

쇠비름(*Portulaca oleracea* L.)에 있어서 잎과 줄기의 들나물
科型 有機酸代謝(CAM)의 比較

張楠基 · 李紀煥 · 金姬伯
(서울大學校 師範大學 生物教育科)

A Study on Characteristics of Crassulacean Acid Metabolism in
Leaves and Stems of *Portulaca oleracea* L.

Chang, Nam Kee, Ki Hwan Lee and Heui Baik Kim
(Dept. of Biology, College of Education, Seoul National University)

ABSTRACT

Diurnal acid fluctuations, stomatal resistance, and morphology and anatomy were investigated in leaves and stems *P. oleracea* L. growing under the natural environmental condition.

A CAM-like pattern of acid fluctuations was exhibited not in leaves of the young purslane but in its stems. Defoliated stems showed a decrease in diurnal changes of total acidity as compared with normal stems. Excised stems stored in continuous darkness exhibited diurnal acid rhythms, and they showed light deacidifications for three days.

Kranz-type arrangement was observed in leaves, but not in stems. Micrograph of cross sections of stems showed cells with relatively large vacuoles and a few chloroplasts. The number of stomata was $3,275\text{cm}^{-2}$ in leaves, while the stomata could not be observed in stems. Stomatal resistance was high at night and low in daytime in leaves of the young purslane, and the range of its value was $5\sim 40\text{ sec. cm}^{-1}$. But stomatal resistance in leaves of the water-stressed plant was comparatively high in day time, and its value was 30 sec. cm^{-1} .

The result of these studies showed the possibility that the stem of *P. oleracea* L. possesses CAM under certain stressed conditions.

緒 論

Crassulacean acid metabolism(CAM)은 주로多肉植物에서 發見되었다(Kluge & Ting, 1978). 多肉植物中에는 C_3 型 光合成樣式(C_3 型)을 가지는 것과 環境變化 또는 年齡에 따라 CAM 性格이 나타난다는 것이 알려졌다(Osmund, 1978, Osmund *et al.*, 1976). 또한 多肉植物中에는 C_4 型 光合成樣式(C_4 型)을 지니는 것도 發見되었다(Koch & Kennedy, 1980).

CAM은 水分條件(Hartsock & Nobel, 1976, Kluge *et al.*, 1978, Neales *et al.*, 1968, Osmund *et al.*,

1976, Szarek *et al.*, 1974, Winter & Troughton, 1978), 鹽度(Ting & Hanscom, 1977, Winter & Troughton, 1978), 光週期(Queiroz, 1974), 年齡(Osmund *et al.*, 1976, Ranson & Thomas, 1960) 및 季節(Neales *et al.*, 1968, Szarek & Ting, 1974) 등의 環境變化에 큰 影響을 받는다고 알려졌다. CAM과 C_4 型을 가지고 있는 植物은 乾燥한 氣候에 對하여 큰 適應性을 나타내며(Laetsch, 1974), 이들간에 生理的 生態的 및 해부학적 類似點에 대한 比較研究가 있었다(Black, 1980, Laetsch, 1974).

쇠비름(*Portulaca oleracea* L.)은 C_4 型 多肉植物로 알려졌다고 이 植物의 C_4 型에 대한 生理學的인 特性은

주로 잎을 대상으로 한 代謝作用(Kennedy, 1977, Kennedy *et al.*, 1977), 光合成酵素의 活性化(Kennedy, 1976, Kennedy, 1977), 補償點(Kennedy, 1976), 光呼吸(Kennedy, 1976a, 1976b), 組織培養과 해부학(Kennedy, 1976b Kennedy *et al.*, 1977), 葉齡(Kennedy, 1976a, Kennedy & Laetsch, 1974) 및 鹽度和 水分條件에 對한 反應(Kennedy, 1977) 등의 研究로 밝혀졌다.

쇠비름은 광범위한 光度, 溫度 및 土壤型 등에 對하여 耐性이 強하며(Zimmerman, 1976), 어떤 條件下에서는 잎과 줄기에서 CAM 性格을 가진다는 報告가 있다(Koch & Kennedy, 1980). Koch 와 Kenndy(1980)는 溫室에서 發芽시켜 키운 쇠비름을 材料로 하여 光週期和 水分條件에 따른 酸度, CO₂의 交換率, 氣孔抵抗 및 ¹⁴C₄ carboxylic acids의 分布 등의 變化를 調査한 結果 特히 短日과 水分缺乏 條件下에서 잎과 줄기에 CAM 性格이 나타난다고 하였다. 그러나 이 植物의 잎과 줄기가 自然條件下에서도 CAM을 나타내는지는 알려지지 않았으며, 이러한 多肉植物의 잎과 줄기 간에 存在하는 光合成樣式의 差異에 關한 體系的인 比較研究도 별로 이루어지지 않은 실정이다.

그러므로 本研究은 多肉植物의 잎과 줄기 간에 存在하는 光合成樣式의 差異를 比較하려는 의도에서 C₄型和 CAM을 지니고 있는 쇠비름을 材料로 選擇하였다. 쇠비름은 줄기의 酸도가 잎에 비하여 높고 뚜렷한 日變

化를 나타내고 있는 反面에, 줄기에서는 거의 氣孔이 발견되지 않는다. 이 점을 土壤로 하여 自然狀態에서 자란 쇠비름의 잎과 줄기에서 酸度の 日變化, 形態와 構造 및 氣孔抵抗 등을 比較調査함으로써 이 植物의 경우 잎보다는 줄기에 CAM이 存在할 可能性이 있다는 것을 밝혀려고 하였다.

材料 및 方法

1. 材料

本實驗에서 使用한 쇠비름(*Portulaca oleracea* L.)은 京畿道 부천시 약대동(126°46'E, 37°50'N, 20H)의 밭에 自生하고 있는 것으로 1980年 9月~10月에 採集하여 使用하였다(Fig. 1). 試料은 제속하여 暗處理하는 實驗을 제외하고는 3~4쌍의 잎이 난 어린 것들이 고르게 자란 群落中에서 選擇하였다. 試料의 採取는 靑정한 날을 選擇하여 시행하였으며 採取場所의 평균포장용수량은 44.6%이었다.

2. 形態와 構造 및 氣孔觀察

잎과 줄기의 斷面構造는 잎과 줄기의 절편을 VANOX System (Model No. PM-10-A)으로 觀察調査하였다.

氣孔의 數는 잎과 줄기의 表皮를 아세톤물(메니큐어 또는 필립)로 복제한 후 마이크로메타가 부착된 100倍의 光學顯微鏡으로 觀察調査하였다. 10個體의 試料을 任意로 選擇하여 各個體別로 3回 測定한 平均値를 單

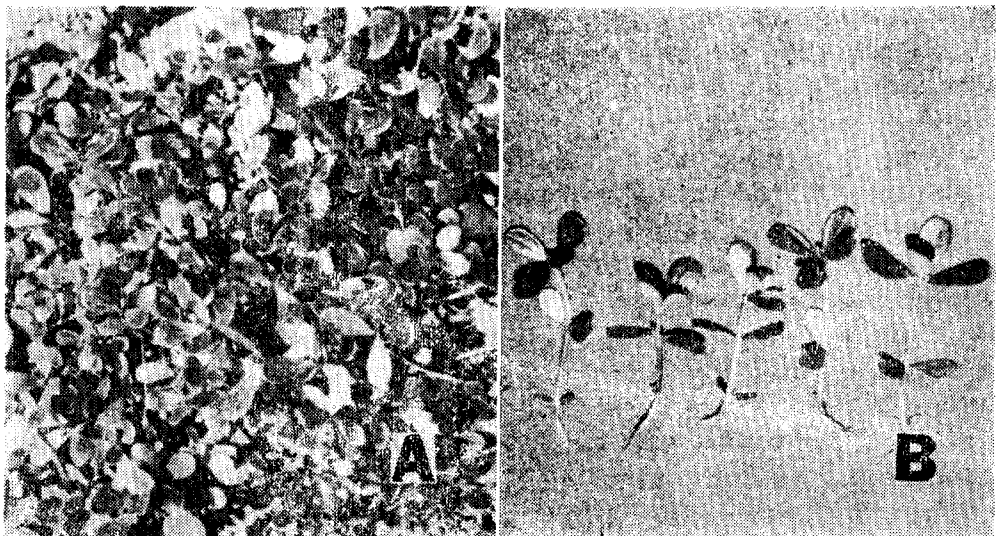


Fig. 1. Young purslanes, *P. oleracea* L. growing at a habitat in Yakdaedong, Bucheonsi, Kyeonggido, Korea (126°46'E, 37°30'N, 20H) (A), and a few samples used for the experiments (E), Young, uniform plants with three to four leaf pairs were mainly used for the experiments.

位 cm^2 당 氣孔數로 表示하였다. 쇠비름의 잎의 氣孔은 光學顯微鏡으로 直接觀察도 可能하다는 것을 發見하였다.

3. 酸도의 日變化

가) 自然狀態下에서 쇠비름의 잎과, 줄기의 酸도의 日變化는 다음과 같이 調査하였다. 現地에서 1時間 간격으로 24時間동안 쇠비름의 잎과 줄기를 區分採取하여 各己 生體量(f.wt.)을 測定하고 곧 固體炭酸으로, 얼린 후 實驗室로 運搬하여 아래와 같이 酸도를 分析하였다. 試料는 任意로 10個體씩 2반복으로 採取하였으며 줄기는 첫째 마디만을 採取하여 使用하였다. 試料採取時에 氣溫(air temperature, $^{\circ}\text{C}$)과 照度(solar illuminance, KLux)를 同時에 測定하였으며 採取場所의 平均土壤 含水量은 21.1% DM이었다. 試料의 水分損失을 줄이기 위하여 生體量을 測定하기 전에 試料를 컷은 여과지에 싸서 처리하였다.

酸度(Titratable acidity)는 Koch와 Kennedy(1980)의 方法을 약간 변형하여 다음과 같이 分析하였다.

試料에 끓인 蒸溜水를 少量 加하여 glass handy homogenizer로 갈고 약 20ml로 調整한 후 5分間 끓여 유기산을 抽出하였으며 이것을 吸入여과하여 끓인 증류수를 가지고 40ml로 調整하였다. 이 抽液은 0.01 N NaOH 液溶을 가지고 pH meter를 使用하여 pH 6.9까지 적정하였고 그 적정치를 $\mu\text{eq. g}^{-1} \text{ f.w.}$ 로 換算하여 酸도로 定하였다.

나) 有機酸의 年齡에 따른 變化和 잎과 줄기間的 移動을 調査하기 위하여 다음과 같은 方法을 使用하였다. 現地에서 3~4쌍의 잎을 지닌 어린 個體를 選擇하여 09時에 줄기의 윗쪽 끝에서부터 잎을 순서대로 제거한 후 당일 14時와 익일 09時에 各 試料를 뿌리까지 採取하여 마디별로 잎과 줄기의 酸도를 分析하였다. 試料는 각각 5個體씩 2반복으로 채취하였고 잎을 제거하지 않은 正常的인 試料와 比較하였다. 이때 各 마디별 葉綠素量은 80% acetone 抽出 方法에 의하여 分析하였고 $\text{mg. g}^{-1} \text{ f.w.}$ 로 表示하였다(Arnon, 1949).

다) 계속하여 暗處理하였을 때 水分의 減少에 따른 酸도의 diurnal rhythm은 다음과 같이 分析하였다. 現地에서 15時에 줄기를 3cm 程度의 길이로 자르고 잎을 直徑 6mm의 cork borer로 뚫어서 採取한 試料를 實驗室로 運搬한 후 4日間 暗處理하면서 分析하였다. 酸도는 6時間 간격으로 分析하였고 組織의 含水量은 12時間 간격으로 同時에 分析하였다. 試料는 成熟한 個體의 잎과 줄기를 使用하였고 줄기는 誤差를 줄이기 위하여 윗쪽에서 첫째 마디만을 使用하였으며 모든 試

料는 5個體씩 2반복으로 하였다.

한편 光에 의한 deacidification을 調査하기 위하여 暗處理中인 一部の 試料에 高壓水銀燈(HF 6~400W)을 使用하여 15 KLux로 照明하면서 酸도를 分析하였다. 이때 光處理는 每日 08時부터 20時까지 12時間동안 하였고 4日間 試行하였다.

4. 잎의 氣孔抵抗

잎의 氣孔開閉를 調査하기 위하여 Autoporometer(LI-65, LI-COR)로 氣孔抵抗을 測定하고 sec. cm^{-1} 로 表示하였다. 이때 쇠비름의 잎을 가지고 氣孔抵抗을 測定하기에는 Diffusive resistance sensor Aperture size (2cm^2)가 크기 때문에 고무판으로 만든 補助板(Aperture size, 0.2cm^2)을 使用하여 測定하였다.

試料로는 現地에서 自生하고 있는 正常的인 植物(Control leaves), 화분에 옮겨 3日間 물을 주지 않은 植物(Stressed leaves) 및 잎을 줄기에서 떼어낸 것(Detached leaves) 등을 使用하였으며 各己 3個體씩을 選擇하여 2반복으로 測定한 값의 平均値를 氣孔抵抗値로 나타내었다. 이때 同時에 測定한 土壤의 含水量은 正常的인 植物의 경우 21.2% D.M. 이었고 물을 주지 않은 植物의 경우는 12.1% D.M.이었다.

5. 其 他

잎과 줄기의 多肉性은 Mesophyll succulence (Sm)을 測定하여 調査하였다(Kluge & Ting, 1978).

照度は Maseuda 照度計를 使用하여 測定하였다. 한편 現地の 토양포장용수량(Field capacity)과 土壤 및 組織의 含水量은 常法에 따라 分析하였으며 乾量當 %로 나타내었다.

結 果

1. 잎과 줄기의 構造와 氣孔數

쇠비름의 잎과 줄기에서 氣孔數를 調査한 結果는 Table 1과 같다. 잎表面의 平均 氣孔數는 $5,275\text{cm}^{-2}$ 였으며 이것은 CAM 植物의 平均氣孔數인 $2,680\text{cm}^{-2}$ (Kluge & Ting, 1978)의 約 2배가 되는 數이다.

잎의 兩表面中 윗면의 氣孔數는 $6,600\text{cm}^{-2}$ 로 아랫면의 $3,950\text{cm}^{-2}$ 에 比하여 1.7배나 많았으며 이것은 多肉性 CAM 植物로 알려진 仙人掌 *Opuntia bigellobii* 줄기의 氣孔數인 $6,500\text{cm}^{-2}$ 에 類似한 값이 된다. 그러나 쇠비름의 경우 줄기에서는 氣孔이 發見되지 않았다.

CAM 植物의 一般的인 特性으로 알려진 多肉性을 表示하는 方法中에 Kluge와 Ting (1978)에 의하여 제시된 Mesophyll succulence (Sm)가 있는데 이 指數

Table 1. Number of stomata per cm² on the adaxial and abaxial surfaces of leaves of *P. oleracea* L.

Young leaves		Stems
Adaxial	Abaxial	
8,500	5,143	0
8,071	5,143	0
8,071	4,500	0
7,285	4,429	0
7,000	4,071	0
6,000	3,786	0
5,786	3,643	0
5,357	3,286	0
5,000	2,857	0
4,929	2,643	0
6,600*	3,950*	0

* The mean estimate for the 10 randomly selected plants.

는 CAM 植物과 non-CAM 植物을 多肉性에 의하여 區分하는데 比較的 용이한 方法으로 알려졌다. Sm 은

葉綠素의 量에 대한 組織의 含水量의 比로 表示되며 어썻 植物을 5個體씩 채취하여 調査한 結果는 Table 2 와 같다. 잎과 줄기의 平均 Sm 값은 各已 1.38과 6.51 을 나타냈으며 잎보다 줄기가 5倍 程度 높은 값을 나타내었다. 이것은 CAM 植物中 比較的 낮은 Sm 값을 갖고 있는 *Kalanchoe daigremontiana* 의 1.34 보다 높은 값을 보여주며(Kluge & Ting, 1978), 특히 줄기의 多肉性이 높다는 것을 暗示한다고 하겠다.

Table 2. Values of mesophyll succulence (Sm) in leaves and stems of *P. oleracea* L.

Samples	Water contents (g/g f.wt.)	Chlorophyll contents (mg/g f.wt.)	Sm*
Leaves	0.898	0.578	1.55
	0.895	0.744	1.20
Stems	0.903	0.132	6.84
	0.897	0.145	6.18

$$*Sm = \frac{\text{Tissue water content (g)}}{\text{Chlorophyll content (mg)}}$$

한편 잎과 줄기의 단면을 100倍의 顯微鏡으로 촬영한 結果는 Fig. 2와 같다. 잎에서는 관다발 주위에

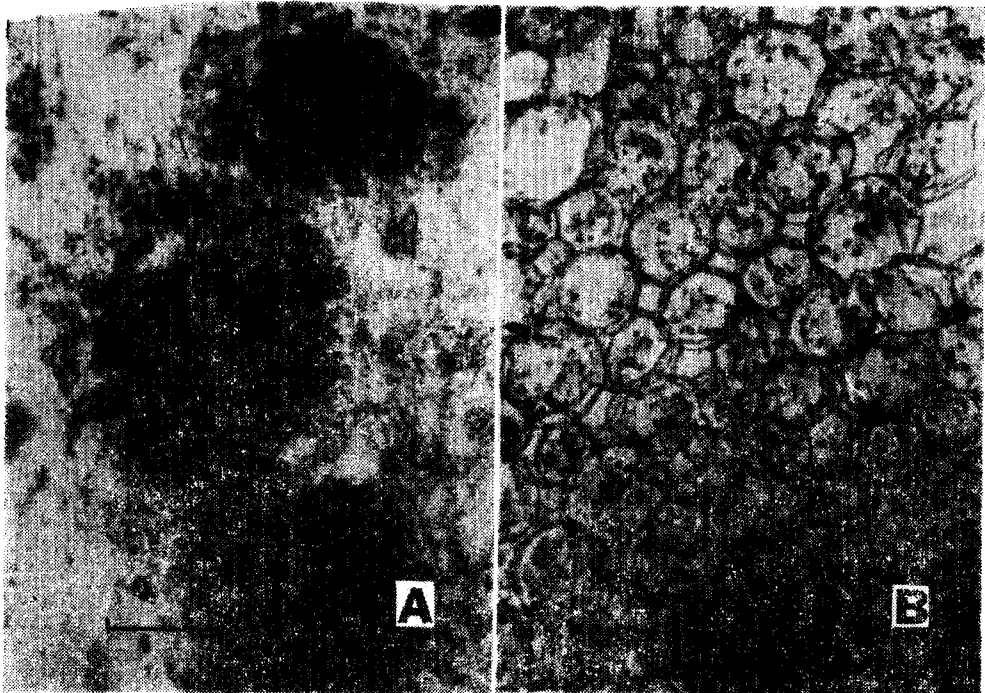


Fig. 2. Cross sections of leaf (A) and stems (B) of *P. oleracea* L. 'A' shows a Kranz-type anatomy and 'B' shows cells with relatively large vacuoles and a few chloroplasts. The bars designate 200 μ m length.

Bundle sheath chloroplasts가 密集하여 있고 그 주위에 Mesophyll chloroplasts가 分布하고 있는 것을 觀察할 수 있었으며 葉肉조직보다는 양성한 Spongy cells의 發達을 觀察할 수 있었다. 이러한 結果는 C_4 型植物에서 잘 알려진 Habelandt의 Kranz 型 構造를 쇠비름의 잎이 가지고 있다고 하는 사실을 暗示하는 것으로 여겨진다(Laetsch, 1974). 그러나 줄기에서는 큰 액포를 가지는 육질세포가 大部分을 이루고 있고 이들 細胞에 葉綠體가 드물게 分布하고 있는 것을 觀察할 수 있었다. 이러한 줄기의 構造는 전형적인 CAM 植物에서 發見되고 있는 同化細胞와 매우 類似한 特徵을 보주는 것으로 思料되며(Kluge & Ting, 1978), 이에 대하여서는 電子顯微鏡의 研究가 좀더 必要한 것으로 생각된다.

2. 酸度の 日變化

自然 條件下에 있는 쇠비름의 酸度の 日變化를 調査한 結果는 Fig. 3과 같다. 하루중 줄기의 酸도는 잎에 比하여 높았으며 주야간 酸度の 日變化도 잎보다 줄기에서 뚜렷하였다. 즉 주간에는 $10\mu\text{eq. g}^{-1} \text{f.w.}$ 程度로 떨어졌던 줄기의 酸도는 야간에 점차 높아져서 太陽이 비추기 始作하는 아침에 $25\mu\text{eq. g}^{-1} \text{f.w.}$ 程度로 最高가 되었으며 그 후 酸도는 급격히 減少하여 대낮에 최저가 되었으나 잎에서는 이와 같은 뚜렷한 變化가 나타나지 않았다. 太陽은 約 12時間의 短日條件을 나타냈으며 대낮의 최고 조도는 92Klux 로 나타났나. 氣溫은 야간에 최저 9°C , 주간에는 최고 32°C 의 分布를 나타내었다.

어린 쇠비름의 줄기에서 觀察된 바와 같은 이러한 Dark acidification과 Light deacidification 현상은 CAM 植物의 特徵이 되며 쇠비름에서는 Koch와 Kennedy (1980)에 의하여 報告된 바가 있다. 그들은 단일 또는 水分缺乏條件下에서 이와 같은 酸度の 日變化가 나타나며 하루중 잎의 酸도가 줄기에 比하여 높게 나타난다고 하였다. 그러나 本研究로는 비교적 단일조건인 自然狀態下에서 잎보다는 줄기에서 酸도가 높게 나타났고 日變化도 뚜렷하였다. 이와 같은 현상이 他季節 또는 他條件下에서도 나타나는데에 對하여는 아직 報告된 바가 없으며 體系의 研究가 이루어져야 할 것으로 생각된다.

3. 年齡에 따른 酸度の 變化

自然狀態에서 자라고 있는 어린 쇠비름의 잎을 줄기의 윗쪽 끝에서부터 順序대로 제거한 후 각 마디별로 잎과 줄기의 酸도를 分析한 結果는 Fig. 4와 같다. 잎을 제거하지 않은 正常的인 植物에 있어서 줄기의 酸

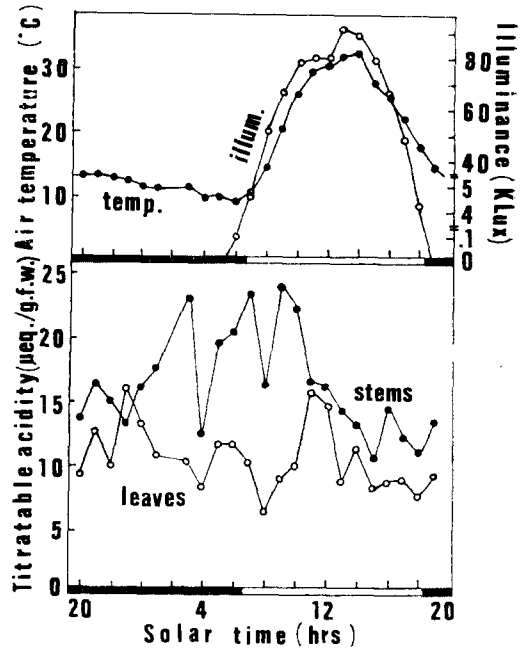


Fig. 3. Diurnal fluctuations of titratable acidity in leaves and stems of *P. oleracea* L. under natural conditions. Air temperature and solar illuminance measurements are shown. Each value of titratable acidity is the mean for duplicate samples. The shaded lines indicate night.

도는 잎보다 높았고 마디별 酸度の 差異와 日變化는 잎보다 줄기에서 뚜렷하였다. 즉 줄기는 09시에 2번째 마디에서 酸도가 가장 높았고 주야간 (14時와 09時)의 酸度變化도 그곳에서 가장 크게 나타났으나 잎에서는 뚜렷한 差異가 나타나지 않았다 (Fig. 4A). 그런데 잎을 줄기의 끝에서부터 마디별 順序대로 제거함에 따라서 줄기의 酸度の 日變化는 減少하는 경향을 나타내었다 (Fig. 4B, C, D).

한편 葉綠素의 量을 調査한 바에 依하면 줄기는 마디에 따라 거의 同一한 값을 나타내었으나 잎은 年齡에 따라 적은 값을 나타내었다. 이와 같은 結果는 酸度の 變化가 葉綠素의 量과는 相關이 적은 反面에 年齡에 따라 그 活性度의 差異가 크게 나타나며 줄기의 높은 酸도에 잎이 關係하고 있다고 하는 사실을 暗示하는 것으로 思料된다.

4. 酸度の 日週期 變化

CAM 植物에 있어서 CO_2 交換率의 日週期變化에 관한 研究와 이것과 CO_2 固定의 日週期變化와의 關係에 관한 比較研究는 오래 전부터 이루어져 왔다(Queiroz,

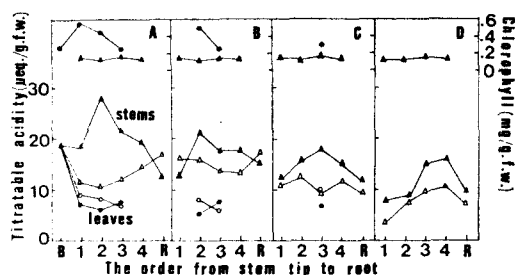


Fig. 4. Titratable acidity and chlorophyll contents in leaves and stems of the different order of the young purslane, *P. oleracea* L. under different treatments: A, control plants; B, plants that buds and 1st pair of leaves were detached; C, that buds and 1st and 2nd pairs of leaves were detached; D, that buds and all pairs of leaves were detached. 'B' and 'R' on the transverse line designate bud and root, respectively. Filled circles and triangles represent titratable acidity in leaves and stems sampled at 09 : 00, and blank symbols represent that sampled at 14 : 00, respectively. Each value of titratable acidity is the mean for duplicate samples. Each value of chlorophyll contents the mean for tetraplate samples. The shaded areas indicate acidification

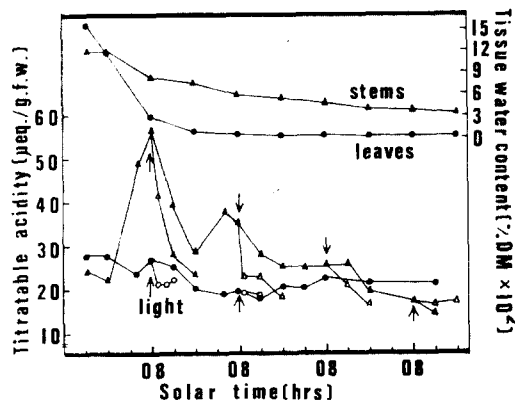


Fig. 5. Diurnal rhythms of titratable acidity in excised leaves and stems of *P. oleracea* L. under continuous darkness. Tissue water content measurements during these experiments are shown. Arrows indicate the initial points of exposing samples to light (15KLux). Blank circles and triangles represent the light deacidification in leaves and stems, respectively. Each value of titratable acidity and of tissue water contents is the mean for duplicate samples. The shaded lines designate continuous darkness. Air in the darkroom was $65 \pm 5\%$ RH and $20 \pm 1^\circ\text{C}$ during these experiments. High pressure mercuric lamp (HF 6~400W) was used for the light source.

1974).

本研究中에서 잘라낸 쇠비름의 잎과 줄기를 계속 暗處理하면서 酸度の 日週期變化를 調査한 結果는 Fig. 5 와 같다. 4日間을 계속하여 暗處理하였을 때 줄기에서는 3日間 日週期變化가 유지되었으나 잎에서는 뚜렷한 變化가 나타나지 않았다. 組織의 含水量은 점차 減少하여 잎은 1日만에 Steady 상태가 되었으며 含水량의 減少와 더불어 줄기와 잎의 酸度の 日變化量도 漸次 減少하는 傾向을 나타내었다.

한편 暗處理中인 試料를 光處理하였을 때는 暗處理中인 試料에 比하여 급격한 酸度の 減少(Light deacidification)를 나타내었으며 이와 같은 현상을 일에서 1日間, 줄기에서는 3日間 觀察할 수 있었다(Fig. 7). 이러한 實驗結果로 잘라낸 쇠비름 줄기의 酸度の 日週期變化가 연속적인 暗條件下에서도 유지되고 있다는 것을 알 수 있었다.

5. 잎의 氣孔抵抗

現地에서 쇠비름의 잎의 氣孔抵抗을 測定한 結果는 Fig. 6과 같다. 自然狀態에서 正常的으로 자라고 있는 쇠비름의 잎의 氣孔抵抗은 夜間에 40 sec. cm^{-1} 로 높았고 아침에 급격히 떨어져서 대낮에는 최저 5 sec. cm^{-1} 의 값을 나타내었다. 대낮에 줄기에서 잎을 떼어 내었을 때 氣孔抵抗은 급격히 높아져서 2時間만에 最大가 되었으며 이때의 氣孔抵抗은 50 sec. cm^{-1} 를 나타내었다. 이것으로 볼 때 정상적인 植物의 잎은 주간 에 氣孔을 열고 야간에도 약간 열고 있는 것으로 思料

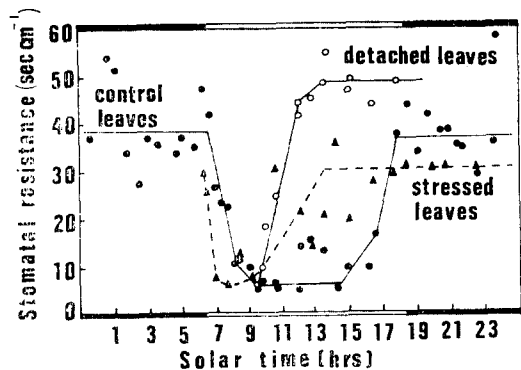


Fig. 6. Diurnal patterns of stomatal resistance for *P. oleracea* L. growing at a habitat in Bucheonsi, Kyeonggido, Korea under different conditions. The soil water contents for the the control plants and that for the stressed plants were 21.2 and 12.1% DM, respectively. The field capacity of that soil was 44.6%. The shaded lines indicate night. Values represent mean of three plants measured individually.

된다. 이와 같은 결과는 물을 충분히 주어서 키운 쇠비름에서 관찰되었으며 (Koch & Kennedy, 1980), 水分條件이 좋아졌을 때 CAM 植物인 Agave(Hartsock & Nobel, 1980)와 Opuntia (Szarek & Ting, 1974)에서도 관찰된 바가 있다.

한편 水分條件이 나쁜 때의 氣孔抵抗은 아침에 급격히 떨어졌다가 대낮에 점차 높아져서 30sec. cm^{-1} 정도를 나타내었으며 야간에는 正常的인 植物에 比하여 낮은 값을 나타내었다. 이러한 結果로 볼 때 水分條件이 좋지 않은 상태에 있는 植物의 잎은 대낮에 氣孔을 약간 닫는 반면에 야간에는 正常的인 植物에 比하여 좀 더 여는 경향성을 나타내는 것으로 생각된다. 낮에 기공저항이 높아지는 이러한 경향은 水分條件이 나쁜 狀態에서 키운 쇠비름에서 觀察된 바가 있으며 (Koch & Kennedy, 1980), CAM 植物에서 주로 發見되는 特徵이 된다. (Osmund, 1978). 그러나 水分條件이 나쁜 때 쇠비름의 잎의 氣孔이 낮에 닫히고 밤에 열리는지에 대한 直接的인 觀察은 아직 이루어지지 않은 실정이다.

考 察

夜間에 酸도가 높아지는 현상은 CAM 植物을 표징하는 重要的 特徵이 되며 여기에 C_4 -carboxylic acids 中 malic acid가 주로 關여하고 있다는 것은 잘 알려진 사실이다(Ranson & Thomas, 1960). 쇠비름의 잎과 줄기에서 이와 같은 酸도의 日變化가 나타난다고 하는 사실은 Koch와 Kennedy(1980)에 의하여 처음으로 보고된 바가 있으나 自然狀態에서도 나타나는지에 對해서는 아직 알려지지 않은 것 같다. 短日條件의 自然狀態에서 自生하고 있는 쇠비름을 가지고 本研究에서 調査한 結果에 의하면 酸도의 日變化가 잎에서보다는 줄기에서 뚜렷이 나타난다는 것을 알 수 있었다(Figs. 3, 4). 이와 같은 줄기의 Dark acidification은 쇠비름이 C_4 型 植物로서 C_4 -carboxylic acids를 合成할 수 있는 Phosphoenolpyruvate (PEP) carboxylase 活性도를 지니고 있다는 사실(Kennedy, 1976, Kennedy & Laetsch, 1974)과 큰 液胞를 가지고 있는 肉質細胞가 있다는 것(Kluge *et al.*, 1979, Fig. 2, Table 2) 등을 고려하여 볼 때 可能的 結果로 생각된다.

또한 CAM 植物의 重要的 特徵으로서 光이 비칠 때에 Light deacidification이 이루어지면서 光合성을 위한 CO_2 源의 제공이 가능하게 된다는 것도 잘 알려져 있다(Osmund, 1978). 이와 같은 deacidification 현상

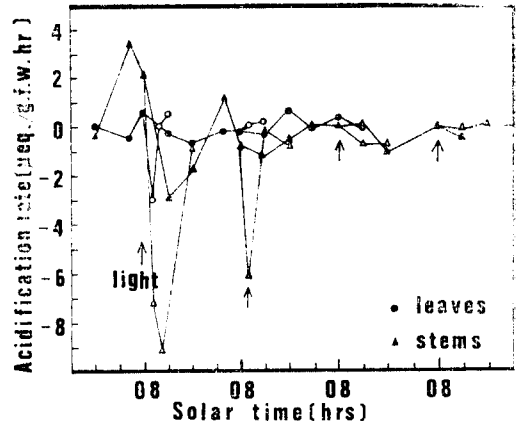


Fig. 7. Oscillations of titratable acidity in excised leaves and stems of *P. oleracea* L. under continuous darkness. These values were calculated from the data in Fig. 5. In the figure, + values represent acidification and - values deacidification.

은 短日條件下에서 키운 쇠비름에서 觀察된 바가 있으며 (Koch & Kennedy, 1980), 本研究 結果로 自然狀態에서 自生하고 있는 쇠비름의 줄기 (Fig. 3)와 잘라 낸 줄기 (Figs. 5, 7)에서 確認할 수 있었다.

CAM 植物인 Kalanchoe의 베어낸 잎을 계속 暗處理하였을 때 CO_2 의 放出이 日週期變化를 나타낸다고 하는 사실은 Schmith (1951)에 의하여 처음으로 報告되었다. Warren과 Wilkins(1961)는 *Bryophyllum fedtschenkoi*를 가지고 研究한 結果 CO_2 放出의 日週期變化와 CO_2 의 暗固定率의 日週期變化가 서로 밀접한 關係를 가지고 있다고 보고하였으며 Queiroz(1974)는 CO_2 의 交換率의 日週期變化를 酵素活性도의 Endogenous rhythm으로 說明하려고 하였다. 本研究에서 잘라낸 잎과 줄기를 가지고 계속 암처리하면서 酸도의 變化를 調査한 바에 의하면 잎보다는 줄기에서 酸도의 日週期變化가 뚜렷이 維持되었으며 組織의 含水量의 減少와 더불어 日週期變化量도 점차 減少하는 경향을 確認할 수 있었다 (Figs. 5, 7). 이와 같이 氣孔이 닫힌 상태에서 나타나는 組織의 酸도의 日週期變化는 CO_2 交換率의 日週期變化보다는 組織의 含水量이 좀 더 左右되며 이러한 Endogenous rhythm이 沙漠과 같이 乾燥한 氣候에서 生存하고 있는 CAM 植物들의 一般的인 特性이 될 수 있다고 하는 報告도 있다 (Chang, 1980).

CAM 植物은 또한 酸도의 日變化에 對應하여 夜間에는 氣孔을 열고 晝間에는 氣孔을 닫는 방식의 氣孔

運動을 보이고 있으며 이것은 水分條件의 영향을 크게 받는다는 것이 알려졌다(Nobel & Hartsock, 1979, Osmund, 1978). 本研究의 結果로도 水分條件이 나쁜 상태에서 쇠비름의 잎의 氣孔은 대낮에 닫히는 경향을 나타낸다는 것을 알 수 있었으며 이것은 Kalanchoe daigremontina에서 觀察된 바와 類似한 結果라고 생각된다(Osmund *et al.*, 1976).

한편 쇠비름의 잎과 줄기의 表面에 있는 氣孔數를 調査한 바에 의하면 잎에서는 CAM 植物의 平均氣孔數보다 2배나 많은 氣孔이 發見되었다. 그러나 줄기에서는 氣孔을 發見할 수 없었다. 이러한 結果와 잎보다는 줄기에서 酸度の 日變化가 뚜렷하게 나타나는 점을 고려하여 볼 때 줄기의 높은 酸度の 日變化에 기여하는 CO₂ 源의 供給이 줄기 以外의 部分 즉 아마도 잎의 氣孔을 通하여 이루어지는 것으로 思料된다.

이와 같은 假定은 일을 제거한 쇠비름의 줄기에서 酸度の 日變化를 調査하여 봄으로써 確定시킬 수 있다고 생각되며 本研究 結果 잎을 순서대로 제거한 줄기의 酸度の 變化量이 正常的인 것에 比하여 減少하는 경향을 알 수 있었다(Fig. 4). 그러나 잎과 줄기 사이에 移動되는 물질이 무엇인가에 對하여는 아직 確認된 바가 없는 것 같다. Koch와 Kennedy (1980)는 水分이 충분한 短日條件下에서 키운 쇠비름을 暗所에서 ¹⁴C로 處理하여 調査한 結果 Aspartate, citrate 및 Glutamate 등보다 Malate가 45分 동안에 가장 많이 되었으며 잎과 줄기에 各各 Label 52.6%와 47.7%가 나타났다고 보고하였다. 쇠비름의 줄기와 C₃型植物인 *Streptanthus tortuosus*의 組織을 培養한 Callus를 가지고 光呼吸을 比較調査한 結果 Kennedy(1976b)는 쇠비름에서 C₄ 代謝過程의 特性이 發見되며 이것이 어떤 特別한 構造에 기인하는 것은 아니라고 報告하였다(Fig. 2A).

또한 Kennedy (1977)는 쇠비름의 Callus를 가지고 光合成의 炭素代謝過程을 調査한 結果 ¹⁴CO₂를 短期 處理하였을 때 C₄-carboxylic acids가 40%로 가장 많이 나타났으며 잎에서는 그중에 50%가 malate로 固定되는 반면에 Callus에서는 29%의 malate, 20%의 Aspartate 및 90%의 Amino acids 등이 나타났고 Callus의 葉綠體는 잎의 Mesophyll chloroplasts와 類似한 構造를 나타내었다고 報告하였다(Fig. 2B). 그런데 CAM 植物에서는 malate의 日變化에 液胞가 直接 關여하고 있으나(Kenyon *et al.*, 1978), 이 malate 自體로는 細胞間 移動이 어렵다고 하는 사실도 지금까지 알려져 왔다(Kluge & Ting, 1978).

이러한 사실들을 고려하여 볼 때 쇠비름 줄기의 酸度の 日變化는 잎의 氣孔을 通하여 들어온 CO₂의 炭酸狀態로의 移動이나 未知의 有機酸狀態로의 移動, 또는 呼吸에 의한 自充等의 方法을 通하여 이루어질 가능성이 크다고 생각된다.

Kluge *et al.* (1979)은 Aloe arbcrescens Hill의 잎을 가지고 CAM을 研究한 結果 CAM Cycle이 Chlorenchym에서 주로 일어나고 CAM이 存在하지는 않고 있으나 PEP의 β-carboxylation에 의하여 malate의 合成이 可能한 Central hydrenchym은 Chlorenchym에 對하여 獨立的인 系로서 作用하는 반면에 이들간에는 胞壁을 通하여 이러한 代謝物의 移動이 가능하다고 보고하였다. 따라서 이러한 代謝產物의 移動에 關한 研究가 좀 더 이루어짐으로써 進술한 바와 같은 假定을 규명할 수 있을 것으로 생각된다.

C₃型植物이 環境變化에 따라 CAM을 지닐 수 있다는 것에 對하여는 잘 알려져 있으나(Osmund, 1978), C₄型植物이 CAM을 지닐 수 있는가에 對한 比較研究는 적은 것 같다. CAM은 多肉植物에서만 發見되는 것은 아니며(Kluge *et al.* 1978), 多肉植物中에는 CAM을 지니지 않고 있는 것도 많이 알려졌다(Laetsch, 1974). 쇠비름의 줄기는 Sm 값이 높으며 酸度の 日週期變化뿐만 아니라 水分條件과 光週期에 對한 反應(Koch & Kennedy, 1980)을 고려하여 볼 때 쇠비름의 줄기에 CAM이 存在할 可能性이 크다는 것을 알 수 있다. 이러한 사실은 쇠비름이 環境變化에 따라 部分的으로 C₄型과 CAM을 가질 可能性이 있다고 하는 사실을 暗示하는 것으로 思料된다.

어떤 多肉植物에서는 CAM을 가지는 多肉質인 줄기에서 C₃型 光合成을 하는 多肉質의 잎이 생긴다고 하는 報告가 있다(Osmund, 1978). 또한 C₃型和 C₄型의 中間性格을 가지고 있는 植物도 發見된 바 있다(Kennedy & Laetsch, 1974). 그러나 쇠비름의 잎과 줄기에 C₄型和 CAM이 部分的으로 同時에 存在하는가에 對하여는 體系의 研究가 좀 더 必要하며, 自然 또는 人爲的인 條件下에서 光合成酵素의 活性度, 氣孔閉開作用, 代謝產物의 細胞間 移動 및 窒素代謝過程 등에 關한 研究가 이루어지고 氣候와 地域別 差異에 對한 比較調査가 이루어짐으로써 確認될 수 있다고 생각된다.

쇠비름은 短日條件이 될 때 잎이 작아지고 開花率이 增大되며 그 結果 많은 量의 種子를 生産해내고 있다(Zimmerman, 1976). 또한 쇠비름은 水分이 充分할 때에 Capsule의 形成이 增大되고 乾燥한 條件에 對한 耐性도 강하며(Zimmerman, 1976), 극히 乾燥한 狀

態에서는 잎을 떨어뜨린 후 줄기만으로도 Capsule 을 계속하여 形成할 수 있다는 것이 發見되었다. CAM 의 重要性은 어떤 조건하에서 C_3 型和 C_4 型植物의 種子와 조포기관이 충분히 發達할 수 있도록 光合成系를 維持시켜 주는 데 있다(Osmund, 1978). 또한 極甚한 乾燥期에 CAM 植物은 氣體의 流入이 거의 없는 상태에서 補償光合成에 의하여 耐生하고 水分條件이 좋아질 때 氣孔運動을 통한 外部 CO_2 의 固定으로 生長할 수 있게 된다(Chang, 1980, Sutton *et al.* 1976, Szarek *et al.* 1973, Szarek & Ting, 1974). 이러한 耐性이 쇠비름에서도 나타나는 것을 本研究 結果 알 수 있었다. 이와 같은 多肉 C_4 型植物의 適應性에 관한 研究는 CAM 의 研究에 큰 意義가 있다고 思料된다.

摘 要

本研究는 쇠비름(*Portulaca oleracea* L.)의 잎과 줄기에서 光合成樣式의 差異를 규명하기 위한 基礎研究로서 酸度의 變化, 形態와 構造 및 氣孔抵抗 등을 調査比較하였다.

光週期가 12時間인 自然狀態에서 自生하고 있는 어린 쇠비름에 대한 酸度の 日變化는 잎보다 줄기에서 더욱 뚜렷하였다. 잎을 除去한 줄기의 酸度の 日變化量은 잎을 除去하지 않은 正常的인 것보다 減少하는 경향을 나타내었다.

잎과 줄기를 잘라서 4日間 계속 暗處理하였을 때 酸度の 日變化가 줄기에서는 3日間 維持되었으나 잎에서는 나타나지 않았다. 暗處理中인 一部の 試料에 15 Klux의 光處理를 하였을 때 暗處理中인 試料보다 더 뚜렷한 酸度の 減少(light deacidification)를 나타내었다.

잎은 Kranz 型의 構造를 보였으나 줄기에서는 큰 液胞를 가지는 肉質性 細胞에 葉綠體가 드물게 分布하는 構造를 나타내었다. Mesophyll succulence(Sm)는 잎이 1.88, 줄기는 6.51의 값을 나타내었다. 잎은 平均 5,275 cm^{-2} 의 氣孔數를 나타내었으나 줄기에서는 氣孔이 發見되지 않았다. 自然狀態에서 자라고 있는 어린 쇠비름의 잎의 氣孔抵抗은 晝間에 40 $sec\text{cm}^{-1}$ 로 높고 야간에 5 $sec\text{cm}^{-1}$ 정도로 높아지는 경향을 나타내었다.

以上의 結果로 쇠비름의 잎이 C_4 型으로 알려졌으나 줄기에서는 CAM이 存在할 可能性이 있다는 것을 알 수 있었다.

參 考 文 獻

- Arnon, D.I., 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts; polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.*, **21**: 1-15.
- Black C.C., 1973. Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO_2 uptake. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **24**: 253-286.
- Chang, N.K., 1980. Limitation of light energy utilization in the fallen stems of *Opuntia bigelovii* without CO_2 and water absorption. *J. Ecol.*, **3**: 32-39.
- Hartssock, T.L. and P.S. Nobel, 1976. Watering converts a CAM plant to daytime CO_2 uptake. *Nature*, **262**: 574-576.
- Kennedy, R.A., 1976. Relationship between leaf development, carboxylase enzyme activities and photorespiration in the C_4 -plant, *Portulaca oleracea* L. *Planta*, **123**: 146-154.
- Kennedy, R.A., 1976. Photorespiration in C_3 and C_4 plant tissue cultures; significance of Kranz anatomy to low photorespiration in C_4 plants. *Plant Physiol.* **58**: 573-575.
- Kennedy, R.A., 1977. The effects of NaCl-, polyethylene-glycol-, and naturally-induced water stress on photosynthetic products, photosynthetic rates, and CO_2 compensation points in C_4 plants. *Z. Pflanzenphysiol.*, **Bd. 83**: 11-24.
- Kennedy, R.A., J.E. Barnes and W.M. Laetsch, 1977. Photosynthesis in C_4 plant tissue cultures: significance of Kranz anatomy to C_4 acid metabolism in C_4 plants. *Plant Physiol.*, **59**: 600-603.
- Kennedy, R.A. and W.M. Laetsch, 1973. Relationship between leaf development and primary photosynthetic products in the C_4 plant, *Portulaca oleracea* L. *Planta*, **115**: 113-124.
- Kennedy, R.A. and W.M. Laetsch, 1974. Plant species intermediate for C_3 , C_4 photosynthesis. *Science*, **184**: 1807-1809.
- Kenyon, W.H., R. Kringstad and C.C. Black, 1978. Diurnal changes in the malic acid content of vacuoles isolated from leaves of the Crassulacean acid metabolism plant, *Sedum telephium*. *FEBS Letters*, **94**: 281-283.
- Kluge, M., I. Knap, D. Kramer, I. Schwardtner and H. Ritter, 1979. Crassulacean acid metabolism(CAM) in leaves of *Aloe arborescens* Mill; comparative studies of the carbon metabolism of chlorenchym

- and central hydrenchm. *Planta*, **145** : 357~363.
- Kluge, M., O.L. Lange, M.V. Eichmann and R. Schmid, 1973. Diurnaler Säurerhythmus bei *Tillandsia usneoides*: Untersuchungen über den weg des Kohlenstoffs sowie die Abhängigkeit des CO₂ Gaswechsels von Lichtintensität, Temperatur und Wassergehalt der Pflanze. *Planta*, **112** : 357~372.
- Kluge, M and I.P. Ting, 1978. Crassulacean Acid Metabolism. Springer-Verlag, pp. 31 : 37 72, 148.
- Koch, K. and R.A. Kennedy, 1980. Characteristics of Crassulacean acid metabolism in the succulent C₄ Dicot. *Portulaca oleracea* L. *Plant Physiol.*, **65** : 193~197.
- Laetsch, W.M., 1974. The C₄ syndrome: A structural analysis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **25** : 27~52.
- Neales, T.F., 1973. The effect of night temperature on CO₂ assimilation, transpiration, and water use efficiency in *Agave americana* L. *Aust. J. biol. Sci.*, **23** : 705~714.
- Neales, T.F., A.A. Pattorson and V.J. Hartney, 1968. Physiological adaptation to drought in the carbon assimilation and water loss of xerophytes. *Nature*, **219** : 469~472.
- Nobel, P.S. and T.L. Hartsock, 1979. Environmental influences on open stomates of a Crassulacean acid metabolism plant, *Agave deserti*. *Plant Physiol.*, **63** : 63~66.
- Osmund, O.B., 1978. Crassulacean acid metabolism: A curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **29** : 379~414.
- Osmund, C.B., M.M. Bender and R.H. Burris, 1976. Pathways of CO₂ fixation in the CAM plant *Kalanchoe daigremontiana*. *Kalanchoe blossfeldiana*. III. Correlation with ¹³C value during growth and water stress. *Aust. J. Plant Physiol.*, **3** : 787~99.
- Queiroz, O., 1974. Circadian rhythms and metabolic patterns. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **25** : 115~34.
- Ranson, S.L. and M. Thomas, 1960. Crassulacean acid metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **11** : 81~110.
- Schmith, J., 1951. Über Beziehungen zwischen Blütenbildung in verschiedenen Licht-Dunkelkombinationen und Atmungsrythmik bei wechselnden photoperodischen Bedingungen (Untersuchungen der *Kalanchoe blossfeldiana*). *Planta*, **39** : 271~308.
- Sutton, B.G., I.P. Ting and J.H. Troughton, 1976. Seasonal effects on carbon isotope composition of cactus in a desert environment. *Nature*, **261** : 42~43.
- Szarek, S.R. and H.B. Johnson and I.P. Ting, 1973. Drought adaptation in *Opuntia basilaris*; significance of recycling carbon through Crassulacean acid metabolism. *Plant Physiol.*, **52** : 539~541.
- Szarek, S.R. and I. P. Ting, 1974. Respiration and gas exchange in stem tissue of *Opuntia basilaris*. *Plant Physiol.*, **54** : 829~834.
- Szarek, S.R. and I.P. Ting, 1974. Seasonal patterns of acid metabolism and gas exchange in *Opuntia basilaris*. *Plant Physiol.*, **54** : 76~81.
- Ting, I.P. and Z. Hanscom III, 1977. Induction of acid metabolism in *Portulacaria afra*. *Plant Physiol.*, **59** : 511~514.
- Warren, D.M. and M.B. Wilkins, 1961. An endogenous rhythm in the rate of dark-fixation of carbon dioxide in leaves of *Bryophyllum fedtschenkoi*. *Nature*, **191** : 686~688.
- Winter, K. and J.H. Troughton, 1978. Carbon assimilation pathways in *Mesembryanthemum nodiflorum* L. under natural conditions. *Z. Pflanzenphysiol.*, Bd. **88** : 153~162.
- Zimmerman, C.A., 1976. Growth characteristics of weediness in *Portulaca oleracea* L. *Ecology*, **57** : 964~974.

(1981年 9月 26日 接受)