

난지형 마늘의 인경 발육 및 이차생장 과정 중 Gibberellin, Abscisic Acid, Jasmonic Acid 및 당 함량 변화

손은영¹ · 김윤하¹ · 장수원² · 김정태³ · 이현숙⁴ · 서동환⁵ · 이인중^{1*}

¹경북대학교 응용생명과학부, ²KT&G 중앙연구원, ³경농중앙연구소, ⁴구미화훼시험장, ⁵성주과채류시험장

Changes in Gibberellin, Abscisic Acid, Jasmonic Acid and Sugar Contents during Bulb Development and Secondary Growth Period in the Southern Type of Garlic (*Allium sativum* L.)

Eun-Young Sohn¹, Yoon Ha Kim¹, Soo Won Jang², Jung Tae Kim³, Hyun Suk Lee⁴, Dong Hwan Seo⁵, and In Jung Lee^{1*}

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

²Tobacco Research Group, Korea Tomorrow & Global Research Institute, Daejeon 305-805, Korea

³Central Research Institute, Kyung Nong Corporation, Gyungju 780-110, Korea

⁴Gumi Floricultural Experiment Station, Gyeongsangbuk-do Agricultural Research & Extension Services, Gumi 730-831, Korea

⁵Seongju Fruit Vegetable Experiment Station, Seongju 719-860, Korea

Abstract. This research surveyed the effect of endogenous gibberellins (GA), abscisic acid (ABA), jasmonic acid (JA) and sugar contents on bulb development and secondary growth in the southern type of garlic (*Allium sativum* L.) cv. Sangdongmaneul and cv. Namdomaneul of Korea. Sangdongmaneul and Namdomaneul showed endogenous GA, ABA, JA and sugar contents were significantly different in patterns with different cultivar. GA and JA contents of southern type of garlic reached maximum before bulb differentiation and then their contents were decreased. On the other hand, ABA contents gradually increased from bulbing (leaf sheath: 6.58-18.59 ng·g⁻¹ DW) start. GA contents in Sangdongmaneul and Namdomaneul were not significantly different from each other. These results revealed that GA contents were not affected by secondary growth of garlic. While JA contents (33.0-76.16 ng·g⁻¹ DW) of Namdomaneul were higher than Sandongmaneul so our results suggest that JA suppressed development of secondary growth of garlic. Total sugar contents of Sandongmaneul and Namdomaneul were not significantly different but total sugar contents were gradually increased after bulb differentiation in Sandongmaneul and Namdomaneul.

Additional key words: bulb differentiation, bulbing, leaf blade, leaf sheath, secondary growth

서 언

마늘은 오랫동안 영양번식에 의해 재배가 이루어져 왔으므로 그 지역의 환경에 적응되고 순화되어 있다. 따라서 재배되고 있는 마늘은 자연적으로 생육습성이 다른 지역적 생태형으로 분화되어 있다. 우리나라에서는 비교적 겨울이 따뜻한 남부지역에 적응되었던 난지형 마늘과 상대적으로 추

운 중부지방에 적응되었던 한지형 마늘로 구분된다(Lee, 1973). 국내에서 일반적인 마늘 재배는 가을에 파종하여 겨울의 저온기를 거친 후 이듬해 초여름에 수확을 하는 단일 작형으로 이루어지고 있다(Jeong et al., 1994; Sohn et al., 2010). 마늘은 잎의 일부가 양분의 저장기관으로 발달된 인경을 이용하는 작물로 인경 비대에는 외적 요인과 내적 요인에 의해서 영향을 받는 것으로 보고되었는데, 먼저 인경

*Corresponding author: ijlee@knu.ac.kr

※ Received 12 January 2011; Accepted 25 April 2011. This research was financially supported by Korea Research Foundation (KRF-2007-355-F00004) and Brain Korea 21 Project.

비대에 미치는 외적인 측면에 대해 Ledesma et al.(1997)은 인경이 가장 비대할 때 건물중이 가장 높으며, 총 수용성 탄수화물과 수용성 단백질 함량이 가장 높거나 peroxidase 활성이 가장 낮다고 보고하였다. 우리나라에서 재배되고 있는 마늘 가운데 한지형이 난지형에 비해 인경 형성 및 비대기 동안 일장과 온도에 대한 요구도가 큰 것으로 보고 되어 있으나(Lee, 1974b; Lee et al., 1998) 서로 다른 온도와 일장조건에서 유도되는 이들 두 생태형간 식물체내 인편 분화현상에 관여하는 식물호르몬의 역할에 대해서는 조사된 바 없는 실정이다. 인경 형성은 장일 하에서 촉진되며 12시간 이상의 일장 하에서 구근 수확량이 최고에 달했고 완숙시기도 단축된다(Lee, 1973, 1974b; Rahim and Fordham, 2001). 또한 구 형성과 비대는 종구에 저온을 처리함으로써 촉진된다고 보고 하였고(Park and Lee, 1990), 저장기간 동안 변온 처리도 인경 비대에 효과적이었다고 하였다(Park et al., 1992).

인경비대에 영향을 미치는 내적 요인은 환경과 같은 외적 요인에 의해 내적요인이 변하게 되며 변화된 내적요인은 식물체내의 생육상을 전환시켜 인편 분화와 비대가 일어난다. 괴경식물인 감자의 경우 단일, 저온, 강광 및 질소성분 결핍과 같은 외적요인과 함께 gibberellic acid(GA) 함량이 낮을 때 괴경 비대가 유도된다고 알려져 있다(Fernie and Willmitzer, 2001; Jackson, 1999). 마늘은 일정기간 휴면을 하며 이 휴면 현상은 구근작물의 구 비대와 깊은 관련이 있어(Lee, 1974b; Moon and Lee, 1985) 구 형성 및 비대를 휴면도입기(휴면 유도기)라 일컫기도 한다. 구근작물에 있어 휴면은 구 형성에 따라 생기는 현상으로 양파에서도 인경 형성과 휴면이 밀접한 관련이 있는 것으로 알려져 있고, 엽신의 생장을 억제하는 상태가 휴면의 주된 요인으로 논의된 바 있다. 이러한 휴면은 단순한 성장정지 현상이 아니고 휴면체내에서 어떤 성장억제물질이 축적됨으로서 휴면현상을 조절한다는 예가 많이 알려져 있다. 이와 같은 휴면유도 물질에는 Absciscic acid(ABA), Jasmonic acid(JA)와 같은 식물호르몬뿐만 아니라 다양한 화합물이 관여함이 보고되고 있다(Davies, 1995).

난지형 마늘에서 많이 발생하는 이차생장은 인편 분화 후 인편 비대기 동안 인편의 구성요소로 될 보호엽, 저장엽 및 맹아엽들이 인편으로 비대 발육하지 못하고 성장 활동을 계속하여 보통엽으로 성장되는 것을 일컫는다(Chang et al., 1986; Moon and Lee, 1985). 이차생장이 심한 개체는 2차 인편이 분화하여 다수의 소인편을 착생시키는 벌마늘이 되어 마늘의 상품가치를 떨어뜨리고 수량에도 큰 영향을 미치는 것으로 알려져 있는데, 특히 1998년 우리나라의 경우, 해동 후 마늘 생육기인 3-5월에 고온, 적은 일조량, 잦은 강우 등 엘리뇨에 따른 이상기온으로 마늘 재배지에서 이차생장이 대

량발생(70-80%)하여 상품성 저하와 작황부진 현상이 크게 문제시 된 바 있다. 이차생장의 원인을 보면 먼저 유전적 요인으로서 품종 간 차이가 큰 것으로 알려져 있다(Moon and Lee, 1985). Lee(1974b)는 이차생장 발생은 난지형과 한지형 간에는 차이가 없었으나, 몇몇 지방종 간에는 차이가 있었으며, 특히 남해(백)마늘에서는 이차생장이 거의 나타나지 않는다고 하였다.

마늘의 이차생장 발생에 영향을 미치는 재배 환경 요인으로는 질소질 비료를 다량 시비하거나 늦게까지 추비할 경우, 파종적기보다 일찍 파종하였을 때, 관수를 지나치게 자주 하였거나, 주아를 조기에 제거하는 경우, 그리고 큰 종구를 파종하였을 때 등의 여러 재배조건이 있으며 이들 조건하에서 이차생장이 많이 발생하는 것으로 알려져 있다(Choi et al., 2009). 또한 투명 플라스틱 필름 멀칭이나 터널 재배를 하는 경우 이차생장이 심하다. 반면 흑색멀칭 재배는 백색 투명멀칭 재배보다 지온 상승을 억제시켜 이차생장 발생을 경감시키므로 투명멀칭 재배시보다 상품성이 높은 것으로 보고하였다(Moon and Lee, 1985).

이처럼 마늘의 인경비대 및 이차생장에 관여하는 여러 환경적, 재배적 원인에 대한 연구는 국내 많은 연구자들에 의해 보고되었으나, 이들에 미치는 생리학적 영향, 특히 식물 내생물질에 관한 연구는 아직 미흡한 실정이다.

따라서 본 연구는 두 품종의 난지형 마늘(‘산동마늘’과 ‘남도마늘’)을 이용하여 인경 비대 및 이차생장에 미치는 식물내생물질의 영향을 파악하고 이를 토대로 마늘 수량 증대 및 고품질 마늘 생산을 유도하는 방법개발에 필요한 이론적 근거를 확립하기 위해 본 실험을 실시하였다.

재료 및 방법

난지형 마늘의 재배조건 및 시료 채취

경상북도농업기술원 포장에서 2002년 생산된 난지형 ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’을 2003년 11월 11일에 파종하였다. 실험에 이용된 ‘산동마늘’은 1994년 중국으로부터 도입된 마늘로 1995년에 남부지역 농가포장에서 수집한 마늘 중 상해조생에 비해 숙기가 다소 늦고 이차생장발생이 뚜렷한 난지형 마늘로 공시된 중국계 ‘압해마늘’의 일종이고(Lee et al., 1998), ‘남도마늘’은 1976 중국 상해에서 도입한 마늘로 1983년에 ‘남도마늘’로 명명된 품종으로(Choi et al., 2008), 난지형 마늘중 이차생장발생이 가장 적은 것으로 알려진 마늘이다(Lee et al., 1998). 시험구 재배관리는 농업기술원 표준경종법(GARES, 2004)에 준하여 실시하였고, 마늘의 생육특성 조사는 2004년 3월 10일부터 5일 간격으로 실시하

였으며, 내생 식물호르몬 분석을 위한 시료의 채취는 3월 15일부터 5월 4일까지 10일 간격으로 6회 실시하였다. 시험 기간인 2004년 대구의 기온과 일장을 살펴보면, 인편 분화 기인 3월 25일의 평균온도는 9°C이고, 일장은 12시간 20분이었으며, 인경 비대개시기인 4월 15일은 평균온도가 15°C이고, 일장은 13시간 7분이었다. 시료는 각 처리 별로 10주씩 뿌리를 포함한 마늘 식물체 전체를 이용하였으며, 시료는 채취 후 즉시 액체 질소에 넣어 동결시킨 후 냉동 건조시킨 다음 마늘의 뿌리를 제거하고, 엽신(최중엽 포함)과 엽초로 나누어 GA, ABA, JA 분석시료로 사용하였다. 수집된 자료의 통계적 분석은 sigma plot software(2004)를 이용하여 표준 오차로 분석했다.

GA 추출 및 정량

GA 추출의 일반적인 과정은 Foster and Morgan(1995)과 Lee et al.(1998)의 방법에 준하였다. 마쇄한 시료를 80%와 100% MeOH을 차례로 가하여 충분히 추출한 후 추출 여액을 60% MeOH 용액이 되게 증류수를 첨가한 다음 -70°C 냉장고에 1-2시간 동안 얼룩소를 침전시켜 GF/A 필터를 이용하여 얼룩소를 제거하였다. 내부표준물질로는 20ng의 $^2\text{H}_2$ GA₁, $^2\text{H}_2$ GA₄, $^2\text{H}_2$ GA₉, $^2\text{H}_2$ GA₁₂, $^2\text{H}_2$ GA₁₉, $^2\text{H}_2$ GA₂₀, $^2\text{H}_2$ GA₂₄, $^2\text{H}_2$ GA₅₃을 첨가하였다. 추출 여액의 pH를 2N NH₄OH를 이용해 8.0-8.3으로 조정하여 다음 5g의 davisil C₁₈ (90-130 micron, 60A, Alltech, USA) column을 통과시킨 후 감압, 농축하였다. 농축된 잔사를 1g의 celite에 건조시킨 후 5g의 SiO₂(ICN Silica 32-100, Aktiv 60A°, USA) 컬럼에 loading하여 formic acid로 포화된 95:5 EtOAc : hexane을 이용해서 용출시켰다. 통과시킨 여액을 감압, 농축한 후 phosphate buffer(pH 8.0)로 녹인 다음 2N NaOH를 이용해서 pH를 8.0-9.0로 조정하고 EtOAc를 이용하여 3회 분획하였다. 여액에 1g의 polyvinylpyrrolidone(PVPP)을 첨가하여 1시간 동안 진탕시켰다. 진탕시킨 여액을 여과시킨 다음 6N HCl을 이용해 pH 2.5로 조정하여 EtOAc로 3회 분획하였다. 분획된 EtOAc 층을 pH 2.5 증류수로 3회 세척하여 phosphate를 제거한 다음 감압, 농축하였다. 농축한 잔사를 100% MeOH에 용해시켰으며, HPLC에서 각 GA의 정확한 머무름 시간을 결정하여 분획화하기 위하여 [1,2- ^3H] GA₂₀와 [1,2- ^3H]GA₉를 첨가하여 질소가스로 건조시킨 후 HPLC 분석시료로 사용하였다.

High-Performance Liquid Chromatography(HPLC)

HPLC 시스템은 Waters model 680 automated gradient controller, U6K injector, model 510 pump와 Isco fraction

collector로 구성되었다. HPLC column은 μ Bondapak C₁₈(3.9 × 300mm)을 사용하였으며 각 GA는 1%의 acetic acid를 포함한 28% MeOH와 100% MeOH 용액의 농도 구배로 분리하였다. 유속은 분당 1.5mL로 유지하였으며 1.5mL씩 총 45분획으로 나누었다. 각 GA의 정확한 머무름 시간은 각 분획 당 소량(15 μ L)을 취하여 Liquid Scintillation Counter(Beckman, LC 1801, USA)로 ^3H -GA 표준물질의 용출시간을 확인하여 결정하였다. 각 분획을 Savant Automatic Environmental Speedvac(SPD 2010, Thermo, USA)으로 건조한 후 동일 GA를 포함한 분획을 취합하여 1mL의 reaction vial로 옮긴 후 40°C에서 질소가스로 건조시켰다. GA 분획 중 불순물이 많이 함유한 분획은 NH₂ cartridge를 사용하여 GA외의 불순물을 제거한 후 reaction vial로 옮겼다.

Gas Chromatograph-Mass Spectrometry-Selected Ion Monitoring(GC-MS-SIM)

GA를 포함한 분획을 건조시킨 다음 1mL의 reaction vial로 옮긴 후 40°C에서 질소가스로 건조시켰다. 각 GA를 2차례 60 μ L ethereal diazomethane으로 methyl ester를 유도한 후 질소가스로 건조하였다. Silylation이 필요한 GA류는 30 μ L의 pyridine과 30 μ L의 N-D-bis(trimethyl silyl)-trifluoroacetamide (BSTFA, 1% TMCS 포함)로 70°C에서 30분간 반응시킨 후 질소가스로 건조하였다. 시료는 무수 dichloromethane에 녹인 후 1 μ L를 30m × 0.25mm(i.d.) HP-1 capillary column이 장착된 GC-MS에 주입하였다. 5973N Mass Selective Detector (Hewlett-Packard, Agilent, USA)가 부착된 GC(Hewlett-Packard model 6890, Agilent, USA)를 사용하였으며, Data는 HP 5970C Chemstation(Hewlett-Packard, Agilent, USA)을 사용하여 처리하였다.

GA의 정량

GA의 정량은 deuterated GA와 endogenous peak 면적의 비율을 기본으로 하여 정량 하였다. 즉, GA₅₃, GA₁₉, GA₂₀, GA₁, GA₁₂, GA₂₄, GA₉, GA₄의 내생 함량은 448/450, 434/436, 418/420, 506/508, 300/302, 314/316, 298/300, 284/286의 peak 면적의 비율로 계산하였다.

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. [(± -3,5,5,7,7,7-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 회수하여 감압, 농축시켰다. 농축된 잔사를 phosphate buffer(pH 8.0)로 용해시킨 후 1g의 polyvinylpolypyrrolidone(PVPP)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 buffer 층과 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 2차레 60 μ L의 ethereal diazomethane으로 methyl ester를 유도한 후 질소가스로 건조하였다. GC-MS 분석 후 정량은 ion 194와 190의 면적을 비교하여 계산하였다.

JA 추출 및 정량

내생 JA의 추출 및 정량은 Baldwin et al.(1994)과 Mueller and 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 조정 후 1g의 diethylaminoethyl (DEAE) cellulose를 가하여 1시간 동안 진탕시켰다. 진탕시킨 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 2차레 60 μ L ethereal diazomethane으로 methyl ester로 유도하였다. GC-MS를 사용하여 분석하였으며, GC-MS상에서 JA의 정량분석을 위해서 m/z 83, 151, 153의 이온으로 확인한 후 peak 면적의 비율로 정량하였다(Koch et al., 1999).

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 Wattman 0.45 μ m filter로 여과한 다음 20 μ L을 주입하였으며 분석은 Sugar Pak(Waters) column과 Shodex RI71 검출기를 이용하여 실시하였다. HPLC는 Agilent 1100 Pump 및 Autosampler를 사용하였으며, 이동상으로 0.05% Ca-EDTA in H₂O를 유속 0.5mL·min⁻¹로 하여 분석하였다.

결과 및 고찰

식물내생 GA 함량 변화가 마늘 인경 비대 및 이차생장에 미치는 영향

난지형인 ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’을 공시 재료로 하여 난지형 마늘의 인경 비대에 관여하는 내생 GA 함량 변화를 조사하였다. Sohn et al.(2010)이 보고한 것과 같이 난지형 마늘도 한지형 마늘과 같은 NCH 경로(Non C13-hydroxylation pathway)의 생리 활성형인 GA₄의 함량(6.76-16.16ng·g⁻¹ DW)이 ECH 경로(Early C13-hydroxylation pathway)의 GA₁ 함량(1.99-4.78ng·g⁻¹ DW)보다 많은 것으로 나타나 GA₄ 생합성 경로가 주 GA 생합성 경로인 것으로 나타났다(Tables 1 and 2). ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’에 GA 함량을 살펴보면 ‘남도마늘’은 인편 분화기(4월 25일)를 기점으로 GA 함량이 점점 감소하는 것으로 나타났고, ‘산동마늘’은 인편 분화기 전(4월 15일)에 높았던 GA 함량이 그 이후 점차적으로 줄어드는 것으로 나타났다. 이러한 결과는 ‘남도마늘’이 ‘산동마늘’에 비해 인경 비대가 늦어짐으로 인해 나타난 결과라고 생각한다(Tables 1 and 2).

이차생장 발생률이 비교적 높은 것으로 알려진 ‘산동마늘’과 비교적 이차생장 발생률이 낮은 것으로 알려진 ‘남도마늘’의 GA 함량을 비교, 분석한 결과 생리 활성형 GA₄와 GA₁의 함량은 크게 차이를 보이지 않아 마늘의 이차생장 발생은 단순한 생리활성 GA의 함량 증가에 기인하지 않음을 의미하는 결과라 사료된다. Fig. 1은 난지형 마늘 엽초부위의 내생 GA 함량을 생합성 경로별, 총 GA의 함량 그리고 생리 활성형인 GA₄와 GA₁의 비율로 구별하여 나타낸 것이다. ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’ 두 품종 모두에서 NCH 경로와 총 GA 함량 변화 양상은 거의 일치했으며, ECH 경로는 총 GA 함량 변화에 크게 관여하지 않은 것으로 나타났다. Sohn et al.(2010)은 한지형인 의성마늘의 경우에는 인경 비대기까지 총 GA 함량이 증가하다가 비대기 이후에 점차

Table 1. Change of endogenous GA (early C-13 hydroxylation pathway) concentration in leaf sheath and leaf blade of *Allium sativum* L. cv. Shandong cultivar (SC) and cv. Namdo cultivar (NC).

Leaf type	Cultivar	Survey day	Concentration (ng·g ⁻¹ DW)			
			GA ₅₃	GA ₁₉	GA ₂₀	GA ₁
Leaf sheath	SC ^z	Mar. 15	0.59 ± 0.09 ^x	2.57 ± 0.6	1.01 ± 0.08	4.78 ± 0.32
		Mar. 25	0.69 ± 0.13	2.81 ± 0.1	1.18 ± 0.1	3.46 ± 0.36
		May 4	0.53 ± 0.01	ND ^w	0.36 ± 0.1	2.12 ± 0.63
	NC ^y	Mar. 15	0.11 ± 0.08	2.69 ± 0.8	1.83 ± 0.1	3.44 ± 0.56
		Mar. 25	0.09 ± 0.1	3.78 ± 0.5	1.17 ± 0.09	4.9 ± 0.32
		May 4	0.15 ± 0.06	ND	0.55 ± 0.05	1.96 ± 0.22
Leaf blade	SC	Mar. 15	1.05 ± 0.3	2.98 ± 0.5	1.83 ± 0.08	3.32 ± 0.2
		Mar. 25	0.6 ± 0.2	3.43 ± 0.3	1.17 ± 0.05	5.18 ± 0.5
		May 4	2.19 ± 0.2	ND	0.5 ± 0.02	1.36 ± 0.36
	NC	Mar. 15	0.08 ± 0.09	3.21 ± 0.1	0.35 ± 0.09	3.09 ± 0.6
		Mar. 25	0.11 ± 0.02	3.98 ± 0.5	0.49 ± 0.08	3.6 ± 0.5
		May 4	0.23 ± 0.04	ND	0.52 ± 0.06	1.39 ± 0.25

^zSM: Shandong cultivar.

^yNC: Namdo cultivar.

^xMean ± Standard errors (n = 3).

^wND: Not detect.

Table 2. Change of endogenous GA (non C-13 hydroxylation pathway) concentration in leaf sheath and leaf blade of *Allium sativum* L. cv. Shandong cultivar (SC) and cv. Namdo cultivar (NC).

Leaf type	Cultivar	Survey day	Concentration (ng·g ⁻¹ DW)			
			GA ₁₂	GA ₂₄	GA ₉	GA ₄
Leaf sheath	SC ^z	Mar. 15	3.52 ± 0.25 ^x	0.07 ± 0.04	4.38 ± 0.4	16.16 ± 1.2
		Mar. 25	2.17 ± 0.4	ND ^w	4.17 ± 0.1	14.23 ± 0.9
		May 4	2.37 ± 0.3	0.55 ± 0.09	3.15 ± 0.1	6.76 ± 0.8
	NC ^y	Mar. 15	0.01 ± 0.01	0.41 ± 0.05	3.22 ± 0.1	13.85 ± 0.56
		Mar. 25	0.01 ± 0.02	0.49 ± 0.08	2.71 ± 0.09	12.7 ± 0.32
		May 4	0.11 ± 0.08	4.75 ± 0.1	1.34 ± 0.1	5.66 ± 0.22
Leaf blade	SC	Mar. 15	1.41 ± 0.1	0.24 ± 0.01	4.44 ± 0.89	18 ± 0.8
		Mar. 25	0.66 ± 0.3	0.25 ± 0.05	2.59 ± 1.5	8.52 ± 0.5
		May 4	2.31 ± 0.3	0.01 ± 0.012	ND	8.9 ± 1.2
	NC	Mar. 15	0.01 ± 0.01	2.11 ± 0.01	4.87 ± 0.2	6.7 ± 0.5
		Mar. 25	0.58 ± 0.05	0.53 ± 0.03	5.31 ± 0.5	12.79 ± 1.2
		May 4	0.49 ± 0.04	0.75 ± 0.028	ND	7.08 ± 2

^zSC: Shandong cultivar.

^yNC: Namdo cultivar.

^xMean ± Standard errors (n = 3).

^wND: Not detect.

적으로 감소한다고 보고하였다. 이에 반해 난지형은 총 GA 함량이 인편 분화기 전부터 서서히 감소하기 시작하여 비대기 이후까지 계속 감소하는 것으로 조사되었다. 난지형 마늘 엽신의 GA 함량 변화도 엽초와 유사하나 엽초만큼 그 변화 양상이 뚜렷하지 않았다(Fig. 2).

식물내생 ABA, JA 및 당 함량 변화가 마늘 인경 비대 및 이차생장에 미치는 영향

인경의 휴면과 비대에 촉진적인 역할을 하는 ABA의 함량 변화를 보면(Fig. 3) 전체적으로 ABA 함량은 이차생장 발생률이 높은 ‘산동마늘’(6.58-13.91ng·g⁻¹ DW)보다 이차생장 발생률이 낮은 ‘남도마늘’(7.31-18.59ng·g⁻¹ DW)에서 높았는데 이러한 결과는 마늘의 이차생장 발생에 ABA가

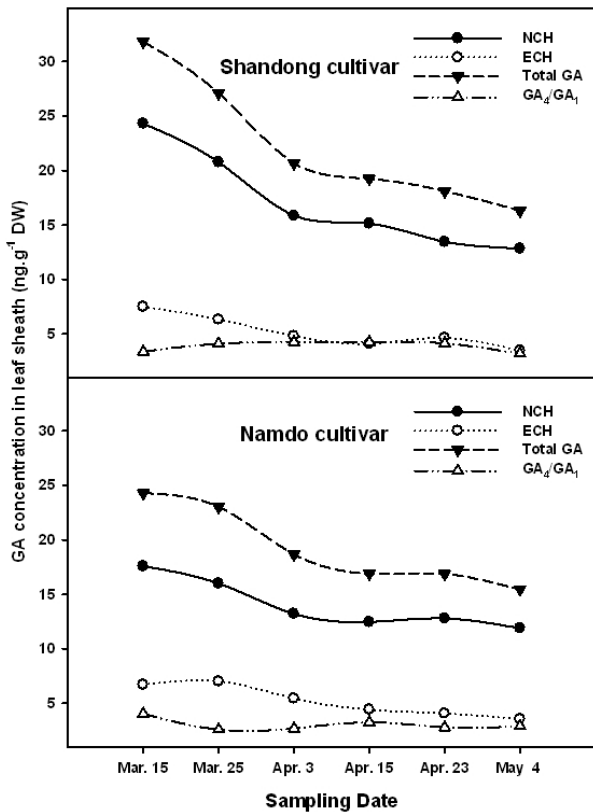


Fig. 1. Changes of NCH, ECH and total GA content in leaf sheath of *Allium sativum* L. cv. Shandong and Namdo cultivars.

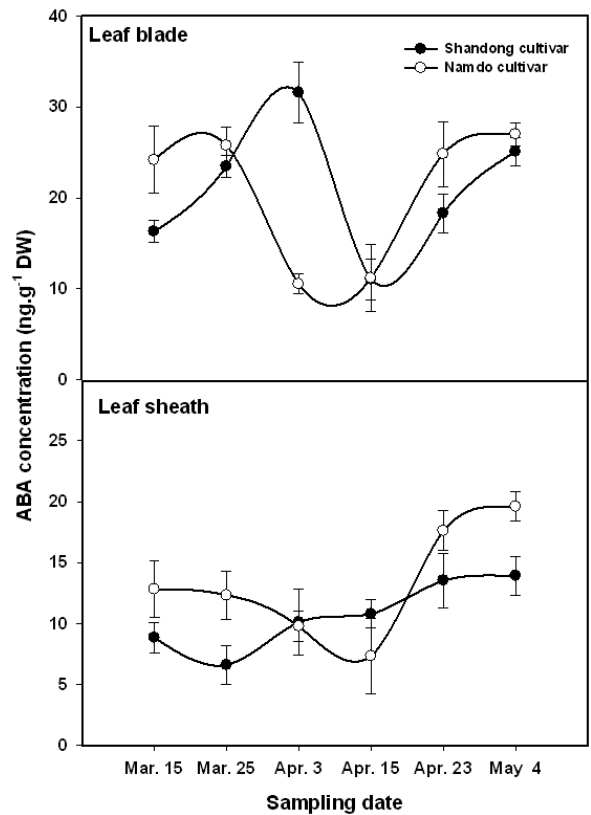


Fig. 3. Changes of endogenous abscisic acid level in *Allium sativum* L. cv. Shandong and Namdo cultivars. Vertical bars represent the standard errors of means ($n = 3$).

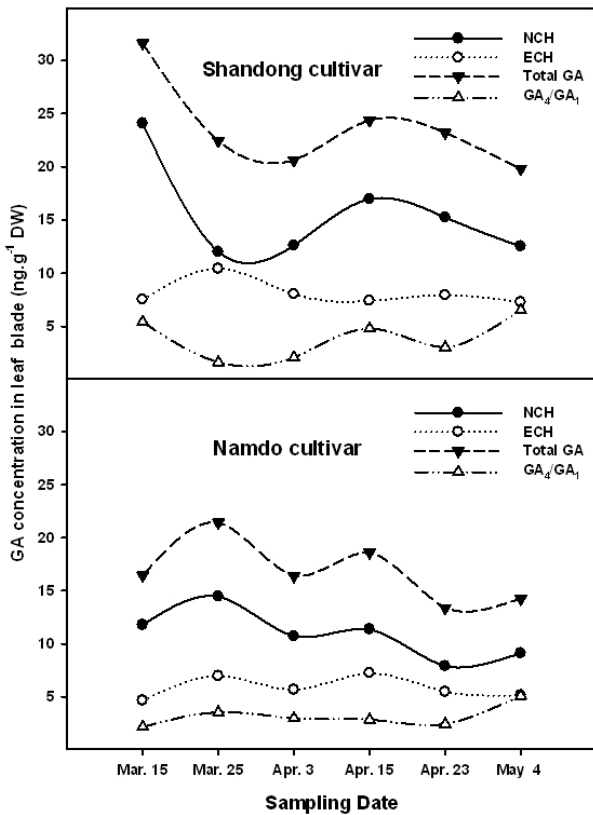


Fig. 2. Changes of NCH, ECH and total GA content in leaf blade of *Allium sativum* L. cv. Shandong and Namdo cultivars.

깊이 관여함을 보여 주는 결과라 사료된다. ‘산동마늘’의 엽초부위에서 ABA는 인편 분화기부터 서서히 증가하였고 엽신에서는 인경 비대 전기부터 점차 증가하였다. ‘남도마늘’의 엽초에서는 점점 감소하던 ABA 함량이 인경 비대개시기부터 급격히 증가하였으며 엽신에서는 엽초와 같은 변화 형태를 보였다. Fig. 4는 인경 비대를 유도하는 것으로 추정되는 JA의 함량 변화를 나타낸 것이다. JA 함량은 이차생장률이 높은 ‘산동마늘’이(15.75-33.07ng·g⁻¹ DW) ‘남도마늘’ (33.00-76.16ng·g⁻¹ DW)에 비해 현저히 낮아 JA가 이차생장을 억제하는데 관여할 수도 있음을 제시하는 결과라 생각한다. 난지형인 ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’의 엽초부위 당 함량 변화 양상은 두 품종 모두에서 유사한 것으로 나타났다(Figs. 5 and 6). 그러나 이차생장 발생이 높은 ‘산동마늘’의 엽신은 이차생장 발생이 적은 ‘남도마늘’보다 인편 분화기 이후에 당 함량이 급격히 감소하는 것으로 나타나 엽신에서 엽초부위의 당 화합물 전류가 이차생장 발생을 조장시키는 한 원인으로 작용할 수 있음을 제시한다고 생각된다. 당 분석 결과 엽신에서 엽초를 거쳐 인경으로 당이 전류되는 양상을 보이는 것은 앞에서 생성된 인경 형성 자극물질과 함께 당이 엽초를 통해 인편으로 전류·축적되어 인경 형성과

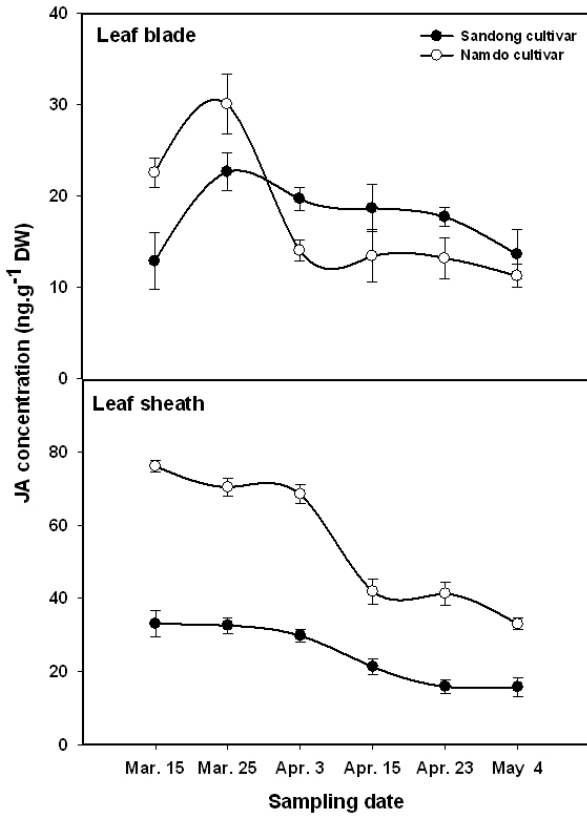


Fig. 4. Change of endogenous jasmonic acid level in *Allium sativum* L. cv. Shandong and Namdo cultivars. Vertical bars represent the standard errors of means (n = 3).

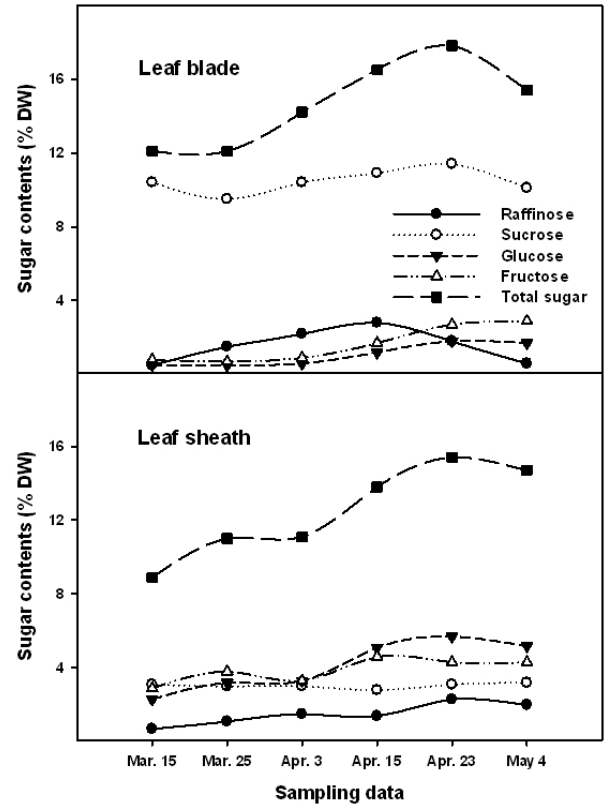


Fig. 6. Change of carbohydrates level in leaf sheath and leaf blade of *Allium sativum* L. cv. Namdo cultivar.

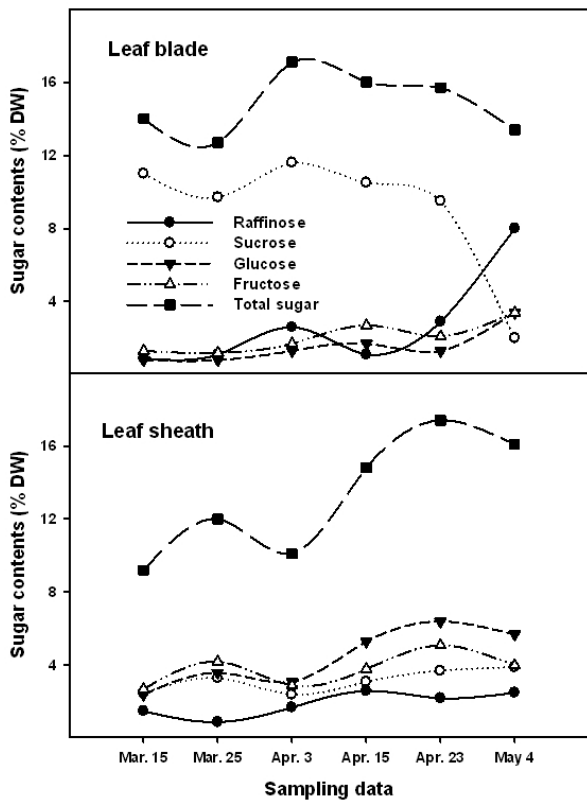


Fig. 5. Change of carbohydrates level in leaf sheath and leaf blade of *Allium sativum* L. cv. Shandong cultivar.

비대를 촉진한다(Darbyshire and Heath, 1980)는 보고와 일치하는 것으로 인경 비대와 당 함량이 밀접하게 연관되어 있음을 짐작할 수 있게 한다.

Fig. 7은 생육시기에 따른 ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’의 총 GA, ABA, JA 및 당 함량 변화를 나타낸 것이다. ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’의 구경은 인경 비대개시기 이후로 급격히 증가하는 것으로 나타났으며, 두 생태형 가운데 구경 증가 속도는 ‘산동마늘’이 ‘남도마늘’보다 빨랐다. ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’의 GA와 JA의 함량 변화는 인편 분화기 전부터 계속 감소했고, ABA 함량은 비대기부터 점차 증가했다. 당 함량에 있어서는 이차생장 발생이 높은 ‘산동마늘’의 당 함량이 이차생장 발생이 적은 ‘남도마늘’에 비해 많은 것으로 나타났다. 그러나 난지형 마늘에서 이차생장 발생률이 높은 식물체나 발생률이 낮은 식물체 모두 성장 호르몬과 당 함량 변화양상은 유사했다. 이상의 결과를 종합해 볼 때 같은 마늘 품종 ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’의 인경 형성과 비대에 영향을 미치는 온도와 일장의 효과가 다소 다른 것과 같이 이들 외부환경 신호에 의한 식물체내 호르몬의 변화 양상도 상이함을 보였다.

Sohn et al.(2010)이 보고한 한지형 마늘의 내생 호르몬 함량변화와 난지형 품종간의 내생 호르몬의 함량 변화가 서

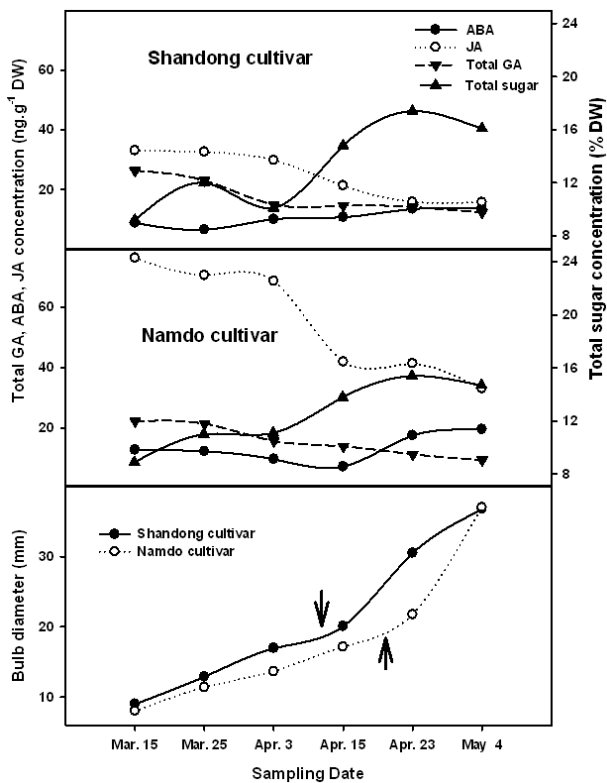


Fig. 7. Correlation between changes of total GA, ABA, JA and sugar contents in leaf sheath of *Allium sativum* L. cv. Shandong and Namdo cultivars and bulb diameter(Arrow indicate bulbing time of each cultivar).

로 상이한 것은 난지형이 한지형에 비해 휴면이 약하고, 일장과 온도에 민감하며, 일장이 12시간 전후에서 인경이 비대될 수 있기 때문(Lee, 1973, 1974b; Rahim and Fordham, 2001)에 본 시험에서 첫 시료를 채취한 시점이 3월 15일로 인편 분화기 이전의 일장이 12시간 내외로 이미 인경 비대가 될 수 있는 조건을 갖추었기 때문인 것으로 사료된다. 이러한 결과는 Lee(1975)가 한지형과 난지형 마늘의 저장중 인편내의 보통엽이 비대조건의 환경이 허용되면 이미 발생되어 있는 보통엽이 저장엽화되는 특징이 있으며, 이 특징이 생태형 간에 뚜렷한 차이가 있어 한지형 마늘은 보통엽이 저장엽화 되지 않으나 난지형 마늘은 보통엽이 비대 성장했음을 확인한 결과와 일치하는 결과로써 따라서 이러한 난지형 마늘의 내성 호르몬 함량 변화가 품종군 간의 특성에 따른 발육 양상과 각 품종군 간의 내성 물질의 변화 동태가 서로 밀접한 연관이 있음을 밝힌 결과라 생각한다.

초 록

본 연구는 난지형 마늘인 ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’의 인경 비대 및 이차생장에 미치는 식물 성장 물질의 영향에 대해

서 조사하였다. ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’의 내성 GA, ABA, JA 함량 변화 양상은 품종군 간에 확연한 차이가 있었다. 난지형 마늘의 내성 GA와 JA는 인편 분화기 전에 최대에 달하여 그 이후 점차 감소하였다. 반면 ABA 함량(leaf sheath: 6.58-18.59ng·g⁻¹ DW)은 비대개시기부터 점차 증가하는 것으로 조사되었다. 그러나 ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’의 GA 함량을 분석한 결과는 두 품종간에 큰 차이를 보이지 않아 GA 함량은 마늘의 이차생장에는 크게 관여하지 않는 것으로 조사되었다. 반면 JA 함량(33.0-76.16ng·g⁻¹ DW)은 이차생장이 적게 발생하는 ‘남도마늘’에서 ‘산동마늘’보다 높은 것으로 나타난 결과로 볼 때 JA가 마늘의 이차생장을 억제할 수 있을 것으로 추측 된다. ‘산동마늘’과 ‘남도마늘’ 간에 총 당 함량은 차이는 보이지 않았으며, 당 함량은 인편 분화기 이후 점진적으로 증가하는 것으로 나타났다.

추가 주요어 : 인편분화, 인경비대, 엽신, 엽초, 이차생장

인용문헌

- 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.* 20:2139-2157.
- 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.
- Choi, H.S., W.B. Chae, Y.B. Kwack, and M.I. Jung. 2008. A new early harvest garlic cultivar ‘Alkae’. *Kor. J. Hort. Sci. Technol.* 26(Suppl. II):9-12.
- Chang, J.I., Y.R. Kim, and Y.B. Lee. 1986. Studies on growth characteristics of ‘Sanghai Early’ garlic I. Effects of cold storage of seed bulbs and light break on growth and secondary growth. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 27:96-104.
- Choi, H.S., W.B. Chae, Y.B. Kwack, H.L. Kim, and E.Y. Yang. 2009. Impact on the soil temperature, sowing time and fertilization rate of the secondary growth of cultivation big bulbil of ‘Namdo’ garlic. *Kor. J. Hort. Sci. Technol.* 27(Suppl. I):58. (Abstr.)
- Davies, P.J. 1995. *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and molecular biology*. 2th ed. Kluwer Dordrecht, The Netherlands.
- Darbyshire, B. and R.J. Heath. 1980. Differences in fructan content and synthesis in some *Allium* species. *New Phytologist* 87:249-256.
- Fernie, A.R. and L. Willmitzer. 2001. Molecular and biochemical triggers of potato tuber development. *Plant Physiol.* 127: 1459-1465.
- Foster, K.R. and P.W. Morgan. 1995. Genetic regulation of development in *Sorghum bicolor*. IX. The *ma3^R* allele disrupts diurnal control of gibberellin biosynthesis. *Plant Physiol.* 108: 337-343.

- Gyeongsangbuk-do Agricultural Research and Extension Services (GARES). 2004. Establishment of system of superior bulb renovation in northern type of garlic. Agricultural Res. Rpt. p. 123-128.
- Jackson, S.D. 1999. Multiple signaling pathways control tuber induction in potato. *Plant Physiol.* 119:1-8.
- Jeong, Y.C. and K.W. Park. 1994. Effects of variety and bulb size on the quality changes during storage of garlic (*Allium sativum* L.). *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 35:131-138.
- 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.
- 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.
- Ledesma, A., S.B. Núñez, and J.A. Argüello. 1997. Bulbing physiology in garlic (*Allium sativum* L.) cv. 'Rosado paraguay' II. Characterization of ontogenic stages by shoot growth dynamics and its relation to bulbing. *Acta Hort.* 433:405-416.
- Lee, I.J., K.R. Foster, and P.W. Morgan. 1998. Photoperiod control of gibberellin levels and flowering in *Sorghum*. *Plant Physiol.* 116:1003-1011.
- 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. 1974a. Studies on bulb and clove characteristics of Korean local garlic strains. *Hort. Environ. Biotechnol.* 15:20-29.
- Lee, W.S. 1974b. Studies on dormancy of Korean local garlics. *Hort. Environ. Biotechnol.* 15:119-141.
- Lee, W.S. 1975. A study on the storage-leaf formation of leaves in clove during the storage of Korea garlics. *Hort. Environ. Biotechnol.* 16:48-52.
- Lee, W.S., J.H. Mun, and S.K. Kim. 1998. Studies for reduction of secondary growth in garlic, p. 1147-1164. In: Daesan Foundation for Rural Culture and Society (DSA) (ed.). DSA Research Report. DSA, Seoul, Korea.
- Moon, W. and B.Y. Lee. 1985. Studies on the factors affecting the secondary growth in garlic (*Allium sativum* L.) I. Investigations on some environmental factors and developing phase of secondary growth. *Hort. Environ. Biotechnol.* 26: 103-112.
- Mueller, M.J. and W. Brodschelm. 1994. Quantification of jasmonic acid by capillary GA chromatography-negative chemical ionization -mass spectrometry. *Anal. Biochem.* 218:425-435.
- 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.
- Park, Y.B. and B.Y. Lee. 1990. Effect of planting time on the growth and bulb formation of northern and southern garlics ecotypes in Cheju. *Hort. Environ. Biotechnol.* 31:7-14.
- Park, Y.B., H.J. Moon, and B.Y. Lee. 1992. Effect of seed storage temperature on the quality during storage, plant growth and bulb development of garlic (*Allium sativum* L.). *Hort. Environ. Biotechnol.* 33:103-110.
- Rahim, M.A. and R. Fordham. 2001. Environmental manipulation for controlling bulbing in garlic. *Acta Hort.* 555:181-188.
- Sohn, E.Y., Y.H. Kim, B.S. Kim, D.H. Seo, H.S. Lee, and I.J. Lee. 2010. Changes in endogenous gibberellins contents during bulb development period in the cold-type cultivar of garlic (*Allium sativum* L.) of Korea. *Kor. J. Hort. Sci. Technol.* 28:750-756.