

광합성산물과 제초제의 체관이행 기작

김성문* · 허장현¹ · 한대성¹

강원대학교 농업생명과학대학 농업과학연구소, ¹강원대학교 농업생명과학대학 자원생물환경학부

서 언

경엽처리 제초제들 중 상당수가 광합성산물의 이동통로인 체관을 따라 이행하여 어린 생장부위에서 제초효과를 나타내기 때문에 광합성산물의 이행에 관한 지식은 잡초방제 기술에 있어서 대단히 유용하게 이용될 수 있다 (Devine과 Vanden Born, 1991; Kim 과 Vanden Born, 1996, 1997; Kim 등, 1997). 예를 들면, chlorsulfuron과 glyphosate 같은 체관이행 제초제를 이용하여 Canada thistle (*Cirsium arvense* L.)과 민들레 (*Taraxacum mangolicum* H.Mazz.) 등 다년생잡초를 효과적으로 방제하려면, 광합성산물이 생장부위인 성숙잎[이하 source]으로부터 소비부위인 지하경 혹은 어린 생장잎[이하 sink]으로 왕성하게 이행되는 시기에 제초제를 처리하여야 한다.

식물체내에서 자당(蔗糖 이하 sucrose)의 source로부터 sink로의 이행과정은 (1) source의 엽육세포(mesophyll cell)로부터 체관요소-반세포(sieve element-companion cell complex 이하 체관)로의 체관부적재 (phloem loading), (2) 체관내 장거리 이행 (long distance transport), (3) sink의 체관으로부터 symplast로의 체관부하역(phloem unloading)으로 구분할 수 있다. 거의 대부분의 식물종에서 이행형 광합성산물은 sucrose이지만, 일부 식물종에서는 raffinose, stachyose, 혹은 sugar alcohol도 역시 이행되는 것이 밝혀졌다 (Turgeon, 1991).

광합성산물의 체관부적재 경로에 관한 현재까지 얻어진 증거들은 광합성산물이 apoplast 적재기작 (apoplast loading mechanism) (Beebe와 Evert, 1992; van Bel, 1992), symplast 적재기작 (symplast loading mechanism) (Kempers와 van Bel, 1997; Turgeon과 Gowan, 1990), 혹은 apoplast-symplast 공동 적재기작으로 체관내에 집적된다는 점을 밝히고 있다. 경엽처리된 체관이동 제초제들 역시 광합성산물의 이동경로를 따라 apoplast 혹은

symplast 체관부적재를 하는 것으로 알려져 있다. 그러나 체관이행 제초제들의 식물체내 이행형태는 종종 sucrose의 그것과는 일치하지 않는다 (Dewey와 Appleby, 1983; Hull, 1971; Rioux 등, 1974). 이와 같은 사실들은 광합성산물과 제초제의 체관부적재, 장거리이행, 혹은 체관부하역이 정확히 일치하지는 않다는 점을 시사하여 준다. 현재까지 왜 광합성산물과 제초제의 이행이 상이한가에 대해서는 많은 연구가 이루어지고 있지 않다.

본 논문의 목적은 광합성산물과 제초제의 체관이행 기작을 비교 분석하여, 향후 제초제의 체관이행 연구를 제안하는데 있다. 이러한 목적에 부합되도록 저자들은 첫째, sucrose의 체관이행 기작에 관한 소개, 둘째, 제초제와 광합성산물의 체관이행의 차이점 설명, 셋째, 향후 제초제의 체관이행 기작에 관한 연구방향의 설정에 대하여 설명하고자 한다.

I. 광합성산물의 체관이행 기작

Source의 엽육세포에서는 탄소동화작용을 통하여 식물의 생장에 필요한 두가지 중요한 광합성산물인 녹말과 sucrose가 생산된다. 이들 중 녹말은 저장형 탄수화물로 그리고 sucrose는 이행형 탄수화물로 알려져 있다 (Hawker 등, 1991; Kleczkowski, 1994; Stitt와 Quick, 1989; Sonnewald 등, 1994). 이행형 탄수화물인 sucrose는 생장부위인 source의 엽육세포로부터 체관을 거쳐 sink로 이행되는데, 그 이행은 source-sink간의 상호작용으로 조절된다. Sucrose의 이행에 관여하는 식물형태학적, 환경적 요인들간의 복잡한 상호작용으로 sucrose의 이행형태를 이해하기는 어렵다. 그러나 sucrose의 이행에 관한 새로운 사실들이 지난 20여년동안 꾸준히 발표되었기에 이행에 관한 이해의 폭은 과거보다는 많이 넓어졌다.

Sucrose는 엽육세포로부터 체관으로 적재된 후 이행되는데, 그 이행은 삼투압류가설(osmotic pressure flow hypothesis)로 잘 설명된다 (Munch, 1950). Source의 엽

*연락처자

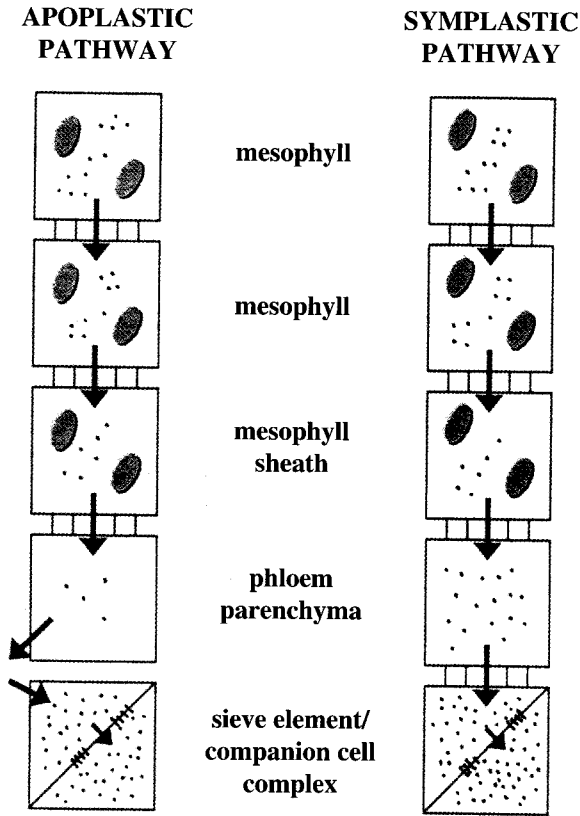


Fig. 1. schematic diagram showing apoplastic and symplastic phloem loading pathways. In both cases, the cross lines between cells and short strips between the sieve element and companion cell complex represent plasmodesmata. Arrows indicate the flow of photosynthate. The density of dots in cells represents the photoassimilate concentration. Redrawn from van Bel (1992).

엽세포로부터 체관까지 sucrose의 이동은 apoplast 혹은 symplast 경로를 따른다. Apoplast 적재 기작에 따르면, sucrose는 원형질연결사를 통하여 엽육세포로부터 세포-세포를 통하여 체관 근처까지 이동된 후 apoplast로 유출된다(그림 1). Apoplast에 유출된 sucrose는 체관의 원형질막에 존재하는 양성자-sucrose 공동운반자(proton-sucrose cotransporter)에 의하여 선택적이면서도 활성적으로 체관내로 적재된다 (Bush, 1989, 1990, 1992; Gallet 등, 1989; Giaquinta, 1983). Sucrose의 적재로 인한 체관내의 팽압은 sucrose는 source로부터 sink까지 장거리이동시키는 원동력이 된다. Sink에 도달된 sucrose는 지속적

으로 대사 혹은 저장되므로, sink내 sucrose의 농도는 source에 비해 상대적으로 낮아지게 되어 source-sink간에는 sucrose 농도기울기가 존재한다. 그러므로 식물체내에서 sucrose의 이행은 source에서의 sucrose 생산능력과 sink에서의 sucrose 대사 혹은 저장능력에 따라 영향을 받게 된다 (Giaquinta, 1983).

Apoplast 적재기작에 대한 명백한 증거들로는 엽육세포와 체관사이에 소수의 원형질연결사(plasmodesmata)가 존재하며 (Gamalei, 1989; van Bel, 1992), 양성자-sucrose 공동운반자들이 원형질막에만 집중적으로 존재한다는 점을 들 수 있다 (Giaquinta, 1983; Warmbrodt 등, 1989). Sucrose가 apoplast로 이동되는 장소는 정확하게 알려져 있지 않지만, 체관에서 가까운 곳에서 유출되는 것이 가장 효율적이라 추정된다. Beebe와 Evert(1992)는 *Morinaca arvensis*를 가지고 행한 연구에서 sucrose는 엽육세포로부터 체관 근처까지 원형질연결사를 통하여 이동된 후 apoplast로 유출되고, 다시 apoplast로부터 체관내로 유입된다는 사실을 발견하였다. 이와 같은 사실은 *Morinaca arvensis*가 apoplast 적재기작을 갖는 식물이라는 점을 증거한다. 많은 단자엽식물(van Bel, 1986)과 쌍자엽식물(Fisher와 Evert, 1982)들이 apoplast 적재기작을 갖는다는 점은 식물해부학 연구의 결과들로 뒷받침되고 있다. 몇몇 식물종들, 특히 *Commelina benghalensis* (van Bel, 1986)와 *Amaranthus retroflexus* (Fisher와 Evert, 1982)에서 원형질연결사의 빈도가 엽육세포로부터 체관부위로 갈수록 줄어든다는 연구결과는 apoplast 적재기작을 아주 훌륭하게 뒷받침하는 증거이다. 최근 발표된 유전자 조작 식물(transgenic plants)들을 이용한 연구결과들도 sucrose가 apoplast 적재기작으로 체관내에 적재된다는 사실을 뒷받침하고 있다. Apoplast에 효모기원 invertase를 생산하는 *suc2* 유전자를 담배 (Sonnewald 등, 1991), *Aarbidopsis* (Sonnewald 등, 1991), 토마토 (Dickinson 등, 1991; Lerchl 등 1995), 감자 (Heineke 등, 1992)에 발현시켰을때, 이들 식물체에서는 sucrose의 체관부적재가 감소되었다. 그러나 *Populus deltoides* (Russin과 Evert, 1985)와 밀 (Kuo 등, 1974)과 같은 식물종들은 엽육세포로부터 체관까지 원형질연결사의 밀도가 전혀 줄어들지 않는다. 이러한 연구결과들은 식물종간의 구조적 다양성에 기인할지도 모르며, 또 식물계에는 apoplast 적재기작이 유일한 sucrose 적재기작이 아니라는 점을 시사한다 (van Bel, 1987).

지난 30여년동안 apoplast에 존재하는 sucrose를 체관

내로 이동시키는 고효성운반자인 양성자-sucrose 공동운반자의 정체를 밝혀려는 연구가 많이 이루어졌다. 그러나 현재까지의 연구결과들은 명확하게 이 공동운반자의 본질을 밝혀내지는 못하고 있다. 면역학적 연구를 바탕으로 원형질막에서 추출한 단백질 중 62kDa 단백질 (Hitz 등, 1986; Ripp 등, 1988) 혹은 42kDa 단백질 (Gallet 등, 1989)이 양성자-sucrose 공동운반자일 것이라는 점이 추론되었지만, 원형질막에서 추출한 모든 단백질을 western blot 하였을 경우 antiserum은 35-50kDa 사이의 많은 단백질들과 상호반응을 일으켰고, 또 gel filtration peak로부터 얻어진 SDS에 변성된 단백질의 크기는 30-100kDa이었다 (Li 등, 1991). 최근 Frommer 등 (1994)과 Borgmann 등 (1994)은 사탕무와 감자의 source로부터 추출한 원형질막에서 sink에서는 발견되지 않는 30-55kDa 크기의 단백질이 존재함을 발견하였다. 이러한 연구결과들을 종합하여 볼 때, 양성자-sucrose 공동운반자가 42kDa 단백질일 가능성이 높음을 시사하고 있다. 그러나 이 공동운반자의 정확한 정체를 밝히기 위해서는 더 많은 연구가 이루어져야만 될 것이다.

Apoplast에 존재하는 sucrose는 체관에 존재하는 양성자-sucrose 공동운반자에 의해서만 흡수되는 것이 아니라는 점이 밝혀졌다. 한 예로, 외부에서 공급된 ¹⁴C-sucrose는 엽육세포로 유입되었다 (Madore와 Lucas, 1987). 이와 같은 사실은 sucrose가 식물체내의 그 어떤 조직의 세포에 의해서도 흡수될 수 있다는 점을 시사하는 것이다. 식물세포의 원형질막을 통한 sucrose의 이동은 다음의 3가지 기작으로 설명될 수 있다. 즉, 수동확산(passive diffusion), 저활성 운반자(nonsaturable, low-affinity carrier)에 의한 이동, 고효성 운반자(saturable, high-affinity carrier protein)에 의한 이동이다. 수동확산은 막간 sucrose 농도 차이에 기인한 불포화(nonsaturable), 비촉진(nonfacilitated) 이동이며, 저활성 운반자에 의한 sucrose의 이동은 물리적인 확산보다는 더 빠르게 이루어지기에 수소이온농도의 영향을 받는 것으로 판단된다. 저활성 운반자는 carbonyl cyanide *p*-trifluoromethoxyphenylhydrazone에는 아주 민감한 반면, *p*-chloromercuribenzenesulfonic acid에는 부분적인 민감도를 보인다. 이와 같은 사실은 저활성 운반자에 의한 sucrose의 이동은 순수한 확산이 아니라는 점을 나타낸다. Stanzel 등(1988)은 저활성 운반자가 막에 존재하며, 이 운반자가 sucrose 이동을 촉진하는 channel을 가진 단백질일 것이라 추론했었다. 고효성 운반자는 양성자 방출 ATPase에 의해 기인된 양성자 차이에

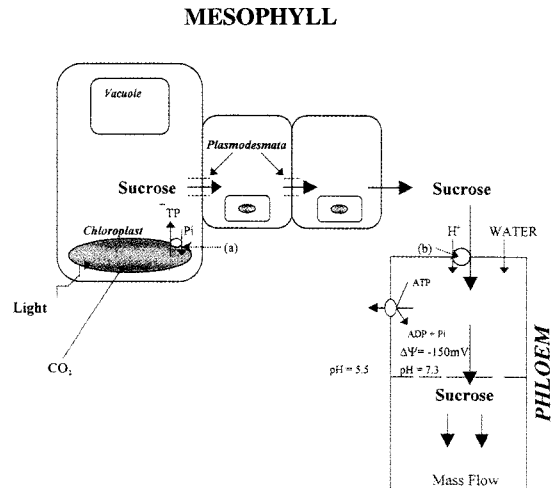


Fig. 2. The apoplastic phloem loading model. Carbon dioxide is reductively assimilated in the chloroplasts. Triose phosphates transport out of the chloroplast by the phosphate translocator (a) and, through a series of enzymic reaction, sucrose is synthesized in the cytoplasm. Sucrose is stored in the vacuole or it moves from cell to cell via plasmodesmata. Sucrose is released from the mesophyll in the vicinity of the vascular tissue. Apoplastic sucrose is transported into the phloem against a large concentration difference by the proton-sucrose cotransporter (b). The thermodynamic driving force for proton-sucrose cotransporter is a proton motive force. Redrawn from D. R. Bush (1992). Abbreviations: TP, triose phosphate; Pi, inorganic phosphate; ATP, adenosine triphosphate; ADP, adenosine diphosphate; $\Delta \psi$, electrical gradient.

의존하여 막간 농도기울기에 역행하여 sucrose를 이동시킬 수 있다 (van Bel, 1986). Sucrose의 막간 이동은 우선 sucrose와 양성자가 고효성 운반자에 결합되면, 그 고효성 운반자의 구조가 변화되어 결합된 sucrose와 양성자가 최초 결합된 막의 반대편으로 방출되는 것으로 알려져 있다.

Sucrose-양성자 공동운반자의 역할에 기인되는 sucrose의 체관내 적재는 열역학을 바탕으로 삼고 있다. 즉, apoplast와 체관사이의 양성자 기울기로 인한 양성자 운반력(proton motive force)이 sucrose가 농도기울기를 역행하여 체관내로 이동되는데 필요한 에너지를 제공한다 (그림 2). 최근의 연구결과들은 높은 양성자 운반력이 원형질

막 내외에 발생되며, 양성자 운반력은 막 내외의 pH 차이와 전기적 차이로 구성된다는 점을 보여주고 있다 (Bush, 1989; Bush, 1990; Willians 등, 1990). 원형질막 내외에 발생된 양성자 운반력이 sucrose-양성자 공동운반 기작을 잘 설명하고 있다는 사실은 공동운반자에게 전체적인 양성자 밸브(positive valve)를 제공하기 위해서는 양성자가 공동운반자와 결합을 하여야 한다는 점을 시사한다 (Delrot와 Bonnemain, 1981).

앞서 설명한 apoplast 적재기작을 보이는 식물체들과는 다른 형태학적인 체관부조직을 갖는 식물들로는 벼, 밀, 옥수수, *C. benghalensis* 등을 들 수 있다. 이러한 식물들의 특징은 후생체관(metaphloem)을 둘러싸고 있는 사요소(sieve tube)벽이 두껍고, 사요소의 내경이 작다는 점을 들 수 있다 (van Bel, 1986). 비후한 사요소벽에 둘러싸인 사요소와 사부유조직 세포(vascular parenchyma cells)는 수 많은 원형질연결사로 연결되어 있다. 이러한 형태학적 특징을 가진 식물들에 있어서 sucrose의 체관부적재는 apoplast 적재기작과는 다를 것이라는 점이 제안되었다. 즉, sucrose는 유조직으로부터 사요소까지 원형질연결사를 통하여 이행된다. Symplast 적재기작에 관한 증거는 *Cucumis* (Schmitz 등, 1987), *Ipomoea* (Madore와 Lucas, 1987), *Coleus* (Turgeon과 Gowan, 1990; Turgeon과 Wimmers, 1988)와 같은 몇몇 식물들의 측맥(minor veins)에서 얻은 미세 방사성 사진(microautoradiogram)으로부터 얻어졌다. Sucrose의 symplast 적재는 선택적 일방향 밸브(one way valve)로 작용하는 원형질연결사의 기능이 필수적이라는 점이 제안되었다 (Delrot, 1987). 이러한 제안은 세포-세포간 sucrose의 이동은 원형질연결사들의 통세기작에 의하여 조절된다는 점을 시사한다. 그러나 apoplast 적재기작의 개념과는 달리 symplast 적재기작의 개념은 열역학 법칙으로는 설명을 할 수 없기에 많은 논쟁이 되고 있다 (Turgeon과 Beebe, 1991; van Bel, 1987).

식물들 사이에 서로 다른 sucrose 적재기작을 나타내는 이유로는 엽육세포로부터 체관까지의 원형질연결사의 분포, 체관과 이를 둘러싸고 있는 세포들간의 구조적인 관계, 그리고 sucrose의 체관내적재에 관여하는 세포들의 형태학적 조성간 차이일 수도 있다 (Gamalei, 1989; McCauley와 Evert, 1989; Robinson-Beers와 Evert, 1991; van Bel 등, 1988).

앞서 설명한 바와 같이 체관내에 적재된 sucrose는 팽압에 의하여 체관을 따라 장거리 이동(long distance

transport)을 하게 된다. 해부학적 및 생리학적 연구결과들에 따르면 sucrose는 체관으로부터 원형질연결사를 통하여 체관부 유조직세포(vascular parenchyma cells)로 symplast 하적(unloading)되거나 (Ellis 등, 1992; Giaquinta, 1983), 체관으로부터 apoplast로 apoplast 하적되거나 (Syndonia Bret-Hart와 Silk, 1994; Wolswinkel, 1987), 혹은 apoplast와 symplast 공동하적된다는 것이 밝혀졌다 (Patrick, 1990). Sucrose의 apoplast 하적기작은 성장 중인 콩류의 종자와 옥수수의 일차뿌리끝에서 발견되었다 (Syndonia Bret-Hart와 Silk, 1994; Wolswinkel, 1992). 비록 apoplast 하적기작은 sucrose가 체관으로부터 apoplast로 유출된다는 점은 설명하고 있지만 정확하게 어느 부위에서 유출되는지는 설명하고 있지 못하다. Sucrose가 symplast 하적된다는 증거는 성장하는 잎 (Turgeon, 1987), 뿌리정단 (Giaquinta, 1983; Grusak와 Minchin, 1988), 감자의 괴경 (Oparka와 Prior, 1988)에서 찾아 볼 수 있다. Symplast 하적기작은 체관과 sink 세포사이에 sucrose의 농도기울기가 존재한다는 점을 시사한다 (Patrick, 1990).

II. 광합성산물과 제초제의 이행 차이점

체관이행 제초제와 광합성산물의 동시이행에 관한 연구 결과들은 제초제들의 체관이행은 다소간의 차이가 있지만 광합성산물의 체관이행에 의해 영향을 받는다는 점을 밝히고 있다 (Devine, 1989; Dewey와 Appleby, 1983; Hull, 1971; Gougler와 Geiger, 1981; McAllister와 Haderlie, 1985; Olunuga 등, 1977). Phenoxy 제초제들의 체관 이행 형태는 광합성산물의 이행형태와 유사함을 보여 주고 있다 (Rigitano 등, 1987). Olunuga 등 (1977)은 어린 밀에 처리된 2,4-D는 광합성산물보다는 느리게 이행되었지만, 2,4-D의 이행형태는 광합성산물의 이행형태와 유사하다는 점을 보고하였다. 그러나 성숙한 밀에 2,4-D를 처리하였을 경우, 뿌리로 이행된 2,4-D의 양은 광합성산물의 양과 비교하여 훨씬 적었다. 이와 같은 결과는 2,4-D 이행에 어떤 제한요인이 작용하였다는 점을 시사한다. 밀에서 2,4-D의 제한이행과 유사한 결과들이 보리(van der Zweep 1961)와 Canada thistle(Devine, 1989)에서도 각각 보고되었다. van der Zweep(1961)은 보리 (*Hordeum vulgare* L.) 잎에 glyphosate와 광합성산물이 처리되었을 경우, 잎의 선단부에서는 광합성산물보다 더 많은 양의 glyphosate가 발견된 반면, 잎의 기부에서는 광합성산물보

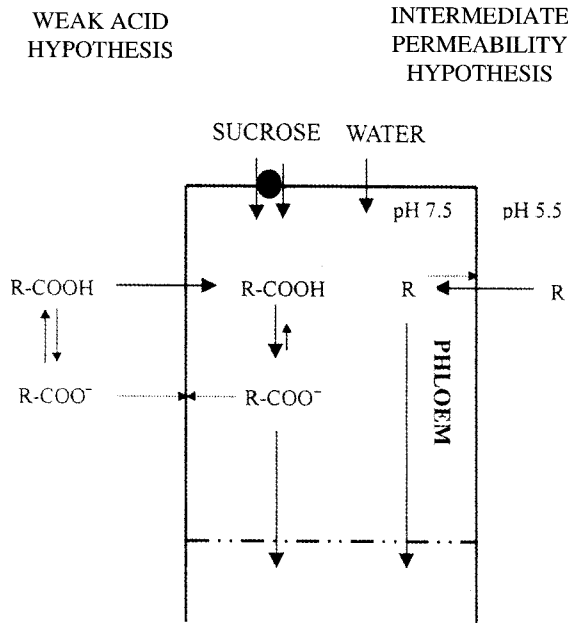


Fig. 3. A schematic model showing the phloem loading of herbicides. WEAK ACID HYPOTHESIS; The undissociated herbicide in the apoplast can readily diffuse across the plasmalemma and the herbicide can be readily dissociated in the symplast. Sucrose is loaded, by a proton-sucrose cotransport system, against a concentration gradient. Water enters the phloem by osmosis. The increased hydrostatic pressure pushes herbicides and sucrose towards sink areas. INTERMEDIATE PERMEABILITY HYPOTHESIS; Her-bicides that have intermediate membrane permeability can enter the phloem and stay in the phloem. Abbreviation: R, herbicide.

다 더 적은 양의 glyphosate가 발견되었다는 점을 보고하였다. 이와 같은 결과는 광합성산물과 제초제가 서로 다른 기작으로 이행된다는 점을 시사한다.

실제로 많은 연구결과들이 광합성산물의 이행과 제초제의 이행에 차이점이 있다는 점을 보여주고 있다. Johnsongrass (*Sorghum halepense* (L.) Pers.)에 dalapon이 경엽 처리되었을 경우, 처리된 dalapon은 광합성산물의 이동경로를 따라 이행되었다 (Hull, 1971). 그러나 개화시기에 ¹⁴C-dalapon보다는 더 많은 양의 ¹⁴C-sucrose들이 지하경에서 발견되었다. 이와 같은 연구결과는 광합성산물과 체

관이행 제초제의 이행은 정의 상관관계(positive correlation)를 따르지 않는다는 점을 나타낸다.

몇몇 식물체에 처리된 glyphosate의 이행 역시 dalapon의 이행과 비슷하다는 결과가 발표되었다. 광합성산물과 glyphosate가 처리된 Tall morning-glory (*Ipomoea purpurea*) 식물체에서 glyphosate는 지상 정단부에서 더 많이 발견된 반면, 광합성산물은 줄기에서 더 많이 발견되었다 (Dewey와 Appleby, 1983). McAllister와 Haderlie (1985)는 Canada thistle을 가지고 행한 실험에서 이와 유사한 결과를 얻었다. 저자들은 체관에 적재된 glyphosate가 뿌리로 이행되는 과정에서 apoplast로 이행한 결과로 지상부의 정단부에서 더 많은 제초제가 발견되었을지도 모른다고 추론했다. 이렇게 apoplast로 이행된 glyphosate는 물관으로 이동될 수 있다는 결과들이 발표되었다. Gougler와 Geiger(1981)는 사탕수수(*Beta vulgaris* L.)에 처리된 glyphosate는 체관으로부터 유출되어 물관으로 이동되며, glyphosate의 체관-물관-체관 재순환이 가능하다는 점을 추론했다. 이와 같은 추론은 glyphosate의 체관내이행이 중간투과성 이론(intermediate permeability hypothesis)을 따른다는 점을 시사한다. 중간투과성 이론에 따르면 (그림 3), 물리화학적으로 중성인 제초제의 체관이행은 막투과계수(membrane permeability coefficient)에 따라 달라지게 된다. 높은 막투과성을 갖는 제초제들은 처리부위에서 쉽게 체관내로 적재된다 (Tyree 등, 1979). 체관내에 적재된 제초제들이 처리부위의 체관으로부터 주맥과 엽병의 체관으로 이행될 때, 제초제들은 지속적으로 체관과 apoplast 사이를 이동하게 된다. 체관으로부터 apoplast로 이동된 제초제들은 쉽게 물관으로 이동될 수 있고 물관내에서 빠르게 이동되는 수분과 함께 이동된다. 낮은 투과성을 가진 제초제들은 처리부위에서 느리게 체관내로 적재되어, 단지 소량의 제초제만이 체관내에 머무르게 된다.

결론적으로 식물체내에서 일부 제초제들의 체관부 이행 형태는 광합성산물의 이행형태와 유사함을 보이지만, 또 다른 일부 제초제들은 광합성산물의 이행형태와는 다른 이행형태를 보이기도 한다. 이와 같은 결과들은 식물종마다 서로 상이한 세포학적 및 조직학적 조성의 차이, 그리고 제초제의 물리화학적 성질의 차이에 기인된 것이라 추론된다.

III. 향후의 연구과제

광합성산물과 제초제의 체관이행 연구결과들은 광합성산물과 제초제의 이행형태가 완벽하게 일치하지는 않는다는 점을 보여주고 있다. 그 차이점은 그들의 이행기작의 차이로부터 기인되는 것으로 추정된다. 광합성산물과 제초제의 이행은 다음의 세가지 큰 차이점을 보인다. 첫째, 광합성산물의 이행에 있어서 apoplast와 체관사이에는 선택적으로 광합성산물을 재포획(retrieval)하는 체계가 존재한다. 그러나 제초제를 위한 재포획 체계에 관해서는 아직까지 알려진 바가 없다. 둘째, apoplast와 체관사이에 존재하는 광합성산물의 체관부적재는 양성자-sucrose 공동운반자의 기능에 의하여 결정되지만, 제초제의 체관부적재는 제초제의 물리화학적 성질인 산해리상수 (pKa)와 분배계수 (Kow)에 의하여 결정된다. 셋째, 체관내 장거리이동중 광합성산물은 체관으로부터 물관으로 쉽게 이동되지 못하는 반면, 특이한 물리화학적인 성질인 중간투과성질을 갖는 제초제는 쉽게 이동된다.

비록 광합성산물과 제초제의 체관이행 형태에 있어서 차이점이 있음은 밝혀졌지만, 다음과 같은 의문점은 향후 연구의 대상이 되어야 한다고 생각한다.

(1) 양성자-sucrose 공동운반자의 정체는 무엇인가? 광합성산물의 이행과정에는 여러 운반자가 관여하게 되는데 (Eschrich와 Eschrich, 1989; Gallet 등, 1989; Giaquinta, 1983), 가장 중추적인 역할을 담당하는 운반자로는 양성자-sucrose 공동운반자를 들 수 있다. 최근 양성자-sucrose 공동운반자로 보이는 62kDa (Ripp 등, 1988; Warmbrodt 등, 1989)와 42kDa (Gallet 등, 1989; Lemoine 등, 1991) 두 복합단백질이 분리되기는 하였지만, 현재까지 이 단백질의 정체에 대하여는 확실하게 밝혀진 바가 없다. 양성자-sucrose 공동운반자의 3차원 구조결정 및 유전자정보는 분자유전학을 이용한 식물육종에 지대한 공헌을 할 것으로 기대된다. 그리고 이러한 자료들은 양성자-sucrose 공동운반자를 선택적으로 저해할 수 있는 저해제 개발에 유용하게 이용될 수 있을 것이다. 최근 이러한 생물학적 지식을 이용한 biorational 저해제 개발의 성공 예로는 sialidase 저해제 (von Itzstein 등, 1993), HIV protease 저해제 (Lam 등, 1994), elastase 저해제 (Peisach 등, 1995)를 들 수 있다.

(2) 제초제가 체관내에 적재되는데 어떤 운반자가 관여하는가? 잎에 처리된 체관 이행 제초제들은 체관내 적재에 앞서 우선 symplast로 운반되어야만 한다. 제초제의 apoplast로부터 symplast로의 운반기작은 그 제초제의 체관이행 및

식물체내에서의 이행에 있어서 대단히 중요하다. Atrazine (Shone과 Wood, 1974), amitrole (Singer와McDaniel, 1982), glyphosate를 포함한 대부분의 체관이행 제초제들은 수동운반되는 것으로 알려져 있다. 그러나 최근 제초제의 능동흡수 결과가 발표되어 주목을 받고 있다. 옥수수 뿌리로부터 분리된 원형질체(protoplast)는 두개의 서로 다른 흡수체계를 가지고 있다 (Kasai와 Bayer, 1991). 하나는 비해리형 2,4-D의 수동확산이고, 또 다른 하나는 해리형 2,4-D 음이온의 능동이동이다. 비해리형 2,4-D의 수동확산은 약산가설(weak acid hypothesis)로 이해가 가능하다. 약산가설은 약산성인 제초제의 이행을 설명하기 위하여 제안되었다 (Briggs 등, 1987; Edgington, 1981; Kasai와 Bayer, 1991; Peterson와 Edgington, 1976; Rigitano 등, 1987). 물리화학적으로 약산성인 성질을 갖는 제초제는 pKa 3-6을 지닌다. 이와 같은 제초제들 중 비이온화 형태를 갖는 것들은 그 물리화학적 성질 때문에 지질친화성인 세포막을 쉽게 통과한다 (그림 3). 세포내외가 pH 3정도의 차이를 나타내므로 세포외에 존재하는 약산의 10% 이상은 막을 쉽게 통과할 수 있는 비이온화 형태로 존재한다 (Van Ellis와 Shaner, 1988). 확산을 통하여 체관에 도달된 약산성 제초제는 체관내의 높은 pH 때문에 쉽게 이온화되고 세포막을 통하여 이동되지 않기 때문에 체관내에 축적된다. 해리형 2,4-D 음이온의 능동이동은 *p*-chlorophenoxyisobutyric acid에는 민감하지만, *N*-1-naphthylphthalamic acid에는 민감하지 않은 양성자-옥신 음이온 공동운반자 (proton-auxin anion cotransporter)에 의해 이루어진다 (Hertel 등, 1983). 만일 2,4-D의 이동이 운반자에 의해 이루어진다면, 다른 옥신타입 제초제들도 이 운반자들에 의해 이루어 질 것인가? 이 운반자의 정체는 무엇일까? 옥신타입 제초제 이외에도 많은 제초제들이 체관이행을 한다 (Bromilow 등, 1990; Kleier, 1988; Lichtner, 1984). 이러한 제초제들을 능동이동시키는 운반자가 있는가?

(3) 식물형태, 해부학적 차이가 제초제의 이행에 기여하는가? 식물은 구조적 다양성을 갖는다 (van Bel, 1992). 식물체의 구조 중 광합성산물과 제초제의 체관이행 기작을 결정짓는 것은 원형질연결사의 분포이다. Symplast 체관이행 식물은 엽육세포와 체관사이에 많은 수의 원형질연결사가 발견되는 반면, apoplast 체관이행 식물은 적은 수의 원형질연결사가 발견된다. Symplast 체관이행 식물에서 제초제의 이행형태는 광합성산물의 이행형태와 비교하여 어떠한 차이를 나타내는가?

(4) Apoplast 체관이행 기작을 갖는 식물에서 sucrose는

엽육세포와 체관사이에서 apoplast로 유출되고 물의 이동을 따라 이동된다. 체관이행 제초제 중 glyphosate가 이러한 이행형태를 보인다 (Gougler와 Geiger, 1981). Apoplast에 존재하는 제초제는 재포획체계가 없으므로 apoplast에서 얼마나 머무르는가에 따라 체관내 적재량이 결정될 것이다. Apoplast에서 이동하는 물의 존재는 제초제의 체관이행에 어떠한 영향을 미치는가?

저자들이 본 논문에서 제기한 의문점들과 또 앞서 발표한 논문 (Kim 등, 1997)에서 제기한 의문점들에 대한 연구로부터 얻어지는 지식은 향후 광합성산물과 제초제의 이행에 대한 이해의 폭을 넓힐 수 있으리라 사료된다. 그리고 광합성산물과 제초제의 이행기작간의 차이점은 향후 농약 개발자들이 광합성산물의 이행을 저해하는 제초제를 개발하는데 일조할 수 있으리라 기대한다.

인용문헌

- Beebe, D. U. and R. F. Evert (1992) Photoassimilate path-way(s) and phloem loading in the leaf of *Moricandia arvensis* (L.) DC. (Brassicaceae). *Int. J. Plant Sci.* 153:61~77.
- Borgmann, K., P. Sinha and W. B. Grommer (1994) Changes in the two-dimensional protein pattern and in gene expression during the sink-to-source transition of potato tubers. *Plant Sci.* 99:97~108.
- Briggs, G. G., R. L. O. Rigitano and R. H. Bromilow (1987) Physico-chemical factors affecting uptake by roots and translocation to shoots of weak acids in barley. *Pestic. Sci.* 19:101~112.
- Bromilow, R. H., K. Chamberlain and A. A. Evans (1990) Physicochemical aspects of phloem translocation of herbicides. *Weed Sci.* 38:305~314.
- Bush, D. R. (1989) Proton-coupled sucrose transport in plasmalemma vesicles isolated from sugar beet leaves. *Plant Physiol.* 89:1318~1323.
- Bush, D. R. (1990) Electrogenericity, pH-dependence, and stoichiometry of the proton-sucrose symport. *Plant Physiol.* 93:1590~1596.
- Bush, D. R. (1992) The proton-sucrose symport. *Photosynthesis Res.* 32:155~165.
- Delrot, S. (1987) Phloem loading: apoplastic or symplastic? *Plant Physiol. Biochem.* 25:667~676.
- Delrot, S. and J. L. Bonnemain (1981) Involvement of protons as a substrate for the sucrose carrier during phloem loading in *Vicia faba* leaves. *Plant Physiol.* 67:560~564.
- Devine, M. D. (1989) Phloem translocation of herbicides. *Rev. Weed Sci.* 4:191~213.
- Devine, M. and W. H. Vanden Born (1991) Absorption and transport in plants. pp. 119~140, *In Environmental chemistry of herbicides* (eds. R. Grover and A. J. Cessna), CRC Press Inc., Boca Raton.
- Dewey, S. A. and A. P. Appleby (1983) A comparison between glyphosate and assimilate translocation patterns in tall morningglory (*Ipomoea purpurea*). *Weed Sci.* 31:308~314.
- Dickinson, C. D., T. Altabella and M. J. Chrispeels (1991) Slow-growth phenotype of transgenic tomato expressing apoplastic invertase. *Plant Physiol.* 95:420~425.
- Edgington, L. (1981) Structural requirements of systematic fungicides. *Ann. Rev. Phytopathol.* 19:107~124.
- Ellis, E. C., R. Turgeon, and R. M. Spanswick (1992) Quantitative analysis of photosynthate unloading in developing seeds of *Phaseolus vulgaris* L. I. The use of steady-state labeling. *Plant Physiol.* 99:635~642.
- Eschrich, W. and B. Eschrich (1989) Phloem transport. *Progress in Botany.* 151:81~92.
- Fisher, D. G. and R. F. Evert (1982) Studies on the leaf of *Amaranthus retroflexus* (Amaranthaceae): ultrastructure, plasmodesmatal frequency, and solute concentration in relation to phloem loading. *Planta* 155:377~387.
- Frommer, W., B. S. Hummel, R. Lemoine and S. Delrot (1994) Development changes in the two-dimensional protein pattern of plasma membrane vesicles between sink and source leaves from sugar beet. *Plant Physiol. Biochem.* 32:205~209.
- Gallet, O., R. Lemoine, C. Larsson and S. Delrot (1989) The sucrose carrier of the plant plasma membrane. I. Differential affinity labeling. *Biochim. Biophys. Acta.* 978:56~64.
- Gamalei, Yu. V. (1989) Structure and function of leaf

- minor veins in trees and herbs. A taxonomic reviews. *Trees* 3:96~110.
- Giaquinta, R. T. (1983) Phloem loading of sucrose. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 44:347~387.
- Gifford, R. M., J. H. Thorne, W. D. Hitz and R. T. Giaquinta (1984) Crop productivity and photoassimilate partitioning. *Science* 225:801~808.
- Gougler, J. A. and D. R. Geiger (1981) Uptake and distribution of *N*-(phosphonomethyl)glycine in sugarbeet plants. *Plant Physiol.* 68:668~672.
- Grusak, M. A. and P. E. H. Minchin (1988) Seed coat unloading in *Pisum sativum* - Osmotic effects in attached versus excised empty ovules. *J. Exp. Bot.* 39:543~559.
- Hawker, J. S., C. F. Jenner and C. M. Niemietz (1991) Sugar metabolism and compartmentation. *Aust. J. Plant Physiol.* 18:227~237.
- Heineke, D., U. Sonnewald, D. Bussie, G. Gunter, K. Leidreiter, K. Raschke, L. Wilmitzer and H. W. Heldt (1992) Apoplastic expression of yeast-derived invertase in potato. *Plant Physiol.* 100:301~308.
- Hertel, R., T. L. Lomax and W. R. Briggs (1983) Auxin transport in membrane vesicles from *Cucurbita pepo* L. *Planta* 157:193~201.
- Hitz, W. D., P. J. Card and K. G. Ripp (1986) Substrate recognition by a sucrose transporting protein. *J. Biol. Chem.* 261:11986~11991.
- Ho, L. C. (1988) Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol.* 39:355~378.
- Hull, R. J. (1971) Translocation of assimilates and dalapon in established Johnsongrass. *Weed Sci.* 17:314~320.
- Kasai, F. and D. E. Bayer (1991) Quantitative evaluation of the weak acid hypothesis as the mechanism for 2,4-D absorption by corn root protoplasts. *J. Pestic. Sci.* 16:163~170.
- Kempers, R. and A. J. E. van Bel (1997) Symplastic connections between sieve element and companion cell in the stem phloem of *Vicia faba* L. have a molecular exclusion limit of at least 10 kDa. *Planta* 201:195~201.
- Kim, S. and W. H. Vanden Born (1996) Chlorsulfuron decreases both assimilate export by source leaves and import by sink leaves in Canola (*Brassica napus* L.) seedlings. *Pestic. Biochem. Physiol.* 56:141~148.
- Kim, S. and W. H. Vanden Born (1997) Carbon allocation and translocation in chlorsulfuron-treated canola (*Brassica napus*). *Weed Sci.* 45:466~469.
- Kim, S., J. H. Hur and D. S. Han (1997) Apoplastic phloem loading of photoassimilate. *Kor. J. Weed Sci.* (Accepted)
- Kleczkowski, L. A. (1994) Inhibitors of photosynthetic enzymes/carriers and metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45:339~367.
- Kleier, D. A. (1988) Phloem mobility of xenobiotics. *Plant Physiol.* 86:803~810.
- Kuo, J., T. P. O' Brian and M. J. Canny (1974) Pit-field distribution, plasmodesmatal frequency, and assimilate flux in mesotome sheath cells of wheat leaves. *Planta* 121:97~118.
- Lam, P. Y. S., P. K. Jarhavi, C. J. Eyermann, C. N. Hodge, Y. Ru, L. T. Bachelier, J. L. Meek, M. J. Otto, M. M. Rayner, Y. N. Wong, C. H. Chang, P. C. Weber, D. A. Jackson, T. R. Sharpe and S. Erickson-Viitanen (1994) Rational design of potent, bioavailable, nonpeptide cyclic urease as HIV protease inhibitors. *Science* 263:380~384.
- Lemoine, R. E., S. Bourquin and S. Delrot (1991) Active uptake of sucrose by plant plasma membrane vesicles: determination of some important physical and energetical parameters. *Physiol. Planta.* 82:377~384.
- Lerchl, J., P. Geigenberger, M. Stitt and U. Sonnewald (1995) Impaired photoassimilate partitioning caused by phloem-specific removal of pyrophosphate can be complemented by a phloem-specific cytosolic yeast-derived invertase in transgenic plants. *The Plant Cell* 7:259~270.
- Li, Z-S., O. Gallet, C. Gaillard, R. Lemoine and S. Delrot (1991) Reconstitution of active sucrose transport in plant proteoliposomes. *FEBS* 286:117~120.

- Lichtner, F. T. (1984) Phloem transport of xenobiotic chemicals. What's New in Plant Physiology 15:29~32.
- Madore, M. A. and W. J. Lucas (1987) Control of assimilate movement in source-leaf tissues of *Ipomoea tricola* Car. *Planta* 171:197~204.
- McAllister, R. S. and L. C. Haderlie (1985) Translocation of ¹⁴C-glyphosate and ¹⁴C-labeled photoassimilates in Canada thistle (*Cirsium arvense*). *Weed Sci.* 33:153~159.
- McCauley, M. M. and R. F. Evert (1989) Minor veins of the potato (*Solanum tuberosum* L.) leaf ultrastructure and plasmodesmatal frequency. *Bot. Gaz.* 150:351~368.
- Munch, E. (1950) Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Gustav Fischer, Jena. p.234
- Olunuga, B. A., P. H. Lovell and G. R. Sagan (1977) The influence of plant age on the movement of 2,4-D and assimilates in wheat. *Weed Res.* 17:213~218.
- Oparka, K. J. and D. A. M. Prior (1988) Movement of Lucifer Yellow CH in potato tuber storage tissue. A comparison of symplastic and apoplastic transport. *Planta* 176:533~540.
- Patrick, J. W. (1990) Sieve element unloading: cellular pathway, mechanism and control. *Physiol. Plant.* 78:298~308.
- Peisach, E., D. Casebier, S. L. Gallion, P. Furth, G. A. Petsko, J. C. Hogan and D. Ringe (1995) Interaction of a peptidomimetic aminimide inhibitor with elastase. *Science* 269:66~69.
- Peterson, C. A. and L. V. Edgington (1976) Entry of pesticides into the plant symplast as measured by their loss from an ambient solution. *Pestic. Sci.* 7:483~491.
- Rigitano, R. L. O., R. H. Bromilow, G. G. Briggs and K. Chamberlain (1987) Phloem translocation of weak acids in *Ricinus communis*. *Pestic. Sci.* 19:113~133.
- Rioux, R., J. D. Bandeen and G. W. Anderson (1974) Effects of growth stage on translocation of glyphosate in quackgrass. *Can. J. Plant Sci.* 54:397~401.
- Ripp, K. G., P. V. Viitanen, W. Hitz and V. Franceschi (1988) Identification of a membrane protein associated with sucrose transport into cells of developing soybean cotyledon. *Plant Physiol.* 88:1435~1445.
- Robinson-Beers, K. and R. F. Evert (1991) Fine structure of plasmodesmata in mature leaves of sugarcane. *Planta* 184:307~318.
- Russin, W. A. and R. F. Evert (1985) Studies on the leaf of *Populus deltoides* (Salicaceae): ultrastructure, plasmodesmatal frequency, and solute concentrations. *Am. J. Bot.* 72:1232~1247.
- Schmitz, K., B. Cuypers and M. Moll (1987) Pathway of assimilate transfer between mesophyll cells and minor veins in leaves of *Cucumis melo*. *Planta* 171:19~29.
- Shone, M. G. T. and A. V. Wood (1974) A comparison of the uptake and translocation of some organic herbicides and a systemic fungicide by barley. *J. Exp. Bot.* 25:390~400.
- Singer, S. R. and C. N. McDaniel (1982) Transport of the herbicide 3-amino-1,2,4-triazole by cultured tobacco cells and leaf protoplasts. *Plant Physiol.* 69:1382~1386.
- Sonnewald, U., J. Lerchl, R. Zrenner and W. Frommer (1994) Manipulation of sink-source relations in transgenic plants. *Plant, Cell Environ.* 17:649~658.
- Sonnewald, U., M. Brauer, A. von Schaewen, M. Still and L. Willmitzer (1991) Transgenic tobacco plants expressing yeast-derived invertase either in the cytosol, vacuole or apoplast: a powerful tool for studying sucrose metabolism and sink/source interactions. *Plant J.* 1:95~106.
- Stanzel, M. R., D. Sjolund and E. Komor (1988) Transport of glucose, fructose, and sucrose by *Streptanthus tortuosus* suspension cells. I. Uptake at low sugar concentrations. *Planta* 174:201~209.
- Stitt, M. and P. Quick (1989) Photosynthetic carbon partitioning: its regulation and possibilities for manipulation. *Physiol. Planta.* 77:633~641.
- Sydonia Bret-Hart, M. and W. K. Silk (1994) Nonvascular, symplastic diffusion of sucrose cannot satisfy the carbon demands of growth in the primary

- root tip of *Zea mays* L. *Plant Physiol.* 105:19~33.
- Turgeon, R. (1991) Symplastic phloem loading and the sink-source transition in leaves: a model. pp.18~22. *In* J. L. Bonnemain, S. Delrot, W. J. Lucas, J. Dainty, eds, *Phloem Transport and Assimilate Compartmentation*. Ouest Editions, Nants.
- Turgeon, R. and D. U. Beebe (1991) The evidence for symplastic phloem loading. *Plant Physiol.* 96:349~354.
- Turgeon, R. and E. Gowan (1990) Phloem loading in *Coleus blumei* in the absence of carrier-mediated uptake of export sugar from the apoplast. *Plant Physiol.* 94:1244~1249.
- Turgeon, R. and L. E. Wimmers (1988) Different patters of vein loading of exogenous [¹⁴C]sucrose in leaves of *Pisum sativum* and *Coleus blumei*. *Plant Physiol.* 87:179~182.
- Turgeon, T. (1987) Phloem unloading in tobacco sink leaves: Insensitivity to anoxia indicates a symplastic pathway. *Planta* 171:73~81.
- Tyrees, M. T., C. A. Peterson and L. V. Edgington (1979) A simple theory regarding the ambimobility of xenobiotics with special reference to the nematocide, oxamyl. *Plant Physiol.* 63:367~374.
- Van Ellis, M. R. and D. L. Shaner (1988) Mechanism of cellular absorption of imidazolinones in soybean (*Glycine max*) leaf discs. *Pestic. Sci.* 23:25~34.
- van Bel, A. J. E. (1987) The apoplastic concept of phloem loading has no universal validity. *Plant Physiol. Biochem.* 25:677~686.
- van Bel, A. J. E. (1992) Differential phloem loading mechaneries correlated with the climate. *Acta. Bot. Neerl.* 41:121~141.
- van Bel, A. J. E., W. J. P. van Kesteren and C. Papenhuijzen (1988) Ultrastructural indications for coexistence of symplastic and apoplastic phloem loading in *Commelina benghalensis* leaves. Differences in ontogenic development, spatial arrangement and symplastic connections of the two sieve tubes in the minor vein. *Planta* 176:159~172.
- van Bel, A. J. E. (1986) Amino acid loading by minor veins of *Commelina benghalensis*: an integration of structural and physiological aspects. pp.111~114. *In* *Fundamental, Ecological and Agricultural Aspects of Nitrogen Metabolism in Higher Plants* (eds. H. Lambers, J. J. Neeteson and I. Stulen), Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, Boston, Lancaster.
- van der Zweep, W. (1961) The movement of labeled 2,4-D in young barley plants. *Weed Res.* 1:258~266.
- von Itzstein, M., W. Y. Wu, G. B. Kok, M. S. Pegg, J. C. Dyason, B. Jin, T. V. Phan, M. L. Smythe, H. F. White, S. W. Oliver, P. M. Colman, J. N. Varghese, D. M. Ryan, J. M. Woods, R. C. Bethell, V. J. Hotham, J. M. Cameron and C. R. Penn (1993) Rational design of potent sialidase-based inhibitors of influenza virus replication. *Nature* 363:418~423.
- Warmbrodt, R. D., T. J. Buckhout and W. D. Hitz (1989) Localization of a protein, immunologically similar to a sucrose-binding protein from developing soybean cotyledons, on the plasmalemma of sieve-tube members of spinach leaves. *Planta* 180:105~115.
- Williams, L. E., S. J. Nelson, and J. L. Hall (1990) Characterization of solute transport in plasma membrane vesicles isolated from cotyledons of *Ricinus communis* L. II: Evidence for a proton-coupled mechanism for sucrose and amino acid uptake. *Planta* 182:540~545.
- Wolswinkel, P. (1987) Assimilate transport in developing seeds of sunflower (*Helianthus annuus* L.) *J. Plant Physiol.* 127:1~10.
- Wolswinkel, P. (1992) Quantitative analysis of photosynthase unloading in developing seeds of *Phaseolus vulgaris* L. II. Pathways and turgor sensitivity. *Plant Physiol.* 99:643~651.

Characteristics of phloem translocation of photoassimilates and herbicides

Songmun Kim*, Jang-Hyun Hur¹ and Dae-Sung Han¹(*Institute for Agricultural Science Research, College of Agriculture and Life Science, Kangwon National University, Chunchon 200-701, Korea;*
¹*Division of Biological Environment, College of Agriculture and Life Science, Kangwon National University, Chunchon 200-701, Korea*)

Abstract : The generally accepted idea for carbohydrate translocation in plants is an osmotic pressure flow hypothesis. According to the hypothesis, a high concentration of carbohydrate in the phloem of carbohydrate synthesis regions (source) causes a water influx into the phloem. The generated osmotic potential in the phloem is responsible for long distance carbohydrate transport through the positive hydrostatic pressure. In regions of carbohydrate utilization and storage (sink), translocated carbohydrates are continuously metabolized and compartmentalized, generating a concentration gradient between source and sinks. In this system, carbohydrates load into the phloem (phloem loading) and unload out of the phloem (phloem unloading). Phloem-mobile herbicides that are applied to plants are also translocated from the source to sinks. However, some experimental results reveal that the patterns of phloem translocation between carbohydrates and herbicides are different. The differences are due, in part, to the physico-chemical properties of herbicides and to the absence/presence of specific carrier(s) in the phloem. (Received November 5, 1997, accepted February 27, 1998)

Key words : assimilates, herbicides, phloem loading, phloem translocation, source, sink.

* Corresponding author