

환경구배에 따른 붉은강낭콩(*Phaseolus multiflorus* Willd.)의 에너지와 무기원소의 분배

김 옥 경

이화여자대학교 자연과학대학 생물학과

Allocation of Energy and Nutrients in *Phaseolus multiflorus* Willd. on Environmental Gradients

Kim, Ok-Kyung

Department of Bioscience, College of Natural Science, Ewha Womans University

ABSTRACT

Allocation patterns of energy and mineral elements were investigated with *Phaseolus multiflorus* grown in the environmental gradients. The results showed different energy allocation patterns according to relative light intensities and nutrients. The optimal switching time of energy allocation from vegetative to reproductive growth was delayed as decreasing relative light intensity. The switch of the shift to reproduction was timed earlier in phosphorus treatment and delayed in nitrogen treatment.

Analyzing the mineral elements to various organs, patterns of energy allocation were different from those of mineral allocation. There was no significant difference for allocation patterns in relative light intensity gradients. It was shown that N and P were distributed over the reproductive organs, K mainly in stems, Ca in leaves and Na in roots. Mg was evenly distributed in each organs.

서 론

식물의 생활사는 성장, 생식, 분화와 같은 생명활동을 유지하기 위하여 필요한 양분이나 에너지를 최적으로 분배하는 선택의 결과로 이루어졌다고 할 수 있다. 이러한 에너지의 분배에 관하여 다양한 서식처에서 식물체의 총 생체량에 대한 생식기관의 생체량이 차지하는 비를 측정하는 많은 실험적인 연구들이 이루어졌다(Harper and Ogden, 1970; Bell *et al.*, 1979; Park and Kim, 1986). 식물은 영양기관과 생식기관의 두 부분으로 구성되고 광합성 산물은 영양성장과 생식성장을 하는 사이에 적절히 분배된다고 간주하여, 성장기 동안 만들어진 광합성 산물의 분배와 최종 생식적인 생산과의 관계에 관한 이론적인 에너지의 분배유형들이 제안되었다.

다양한 환경에서 식물이 영양기관에서 생식성장으로 전환되는 최적의 에너지 분배에 관한 이

론을 Cohen(1966)이 처음 제시하여 발전시켰고, 그 후로 어떤 결정적인 물질이 다양한 환경조건에 따라 적절한 시기에 적당한 식물기관에 분배하여 최종적인 최대 생산을 이루려고 하는 적합성(fitness)과 분배와의 관계에 기본을 두고 자원분배에 대한 개념이 여러 가지 방법으로 접근되어 왔다. Hickman과 Pitelka(1975)는 생체량과 에너지가 동등한 의미를 가지며 서로 대치될 만큼 유사하므로 에너지의 분배유형을 결정하는데 시간을 소비하여 열량을 측정(calorimetry)할 필요가 없다고 주장하였고, 한편 Thomson과 Stewart(1981)는 생식성장 과정에는 무기양분이 요구되지만 생식기관은 그러한 양분공급에 기여할 수 없기 때문에 무기양분의 분배는 에너지의 분배보다는 좀 더 결정적인 역할을 한다고 역설하였다. 이것은 양분획득이 생식과 연관되어 있고 식물이 발달하는 동안 개체 내에서 양분의 역학적인 이동이 있다는 사실로 알 수 있다(Chapin, 1980; Shaver and Chapin, 1980).

본 연구에서는 붉은 강낭콩(*Phaseolus multiflorus*)을 재료로 두 가지 환경요인, 즉 상대조도와 무기영양소의 함량에 구배를 둔 토양 재배실험을 통해 성장기 동안 식물체 각 기관의 성장과 무기원소의 변화가 생태적인 전략분석에 유용한지를 연구하였다.

재료 및 방법

재 료

환경구배에 따른 식물의 에너지 분배유형을 조사하기 위하여 관상용 또는 식용으로 흔히 재배되는 일년생 식물인 붉은 강낭콩(*Phaseolus multiflorus*)을 재배실험의 재료로 사용하였다. 에너지 분배유형을 조사하기 위해서는 식물이 종자를 생산하기까지 성장기 동안을 계속 관찰해야 하는데 *P. multiflorus*는 재배가 용이하고 성장기간이 비교적 짧아 실험을 수행하기에 편리하다.

방 법

Vermiculite 와 pure sand를 1:1로 혼합하여 채운 20cm×56cm×16cm 크기의 plastic pot에 1pot당 30개씩 파종하여 총 24pot를 야외조건에서 발아 성장시켰다. 파종 후 3주후에 비슷한 크기의 식물체만 골라 1pot에 15개체씩 남도록 솟아 주었다.

1) 광 처리

총 24pot를 각각 8pot씩 나누어 open된 야외의 광을 100%로 설정하고 pot위에 세운 알루미늄 격자에 발(blind)을 덮어 상대조도가 각각 70% 및 30%가 되도록 조절하였다.

2) 무기양분의 처리

파종 3주후부터 광도 구배에 부가하여 4가지 수준의 영양액을 재배토양에 처리하였다. Hoagland 영양액의 N, P, K 농도(N=224ppm, P=62ppm, K=235ppm)를 대조구로 하여, 질소 처리구는 P와 K의 농도는 대조구와 같고 N농도만 대조구 농도의 3배인 672ppm으로, 인처리구는 N과 K농도는 대조구와 같고 P농도만 대조구의 3배인 186ppm으로, 질소·인 결합구는 N과 P는 공급해 주지 않고 K만 대조구와 같은 농도인 235ppm으로 처리하여 주었다. 단, 양분처리하는 작업을 일제히 제거한 후에 500ml씩 일주일에 두 번 공급해 주었고 질소처리구와 인처리구에서는 Hoagland용액을 준 후 KNO₃용액 500ml, 또는 KH₂PO₄용액 500ml를 더 첨가해 주었다. 이 양분처리외에 일주일에 한 번씩 전 처리구에 물을 충분히 공급해 주었다. 양분처리는 재배실험 기간이 끝날 때까지 지속되었다.

3) 성장 분석

각 pot마다 3개체씩을 선정하여 표지한 후 두 주 간격으로 신장과 잎의 길이를 mm단위까지 측정하였다. 생식기간은 꽃봉오리가 맺히기 시작할 때부터 꽃이 피고 종자생산이 이루어질 때까지로 간주하였다. 파종 4주 후부터 각 처리구에서 표지되지 않은 3 개체씩을 무작위로 선택하여 채집한 후 신장 및 잎의 길이와 건량과의 회귀방정식을 추정하여 성장기 동안 표지된 식물의 건량을 결정하는데 사용하였다.

4) 무기원소의 분석

각 기관 별 원소의 분석을 위해 N은 micro-Kjeldahl방법으로 정량하였고, 건조된 식물체를 nitric and perchloric acid(4:1, v/v)로 digest시킨 후 100ml로 희석하여 측정에 사용하였다. P는 A.O.A.C. 방법에 의해 spectrophotometer(Hitachi Model 100-10)로, K, Ca, Mg, Na은 atomic absorption spectrophotometer(Perkin-Elmer 2380)로 측정하였다.

모든 자료의 통계처리는 SPSS에서 3-way program과 ANOVA를 사용하여 분석하였다(Nie et al., 1975).

결과 및 고찰

성장 분석

*P. multiflorus*의 기관별 길이와 건량과의 회귀관계(Table 1)에 의해 추정된 각 환경구배에 따른 평균 건량생산은 Fig. 1에서 보는 바와 같다.

상대조도 100%인 질소처리구에서 가장 크게 성장하였으며 모든 광도구배 중 질소·인 결핍구에서 가장 성장이 좋지 않았다. 꽃이 피기 시작하여 생식기관으로의 에너지 전환이 이루어지기 시작한 시기는 상대조도 100%인 대조구에서는 파종 후 45일 경에, 70%와 30%에서는 각각 48일과 58일로 관찰되어 상대조도가 낮아질수록 영양성장에서 생식성장으로의 에너지전환 시기가 지연되었다. 영양구배 별로 보면 질소·인 결핍구, 인처리구, 질소처리구 순으로 이 에너지전환 시기가 지연된 것으로 나타났다. 이 결과는 광에 대한 경쟁이 생식을 지연시킨다는 보고들(Gadgil and Solbrig, 1972; Solbrig, 1972)과 일치하며, 그러한 지연은 줄기나 잎에 더 많은 에너지를 분배하기 때문이다(Abrahamson and Gadgil, 1973; Solbrig and Simpson, 1974).

질소·인결핍구에서는 다량 필수원소인 질소와 인의 결핍으로 비록 꽃은 피어도 종자는 생산

Table 1. Regression equation of mass(g) to length for *P. multiflorus*. Leaf and stem data indicate the relationship between length and mass under 100% relative light intensity of control.

Plant Part	Weeks after sowing				
	4	6	8	10	12
Leaf length	1.74	1.75	1.79	1.79	1.79
Leaf mass	0.41	0.48	0.77	0.78	0.78
Stem length	7.26	7.27	7.27	7.27	7.27
Stem mass	0.23	0.47	0.59	0.72	0.72
Regression equation	Leaf mass = -11.8569 + 7.0741 <i>l</i>			r = 0.953 N = 84	
	Stem mass = -253.2819 + 34.9163 <i>l</i>			r = 0.923 N = 36	

l : length of plant part expressed as centimeters

N : the number of plant sample used to calculate these regressions

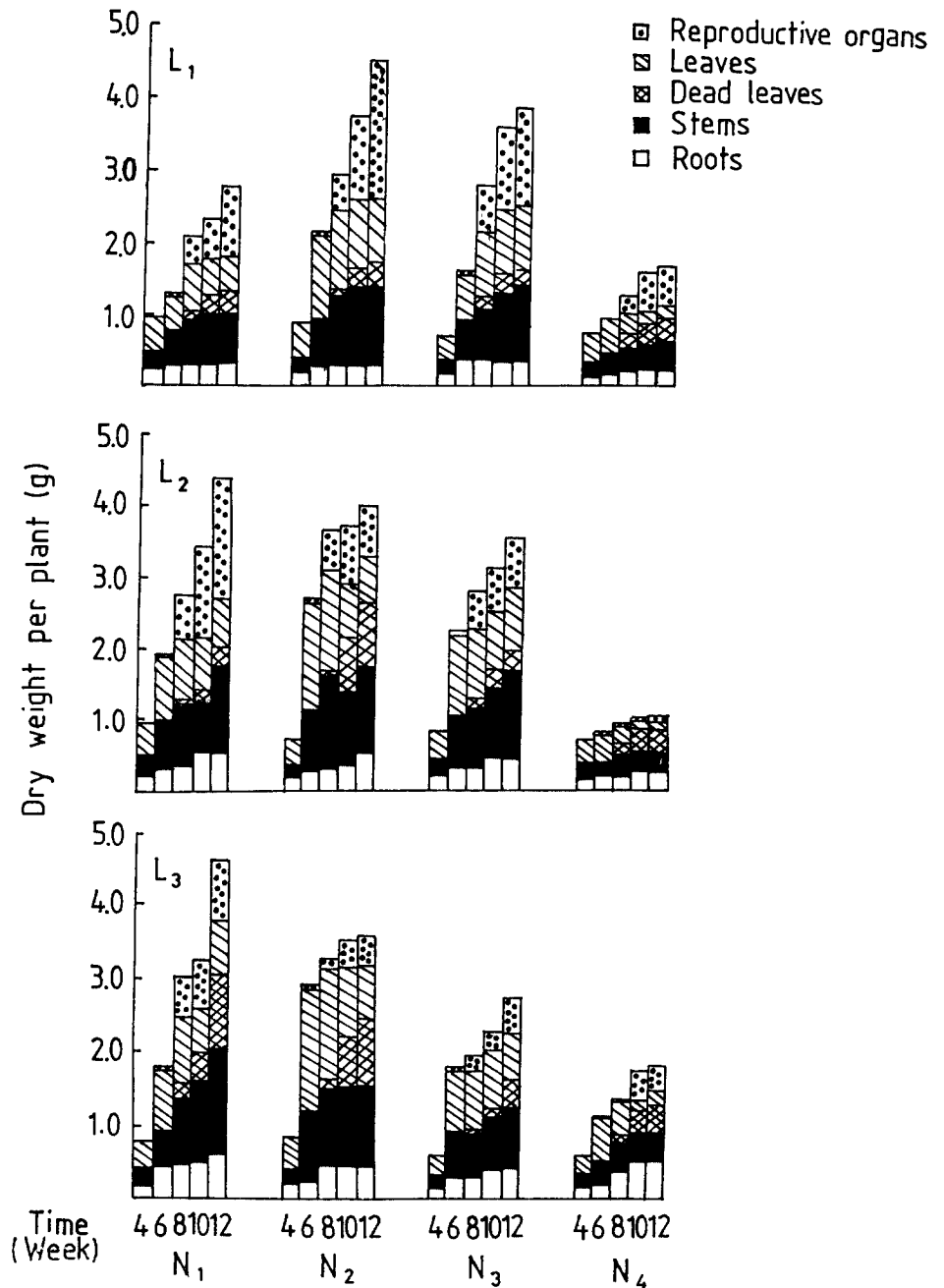


Fig. 1. Dry weight to various organs of *P. multiflorus* grown in environmental gradients during the growing period. L_1 , L_2 , and L_3 indicate the relative light intensities, 100%, 70%, and 30%, respectively. Time refers to weeks after sowing. N_1 , N_2 , N_3 and N_4 indicate the nutrient gradients (N_1 : control, N_2 : nitrogen treatment, N_3 : phosphorus treatment, N_4 : N·P deficiency)

되지 않을 것으로 예상하였으나, 총 건량에 대한 생식기관의 비율로 고려하면 생식성장률은 비교적 높게 나타났는데, 이는 좋지 않은 환경에서 더 높은 RA(reproductive allocation)를 이루려는 식물의 생태적인 전략인 것으로 생각된다(r-strategy). 인처리구에서의 이른 전환시기는 인이 식물의 성숙에 관여하는 원소이므로 풍부한 인의 공급은 좀 더 일찍 성숙하게 하여 결과적으로 빠른 생식으로의 에너지 분배가 이루어지는 것으로 사료된다. 한편 풍부한 질소의 공급은 잎이 많이 달리게 하는 등 영양성장을 증가시켜 개화나 종자형성을 지연시키는 결과를 초래한다. 그 원인은 아직 알려지고 있지 않으나, 호르몬의 불균형으로 인해 생식으로의 sugar translocation을 지연시킨다는 보고(Salisbury and Ross, 1990)가 이를 설명해 주고 있다.

*P. multiflorus*의 조도별, 영양구배별, 시기에 따른 건량간의 유의적 차이를 ANOVA로 비교분석해 보면 상대조도간의 주효과(main effect)에 대한 유의적인 차이는 나타나지 않았으며, 영양구배($F=9.318$)와 파종 후 성장시기($F=8.340$)의 주효과는 고도로 유의적이었다($P<0.001$).

Table 2. Changes in the mean plant height expressed as centimeters of *P. multiflorus* in environmental gradients. Values in parenthesis indicate gram of total dry weight.

Relative light intensity (%)	Nutrients	Weeks after sowing				
		4	6	8	10	12
100	N ₁	11.83±0.69 (0.98)	20.50±1.22 (1.28)	28.79±0.98 (2.11)	28.83±2.25 (2.31)	29.00±0.82 (2.82)
	N ₂	18.26±1.18 (0.91)	28.67±1.03 (2.20)	36.33±2.05 (2.99)	37.57±2.43 (3.84)	38.50±2.69 (4.51)
	N ₃	13.32±2.95 (0.74)	21.47±0.68 (1.66)	33.28±0.74 (2.85)	34.67±4.19 (3.55)	36.50±3.24 (3.96)
	N ₄	10.01±0.43 (0.82)	15.05±1.77 (1.01)	18.27±2.42 (1.30)	18.50±1.06 (1.62)	19.97±0.78 (1.81)
70	N ₁	18.53±2.16 (0.98)	27.83±0.62 (1.98)	33.25±1.10 (2.68)	33.30±1.58 (3.43)	37.17±0.85 (4.32)
	N ₂	23.84±1.87 (0.73)	31.75±0.25 (2.80)	39.84±1.51 (3.62)	43.33±0.24 (3.75)	44.17±1.43 (4.08)
	N ₃	20.16±0.98 (0.83)	28.30±2.42 (2.27)	31.67±1.70 (2.84)	35.50±1.22 (3.16)	39.84±0.20 (3.52)
	N ₄	9.05±1.43 (0.73)	15.13±0.19 (0.91)	15.34±0.12 (0.98)	17.00±2.45 (1.02)	17.25±0.75 (1.11)
30	N ₁	15.92±2.27 (0.80)	23.50±3.50 (1.81)	28.83±2.32 (3.02)	32.50±1.06 (3.21)	37.00±0.41 (4.63)
	N ₂	28.04±3.03 (0.84)	39.83±3.47 (2.94)	40.50±0.00 (3.18)	41.23±1.10 (3.50)	41.90±1.51 (3.52)
	N ₃	21.96±3.95 (0.57)	27.80±5.76 (1.77)	38.33±2.78 (1.92)	39.00±4.00 (2.25)	40.50±0.90 (2.73)
	N ₄	11.24±1.22 (0.57)	16.67±3.88 (1.17)	19.57±1.31 (1.29)	21.75±1.51 (1.77)	25.67±1.03 (1.81)

N₁, N₂, N₃ and N₄ are the same as Fig. 1.

각 인자간의 상호작용은 상대조도와 시기간에는 유의차가 없었으며 상대조도와 시기간($F=3.115$)에, 영양구배와 시기간($F=1.850$)간에는 유의성이 검정되었다.

Table 2는 광도별, 영양구배별 *P. multiflorus*의 평균 신장의 변화를 나타낸 것이다. 평균 신장의 측정은 엽병과 줄기 사이의 경계 부분을 측정하였으므로 주로 주 줄기의 신장이 측정되었다고 볼 수 있다. 생식이 시작된 후에도 평균 신장은 꽃과 꼬투리(pod)를 지지해야 하기 때문에 환경구배에 따라 다소 차이는 있으나 계속 증가하였다. 조도별 최대 신장을 비교하여 보면, 상대조도 30% > 70% > 100% 순으로 나타났고, 영양구배별로는 질소처리구 > 인처리구 > 대조구 > 질소·인결핍구 순으로 나타났다.

Table 3에 의하면 신장과 건량과의 관계는 상대조도에 따라 다른 상관을 갖는 것으로 나타났다. 상대조도 100%에서는 성장기 동안 신장과 건량과의 상관계수가 높는데 비해, 조도가 낮아 질수록 신장은 컸으나 건량은 오히려 낮아 종자가 적게 달림으로 해서 오히려 상관이 적었다. 같은 종의 식물끼리 광에 대해 경쟁하는 경우에 다른 개체에 의해 그늘지는 것을 피하기 위해 키를 크게 하거나, 정단부위에서 가지를 뺀거나, 아래에 위치한 잎이 빨리 그늘지기 때문에 정단 부위에 잎이 달리게 하는 등의 특징적인 분배전략을 볼 수 있다.

무기원소의 분배

측정된 무기원소의 농도는 상대조도에 따라서 유의적인 차이($P=0.05$)가 발견되지 않았으며, 영양구배에 따른 변화는 질소처리구와 인처리구에서 각각 N과 P원소의 유의적인 차이($P=0.01$)가 존재하였고, 그 외의 다른 무기원소의 농도는 영양구배별로 유의적인 차이가 없었다.

식물이 성장함에 따라 각 기관별 무기원소의 농도는 유의적으로 영양성장기간에 건량(g)당 상대적으로 감소하는 경향을 보였고, 생식성장으로 에너지가 전환되면서 각 무기원소의 분배유형이 각 기관에 따라 다르게 나타났다. 잎, 줄기, 뿌리에서의 N, P, K 농도는 감소하고 생식기관인 꽃, 콩깍지(pericarp), 종자의 농도는 증가하였다. 질소처리구와 인처리구에서 자란 식물기관의 N, P농도는 다른 처리구에 비해 높게 나타났으나, 그 처리농도에 비례하는 정도로 축적되는 않았다. 한편 질소·인 결핍구의 N, P농도는 상당히 낮은 값을 보였으나 다른 원소에 대해서는 큰 차이가 없었다. N, P, K의 농도는 살아있는 녹색 잎에서보다 노화되어 죽은 잎에서 새 잎으로, 그리고 꽃과 종자로 쉽게 이동한 결과로 생각된다. 성숙해 가는 종자는 공급되는 무기양분을 독점하여 영양성장을 감소시키거나 중지시킨다는 보고가 이를 보완해 주고 있다(Lovett Doust, 1980; Abrahamson, 1982).

Fig. 2는 상대광도 100%에서의 영양구배에 따른 개체당 흡수된 무기원소의 함량을 도시한 것

Table 3. Relationship between plant height and total dry weight of *P. multiflorus*. Y refers to total dry weight in grams and X mean plant height in centimeters. Values of X and Y are presented in Table 2.

Relative light intensity(%)	Regression equation	r
100	$Y = -0.8234 + 0.1206 X$	0.990
70	$Y = -1.0381 + 0.1168 X$	0.897
30	$Y = -0.4333 + 0.0914 X$	0.551

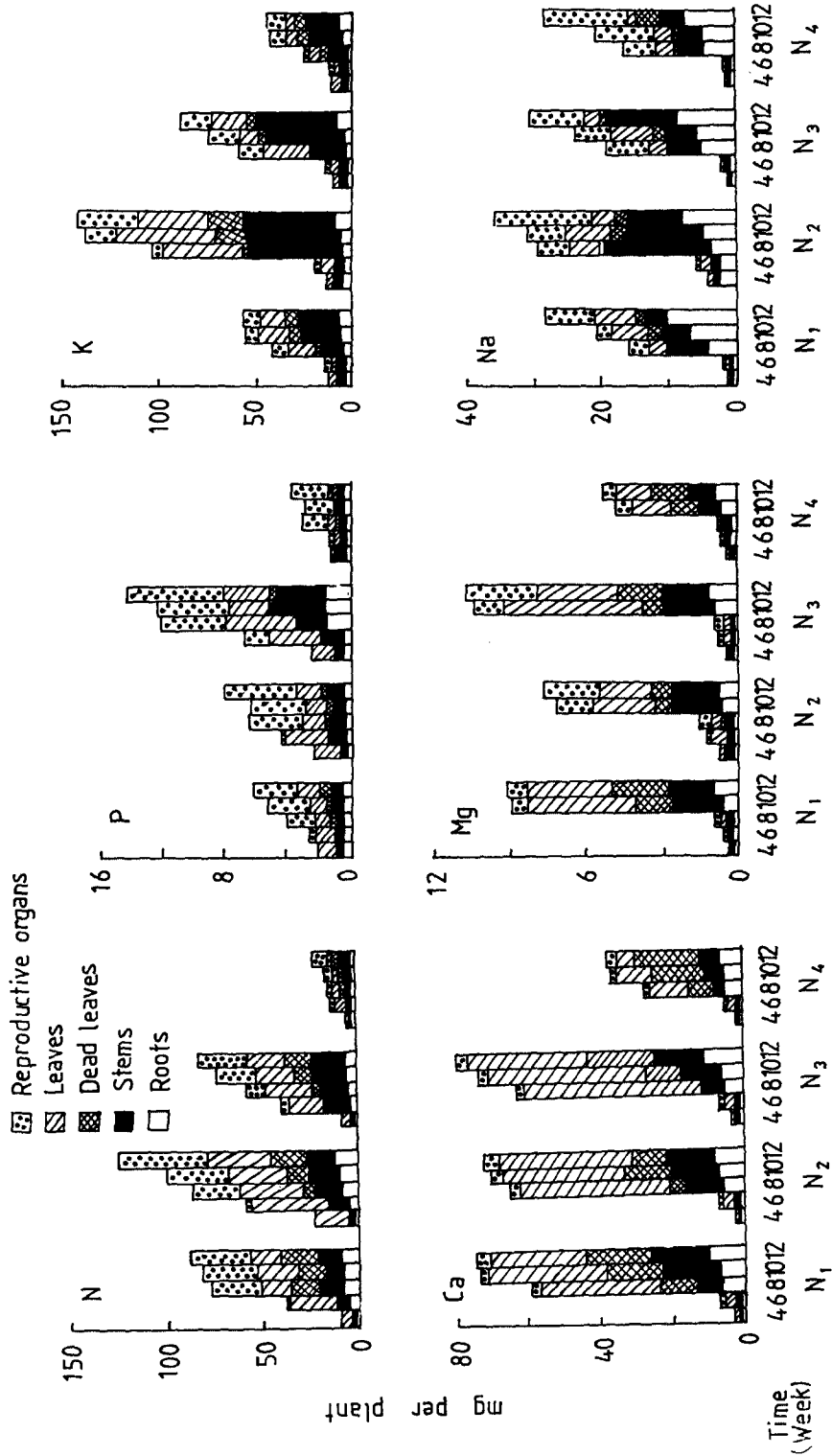


Fig. 2. The amounts of mineral elements absorbed per plants of *P. multiflorus* under the relative light intensity, 100%. Time indicates the weeks after sowing. N₁, N₂, N₃ and N₄ indicate the nutrient gradients (See Fig. 1).

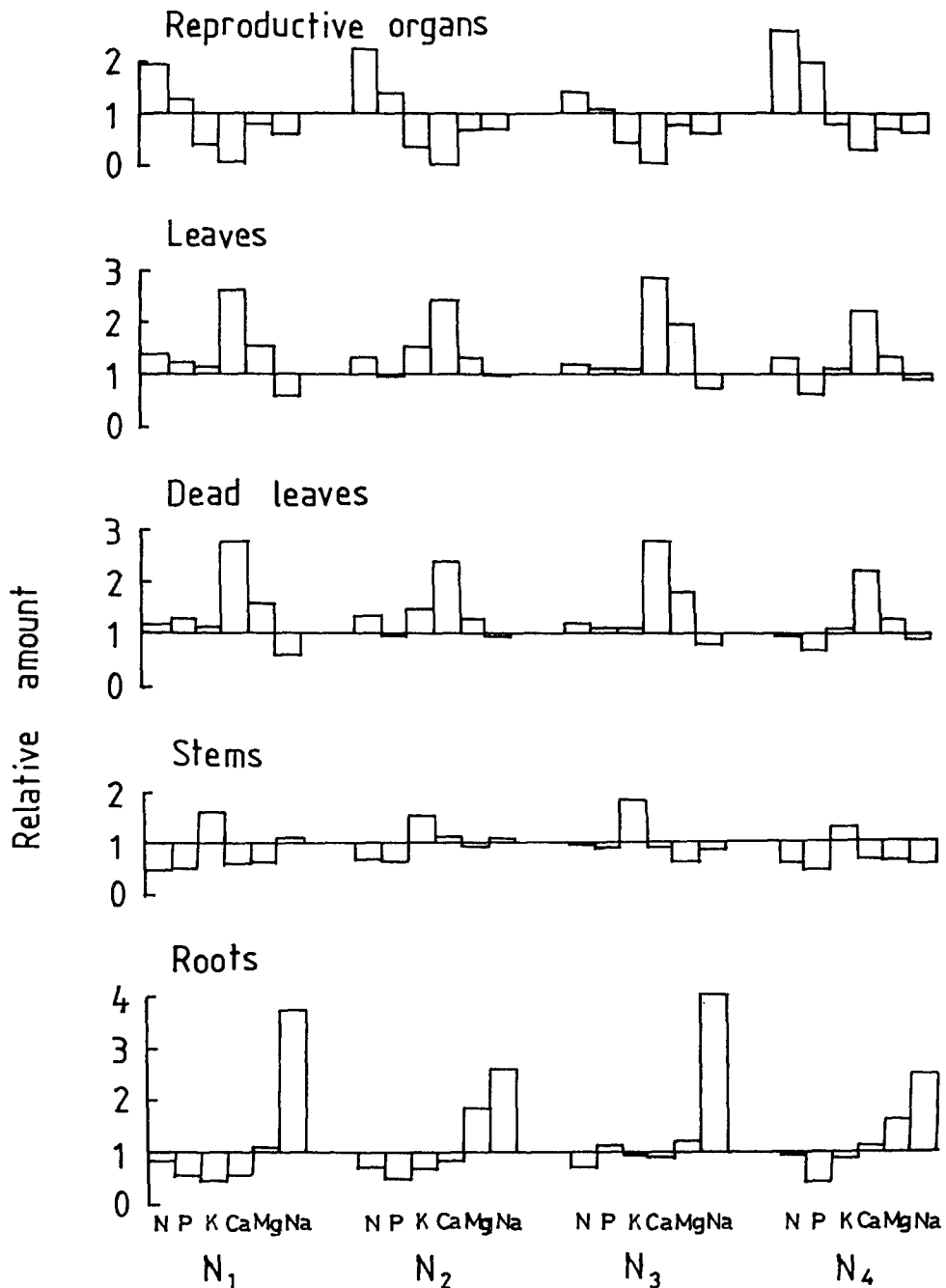


Fig. 3. The amount of mineral relative to biomass for *P. multiflorus*. A value of 1 indicates that the allocation of the element to the plant part in question is identical to the allocation of biomass to that part. Value >1 indicate that the allocation of the element is concentrated that if biomass. Value <1 indicate diluted. N₁, N₂, N₃ and N₄ are the same as Fig. 1.

이다. 개화 전까지는 영양기관 중 잎에서의 함량이 높았고, 종자형성이 시작된 8주 후부터 생식기관에 흡수된 N, P, K의 농도가 높았다. Ca의 경우, 생식기관보다 잎에 주로 분포되었고, Na은 많은 양이 뿌리에 축적되었다. 대부분의 식물의 뿌리에서 액포(vacuole)에 있는 Na은 지상부로 전혀 이동되지 않는다고 한다. 단, Na에 대해 내성이 있는 염생식물의 경우에는 액포 속에 있던 Na이 아니라 세포질에 있던 Na이 이동하는 것이다(Salisbury and Ross, 1990). 생식기관에 대한 무기원소의 분배는 영양구배에 따라 차이가 있었으나, 그 함량은 개체당 흡수된 무기원소의 총량에 비례하지는 않았다.

Fig. 3은 건량과 무기원소의 분배관계를 조사하기 위해 각 식물기관에 있어서 건량에 대한 무기원소의 농도의 비율을 나타낸 것이다. Na을 제외하고 대부분의 원소들은 잎에 축적되었다. 대사적으로 불활성적인 줄기는, Na을 제외한 뿌리에서와 마찬가지로, K을 제외하고는 거의 축적되지 않았고, N과 P원소는 생식기관에 주로 축적되었다. 이 결과로 건량과 에너지의 유사한 분배유형(Hickman and Pitelka, 1975; Pitelka, 1977; Abrahamson, 1982)과는 달리 무기원소는 건량이나 에너지와는 다른 방식으로 분배되는 것으로 여겨진다. 질소와 인처리구에서 각각의 N과 P원소를 제외하고 토양에 공급된 양분의 유용성과 식물에 포함된 무기원소의 농도는 상관있었는데 이것은 식물이 토양 속의 양분을 선택적으로 이용하기 때문인 것으로 생각된다(Gauch, 1972; Garten, 1978).

대개 무기원소의 분배에 관한 연구들은 분석될 식물들의 유사한 연령이나 상태를 고려하지 않은 것이 보통이나, 성장기 초기에 채집된 식물과 후기에 채집된 식물을 직접 비교할 수는 없다. Grigal과 Ohmann(1980)에 의하면 성장기의 후기가 무기원소의 최소 변화 기간이기 때문에 초본을 채집하는데 가장 적절한 시기라고 하였고 더욱 확실한 비교를 하기 위해서는 본 연구에서와 같이 일정간격의 성장기 동안을 계속 조사하는 것이 타당하다고 본다.

적 요

환경구배를 달리한 토양 재배실험에서 *Phaseolus multiflorus*를 재료로 사용하여 에너지의 분배유형과 무기원소를 분석, 조사하였다. 상대조도 100%인 대조구에서 파종 후 45일 경에, 상대조도 70%와 30%에서는 각각 48일과 58일 후에 생식으로의 에너지 전환이 이루어져 상대조도가 낮아질수록 지연되었다. 영양구배에 따라 인처리구에서는 그 전환시기가 빨라졌고 질소처리구에서는 다소 지연되었다.

각 기관별 무기원소를 분석한 결과 무기원소는 에너지의 분배와는 다른 유형으로 분배되었다. 식물이 성장함에 따라 영양기관의 단위 건량당 무기원소의 농도는 상대적으로 감소하였고 생식성장으로 에너지가 전환되면서부터 생식기관의 무기원소의 농도는 증가하였다. N과 P는 주로 생식기관에, K는 줄기에, Ca은 잎에, Mg은 비교적 균등한 분포를 이루고, Na은 거의 뿌리에 축적되었다.

인용문헌

Abrahamson, W.G. 1982. On the comparative allocation of biomass, energy, and nutrients in plants. *Ecology* 63:982-991.

- Abrahamson, W.G. and M.D. Gadgil. 1973. Growth form and reproductive effort in goldenrods(Solidago, Compositae). Amer. Natur. 107:651-661.
- Bell, K.L., D.H. Hiatt and W.E. Niles. 1979. Seasonal changes in biomass allocation in eight winter annuals of the Mojave Desert. J. Ecol. 67:781-787.
- Chapin, F.S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 11:233-260.
- Cohen, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. J. Theor. Biol. 12:119-129.
- Gadgil, M. and O.T. Solbrig. 1972. The concept of γ -and κ -selection: evidence from wildfloweres and some theoretical considerations. Amer. Natur. 105:14-31.
- Garten, C.T. 1978. Multivariate perspectives on the ecology of plant mineral element composition. Amer. Natur. 112:553-544.
- Gauch, H.G. 1972. Inorganic plant nutrition. Dowden, Hutchinson, and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA.
- Grigal, D.F. and L.F. Ohmann. 1980. Seasonal change in nutrient concentrations in forest herbs. Bulletin of the Torrey Botanical Club 107:47-50
- Harper, J.L. and J. Ogden. 1970. The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. J. Ecol. 58:681-698.
- Hickman, J.C. and L.F. Pitelka. 1975. Dry weight indicated energy allocation in ecological strategy analysis of plants. Oecologia 21:117-121.
- Lovett, D.J. 1980. Experimental manipulation of patterns of resource allocation in the growth cycle and reproduction of *Smyrniium olusatrum*. Biol. J. Linn. Soci. 13:155-166.
- Nie, N.H., C.H. Hull, J.G. Jenkins, K. Steinbrenner and D.H. Bent. 1975. SPSS: Statistical package for the social science. McGraw-Hill, New York.
- Park, B.K. and O.K. Kim. 1986. The effect of energy allocation on competition of *Chenopodium album* and *Digitaria sanguinalis*. Kor. J. Ecol. 9:73-78.
- Pitelka, L.F. 1977. Energy allocation in annual and perennial lupines(Lupinus: Leguminosae). Ecology 58:1055-1065.
- Salisbury, F.B. and C. Ross. 1990. Plant physiology. 4th ed. Wadsworth, Belmont, California, USA.
- Shaver, G.R. and F.S. Chapin III. 1980. Response to fertilization by various plant growth forms in an Alaskan tundra: Nutrient accumulation and growth. Ecology 61:662-675.
- Solbrig, O.T. 1972. The population biology of dandelions. Amer. Sci. 59:686-694.
- Solbrig, O.T. and B.B. Simpson. 1974. Components of regulation of a population of dandelions in Michigan. J. Ecol. 62:503-516.
- Thompson, K. and A.J.A. Stewart. 1981. The measurement and meaning of reproductive effortin plants. Amer. Natur. 177:205-211.