화성능을 획득한 *Ribes* 식물을 각각 꽃눈형성 유도 조건(SD)에서 재배하면서 31. node를 절단(decapitation), 생육시켜 꽃눈형성을 조사 하였던 바, 새로운 가지의 기저부(20 node)에서도 또다시 화아가 분화되지 않았다. 이러한 결과는 뿌리에서 일어나고 있는 GA₃ 농도구배와 *Ribes* basis sterility는 무관함을 제시해 준다.

이와 관련하여 파생되는, 또다른 질문은 GA₃과 길항작용(antagonism)을

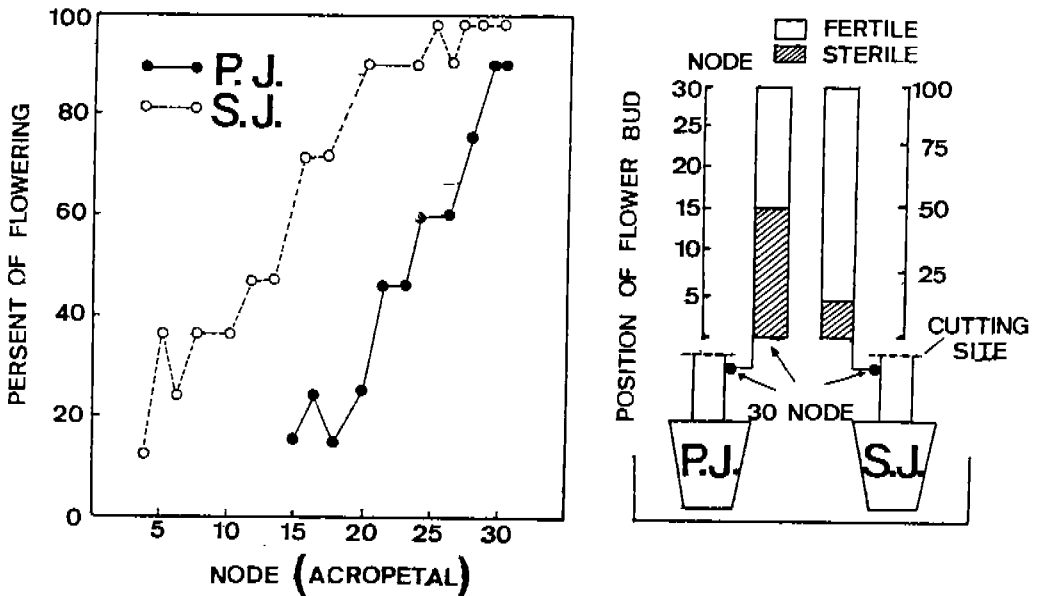


Fig. 3. Distribution of flower buds in *Ribes nigrum* L.

하는 성장조절제가 juvenile phase를 단축시킬 수 있느냐하는 것이다. *Ribes* 식물의 성장단계별 ABA 함량을 측정된 결과는 유의차가 나타나지 않으며, 꽃눈형성 분화기를 전후해서 측정된 ABA 함량도 뚜렷한 차이가 나타나지 않는다. 단지 가을에 ABA의 함량이 종단분열 조직과 앞에서 급속도로 증가하는, 이것은 ABA가 꽃눈형성을 유도하는 요인으로 작용했다기 보다는 terminal buds(생장점)의 세포분열을 억제함으로써 그 전까지 왕성한 영양생장을 하던 식물이 adult phase와 관련된 물질대사가 이루어질 수 있도록 새로 물질대사 방향을 제시해주는 방아쇠 작용을 하지 않을까 추측된다.

Wright(1975)는 free-ABA가 bound-ABA보다 높다고 보고하였는데, flower induction과 free-ABA는 무관하며, ABA는 겨울철에 꽃눈 휴면을 유도하여, 개화(bolting)되지 못하도록 한다고 하였다. 또한 blueheife(화성능)을 이미 획득한 adult *Ribes* 식물을 장일조건하에 생육시키면서 ABA를 처리하면 개화가 유도되는데(Rogler and Hackett, 1975), 이런 현상은 ABA가 개화를 직접유도하는 것이 아니라 영양생장을 종료시키는 효과 뿐으로 생각되어 진다. 왜냐하면, juvenile phase에 있는 식물에는 ABA처리가 아무런 효과를 주지 못하기 때문이다.

그리고 생장억제 물질인 B-9, CCC, alar등을 과실수에 처리하면 개화가 촉진되는 현상이 나타나는데, 이러한 결과는 이미 blueheife를 획득한 adult phase에 있는 식물만 가능하고 blueheife를 획득하기 전의 juvenile때는 전혀 불가능하다.

5. 화아형성과 물질대사

고등식물에서 juvenility condition을 조정하는 요인은 무엇일까? 또한

어떠한 내적 요인이 식물의 phase change를 가능하게 할까? 동물체에서 처럼 식물에도 유충호르몬 또는 생식호르몬과 유사한 성분이 존재할까? 등의 질문은 100-150년간의 개화메카니즘을 밝히고자 수행한 연구과정에서 흔히 제시된 질문들이다.

고등식물체에서 juvenility의 nature를 이해하려면 먼저 bluehreife (개화능)에 대한 분자 생화학적 특성이 밝혀져야 하는데 개화 메카니즘이 구명되지 않은 현 시점에서 bluehreife를 기술하기는 매우 어려운 일이다.

Adult phase에 있는 단일식물의 잎에 단일처리를 하면 개화가 가능하나 성장점에 단일처리를 하면 화아분화가 되지 않는다. 잎으로부터 광신호(일장: phytochrome)를 감지하여 생성된 화성자극원(flower stimulus)을 통하여 전류될 수 있고 membrane을 통과할 수 있으며, 그리고 이 자극원의 희석효과 (dillution effects)가 나타나지 않은점 등을 감안하여, 몇몇 학자들이 이 자극원이 마치 유전정보(DNA)물질처럼 autocatalytic reduplication을 할 수 있는 stimulus임을 배제하지 않은점 등은 이미 잘 알려진 내용이다(Wareing and Phillips, 1981).

그러나, 화성능을 획득한 장일식물인 사리풀(*Hyoscyamus niger*)에 단일조건을 처리하면 꽃눈형성이 유도되지 않은 점을 감안하여 볼때 개화억제 물질이 존재할 수 있다는 추론도 상당한 신빙성이 있는 것이다. Ali와 Westwood(1966)에 따르면 화아분화때 잎과 성장점에 RNA 함량이 증가하는데, 이들은 juvenile phase때 꽃눈이 형성되지 않은 이유가 어떤 specific mRNA 결여로 인해 flowering protein(화성단백질)이 de novo synthesis 되지 않기 때문이라는 견해를 밝힌 반면, Wellensiek(1976)은 화성능에 진입하는 과정을 억제하고 있는 어떠한 억제물질(histon)을 제거함으로써 꽃눈형성이 initiation된다는 견해를 밝혔다

식물세포의 핵산과 단백질 대사에 나타나는 효소활성은 단백질의 생합성에서 기인된다는 것은 틀림없는 사실이다. 그래서 이미 50년대에 *Streptocarpus wendlandii*에서 일생동안 단 한개의 잎을 가진 식물을 발견하여, 단백질 합성억제제를 처리하여 개화를 억제하였다. 또한 *Streptocarpus*의 flower induction phase때 2-TU 처리하면 개화가 억제되며, 영양생장이 촉진된다. 그러나 정상적인 uracil 농도를 높여 주면서 2-TU의 작용을 competitive 하게 방해하면 inductive condition에서 개화된다. 이러한 결과는 꽃눈형성 과정에서 종단분열조직(생장점)이 변화되기 위하여 mRNA가 새로 합성되어야 됨을 시사해 준다. 유사한 결과는 그후 *Sinapis*, *Chemophodium*, *Iris*, *Hyoscyamus* 등에서 얻었으며, 최근에는 actinomycin D, cycloheximid등의 처리로 동일한 결과가 있음을 누구도 부인하지 않고 있지만, 어떠한 메카니즘으로 이러한 gene activity를 triggering 시키는지에 대한 원인은 밝혀지지 않았다.

*Sinapis alba*의 생장점이 juvenile phase에서 adult 로 전환되면 세포안의 syntax error file -, between lines 363 and 363 syntax error file -, between lines 363 and 363 DNA와 histone 함량이 $4GA_3C$ 에서 $2GA_3C$ 로 감소된다. 이때 세포에서는 RNA 와 protein 합성이증가된다. 특히 Lysin 함량이 높은 histone-fraction(HI)의 변화가 심하게 일어나기 때문에 chromation의 condensation 정도가 bluehreife(화성능)과 깊은 관계가 있을 것이라는 견해가 있다.

이상의 결과를 종합하여 보면, 고등식물에 나타나는 juvenility는 유전적으로 고정되어 있으며(epigenesis), juvenile phase에서 adult phase로 전환되는 교차점에서는 어느 특정 물질대사 산물(secondary substance) A 가 한계농도에 축적되면 이 물질이 대사산물 B를 합성하는 효소를 de novo synthesis 시키고

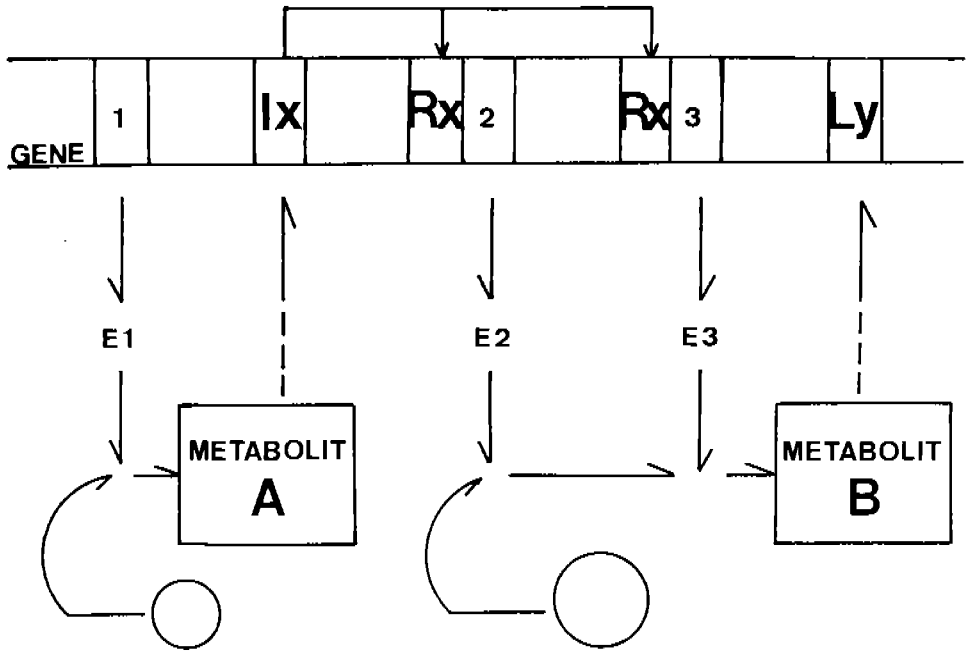


Fig. 4. Domino activating of gene.

대사산물 B는 C를 제어하는 효소를 생산하게 된다(Kaskaden Nodell).

이러한 물질대사 연쇄반응 과정중에서 식물체가 bluehreife를 획득하며 동시에 꽃눈형성이 triggering될 수 있는 adult phase로 진입하게 되는 것으로 생각된다.

6. Juvenile Phase의 단축

고등식물의 유년기(juvenile phase)를 단축시켜 우수한 품종으로 육성하려는 seedling plant의 화성능을 빨리 획득함으로써 가능하다. 그러나 실제적으로 juvenility의 생리, 생화학 원인이 규명되어 있지 않은 현 시점에서 juvenile periods를 단축시킨다거나 또는 꽃눈형성 시기를 인위적으로 조절하여 juvenile periods를 연장시키는 것은 쉬운 일이 아니다.

지금까지 이 분야에서 행하여진 유년기 단축에 관한 연구를 종합하면 2가지 방법으로 촛점이 맞추어지고 있는데 첫째는 유전적으로 고정되어 있는 비교적 짧은 juvenile stage 를 지닌 seedling(종묘)를 선발하는 scale-up 방법이 있다. 특히 apple 과 pear 같은 과실수의 종묘는 juvenile phase가 종자마다 차이가 있기 때문에 조기 개화하는 종묘를 선발하는 방법이 효과적이다(Visser, 1979). 둘째는 juvenile phase에 있는 종묘를 최적환경 조건하에서 육성시키면서 성장조절제를 이용하는 방법으로 궁극적으로 식물의 juvenile phase를 속성 성장 시킨다는 뜻이다(accelerated-optimal-growth;AOG-method).

그래서, 대부분의 목본식물에서는 종자발아에서 부터 최적 영양성장 조건하에서 생육시켜 bluehreife를 획득한 후 화아형성을 유도하는 조건(접목, 일장, 무기이온)을 처리함으로써 juvenile phase를 단축시키는데 다소 성공하였다(Karna, 1969; Jonker, 1971). 또한 adult phase에 진입하는 과정 (transition phase)에 있는 식물에는 성장조절제 B-9, TIBA, Ethepon, CCC 등을 처리하여 조기 개화를 유도할 수 있으나(Dennis,1968; Kender,1974; Chacko 등, 1976), bluehreife 를 획득하지않은 juvenile phase 에서는 성장조절제의 효과가 전혀없다(Kender, 1974).

맺 음 말

지금까지 고등식물의 성장과정에서 나타나는 juvenile phase 특성을 화성능과 연관지어 고찰해 보았다.

juvenile phase는 식물의 종자가 발아해서 화아가 형성될때까지의 성장단계를 말하는데, 이 단계에서의 식물들은 개화할 수 있는 생리적 능력을 지니고 있지 못할 뿐만

아니라, 대부분의 목본식물과 많은 초본들이 유형(juvenile form)과 비교할 때 뚜렷한 형태 발생학적 차이를 나타내게 된다.

Juvenile phase에서 adult phase로 전환되는 phase change 교차점에서는 식물이 bluchreife(화성능)을 획득하는 시기와 거의 일치하는데, 지금까지 화성능에 대한 생리, 생화학적 특성과 작용기작은 거의 밝혀지지 않고 있는 실정이다. 따라서 이와 관련된 여러 보문을 접한뒤 수렴된 필자의 견해는 고등식물의 bluehreife(화성능)은 최소한의 영양생장(minimum size)이 이루어 져야 획득되며, 일장을 요구하는 식물과 춘화처리를 필요로하는 식물은 화성능을 획득한 후에야 비로소 외부의 개화유도조건(잎의 광신호 감지, 접촉에 의한 flowering stimulus, 성장조절제등)에 반응할 수 있다는 것이다. 실제로 유년기 성장 단계를 단축시키고자 행한 실험에서 확인된 바와 같이 식물의 최적환경 조건을 조절하여 조기 화아분화를 유도할 수 있다는 사실은 juvenile phase가 도약적인 생장이 아닌 개체신성적(epigenesis)인 생장으로 만이 가능하다는 것을 암시해 주고 있다.

그래서 juvenile 성장기간 동안의 광합성을 통한 왕성한 신진대사가 이루어 지면서, 어느 특정 대사산물(secondary metabolic products)이 한계점에 축적 됨으로 인하여 이러한 축적물이 화아형성에 관련된 gene을 활성화(도미노 메카 니즘)시켜 이제까지의 물질대사 반응의 방향을 개화대사로 전환시켜 주는 것으로 추측된다.

또한, 종자발아에서 광합성 기구가 형성될때와, juvenile phase에서 adult phase로 전환되는 교차점의 중단분열조직(화성분열조직)을 보면, pentosephosphate cycle의 key enzyme인 glucose-6-phosphate-dehydrogenase(E.C.1.1.1.49)와 6-phosphogluconate dehydrogenase(E.C. 1.1.1.44)가 GA₃에 의해 활성화 되는데 필자의 견해로 볼때 GA₃가 화아분화를 유도한다기 보다는 이미 화성능을 획득한 식물의 경우에만 GA₃에 의해서 화아분화가 촉진(추대효과) 되는 것이 아닌가 생각되며, juvenile phase 에 있어서 화아분화와 깊은 관계가 있는 specific mRNA의 불활성으로 인해 화아형성

protein이 결여되어 있기 때문에 꽃눈형성이 억제되는 것으로 유추해볼 수 있다.

개화메카니즘에 대한 여러 학자들의 견해는 오래전부터 활발히 논의되어 왔으나 flowering stimulus의 실체를 밝혀내지 못한 현 시점에서 화성능을 기술 한다는 것은 추상적인 면들을 내포할 수 밖에 없는 것이다.

따라서 고등식물의 생리적 juvenility를 좀더 자세히 이해하기 위해서는 화성능과 종단생장점의 phase change에 대하여 분자적 수준에서의 연구가 더욱 활발히 추진되어야 할 것이다.

참 고 문 헌

1. ALI, N. and M.N. WESTWOOD, 1966: Nucleic acids as related to juvenility in several *Pyrus* species. Proc. Amer. Sci. Hort. Sci. 89, 123-131.
2. BEISSNER, I., 1988: Uber jugendformen von Pflanzen, speziell von Coniferen. Ber. Deutsh. Bot. Ges. 6, LXXXIII-LXXXVI.
3. BLEYMULLER, T., 1976: Investigations on the dependence of flowering in Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) upon age. Acta Horticulturae 56, 169-172.
4. CHAYAKHYAN, M.K., 1977: Hormonal Regulation of Plant Flowering. In: P.E. Pilet(Ed.) Plant Growth Regulation, S. 258-272. Springer-Verlag, Berlin.
5. DENNIS, F.G., 1968: Growth and flowering responses of apple and pear seedling to growth retardants and scoring.
6. FRYDMAN, V.M. and P.F. WAREING, 1974: Phase change in *Hedera helix* L. III The effects of gibberellins, abscisic acid and growth retardants on juvenile and adult ivy. J. Exp.Bot. 25, 420-429.
7. HESS, C. E., 1961: The physiology of root initiation in easy and difficult-to-root cuttings.
8. JONKERS, H., 1971: An international experiment on juvenility in apple. Euphytica 20, 57-59.
9. JONKERS, H., 1975: Effect van gibberelline-besparingen op de jeugd-peroid van appelzaailingen. Landbouwkundig Tijdschrift/Pt 87-12, 330-332.

10. KARNATZ, A., 1969: Zur Frage des Beginns der generativen Phase bei Apfelsamlingen. Dt. Akad. Landw. Wiss. Beri. 96, 105-113.
11. KEMMER, E., 1950: Beitrag zur Frage der "Jugendform" bei Apfelgehölzen Züchter. 22, 289-298.
12. KENDER, W.J., 1974: Ethephon-induced Flowering in Apple Seedlings. Hort, Science 9, 444-445.
13. LINKHOLAT, T.V. and A.S. LEVINA, 1973: Effects of Auxin and Gibberellin on Activity of Glucose-6-phosphate Dehydrogenase and 6-phosphogluconate Dehydrogenase in wheatcoleotile Cells of Different Ages. Fiziologiya Rastanii 20, 130-137.
14. PIERRE LEJEUNE, J.M. KINETL and G.BERNIER 1988: Cytokinin Fluxes during Floral Induction in the Long Day Plant *Sinapis alba* L. Plant Physiol. 86, 1095-1098.
15. PHARIS. R.P., M.D.E. RUDDAT, C.C. PHILLIPS and E. HEFTMANN, 1965: Prococious flowering of Arizona cypress with gibberellin. Canad. J. Bot. 43, 923-927.
16. PODOLNY, V.Z., 1974: The role of flowering inhibition in regulation of juvenile state of plants. Intern. Gartenbaukongress Warschau, 1974 (Abschrift).
17. ROGLER, C.E. and W.P. HACKETT, 1975: Phase change in *Herera helix* L.: Stabilization of the mature form with abscisic acid and growth retardants. Physiol. Plant 34, 148-152.
18. SALISBURY, F.B., 1963: The flowering process. Pergamon Press, Oxford London, New York, 93-95.
19. SCHWABE, W.W. and A.H. AL-DOORI, 1973: Analysis of a juvenile-like condition affecting flowering in the black currant(*Ribes nigrum* L.). J. Exp. Bot. 24, 969-981.
20. SCHWAGE, W.W., 1976: Applied aspects of juvenility and some theoretical considerations. Acta Hort. 56, 45-54.
21. VISSER, T., 1968: Juvenile period and precocity of apple and pear seedling. Euphytica 16, 39-320.
22. WAREING, P.F., 1959: Problems of juvenility and flowering in trees. J. Linn. Soc. London(Bot.) 56, 282-289.
23. WAREING, P.F. and H.M.M. EL-ANTABLY, 1970: The possible role of endogenous growth inhibitor in the control of flowering. S. 285- 300. in G. Bernier(ed.), Cellular and Molecular Aspects of Floral Induction. Longman, London.
24. WAREING, P.F. and V.M. FRYDMAN, 1976: General aspects of phase changes with special reference to *Hedera helix* L. Acta Hort. 56, 57-69.
25. WELLENSIEK, S.J., 1957: The plant and its environment. In: Control of

the Plant Environment Ed. J.P. Hudson, 3-15 Rutterworth, London und Washington, D.C.

26. WELLENSIEK, S.J., 1976: The Direct Action of the Floral Hormone in *Silene armeria* L. Z. Pflanzenphysiol. 29, 210-217.
27. WRIGHT, S.T.C., 1975: Seasonal changes in the levels of free and bound abscisic acid in black currant(*Ribes nigrum*L.) Buds. J. Exp. Bot. 26(91), 161-174.
28. YOSHIDA, Y., T. HANIUDA, S. TSUCHIJA. and S. SADANORI, 1974: Studies on improvement of apple breeding techniques. III. Influence of some chemicals for shortening the juvenile period in infant apple seedlings. Bull. Fruit Tree Res. Stn. C. 1, 9-27.
29. ZIMMERMAN, R.H., 1973: Juvenility and flowering of fruit trees. Acta Hort. 34, 139-142.
30. YANG, D.C., 1979: Untersuchungen über die primäre und sekundäre jugendphase bei *Ribes nigrum* L. and *Citrus madurensis* LOUR. Diss TU-Berlin.
31. YANG, D.C., 1984: Untersuchungen über die bluterknospenbildung bei *Ribes nigrum* L. Korean J. of Botany, 27(3) 179-189.

저 자 약 력

양 덕 조 (梁 德 祚) 박사

1948. 1. 3. 생

1971 서독 Berlin종합기술대학교 원예식물학과 (이학사)

1974 서독 뮌헨공과대학교 식물생화학과 (이학석사)

1979 서독 Berlin공과대학교 식물생리학과 (Ph. D.)

1964 - 66 애센시립병원 조교

1975 - 79 서독 Berlin공과대학교 유용식물연구소 책임연구원

1980 - 82 한국인삼연초연구소 유전연구실장

1983 - 현재 충북대학교 생물학과 교수