

한지형 마늘의 인경 발육과정에서 식물내생호르몬 Abscisic Acid, Jasmonic Acid 및 당 함량변화

손은영¹ · 김윤하¹ · 김정태² · 장수원³ · 이인중^{1*}

¹경북대학교 응용생명과학부, ²경농중앙연구소, ³KT&G 중앙연구원

Changes in Endogenous Abscisic Acid, Jasmonic Acid and Sucrose Content during Bulb Development in the Cold-type Cultivar of Garlic (*Allium sativum* L.) of Korea

Eun-Young Sohn¹, Yoon-Ha Kim¹, Jung-Tae Kim², Soo-Won Jang³, and In-Jung Lee^{1*}

¹School of Applied Biosciences, Kyungpook National University, Daegu 702-701, Korea

²Central Research Institute, Kyung Nong Corporation, Gyeongju 780-110, Korea

³Tobacco Research Group, KT&G Research Institute, Daejeon 305-805, Korea

Abstract. This study was performed to investigate the role of plant growth substances on the bulbing of cold type of garlic (*Allium sativum* L. cv. Uiseongmaneul) during long and short day conditions. The change in endogenous plant hormones such as abscisic acid (ABA), jasmonic acid (JA) and sugar contents in leaf blade and sheath was examined during the growth stage from bulb differentiation (starting at April 16) to bulbing (April 24 to May 18) in cold type of garlic. In the long day condition, ABA contents were higher than short day condition and ABA contents of leaf sheath were higher than leaf blade. ABA contents of growth stage in garlic were not changed during growth stage from April 16 to May 2, however it rapidly increased during bulbing (May 2 to May 18). On the other hand, endogenous JA contents in short day condition did not change in long day condition, it increased from April 16 to May 2. JA contents in the leaf sheath (33.85-62.04 ng·g⁻¹ DW) were higher than leaf blade (15.39-30.04 ng·g⁻¹ DW). These results showed that garlic bulb differentiation and bulbing was induced by JA in leaf sheath. In long day condition, total sugar contents in the leaf blade were increased from bulb differentiation (April 16) to bulbing (May 4) and it was decreased during bulbing (May 4 to May 18) while the total sugar content in leaf sheath were gradually increased from bulb differentiation (April 16) to bulbing (May 18). In conclusion, our results showed that there is a significant correlation between the bulb development of garlic and hormonal content in the leaf sheath.

Additional key words: bulbing, bulb differentiation, endogenous plant hormone, leaf blade, leaf sheath

서 언

마늘은 우리나라에서는 늦가을에 파종하여 겨울을 나는 월동 2년생 식물로, 인편 또는 주아를 가을에 파종하면 겨울에 일정기간 저온기를 거친 후 봄에 경엽이 왕성하게 자라나고 고온장일 조건에서 지상부의 생장이 정지되면서 구가 비대, 발육하여 초여름에 수확하는 생활환을 가지고 있다 (Hong et al., 1997; Lee, 1973, 1974; Nam et al., 2007). 식

물내생호르몬 Abscisic acid(ABA)는 영양번식 기관 또는 종자의 휴면 유도 및 유지에 크게 관여한다(Suttle와 Hulstrand, 1994). 감자 괴경 비대에 관여하는 ABA는 Gibberellic acid (GA)와 서로 상반되는 역할을 하는 것으로 잘 알려져 있다(Xu et al., 1998). El-Antably et al.(1967)은 장일 하에서 자란 감자잎에 ABA를 처리하면 괴경 형성이 촉진된다고 보고하였고, Wareing and Jennings(1980)는 ABA 처리가 감자 줄기 삽목에서 괴경 비대를 촉진한다고 하였으며, Abdullah and

*Corresponding author: ijlee@knu.ac.kr

※ Received 22 August 2010; Accepted 8 December 2010. This research was financially supported by Korea Research Foundation (KRF-2007-355-F00004) and Brain Korea 21 Project.

Ahmad(1980)는 감자기내배양에서 ABA의 처리가 감자 괴경 수를 증가시킨다고 보고하였다. 괴경이 형성되는 동안 질소를 처리하면 ABA 함량이 줄어들면서 괴경 비대가 지연되는 반면, 질소 결핍과 같은 괴경이 유도되는 조건에서는 ABA 함량이 증가한다(Marschner et al., 1984). 또한 인편으로 번식하는 자청파의 인경 휴면은 장일에서 유도되는 것으로 알려져 있으며, 이때 인경의 ABA 함량과 휴면상태 유지와는 밀접한 상호연관이 있음이 밝혀졌다(Yamazaki et al., 1995). ABA 농도는 휴면의 깊이와 관련이 있어 ABA의 농도가 높으면 인경의 휴면이 깊어짐과 동시에 인경 비대가 촉진되는 반면, ABA 생합성 억제제인 fluridone 처리시 처리농도가 높으면 인경 비대가 억제되어 인경 생체중이 줄어들었다고 하였다(Yamazaki et al., 1999b). 자청파의 경우 식물체내 ABA 농도는 인경 비대 한 달 전에 증가되기 시작하여 수확직후 최고에 달하다가 저장하는 동안 줄어드는 것으로 알려져 있다(Yamazaki et al., 2002).

Linolenic acid로부터 합성되는 cyclopentanone 화합물인 jasmonic acid(JA) 및 JA의 methyl ester인 methyl jasmonate (Me-JA)는 식물체에 널리 분포하고 있으며 최근 새로운 종류의 식물생장조절물질로 주목을 받고 있다(Gross and Parthier, 1994; Meyer et al., 1984). JA는 유식물의 생장억제, 노화촉진(Chou and Kao, 1992), 종자 및 화아 발아억제, 기공 닫힘의 촉진(Herde et al., 1997) 및 과실 성숙의 촉진(Meir et al., 1996) 등 다양한 생물학적 활성을 보인다. 한편 Me-JA는 스트레스 관련 호르몬으로써 상해, 병원균 침입 및 환경 스트레스에 반응하여 식물체에서 분비되는 휘발성 신호 물질로 알려져 있다(Gundlach et al., 1992). 식물 생장과 발육을 조절하는 JA는 생장 관련 과정을 억제하는 반면, 기관 성숙과 노화와 같은 개체 발생적 과정은 유도·촉진한다. 또한 JA는 세포분열과 세포 신장의 방향을 조절하여 제한된 형상의 기관 또는 조직으로 유도한다(Koda, 1997). 양파에서 인경 비대는 엽초의 피층세포 내 미세소관의 분열과 관련이 있으며 이때 JA는 미세소관의 배열 조절에 관여하여 양파의 인경 비대를 조절하는 것으로 알려져 있다(Mita and Shibaoca, 1983). JA는 괴경 형성, 인경 형성, 줄기 성장 습성 결정 등과 같은 다양한 형태 발생과 관련이 있다고 보고되고 있다(Koda and Kikuta, 1991). 또한 JA는 감자와 마(산약)의 괴경 형성을 촉진하며(Koda, 1997; Mader, 1999), 양파에서는 비대한 인경보다 비대하지 않은 인경에서 JA 함량이 3배 가량 더 많았다고 보고되고 있다(Nojiri et al., 1992). 마늘에서도 JA 처리는 마늘의 조직 배양시 신초와 인경의 발달을 촉진시키는 것으로 알려져 있다(Koda, 1997; Ravnkar et al., 1993). Jaume et al.(1997)은 높은 수준의 유리 JA가

잎과 이어져 있는 인경부위에 존재함을 밝혀 인경에 존재하는 JA가 잎에서 생합성 되어 공급된다는 것을 입증하였다. 인경 비대는 생장조절물질 이외에도 탄수화물과 질소화합물이 관여하는 것으로 알려져 있는데 감자의 경우 괴경 비대가 진행되는 동안 sucrose의 함량이 증가하는 것으로 알려져 있다. *Allium* 속에 존재하는 저장 탄수화물의 대부분은 fructosan으로 잎에서 생성된 인경 형성 자극물질과 함께 엽초를 통해 인편으로 전류 되고 축적되어 인경 형성과 비대를 촉진한다(Darbyshire and Heath, 1980). 그러나 동화물질이 이동 축적되어 인경 형성이 이루어져도 동화물질 그 자체가 인경 형성을 유기할 수 없음을 밝혀 탄수화물은 보조적인 역할을 할 것으로 추정하였다(Fernie and Willmitzer, 2001; Kato, 1965; Nam et al., 2008). 따라서 본 연구는 마늘의 인경 발육과정에 관여하는 식물내생호르몬 ABA, JA 및 당 함량의 변화를 조사하여 식물내생 ABA, JA 및 당이 마늘의 인경비대에 미치는 역할을 구명하여 농업적으로 활용하기 위한 이론적 근거를 제시하고자 하였다.

재료 및 방법

한지형 마늘의 재배조건 및 시료 채취

한지형 마늘인 의성마늘을 시험 재료로 사용하였다. 3-4g 정도의 건전한 인편을 씨마늘로 하여 2002년 10월 20일 경상북도 농업기술원 시험포장에 15 × 10cm 간격으로 인편을 하나씩 재식한 후 농업기술원 표준경종법(GARES, 2004)에 준하여 재배하였다. 월동 후 마늘의 생육이 왕성한 4월 7일부터 외관상 엽신장이 정지되는 시점인 5월 18일까지 매 2일 간격으로 생육조사를 실시하여 인편 분화 및 비대시기를 판별하여 생장 발육과 내생 식물호르몬과의 상관관계를 구명하기 위한 시료 채취시기 결정에 이용하였다. 인편 분화기는 광학 해부현미경으로 인편의 생장점 부위에서 분화가 관찰되기 시작한 시점으로 하였고, 인편 비대기는 인경의 직경과 지하부의 엽초부 직경을 측정하여 구경비(구경/엽초경)를 산출하여 Mann(1952)의 방법으로 구경비가 2.0(또는 역수인 0.5)이 되는 시기로 정했다. 단일조건이 인편의 유도 및 비대에 미치는 영향과 이와 연관하여 단일 하의 식물체내 내생 식물호르몬의 함량 변화가 인편 분화 개시와 비대에 어떻게 영향을 미치는지를 구명하고자 포장상태에서 차광처리를 하여 단일조건을 부여하였으며 차광처리는 2003년 4월 7일부터 수확기까지 16시 30분부터 08시 30분까지 90% 차광막 3겹을 피복하여 8시간의 단일조건을 부여하였다. 실험기간인 2003년 대구의 기온과 일장을 살펴보면 인편 분화기인 4월 16일의 평균온도는 15°C 이고, 일장은 13시

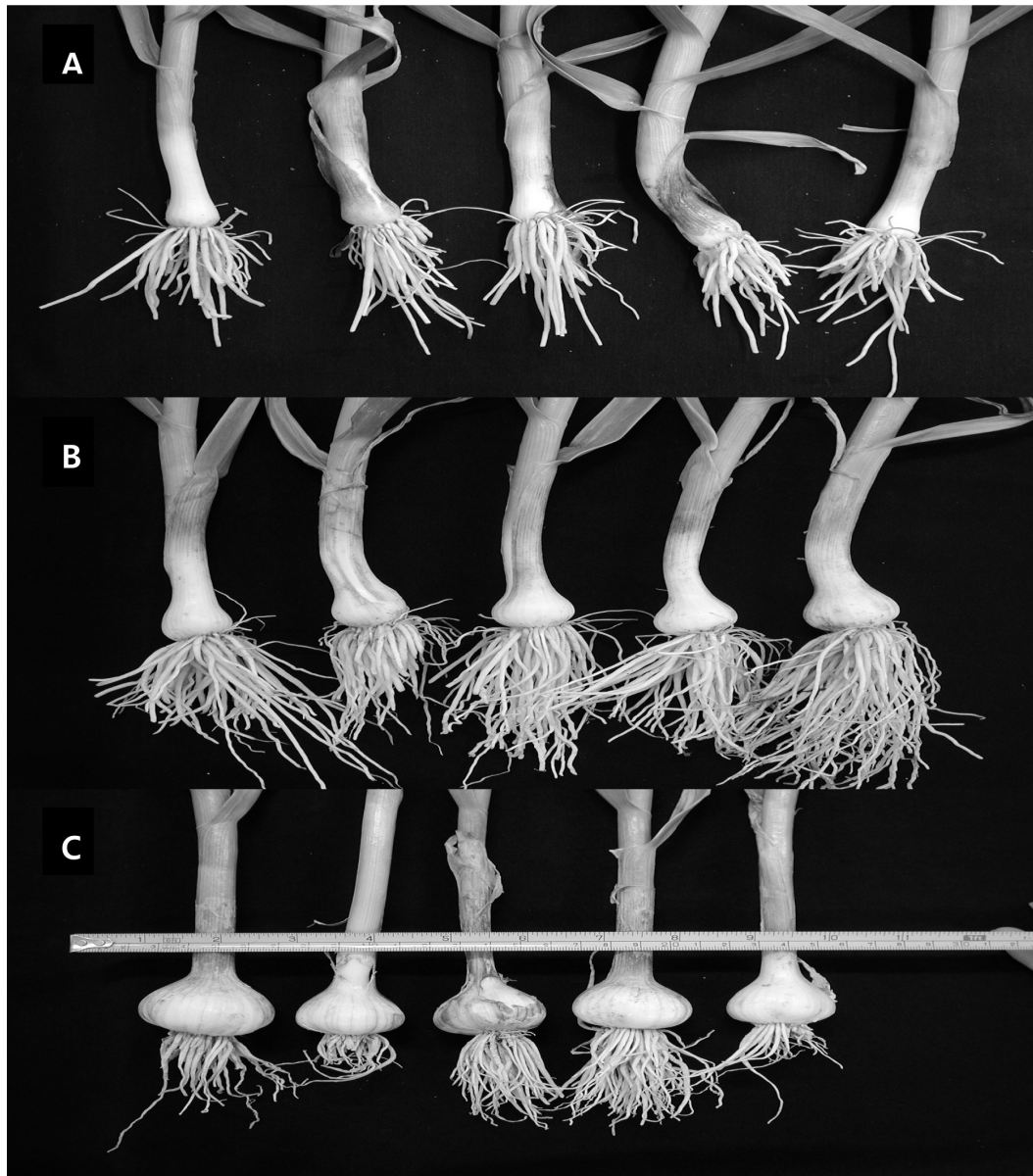


Fig. 1. Growth stages from bulb differentiation to bulbing in garlic (*Allium sativum* L. cv. Uiseongmaneul) under long day condition. Bulb differentiation stage (A; April 16), bulbing stage (B; May 2, C; May 18).

간 9분이었으며, 인경 비대개시기인 5월 2일은 평균온도가 18℃이고, 일장은 13시간 41분이었다. 내생 식물호르몬 분석을 위한 시료는 마늘 인편 분화기부터(4월 16일) 인편 비대기까지(5월 18일까지) 오후 4-5시경에 뿌리를 포함한 식물체 전체를 8일 간격으로 5회 채취하여 사용하였다(Fig. 1). 시료는 채취 즉시 액체 질소에 넣어 동결시킨 후 냉동 건조시켜 분석시료로 사용하였다. 동결 건조한 뒤 마늘의 뿌리를 제거한 후 엽신(최종엽 포함)과 엽초로 나누어 ABA, JA 및 당 분석시료로 사용하였다. 수집된 자료의 통계적 분석은 sigma plot software(2004)를 이용하여 표준 오차로 분석했다.

Abscisic acid(ABA) 추출 및 정량

ABA 추출의 일반적인 과정은 Browning and Wignall (1987), Qi et al.(1998)과 Kamboj et al.(1999)의 방법을 변형하여 사용하였다. 동결 건조시켜 마쇄한 마늘 식물체 0.1g을 isopropanol과 glacial acetic acid가 95:5의 비율로 혼합된 용매로 추출 후 여과하였다. [(±-3,5,5,7,7-d6) -ABA standard 20ng을 추출한 용액에 첨가한 후 감압, 농축시키고 1N의 NaOH로 추출한 용액의 pH가 12-13이 되게 조정하였다. pH가 조정된 용액에 methylene chloride를 첨가하여 혼합시킨 뒤 3회 분획하여 클로로필 성분을 제거하고 6N의 HCl을 이용하여 수용층의 pH가 2.5-3.5가 되게 하였다. 수용층에 EtOAc를 첨가하여 층을 분리시킨 뒤 EtOAc층을 3회 회수

Table 1. GC-MS conditions used for analysis and quantification of abscisic acid and jasmonic acid.

GC-MS condition	
Equipment	Hewlett-Packard 6890, 5973N Mass Selective Detector
Column	HP-1 capillary column (30 m × 0.25 mm i.d. 0.25 μm film thickness)
Carrier gas	He (40 mL·min ⁻¹ .)
Source temperature	250°C
Oven conditions	ABA : 60°C (1 min.)→15°C·min ⁻¹ →200°C→5°C·min ⁻¹ →250°C→10°C·min ⁻¹ →280°C JA : 60°C (2 min.)→10°C·min ⁻¹ →140°C (3 min.)→3°C·min ⁻¹ →170°C→15°C·min ⁻¹ →285°C (8 min.)
Injector temperature	200°C
Ionizing voltage	70 ev

하여 감압·농축시켰다. 농축된 잔사를 phosphate buffer(pH 8.0)로 용해시킨 후 1g의 PVPP(polyvinylpolypyrrolidone)를 첨가하여 1시간 동안 진탕시켜 여과하여 페놀화합물을 제거하였다. 여과된 phosphate buffer(pH 8.0) 용액을 6N의

HCl로 pH 2.5-3.5로 조정 후 EtOAc를 첨가하여 phosphate buffer층과 EtOAc층으로 분리시킨 다음 EtOAc층을 회수하였다. 회수한 EtOAc층에 pH 2.5인 증류수를 첨가하여 분획시 제거되지 않은 phosphate buffer 성분을 완전히 제거 후, EtOAc층을 감압·농축시켰다. 농축시킨 잔사에 EtOAc를 첨가하여 reaction vial에 옮긴 후 질소가스로 건조시켰다. ABA의 함량을 GC-MS로 분석하기 위하여 2차례 60μL의 ethereal diazomethane으로 methyl ester를 유도한 후 질소가스로 건조하였다(Table 1). GC-MS 분석 후 정량은 ion 194와 190의 면적을 비교하여 계산하였다(Fig. 2).

Jasmonic acid(JA) 추출 및 정량

내생 JA의 추출 및 정량은 Baldwin et al.(1994)과 Mueller와 Brodschelm(1994)의 방법을 변형하여 사용하였다. 마쇄한 마늘 시료 0.3g을 acetone으로 추출한 후 여과시킨 다음 내부표준물질로 50ng의 [9, 10-2H₂]JA와 40-50mL 증류수를 첨가시킨 후 수용층만 남기고 감압 농축하였다. 농축된 잔사를 0.1M potassium phosphate(pH 7.5)로 녹인 다음 6N HCl을 이용해 pH 2.5로 조정한 후 1g의 DEAE(diethylaminoethyl) cellulose를 가하여 1시간 동안 진탕 시켰다. 진탕 시킨 여액을 여과시킨 다음 chloroform으로 3회 분획한 후 Na₂SO₄로 수분을 제거시킨 다음 감압 농축하였다. 농축된 잔사를 소량의 diethyl ether로 녹여낸 후 NH₂ cartridges를 이용해 통과시킨 다음 chloroform : iso-propanol(2:1, v/v)와 diethyl ether : acetic acid(98:2, v/v)의 순으로 용출시켰다. 이 여액을 감압 농축하여 diethyl ether로 용해시킨 후 1mL의 reaction vial로 옮겨 40°C에서 질소가스로 건조시킨 후 2차례 60μL ethereal diazomethane으로 methyl ester로 유도화 하였다. GC-MS를 사용하여 분석하였으며(Table 1), GC-MS상에서 JA의 정량분석을 위해서 m/z 83, 151, 153의 이온으로 확인한 후 peak 면적의 비율로 정량하였다(Koch et al., 1999) (Fig. 3).

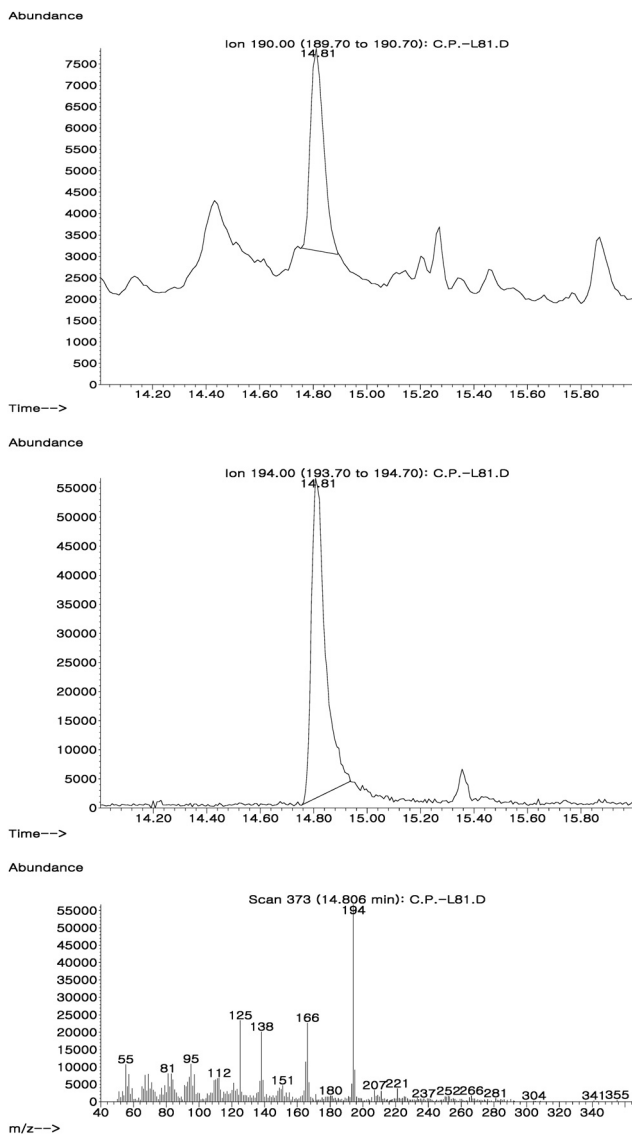


Fig. 2. GC-MS chromatogram of ²H₂ Me-[²H₆]-ABA (ion, 194) and endogenous ABA (ion, 190) extracted from *Allium sativum* L.

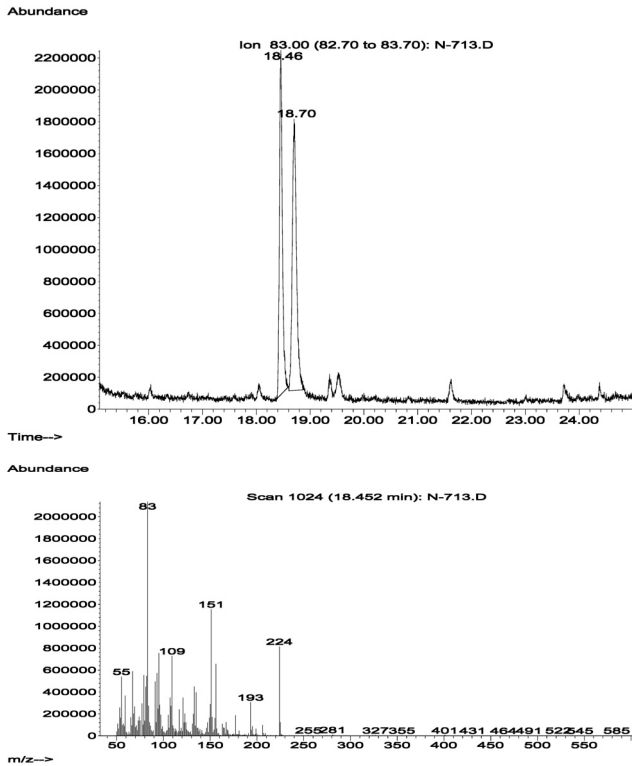


Fig. 3. Chromatogram of Me-JA (retention time; 18:46) and $9,10\text{-}^2\text{H}_3$ Me-JA (retention time; 18:70), and their mass spectra.

당 추출 및 정량

당(sucrose, glucose, fructose, raffinose)의 추출은 건조시료 1g을 70% 메탄올로 24시간 진탕하여 추출한 후 Sep-pak C18 cartridge를 이용하여 엽록소를 제거하여 분석시료로 사용하였다. 여액을 Watman 0.45 μm filter로 여과한 다음 20 μL 을 주입하였으며 분석은 Sugar Pak(Waters) column과 Shodex RI71 검출기를 이용하여 실시하였다. HPLC는 Agilent 1100 Pump 및 Autosampler를 사용하였으며, 이동상으로 0.05% Ca-EDTA in H_2O 을 유속 0.5 $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$ 로 하여 분석하였다.

결과 및 고찰

마늘 인경 비대시 식물내생 ABA 함량 변화

마늘은 일정 기간 휴면을 유지하며(Mann and Lewis, 1956), 이러한 휴면 현상은 구근 작물에서 인경의 형성·비대와 밀접한 관계를 가지고 있다(Yamazaki et al., 1995, 1999a). 인경의 비대에는 ABA가 중추적 역할을 하며 인경이 비대할 때 내생 ABA 함량이 높아진다고 보고되어 있다(Xu et al., 1998; Abdullah and Ahmad, 1980; Yamazaki et al., 2002). Fig. 4는 인편 비대에 관여하는 ABA 함량 변화를 조사한 결과이다. 본 실험의 결과 마늘 엽초 부위의 ABA 함량

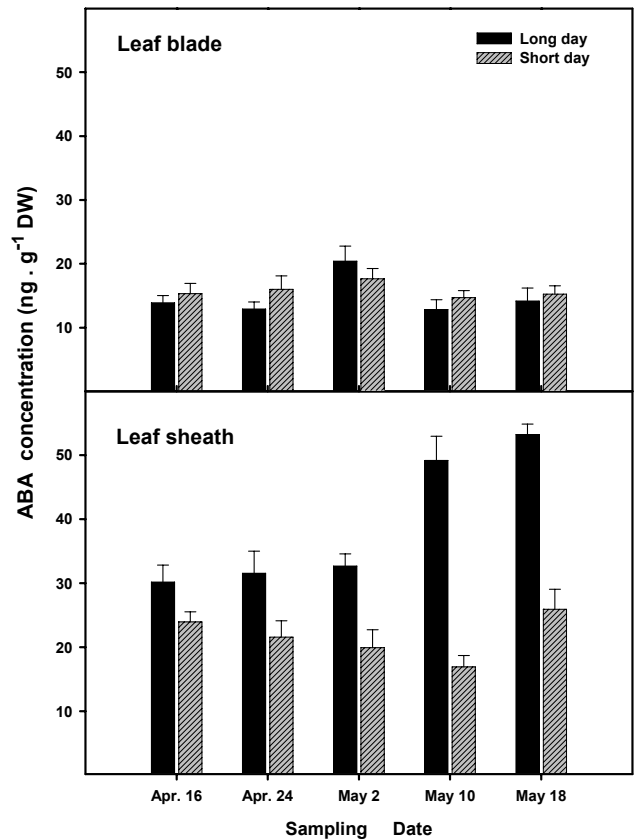


Fig. 4. Changes of endogenous abscisic acid level in *Allium sativum* L. cv. Uiseongmaneul grown under long and short day condition. Bar represent means \pm standard error (n = 3).

(30.19-50.19 $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$ DW)이 엽신(12.82-20.41 $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$ DW)보다 더 많았으며, ABA 함량이 인편 분화기(4월 16일)에서 인경 비대개시기(5월 2일)까지는 큰 변화가 없다가 인경 비대 개시기 이후부터 인경이 비대 되는 동안 그 함량이 현저히 증가하는 것으로 나타났다. 인경의 비대가 진전됨에 따라 일종의 휴면유도 물질인 ABA의 활성이 강하게 나타나는 것은, 마늘의 휴면이 인편분화와 더불어 시작되어 수확기에 가까워지면서 점점 더 깊어진 결과로 판단된다. 본 실험에서 ABA 함량은 단일조건(16.93-25.93 $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$ DW)보다 장일조건(30.19-53.19 $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}$ DW)의 엽초에서 높았는데, 이는 장일조건에서는 인경 비대가 촉진되면서 내생 ABA 함량도 증가되지만 단일조건에서는 인편 분화 및 인경 비대가 촉진되지 않기 때문에 내생 ABA 함량의 변화가 없는 것으로 사료된다. 인경 비대시 식물체내 호르몬의 변화양상을 명확히 구명하기 위해서는 인경 비대가 진행되고 있는 제한된 부위의 세포내 식물호르몬의 변화를 조사하여야만 할 것이다. 마늘의 경우 인경 비대가 진행되기 전에는 해부학적 구조상 구별하기가 어려울 뿐만아니로 인경 비대 개시 후에는 분석에 필요한 시료량을 확보하기도 어려운 점이 있다. 따라서 인경 비대와 관련한 호르몬의 변화양상은 본 실험의

경우에는 인경을 포함하는 엽초부위의 함량 변화가 엽신보다는 인경 비대와 관련한 식물체내 호르몬의 변화양상을 보다 잘 대변해 주고 있다고 생각된다. 엽신과 엽초의 ABA 함량 비율(엽신/엽초)은 단일조건 하에서 자란 식물체가 장일 하보다 현저히 높은 것으로 나타나 인경 비대 유도촉진이 앞에서 생성된 ABA가 엽초부위로의 전류 되는 정도와 관련이 있을 수 있음을 암시한다고 사료된다. 또한 엽초가 인경부위를 포함하기 때문에 인경 비대에 관여하는 식물 성장조절물질의 함량 변화는 주로 엽초에서 이루어진다고 생각되며, 엽신의 ABA 함량이 인경 비대기로 갈수록 줄어드는데 이와 같은 현상은 엽신에서 생성된 ABA가 인경 비대가 시작되면서 엽초 부위로 전류된 것으로 여겨진다. 단일조건 하에서 엽초부위의 ABA 함량은 장일조건보다 늦은 5월 10일 이후부터 증가하였는데 이 결과는 단일이 인경 비대 시기를 지연시키는 현상과 일치하는 것으로 나타나 ABA 함량변화가 인경비대를 유도하는 결과라 사료된다.

마늘 인경비대시 식물내생 JA 함량 변화

Fig. 5는 의성마늘의 인경 비대에 관여하는 내생 jasmonic acid(JA) 함량 변화를 나타낸 것이다. JA는 마늘의 인경 비대를 유기하는 대표적인 성장조절물질의 하나로 알려져 있다(Koda, 1997; Ravnikar et al., 1993). 본 실험에서 의성마늘 엽초 부위의 JA 함량($33.85\text{-}62.04\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}\text{ DW}$)이 엽신 부위의 JA 함량($15.39\text{-}30.04\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}\text{ DW}$)보다 2배 가량 많아 JA 함량은 엽신보다 엽초에 많이 함유되어 있어 엽초의 JA가 인경 비대에 관여한다는 보고(Jaume et al., 1997)와 일치하는 것으로 조사되었다. 특히 장일조건에서는 마늘의 인편 분화기부터 인경 비대기(5월 2일)까지 JA 함량이 계속 증가하다가 인경의 비대가 진전되면서 함량이 점차 감소하는 것으로 나타났으나(Fig. 5) 단일조건에 마늘 엽신 및 엽초내 JA 함량은 인편 분화기부터 인경 비대기까지 큰 변화가 없는 것으로 나타나 인경 비대에 JA가 관여한다는 증거로 추측된다. JA가 인경 비대를 촉진하는 역할을 한다는 Koda(1997)와 Ravnikar et al.(1993)의 보고와 같이 본 실험 결과도 JA는 마늘 인경 비대를 유도하는 역할을 주로 하며, 인경 비대 과정에는 크게 관여하지는 않는 것으로 생각된다. Helder et al.(1993)은 감자의 괴경은 단일 조건에서 비대되는 작물로 단일 처리된 *Solanum demissum* L.의 잎에서만 11-OH-JA나 12-OH-JA가 검출되었고 장일에서는 발견되지 않았다고 보고하여, 괴경이 형성되고 비대해지는 조건 하에서 JA 생합성이 유도되고 그 결과 괴경 형성이 일어나는 것으로 추정하였다. 따라서 고온장일 하에서 마늘의 인경이 비대해지는 경우 단일(엽초부위: $6.99\text{-}10.26\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}\text{ DW}$)보다는 장일조

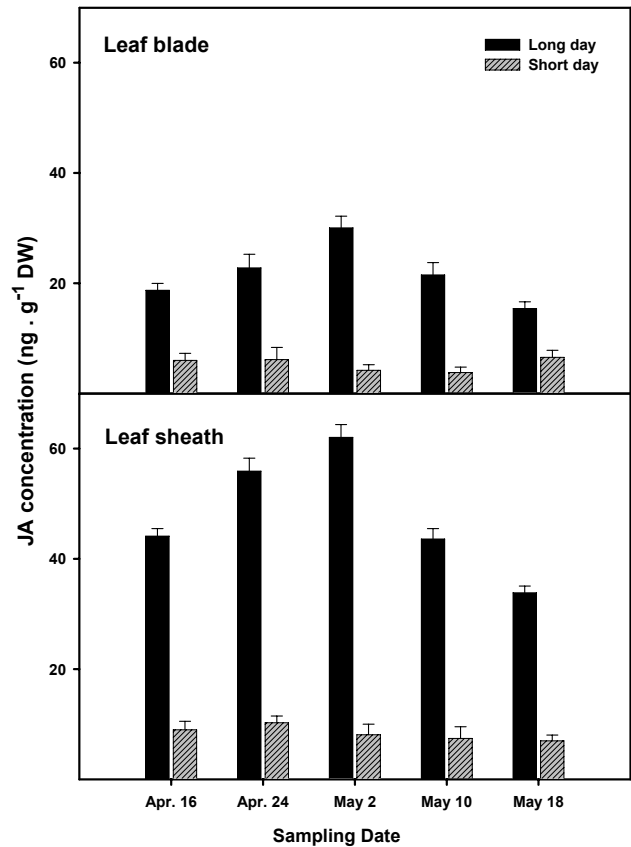


Fig. 5. Change of endogenous jasmonic acid level in leaf blade of *Allium sativum* L. cv. Uiseongmaneul grown under the long and short day condition. Bar represent means \pm standard error ($n = 3$).

건 상태(엽초부위: $33.85\text{-}62.04\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}\text{ DW}$)에서 JA 함량이 높은 것으로 나타나 그 결과가 일치한다고 사료된다. 그리고 단일 상태에서는 함량 변화가 거의 없는 것으로 나타나 장일조건과 같은 급격한 JA의 변화를 동반하지 않는 것은 단일 하에서 인경 형성과 비대가 지연되는 현상과 관련이 있을 것으로 추정된다.

마늘 인경비대시 식물내생 당 함량 변화

*Allium*속의 인경에 존재하는 주된 탄수화물은 fructosan으로 Kato(1965)는 양파의 경우 탄수화물의 농도가 높으면 휴면이 깊는데 이것은 장일조건에서 인경이 비대함에 따라 당이 축적되면서 호흡대사가 억제되기 때문이라고 보고하였다. 본 실험에서 한지형 의성마늘의 생육에 단계별 당 함량의 변화를 알아본 결과는 Fig. 6과 같다. 장일조건에서 한지형인 의성마늘의 당 함량은 생육초기에는 엽신이 엽초보다 많았으나 생육 후반기로 갈수록 엽초의 당 함량은 증가하는 반면 엽신은 줄어들었다. 한지형 의성마늘의 엽초부위 당 함량 변화를 살펴보면 인편 분화기부터 인경 비대 개시기까지 전당(total sugar)이 급격히 증가하였으나 비대

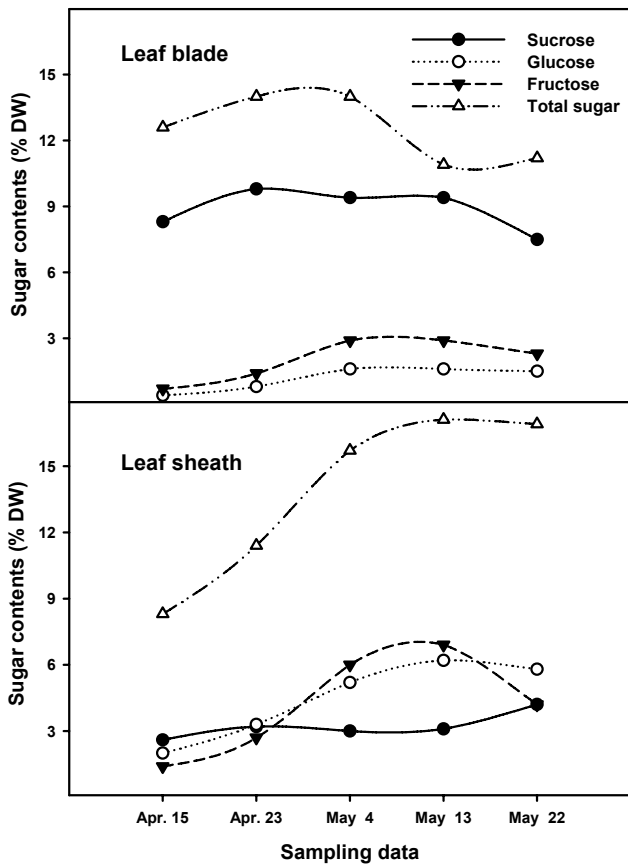


Fig. 6. Change of carbohydrates level in leaf sheath and leaf blade of *Allium sativum* L. cv. Uiseongmaneul grown under the long day condition.

개시기 이후에는 전당의 증가가 완만하게 나타났다. 반면 엽신의 경우는 엽초와 반대로 인경 비대개시기 이후에 전당이 감소하는 것으로 나타나 엽신에서 생성된 당이 엽초로 전류된 것이라 생각된다. Fig. 7에서는 장일조건 하에서 마늘 인경 비대와 보다 밀접한 관련이 있는 것으로 나타난 엽초부위의 ABA, JA 및 당 함량과 의성마늘의 초장 신장률과의 관계를 나타낸 것이다. 마늘 성장 곡선과 엽초의 호르몬 변화 곡선은 유사한 경향을 보여 엽초의 호르몬 변화가 마늘 성장과 밀접한 연관이 있음을 보여 주었다. 특히 인경 비대개시기인 5월 2일까지는 급격한 성장을 하던 마늘은 인경 비대개시기를 기점으로 초장 생장은 둔화되었다. 초장 성장과 유사하게 JA 함량은 인편 분화기부터 인경 비대개시기까지 급속히 증가하다가 그 이후로 감소하였으며 당 함량 또한 인편 분화기 이후 급격히 증가하는 것으로 나타났으나 인경의 비대가 진행되면서는 정체되는 것으로 나타났다. 그러나 ABA 함량은 인편 비대기 이후로 계속 증가하여 ABA가 인경 비대 과정에 중요한 역할을 함을 보여주고 있다(Fig. 7).

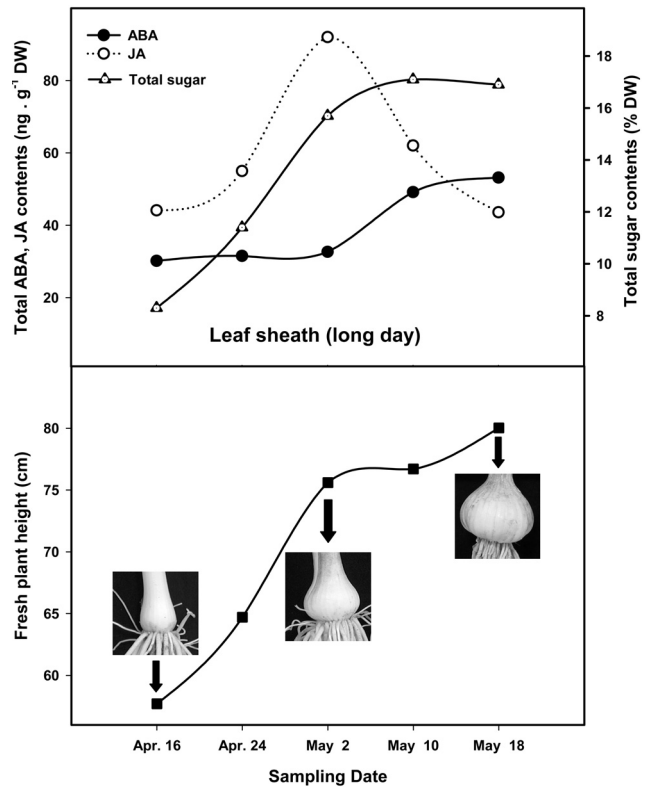


Fig. 7. Correlation between changes of total GA, ABA, JA and total sugar contents in leaf sheath of *Allium sativum* L. cv. Uiseongmaneul, and plant height grown under the long day condition.

초 록

본 연구는 한지형 마늘인 ‘의성마늘’을 이용하여 장일과 단일 조건에서 재배하여 마늘의 인경 분화 및비대에 미치는 식물 성장 물질의 역할에 대해서 조사하였다. 한지형 마늘의 인경 분화기(4월 16)부터 인경 비대기(4월 24일, 5월 18일)에 엽신과 엽초내 식물내생호르몬 abscisic acid (ABA), jamic acid(JA) 및 당 함량변화는 장일조건에서 ABA 함량이 단일조건에서 ABA 함량보다 높았고, 엽초내 ABA 함량이 엽신내 ABA 함량보다 높은 것으로 조사되었다. 마늘 생육시기별 ABA 함량은 인편 분화기에서 인경 비대개시기까지는 큰 변화가 없다가 인경 비대개시기(5월 2일) 이후부터 인경이 비대 되는(5월 18일) 동안 그 함량이 현저히 증가하는 것으로 조사되었다. 반면 단일조건에서는 내생 JA 함량은 변화가 없었으나, 장일조건에서는 인편 분화기(4월 16일)부터 인경 비대개시기(5월 2일)까지 JA 함량은 증가되었다. 엽초내 JA 함량(30.19-53.19ng · g⁻¹ DW)은 엽신내 JA 함량(12.82-20.41ng · g⁻¹ DW)보다 높은 것으로 조사되어 엽초내 JA 함량에 의해 마늘의 인경 비대가 유도되는 것으로 조사되었다. 장일 조건에서 엽신내 당 함량은 인편 분화기(4월

16일)부터 인경 비대개시기(5월 4일)까지 증가되었고, 인경 비대기(5월 4일에서 5월 8일) 동안 감소하였으나, 엽초내 당 함량은 인편 분화기(4월 16일)부터 인경 비대기(5월 18일)까지 서서히 증가되었다. 결론적으로 한지형 의성마늘 생장 양상에 따라 엽초내 호르몬도 변화하는 경향을 보여 호르몬 변화가 마늘 생장과 밀접한 연관이 있음을 보여주었다.

추가 주요어 : 인경비대, 인편분화, 식물내생호르몬, 엽신, 엽초

인용문헌

- Abdullah, Z.N. and R. Ahmad. 1980. Effect of ABA and GA₃ on tuberization and some chemical constituents of potato. *Plant Cell Physiol.* 21:1343-1346.
- Baldwin, I.T., E.A. Schmelz, and T.E. Ohnmeiss. 1994. Wound-induced changes in root and shoot jasmonic acid pools correlate with induced nicotine synthesis in *Nicotiana sylvestris*. *J. Chem. Ecol.* 20:2139-257.
- Browning, G. and T.A. Wignall. 1987. Identification and quantification of indole-3-acetic and abscisic acids in the cambial region of *Quercus robur* by combined GA chromatography-mass spectrometry. *Tree Physiol.* 3:235-246.
- Chou, C.M. and C.H. Kao. 1992. Methyl jasmonate, calcium, and leaf senescence in rice. *Plant Physiol.* 99:1693-1694.
- Darbyshire, B. and R.J. Heath. 1980. Differences in fructan content and synthesis in some *Allium* species. *New Phytologist* 87: 249-256.
- El-Antably, H.A.A., P.E. Wareing, and J. Hillman. 1967. Some physiological responses to *d,l*-abscisic (dormin). *Planta* 73:74-90.
- Fernie, A.R. and L. Willmitzer. 2001. Molecular and biochemical triggers of potato tuber development. *Plant Physiol.* 127:1459-1465.
- Gross, D. and B. Parthier. 1994. Novel natural substance acting in plant growth regulation. *J. Plant Growth Regul.* 13:93-114.
- Gundlach, H.M., M.J. Muller, T.M. Kutchan, and M.H. Zenk. 1992. Jasmonic acid is a signal transducer in elicitor-induced plant cell cultures. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89:2389-2393.
- Gyeongsangbuk-do Agricultural Research and Extension Services (GARES). 2004. Establishment of renewal system of superior bulb in cold-type cultivar of garlic (*Allium sativum* L.). *Agr. Res. Rpt.* 1:123-128.
- Helder, H., O. Miersch, D. Vreugdenhil, and G. Sembdner. 1993. Occurrence of hydroxylated jasmonic acids in leaflets of *Solanum demissum* plants grown under long and short day conditions. *Physiol. Plant* 88:647-653.
- Herde, O., H. Pena-Cortes, L. Willmitzer, and J. Fisahn. 1997. Stomatal responses to jasmonic acid, linolenic acid and abscisic acid in wild-type and ABA-deficient tomato plants. *Plant Cell Environ.* 20:136-141.
- Hoffmann-Benning, S. and H. Kende. 1992. On the role of abscisic acid and gibberellins in the regulation of growth in rice. *Plant Physiol.* 99:1156-1161.
- Hong, G.H., S.K. Lee, and W. Moon. 1997. Alliin and fructan contents in garlicks, by cultivars and cultivating areas. *Hort. Environ. Biotechnol.* 10:453-603.
- Jaume, A.R., G. Abdala, M. Corral, L. Grosso, and R. Tizio. 1997. Possible involvement of jasmonic acid in bulb forming of garlic (*Allium sativum* L.). *Acta Hort* 433:381-388.
- Kamboj, J.S., G. Browning, P.S. Blake, J.D. Quinlan, and D.A. Baker. 1999. GC-MS-SIM analysis of abscisic acid and indole-3-acetic acid in shoot bark of apple rootstocks. *Plant Growth Regul.* 28:21-27.
- Kato, T. 1965. Physiological studies on the bulbing and dormancy of onion plant. V. The relation between the metabolism of carbohydrates, nitrogen compound, and auxin and the bulbing phenomenon. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 34:187-195.
- Koch, T., T. Krumm, V. Jung, J. Engelberth, and W. Boland. 1999. Differential induction of plant volatile biosynthesis in the lima bean by early and late intermediates of the octadecanoid -signaling pathway. *Plant Physiol.* 121:153-162.
- Koda, Y. 1997. Possible involvement of jasmonates in various morphogenetic events. *Physiol Plant* 100:639-646.
- Koda, Y. and Y. Kikuta. 1991. Possible involvement of jasmonic acid in tuberization of yam plants. *Plant Cell Physiol.* 32: 629-633.
- Lee, W.S. 1973. Physiological and ecological studies on Korean local strains of garlic - 1, on the process of sprouting in stored garlic. *Hort. Environ. Biotechnol.* 14:15-23.
- Lee, W.S. 1974. Studies on dormancy of Korean local garlicks. *Hort. Environ. Biotechnol.* 15:119-141.
- Mader, J.C. 1999. Effect of jasmonic acid, silver nitrate and L-AOPP on the distribution of free and conjugated polyamines in roots and shoots of *Solanum tuberosum* in vitro. *J. Plant Physiol.* 154:79-88.
- Mann, L.K. 1952. Anatomy of the garlic bulb and factors affecting bulb development. *Hilgardia* 21:195-251.
- Mann, L.K. and D.A. Lewis. 1956. Rest and dormancy in garlic. *Hilgardia* 26:161-189.
- Marschner, H., B. Sattelmacher, and F. Bangerth. 1984. Growth rate of potato tubers and endogenous contents of indolylacetic acid and abscisic acid. *Physiol. Plant* 60:16-20.
- Meir, S., S. Philosoph-Hadas, S. Lurie, S. Droby, M. Akorman, G. Zauberman, B. Shapiro, E. Cohen, and Y. Fuchs. 1996. Reduction of chilling injury in stored avocado, grapefruit, and bell pepper by methyl jasmonate. *Can. J. Bot.* 74:870-874.
- Meyer, A., O. Miersch, C. Bueltner, W. Dathe, and G. Sembdner. 1984. Occurrence of the plant growth regulator jasmonic acid in plants. *J. Plant Growth Regul.* 3:1-8.
- Mita, T. and H. Shibaoca. 1983. Changes in microtubules in onion leaf cells during bulb development. *Plant Cell Physiol.* 24: 109-117.
- Mueller, M.J. and W. Brodschelm. 1994. Quantification of jasmonic acid by capillary gas chromatography-negative chemical ionization-mass spectrometry. *Anal. Biochem.* 218:425-435.
- Nam, S.K., I.H. Choi, S.K. Bae, and J.K. Bang. 2007. Effect of irrigation level on plant growth and bulb yield during bulb development stage of garlic plants. *Kor. J. Hort. Sci. Technol.* 25:169-173.
- Nam, S.K., I.H. Choi, S.K. Bae, and J.K. Bang. 2008. Effect

- of scape cut during bulb development stage on carbohydrate formation and yield of garlic (*Allium sativum* L.). Kor. J. Hort. Sci. Technol. 26:215-218.
- Qi, Q.G., P.A. Rose, G.D. Abrams, D.C. Taylor, S.R. Abrams, and A.J. Cutler. 1998. (+)-Abscisic acid metabolism, 3-ketoacyl-coenzyme A synthase gene expression, and very-long-chain monosaturated fatty acid biosynthesis in *Brassica napus* embryos. Plant Physiol. 117:979-987.
- Nojiri, H., H. Yamane, H. Seto, I. Yamaguchi, N. Murofushi, T. Yoshihara, and H. Shibaoka. 1992. Qualitative and quantitative analysis of endogenous jasmonic acid in bulbing and non-bulbing onion plants. Plant Cell Physiol. 33:1225-1231.
- Ravnikar, M., T. Zêl, I. Plaper, and A. Spacapan. 1993. Jasmonic acid stimulates shoot and bulb formation of garlic in vitro. J. Plant Growth Regul. 12:73-77.
- Suttle, J.C. and J.F. Hultstrand. 1994. Role of endogenous abscisic acid in potato microtuber dormancy. Plant Physiol. 105:891-896.
- Xu, X., A.A.M. van Lammeren, E. Vermeer, and D. Vreugdenhil. 1998. The role of gibberellin, abscisic acid, and sucrose in the regulation of potato tuber formation in vitro. Plant Physiol. 117:575-584.
- Yamazaki, H., T. Nishijima, and M. Koshioka. 1995. Changes in abscisic acid content and water status in bulbs of *Allium wakegi* Araki throughout the year. J. Jpn. Soc. Hort. Sci. 64:589-598.
- Yamazaki, H., T. Nishijima, M. Koshioka, and H. Miura. 2002. Gibberellins do not act against abscisic acid in the regulation of bulb dormancy of *Allium wakegi* Araki. Plant Growth Regul. 36:223-229.
- Yamazaki, H., T. Nishijima, Y. Yamato, M. Hamano, M. Koshioka, and H. Miura. 1999a. Involvement of abscisic acid (ABA) in bulb dormancy of *Allium wakegi* Araki. II. A comparison between dormant and nondormant cultivars. Plant Growth Regul. 29:195-200.
- Yamazaki, H., T. Nishijima, Y. Yamato, M. Koshioka, and H. Miura. 1999b. Involvement of abscisic acid (ABA) in bulb dormancy of *Allium wakegi* Araki I. Endogenous levels of ABA in relation to bulb dormancy and effects of exogenous ABA and fluridone. Plant Growth Regul. 29:189-194.
- Wareing, P.F. and A.M.V. Jennings. 1980. The hormonal control of tuberization in potato, p. 293-300. In: Skoog, F. (ed.). Plant Growth Substances. Springer-Verlag, NY, Ind.