

채송화(*Portulaca grandiflora* Hook.)의 季節에 따른 同種二形現象과
돌나물科型 有機酸代謝에 관한 研究

張 楠 基 · 陳 昌 德
(서울大學校 師範大學 生物教育科)

Characteristics of CAM and Seasonal Dimorphism in the Succulent
C₄ Dicot, *Portulaca grandiflora* Hook.

Chang, Nam Kee and Chang Duck Jin
(Dept. of Biology, College of Education, Seoul National University)

ABSTRACT

Morphology, anatomy and diurnal acid fluctuations were investigated monthly for the succulent C₄ dicot *Portulaca grandiflora* Hook. growing under natural environmental conditions.

Modified Kranz-Type structure and typical CAM-like cells were shown in leaves and stems, respectively. Values of indices of mesophyll succulence in leaves and stems were 5.62 and 16.68, respectively. The number of stomata were 1476cm⁻² in leaves while the stomata in stems were not observed through growing seasons from spring to summer. However, on Sep. 16, 1981 in defoliate autumn season, stomata were begun to be produced for the first time in stems and the number were increased gradually to 216cm⁻² on Oct. 29. This feature can be interpreted as a seasonal plant dimorphism. *P. grandiflora* exhibited a diurnal fluctuation of titratable acidity in leaves and stems. Seasonal amplitudes of acid fluctuation in stems were as follows: 27 μeq./g.f.wt. on Sep. 21; 57 μeq./g.f.wt. on Oct. 3; 80 μeq./g.f.wt. on Oct. 21. Such the results in seasonal amplitude were able to consider due to decrease of light period and cool night air temperature according to change of season. Also, the naturally defoliated stems which had already stomata exhibited usual diurnal acid fluctuation, on the other hand the treated stems which possessed artificially closed stomata showed a few of acid fluctuation. Especially, stomata in stems are developed by seasonal dimorphism and activated stomata participate in CAM behavior of stems.

緒 論

綠色植物에 存在하는 CO₂의 同化作用에는 C₃型 光合成이 가장 보편적인 形態이고 이 以外에 C₄型和 CAM이 있다(Osmond, 1978). CAM은 주로 多肉植物에서 發見되는 炭素同化作用의 한 形態이나(Kluge & Ting, 1978) 그 中에서도 C₃型和 C₄型の 光合成을 하는 種이

있다(Laetsch, 1974).

특히 環境變化와 年齡에 따라 C₃型 혹은 C₄型 光合成에서 CAM으로 유도되는 種도 發見되고 있다(Osmond *et al.*, 1976; Osmond, 1978). 쇠비름科(*Portulacaceae*)는 最近의 보고(Koch, *et al.*, 1980; Ting & Hanscon, 1977; Ku, *et al.*, 1981)에 依하면 C₃, C₄ 및 CAM형의 特性을 포함하고 있다는 사실이 밝혀졌다.

Lange와 Zuber(1977)는 *Frenea indica* Dalzell를 材

자료 하여 季節的으로 雨期에는 잎이 C₂型的 光合成을 하고 乾期에는 잎을 떨구고 줄기가 CAM으로 CO₂를 同化하는 同種二形(dimorphism)現象이 나타남을 發見하였다. 著者들은 多肉質性的 雙子葉植物인 채송화(*Portulaca grandiflora*)는 10月 初旬이 되면 성숙한 잎은 떨어지고 び약하였던 줄기는 비후되어 11月下旬까지 生存하는 것을 觀察하였다. 그 原因을 살펴본 결과 잎의 生長이 旺盛한 봄과 여름에는 줄기에서 氣孔이 全然 나타나지 않으나 늦여름과 가을에 閉어들면서 부터 잎의 生長은 약해지고 줄기의 비후현상이 일어나기 시작하면 줄기에서 氣孔이 관찰된다는 것을 發見하였다. 그러나 同一한 *Portulaca*屬의 쇠비름(*Portulaca oleracea* L.)에서는 어느 계절에서나 줄기에 氣孔이 없었다고 보고된 바 있다(Cang *et al.*, 1981).

채송화는 $\delta^{13}C$ 濃測定과 生化學的 研究에 의하여 C₄型植物로 보고된 바 있다(Ku *et al.*, 1981; Gutierrez *et al.*, 1974). Ku *et al.*, (1981)에 의하면 채송화의 잎은 維管束鞘細胞(bundle sheath cell), 葉肉細胞(mesophyll cell) 및 貯水細胞(water storage cell)를 가지고 있으며 이들 細胞들이 모두 PEP carboxylase, pyruvate dikinase 및 NADP-malate dehydrogenase와 같은 酵素를 가지고 있다고 보고하였다. 이 結果는 이들 細胞가 PEP carboxylase를 利用하여 phosphoenol pyruvate를 再作動시키는 過程을 通하여 상당량의 CO₂가 dark acidification 될 수 있다는 可能性을 暗示하는 것이다.

그러므로 本研究에서는 채송화의 줄기와 잎의 構造, 줄기의 表皮에 있어서 氣孔發生의 季節的 同種二形現象 및 잎과 줄기에 있어서 酸度的 日變化和 季節變化를 調査하여 季節에 따른 同種二形現象에 依하여 나타난 氣孔이 줄기의 CO₂同化作用에 關係하는지의 여부를 밝히고자 한다.

材料 및 方法

1. 實驗材料

實驗에 使用된 채송화(*Portulaca grandiflora* Hook.)는 부리갈 원산의 不耐冬性 1年草의 栽培種으로서 1981年 4月初旬에 서울大學校 生物館앞의 1.6m×1.6m의 화단에 種子를 파종하여 自然環境下에서 재배하였다. 비료는 基肥로서 1m²당 복합비료(N, 17%; P, 21%; K, 17%) 30g를 施肥하였다. 實驗이 進行된 1981年 4月初旬부터 同年 10月下旬까지의 재배장소의 環境條件

은 氣溫의 變化가 31°C/25°C(8月 4日, 낮/밤)에서 13°C/5°C(10月 29日, 낮/밤)이었고 日照時間은 10時間 45分(10月 29日)에서 14時間 45分(6月 21日)이었다. 實驗時의 試料의 採取는 날씨가 맑은 날을 擇하여 施行하였다.

2. 잎과 줄기의 形態의 氣孔觀察

채송화의 잎과 줄기의 斷面構造는 thermo-electronic freezing microtome (NIKKO KAGAKU)을 使用하여 잎과 줄기의 生體組織을 急速한 時間內에 얼린후 곧바로 10 μ m 두께로 切斷하였다. 소량의 phenol이 포함된 50% glycerol용액으로 곧 고정하여 slide標本을 만들고 사지가 부착된 AO SPENCER microscope system으로 觀察하고 顯微鏡사진을 촬영하였다.

잎과 줄기의 氣孔發生과 數의 測定은 表皮를 觀察하거나 아세톤알코올로 浮체한 후 micrometer가 부착된 光學顯微鏡으로 調査하고 사진촬영을 하였다. 氣孔數는 個體別로 3회 반복하여 測定하고 그 平均値로 評價하였다.

3. 잎과 줄기의 多肉質性 調査

잎과 줄기의 多肉質性은 Kluge와 Ting(1978)에 의하여 고안된 mesophyll succulence (Sm)指數에 따라 分析하였다. Sm指數를 測定하기 위하여 葉綠素含量的 定量은 acetone法으로 추출하여 spectrophotometry로 測定하였다(Arnon, 1949). 組織의 含水量은 dry oven에서 105°C로 24時間 乾燥시켜 測定하였다.

4. 잎과 줄기의 有機酸分析

(1) Titratable acidity의 分析

酸度は Koch와 Kennedy(1980)의 方法을 약간 變형하여 分析하였다. 0.5g의 試料에 약 20ml의 蒸溜水를 넣어 glass handy homogenizer로 갈고 5分間 攪인다. 이후추출액을 15分間 원심분리하여 pellet은 제거하여 버리고 이 추출액을 0.01N NaOH용액으로 pH6.7까지 滴定하여 測定하였다.

(2) 잎과 줄기의 酸度的 日變化

새벽과 저녁무렵은 1時間간격으로 채송화를 採取하여 調査하였고 그 以外에는 4時間의 時差로 試料를 採取하여 酸度的 日變化를 調査하였다. 또한 試料採取時의 氣溫과 照度も 測定하였다.

채송화는 中心이 되는 줄기가 發達한후 時間에 따라 차례로 竝列形態로 결줄기가 發生하여 成長하는 습성에 따라(Zimmerman, 1976) 中央部에 있는 줄기와 잎을 골라 酸度を 測定하였다.

(3) 季節에 따른 酸度的 日變化

自然條件下에서 生育하고 있는 채송화의 CAM의 季節에 따른 變化를 調査하기 위하여 채송화의 줄기를 1981年 9月 21日, 10月 3日, 10月 21日에 각각 채취하여 日變化 pattern을 調査하였고 氣溫과 照度를 同時에 測定하였다.

(4) 줄기의 季節에 따른 同種二形現象과 酸도의 日變化

줄기에서 同種二形現象의 結果나타난 氣孔이 酸도의 日變化와 關係가 있는지의 與否를 調査하기 위하여 다음과 같은 實驗을 行하였다.

1981年 10月 20日 正午 12時에 20個體의 줄기에 parafilm을 투명하도록 붙여 지상부의 줄기全體를 감았다. 이때에는 줄기는 비후되고 잎은 없으며 줄기에는 氣孔이 發生되어 있었다. 그러므로 parafilm으로 감지 않은 正常的인 채송화줄기와 酸度日變化를 比較하여 보면 줄기에 發生된 氣孔의 活動을 調査할 수 있다.

結 果

1. 形態와 構造

(1) 多肉質性

채송화의 잎과 줄기의 多肉質性을 Kluge와 Ting(1978)의 方法으로 Sm指數를 測定한 結果는 Table 1에서 보는 바와 같다. 잎과 줄기의 平均 Sm値는 各各 5.62와 16.68로서 잎보다 줄기가 3배나 높은 値를 나타내었다. 이 Sm値는 CAM植物中 比較的 낮은 *Kalanchoe daignemontiana*의 1.34(Kluge & Ting, 1978)와 쇠비름의 잎 1.38과 줄기 6.51(Chang *et al.*, 1981)보다 높은 値이다. 이 結果로 미루어 볼때 줄기의 多肉質性이 높다는 것을 暗示한다.

Table 1. Values of mesophyll succulence (Sm) in leaves and stems of *P. grandiflora*

Sample	Water contents (g/g.f.wt.)	Chlorophyll contents (mg/g.f.wt.)	Sm*
Leaves 1	0.909	0.148	6.14
Leaves 2	0.909	0.178	5.11
Stems 1	0.922	0.056	16.46
Stems 2	0.930	0.055	16.91

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

(2) 斷面構造

Photo. 3~4는 채송화의 잎과 줄기조직의 橫斷面의 構造를 100倍率로 觀察하고 현미경사진을 촬영한 結果이다.

이 觀察로 앞에서는 維管束주위에 維管束鞘細胞葉綠體가 集中되어 分布하고 있음을 알 수 있었다. 葉肉細胞葉綠體는 이들이 밀집되어 있는 維管束鞘細胞와 外側表皮細胞사이에만 分布하고 있음을 나타낸다. 또한 잎의 中心部(사진상의 右側)쪽으로는 葉肉細胞보다 크고 엽육체를 갖고 있지 않은 貯水組織細胞들이 보인다. 이 結果는 C₄型植物의 잎에서 觀察되는 전형적인 Kranz型構造(Lactsch, 1974)와는 약간 다른 모습을 나타내었다. 葉肉細胞葉綠體가 維管束鞘細胞를 싸고 있지 않으며 特別 다른 一般 C₄型植物의 Kranz構造에서는 볼 수 없는 貯水細胞가 나타나는 점이다. 이와 같은 현상은 C₄型植物인 *Suaeda monoica*가 典型的인 維管束鞘를 갖지 못하는 點(Adiva *et al.*, 1975)을 생각할 때 Kranz型植物가 C₄型植物의 絶對的인 分類基準은 되지 못한다는 것을 알 수 있다. 特別 채송화는 貯水細胞를 잎에 가지고 있기 때문에 CAM을 할 수 있는 形態學的 特性을 가지고 있다는 것이다. Ku *et al.*, (1981)은 앞에서도 PEP carboxylase pyruvate Pi dikinase 및 NADP-malate dehydrogenase와 같은 酵素가 分布하고 있다는 보고와 관련시켜 볼때 잎에서의 CAM可能性은 충분히 예상할 수 있다.

한편 줄기에서는 細胞壁을 따라 葉綠體가 드물게 分布하며 큰 液胞를 지니는 肉質細胞로 構成되어 있는데 이와 같은 줄기의 構造는 典型的인 CAM植物에서 發見되는 特徵이다(Kluge & Ting, 1978).

(3) 줄기의 dimorphism

Table 2는 채송화個體群 現地에서 實驗 全期間에 걸친 光度와 밤낮의 氣溫變化를 測定하고 줄기에서 氣孔出現 빈도를 調査한 結果이다. 같은 *Portulaca*屬의 C₄型植物인 쇠비름은 줄기에 전혀 기공이 없다는 보고(張等, 1981)에 비하여 볼때 채송화의 중요한 특징의 하나이라고 생각된다. Table 2에서 보는 바와 같이 落葉이 지기 시작하는 9月 中旬以前까지는 줄기에 잎이 많이 달려있고 氣孔이 전혀 없으나 落葉이 지기 시작하는 時期부터 줄기에 기공이 나타나기 시작하며 이 무렵에는 채송화의 줄기는 매우 비후되어 있었다(Photo. 1~2). 이와 같은 줄기의 季節的 同種二形(seasonal dimorphism)은 줄기의 酸도의 日變化와 季節的 CAM變化와 밀접한 관련을 가지고 있다고 생각된다.

Photo. 5~8은 100倍로 촬영한 잎과 줄기에서 나타

Table 2. Stomata appearance in the stems of *P. grandiflora* and environmental conditions

Date	Daytime	Temperature (°C)		*Number of stomata per cm ²	**Leaf/Stem
		maximum (day)	minimum (night)		
June 5	14hrs. 38min.	27	15	0	
June 16	14hrs. 45min.	26	18	0	
July 2	14hrs. 43min.	30	19	0	3.69
July 16	14hrs. 29min.	27	22	0	
Aug. 4	13hrs. 59min.	31	25	0	1.85
Aug. 18	13hrs. 21min.	29	22	0	
Aug. 29	13hrs. 7min.	29	20	0	0.61
Sep. 11	12hrs. 37min.	27	16	0	
Sep. 16	12hrs. 25min.	25	17	72	0.40
Sep. 22	12hrs. 11min.	24	13	72	
Oct. 7	11hrs. 45min.	19	13	414	
Oct. 15	11hrs. 23min.	19	7	144	
Oct. 29	10hrs. 45min.	13	5	216	

* Mean number of stomata per cm² in leaf is 1476.

** The ratio of leaves v.s. stems (f.wt.)

나는 기공의 數와 形態이고 Photo. 9~10은 氣孔을 450倍로 확대한 것이다. 잎과 줄기의 氣孔의 形態를 비교하여 보면 잎의 氣孔은 長徑 40~45 μ m이고 短徑이 25~30 μ m이나 줄기의 氣孔은 長徑 30~40 μ m, 短徑 20~25 μ m로 잎의 기공보다 다소 작은 편이다. 形態的으로 볼 때 發達過程中的인 不安定한 모습도 觀察할 수 있었다.

잎과 줄기에 있어서 氣孔의 數는 100倍로 觀察할 때 顯微鏡 視野當 內에서는 20~22個의 平均 比率로 나타나고 줄기에서는 調査期間中 가장 많이 나타나는 경우가 10月 29日에 관찰된 3個였다.

이 결과를 cm² 당으로 換算하면 Table 2와 같다.

2. 잎과 줄기에 있어서 酸度의 日變化

채송화는 $\delta^{13}C$ 值測定과 生化學的 研究結果에 依하여 C₄型植物로 보고되나 있다(Gutierrez *et al.*, 1974; Ku *et al.*, 1981). 채송화의 生長에는 比較的 긴 日照時間과 높은 生育溫度가 好조건이다. 그러나 채송화의 잎과 줄기는 多肉質性의 CAM의 特性을 갖고 있다. 따라서 自然條件下에서 生育하고 있는 채송화의 CAM性格을 밝힐 必要가 있다. 이 實驗으로 酸度의 日變化를 調査한 結果는 Fig. 1, 2에서 보는 바와 같다.

Fig. 1은 1981年 7月 1日의 여름철 氣溫과 日照時間 및 채송화 잎과 줄기의 酸度의 日變化를 調査한 結果

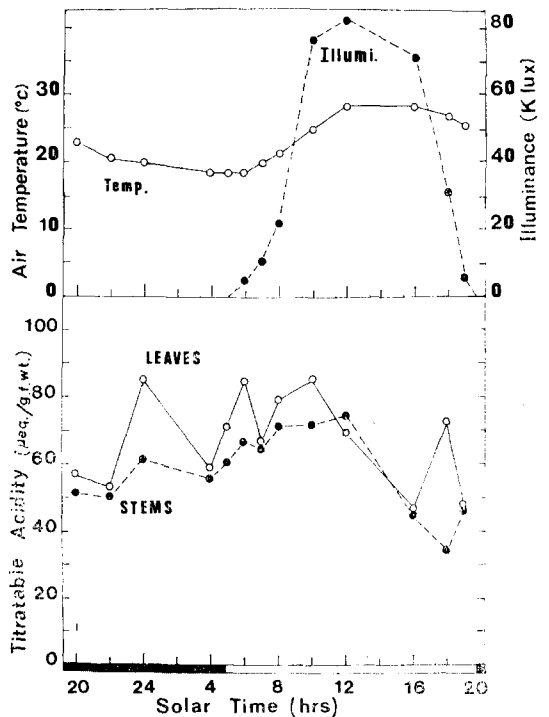


Fig. 1. Diurnal fluctuations of titratable acidity in leaves and stems of *P. grandiflora* under natural conditions on July 1, 1981. The values expressed are the means of two experiments. Also, air temperature and solar illuminance measurements are recorded. The shaded lines indicate night.

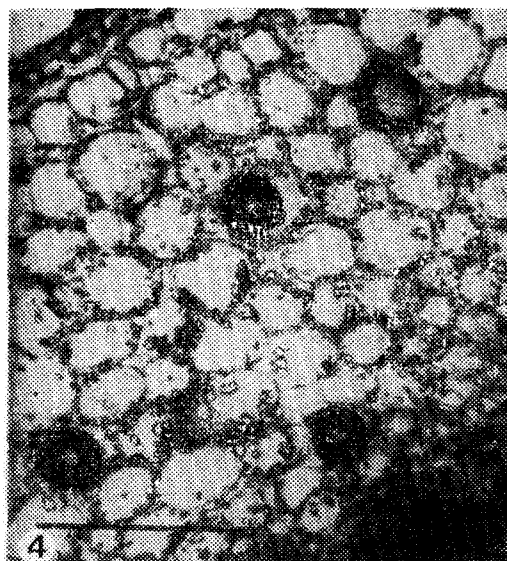
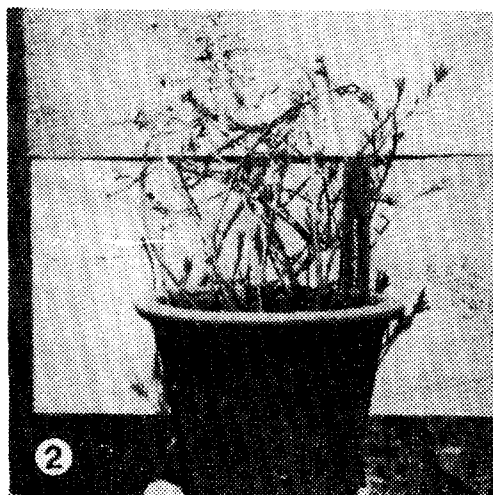
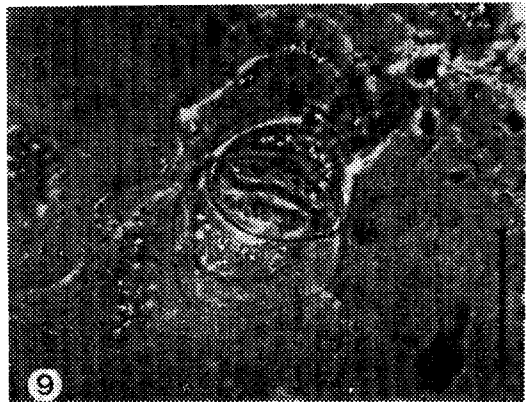
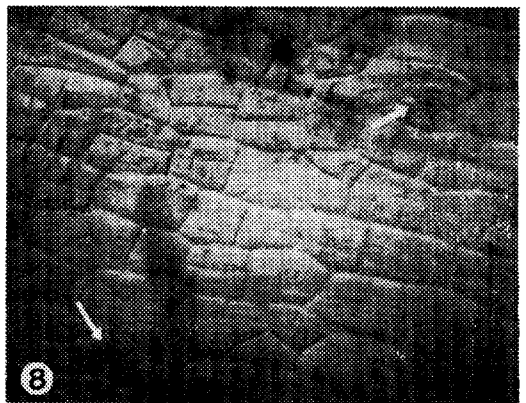
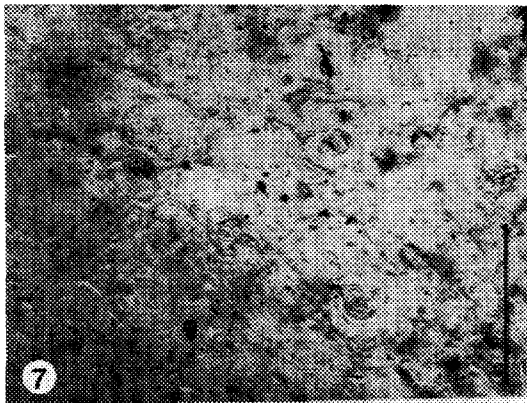
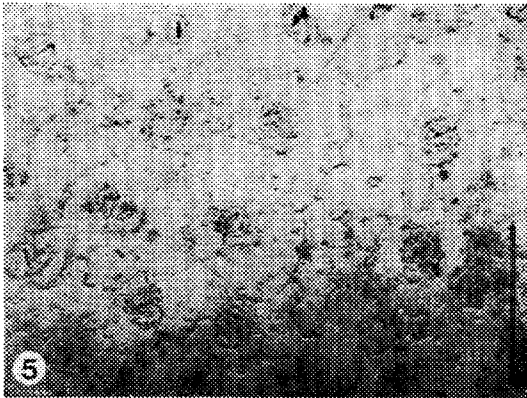


Photo. 1-10. Explanations of photographs.

- 1-2. *Portulaca grandiflora* H. in its summer 1 and autumn 2 state of development. Plastic ruler indicates the relative scale.
- 3-4. Cross sections of leaf and stem of *P. grandiflora*. 3 shows Kranz-type anatomy and 4 shows cells with relatively large vacuoles and only a few chloroplasts. Bars designate 200 μ m length.



5-8. Developmental state of stomata according to seasonal change in leaves (5, 7) and stems (6, 8) of *P. grandiflora*.

Leaves in summer 5 and autumn 7

Stems in summer 6 and autumn 8

Arrows in 8 show the location of stomata newly developed, in stem. Bars indicate 200 μ m length.

9-10. Enlarged stomata of leaf 9 and stem 10.

Bars indicate 50 μ m length.

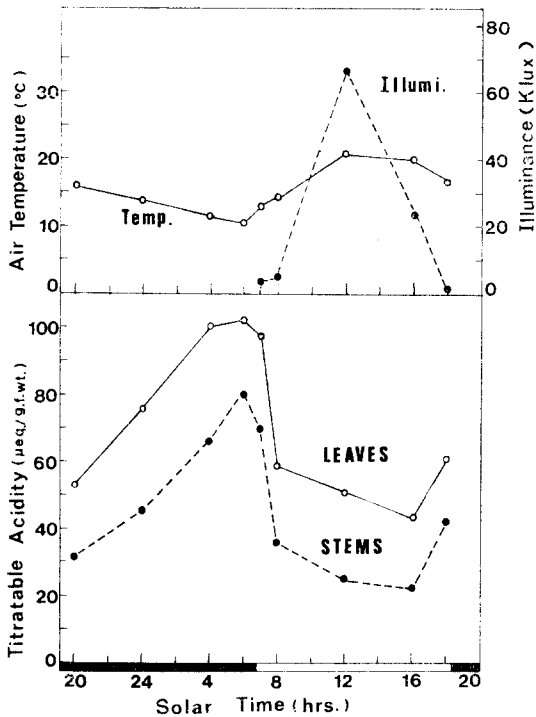


Fig. 2. Diurnal fluctuations of titratable acidity in leaves and stems of *P. grandiflora* under natural conditions on Oct. 3, 1981. The shaded lines indicate night.

로 平均氣溫은 20°C~30°C의 溫度分布를 나타내었으며 日照時間은 14時間 43分의 長日條件이 었다. 이러한 環境條件下에서 채송화의 일은 light-deacidification과 darkacidification에 의한 酸度の 日變化가 分明하지 않았다. 그러나 줄기에서는 밤동안에 酸도가 증가하여 낮 13시에 이르러 最大가 되고 일몰시까지 감소하는 경향을 나타내고 있다.

Fig. 2는 가을철인 10월 3일의 氣溫과 日照時間 및 酸度の 日變化를 조사한 결과로 채송화의 잎과 줄기에서 酸度の 日變化는 해가 진 午後 6時경부터 밤동안 계속적으로 酸도의 增加를 나타내나 이튿날 日出 直前인 午前 6時경에 最大值를 나타내었다. 午前 8時에는 酸도가 급격히 떨어져 낮동안 계속 감소하여 午後 4時경에는 日變化中 最低值를 나타내었다. 이때의 酸도는 잎과 줄기에서 最大值의 경우에는 각각 102µeq/g. f.wt.와 80µeq/g. f.wt.였고 最低值의 경우에는 각각 44µeq/g. f.wt.와 23µeq/g.f.wt.였다. 그리고 酸度の 日變化 양상

은 Chang *et al.*, (1981)이 CAM 植物인 *Kalanchoë fedtschenkoi* var. *maginata*를 材料로하여 調査한 結果와 一致한다. 이 結果는 C₄型으로 알려진 채송화가 잎과 줄기에서 自然環境條件下서 CAM의 特性을 가진다는 증거이다. 이 實驗을 行한 1981年 10月 3日의 日照時間은 12時間으로 短日條件이 었으며 氣溫은 밤과 낮의 差가 심하여 最高 最低溫度가 11°C~21.3°C였다 이 事實은 Koch와 Kennedy(1980)가 提창한 多肉性의 C₄型 雙子葉植物이 어떤 環境下에서는 CAM의 性格을 가질 수 있다는 가정을 지지하여 주는 것이며 Sm值, 해부구조 및 光合成酵素의 存在(Ku *et al.*, 1981)로도 推定할 수 있는 것이다.

3. 季節에 따른 酸度の 日變化

채송화의 自然條件에 따른 CAM特性을 調査하기 위하여 1981年 9月 21日, 10月 3日, 및 10月 21日에 各 各 줄기의 酸度の 日變化를 日照時間과 낮밤의 溫度變化와 관련시켜 調査한 結果는 Fig. 3에서 보는바와 같다.

Fig. 3의 結果에 依하면 9月 21日에는 줄기의 酸度の 日變化는 현저한 CAM植物의 양상을 갖지 못하나 10月 3日에는 典型的인 CAM pattern을 보였으며 10月 21日에는 acid fluctuation이 80µeq/g f.wt.에 달하였으며 이 値는 9月 21日의 値의 4배에 해당된다.

이 結果는 Table 2의 環境要因의 變化와 관련시켜 생각할 때 밤의 낮은 溫度는 CAM을 유도한다는 Neales(1973)의 보고와 같이 채송화의 CAM의 유도는 단일조건과 밤의 낮은 기온에 기인하는 것으로 생각된다 Lange와 Zuber(1977)는 *Frerea indica*의 多肉質性의 줄기를 對象으로하여 實驗室內에서 溫度效果에 따른 CO₂氣體交換 pattern을 調査한 結果 주간 最高溫度가 10°C~30°C인 範圍와 야간의 最低溫度가 5°C~25°C인 範圍內에서 典型的인 CAM의 溫度條件으로 주간 最高溫度 22°C와 야간의 最低온도 10°C를 나타내는 日交差溫度範圍를 들고 있다. 이것은 本實驗에서 10月 21日의 주간 最高온도 18°C와 야간의 最低溫度 10°C의 溫度條件과 잘 一致되는 結果이다.

4. 줄기의 同種二形現象과 酸度の 日變化

Table 2에 依하면 10月 20日경 줄기에서는 氣孔이 1cm²당 144~216개가 觀察된다. 이 氣孔數는 잎의 1cm²當 平均 1,476개에 比하면 1/10~1/7에 해당된다. 잎이 完全히 떨어진 줄기가 生存하기위해 CAM을 維持시킬 수 있는 CO₂源으로서 줄기의 細胞의 呼吸으로 生成되는 endogenous CO₂와 줄기의 氣孔을 通하여

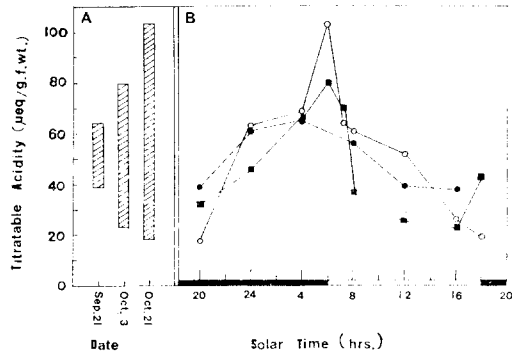


Fig. 3. Amplitude of acid fluctuation (A) and diurnal patterns (B) in stems of *P. grandiflora* under different growing seasons in field (●—●, Sep. 21; ■—■, Oct. 3; ○—○ Oct. 21). Top of bar represents maximum early morning acid levels and bottom of bar indicates the minimum late day acid levels. The shaded lines indicate night.

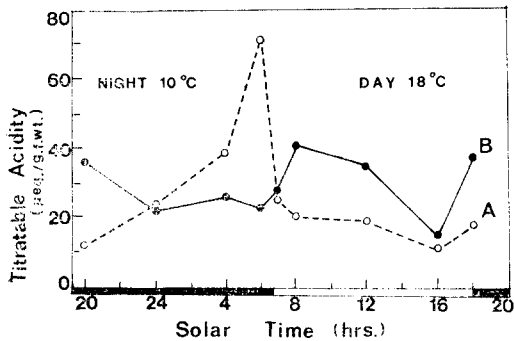


Fig. 4. Comparison of acidity fluctuations between 'A' stem and 'B' stem in *P. grandiflora* under natural condition Oct. 21, 1981. 'A' is a naturally defoliated stem which have artificially closed stomata. Stomata of 'B' stem were covered by transparent parafilms before 24 hrs. in the experiment.

흡수되는 CO₂를 생각할 수 있다. 그러므로 기공을 통하여 흡수되는 CO₂의 양은 dark acidification을 할 수 있게 하는 CO₂源으로 중요한 부분을 차지하게 될 수 있다. Fig. 4는 24시간 전에圃장에서 잎이 떨어져 없어진 줄기의 기공을 parafilm으로 감아 人爲적으로 기공을 막은 개체와 막지 않은 正常個體間의 酸度の 日變化를 10월 21일에 調査한 結果이다.

Fig. 4에서 볼 수 있는바와 같이 正常個體는 dark acidification과 light deacidification을 하고 있어 뚜렷한 CAM pattern의 酸度の 日變化를 나타낼 수 있다. 그러나 기공을 人爲적으로 막은 것은 酸度の 日變化가 뚜렷하지 않으며 dark acidification이 顯著하게 낮다는 것을 알 수 있다. 이 結果는 줄기에 生成된 氣孔이 正常的으로 活動을 하고 있음을 立證하여 주는 것으로 思料된다.

考 察

一般的으로 C₃형이나 C₄型植物에서 CAM이 誘導되는 過程에는 두가지로 大別하여 말할 수 있다. 첫째로는 facultative CAM植物이 그 代謝作用의 變化에 依하는 것과 둘째로는 植物의 dimorphism現象에 依하여 誘導되는 것이다. CAM過程이 C₄型光合成의 代謝過程과 比較하여 本래 生化學적으로 유사성을 가지고 있으며 CAM은 乾燥한 環境에 對한 適應代謝作用으로 理解되어지고 있다. 이는 植物이 乾燥한 環境에서도 極극적인 炭素均衡을 維持하여 生存할 수 있도록 最少한 光 energy의 利用을 지탱시키 준다(Osmond, 1978; Kluge & Ting, 1978; Laetsch, 1974; Lange & Zuber, 1977). 특히 CAM은 水分條件(Osmond *et al.*, 1976; Hartsock & Nobel, 1976; Laetsch, 1974; Lange & Zuber, 1977), 鹽度(Ting & Hanscom, 1977; Winter & Troughton, 1978), 光週期(Koch & Kennedy, 1980; Queiroz, 1974), 溫度(Kluge *et al.*, 1979; Neales, 1973), 年齡(Osmond *et al.*, 1976; Ranson & Thomas, 1960), 季節(Neales *et al.*, 1968; Szarek & Ting, 1974) 등의 環境變化의 影響으로 誘導된다고 보고되고 있다.

Lange와 Zuber(1977)는 *Freerea indica* Dalzell를 材料로하여 CAM行動을 觀察한나 C₃型的 非多肉質性 잎을 지닌 반면에 多年生の 多肉質性 CAM의 줄기를 가지고 있다. 乾燥期間에는 잎을 떨어 뜨리고 줄기만 남는다. 그러므로 雨期나 濕한 季節에는 잎을 통하여 C₂型的 光合成에 依하여 CO₂를 固定하고 乾燥期에는 줄기의 CAM에 依하여 CO₂를 固定하는 同種二形現象을 나타낼이 밝혀 졌다.

*Portulaca oleracea*는 잎과 줄기에서 酸度の 日變化가 나타난다는 事實은 이미 밝혀진바 있으나(Koch & Kennedy, 1980; Chang *et al.*, 1981; Chang & Kim, 1981), 같은 屬인 *Portulaca grandiflora*의 경우는

Ku *et al.*, (1981)에 의하여 처음으로 잎의 構造와 光合成酵素의 分布에 關하여 보고되었다. 그러나 줄기의 dimorphism에 의한 氣孔發生과 CAM과의 關係에 對한 環境條件의 影響에 關한 研究는 아직 이루어지고 있지 않다.

自然環境條件下에서 生育하고 있는 채송화屬 材料로 하여 Fig. 3와 Table 2의 結果에 依하면 短日條件과 밤낮의 一日 溫度交差가 심하면 심할수록 典型的인 CAM植物의 酸度日變化를 나타내는 것을 알 수 있었다. 이와 같은 dark acidification은 CAM植物의 重要한 特徵의 하나로서 채송화는 C₄型植物로 c₄-carboxylic acids를 合成해낼 수 있는 PEP-carboxylase, pyruvate Pi dikinase 및 NADP-malate dehydrogenase 등의 酵素를 가지고 있으며(Ku *et al.*, 1981) 큰액포가 있는 肉質細胞를 가지고 있다는 것(Ku *et al.*, 1981; Photo. 3, 4 Table 1)등을 고려할 때 타당성이 있는 結果라고 생각된다. 또한 光이 存在할때 Light deacidification이 일어나는 것은 C₃ cycle의 進行을 위한 CO₂源의 役割때문이라고 생각된다(Osmond, 1978).

채송화의 잎과 줄기의 表皮에 있는 氣孔을 調査한 結果, 잎에서는 cm²당 1,476個가 觀察되었으며 줄기에서는 봄과 여름에는 全然 관찰되지 않았으나 9月 16日에 처음으로 氣孔이 1cm²당 72個의 빈도로 出現하였다. 이 以後부터는 時日이 경과함에 따라 氣孔數는 漸次로 增加하여 10月 29日에는 1cm²당 216個의 빈도로 나타났다. 그러나 같은 屬의 植物인 쇠비름은 잎에서만 기공이 觀察되고 줄기에서는 전혀 나타나지 않는 점(chang *et al.*, 1981)과 대조를 이루고 있다.

또한 興味있는 事實은 채송화의 줄기는 봄과 여름의 生長期間에는 가늘고 빈약하나 잎이 떨어지기 始作하면서부터 비후되기 始作하여 10月下旬頃이면 生長期間의 줄기의 直徑의 약 2~3倍로 굵어진다. 이 時期에는 氣孔이 生成되었으며 이러한 상태로 11月下旬까지 생존하여 간다. 이 期間에 出現하는 氣孔의 形態와 數는 Photo. 8, 10에서 보는 바와 같이 다양하게 나타난다. 잎의 氣孔과 비교하여 볼때 줄기의 기공은 조금 작고 形態面에서도 葉綠體의 分布와 形態가 조금씩 差異가 있다.

그러면 줄기에 發生한 기공이 gas를 交換하는 役割을 하는지 調査하지 않으면 안된다. 이것을 調査한 結果가 Fig. 4에서 볼 수 있는 資料이다. Fig. 4의 結果에 의하면 10月 21日 잎이 떨어진 個體의 줄기에서 正常個體는 CAM植物이 나타내는 典型的인 酸度の 日變

화를 나타내나 parafilm으로 기공을 막은 개체의 줄기는 酸度の 日變化가 뚜렷하지 않고 氣孔이 열리는 밤 동안의 dark acidification이 현저하게 감소하는 것을 알 수 있었다. 이 事實의 發見은 發生된 줄기의 氣孔이 밤 동안에 開孔되어 CO₂를 吸收하였다는 것을 立證하여 주는 것이다.

위와 같은 結果로 채송화의 줄기에서 기공이 발생하는 것과 CO₂의 吸收에 대한 活性化를 分子水準에서 고려하여 보면 日交差溫度 日長等의 環境條件이 氣孔의 發生과 關해되는 遺傳因子의 發現機作에 關係되며 DNA-histone complex에 影響을 미치는 것으로 推定된다.

Huang과 Bonner(1962)는 pea embryo chromatin의 蛋白質 部分인 histone部分을 제거하였을때 RNA의 合成速度가 5倍로 增加되는 것을 發見하였다. 이들은 이 結果로 볼때 histone의 役割은 DNA를 binding하고 있으며 DNA로부터 遺傳情報의 전달을 차단하는 것으로 생각하였다. Bonner와 Huang(1962)은 營養期(vegetative stage)로부터 開花期(flowering stage)로 轉換되는 植物體에 있어서는 histone의 量이 減少되어 RNA의 合成 억제효과가 감소되는 것으로 論議하였다. 이 植物의 開花는 그 植物의 단한개의 잎이 단 하루의 단일조건 처리만으로도 유도된다고 한다. 이때 잎은 開花의 정보를 눈(bud)에 보내고 눈은 형질 전환(transform)을 하여 48時間內에 開花를 위한 分化로 組織化學의 特徵이 현저하게 나타났다. 식물의 눈이 開花情報를 받은 直後 花芽分化의 特徵이 明白히 나타나기 전에 식물의 눈을 形成하고 있는 細胞의 histone함량은 현저하게 減少하였으며 RNA의 濃度は 급격히 增加한다는 것을 알아냈다.

Devlin(1975)은 植物의 組織細胞에서 auxin의 生長調節作用을 histone과 관련시켜 생각하였다. auxin이 histone에 影響을 미쳐 억제된 遺傳子를 活性化시켜 細胞壁를 확장시키게 하는 酵素生産을 誘導하게 한다고 하였다.

채송화 줄기의 表皮에 봄·여름의 成長期間에는 없었던 氣孔이 가을이 되면서부터 서서히 出現하는 季節에 따른 同種二形現象(seasonal dimorphism)을 分子生態學的 측면에서 考察하여 볼때 段階的으로 나누어 생각할 수 있다.

第1段階는 環境情報에 대한 認識段階이다. 즉 채송화 줄기의 表皮細胞는 봄·여름이 가을로 變함에 따라 光週期와 氣溫의 變化가 일어난 것을 인식 한다. 여

름의 20~30°C의 기온과 長日條件은 表皮의 氣孔形成에 관련된 遺傳子를 不活性 狀態로 維持하나 가을의 10~20°C와 短日條件은 表皮의 氣孔形成에 관련되는 遺傳子인 DNA에 결합되어 있는 nucleohistone을 유리시켜 이 DNA가 活性化되는 단계이다.

第2段階는 central dogma의 작동으로 유전자의 형질 발현 段階이다. 아직까지 불활성 상태에 있던 表皮의 氣孔形成에 관계하는 遺傳子の 活性으로 기공형성을 위한 효소를 합성하게 되는 단계이다.

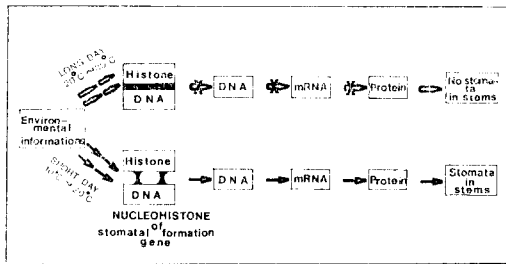


Fig. 5. Schematic representation of developmental process of stomata in stems of *P. grandiflora*. Dissociation of nucleohistone (DNA-histone complex) induced by shortday and low temperature releases active DNA for mRNA synthesis. The new mRNA, in turn, mediates the synthesis of new protein for development of guard cells in stem epidermis. So, stomata in the epidermis of stems were developed.

이와 같은 단계를 거쳐 表皮細胞에 氣孔이 發生되어 gas交換을 위한 기공에만 의존하지 않고 줄기 스스로가 自己氣孔을 통해 gas交換을 하여 CO₂를 固定하게 되어 CAM의 特性이 더욱 뚜렷해진다고 생각된다(Fig. 5)

摘 要

自然狀態에서 生育하고 있는 多肉質의 C₄型 雙子葉 植物인 채송화의 잎과 줄기에 있어서 形態와 構造, 有機酸度의 日·季節變化 및 環境變化에 따른 同種二形 現象을 研究하였다.

잎은 貯水組織을 포함하는 變形된 Kranz型 構造를 나타내고 줄기는 典型的인 CAM組織의 特徵을 나타내었다. 잎과 줄기에서 mesophyll succulence指數(Sm)는 各各 5.62와 16.68로 多肉性을 나타내었다. 氣孔數는 잎에서 1,476cm⁻²이나 줄기에서는 봄과 여름의 成

長期에는 氣孔이 없으나 가을(본 실험의 경우 9月 16日)이 되면서 부터 나타나기 시작하여 10月 29日경에는 216cm⁻²에 달하였다. 채송화의 酸度의 日變化는 잎과 줄기에서 모두 夜間에 酸度가 增加하고 晝間에 減少하였으며 季節別 酸度의 日變化의 크기는 9月 21日의 27μeq./g.f.wt.에서 10月 21日의 80μeq./g.f.wt.로 季節의 變化에 따른 日照時間의 減少와 밤의 낮은 溫度에 의하여 3倍로 증가하였다. 氣孔을 가지고 있는 잎이 떨어져 없는 줄기에서는 典型的인 CAM植物의 酸度日變化를 나타내었고 人爲的으로 줄기에 發生된 기공을 막으면 酸度의 日變化가 나타나지 않았다. 이상의 實驗結果로 미루어 볼때 채송화는 C₄型 光合成과 同時에 CAM의 特性을 나타내며 특히 季節的 同種二形 現象으로 發生된 줄기의 氣孔도 活動하여 줄기의 CAM에 關係하고 있다는 것을 發見하였다.

參 考 文 獻

Adiva, S. I., Sven Beer, and Yoav Waisel, 1975. *Suaeda monoica*, a C₄ plant without typical bundle sheaths. *Plant Physiol.*, **56** : 676~679.

Arnon, D. I., 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts; polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.*, **24** : 1~15.

Bonner, J. and R. C. Huang, 1962. Chromosomal control of enzyme synthesis. *Cand. J. Botany*, **40** : 1487~97.

Chang, N. K. and H. B. Kim, 1981. Efficient CO₂ fixation and NO₃⁻ assimilation in the succulent C₄ plants, *Portulaca oleracea* L. *Essays in celebration of the 60th anniversary of Dr. Park, B.K.* pp.90~103.

Chang, N. K., H. M. Vines and C. C. Black, 1981. Nitrate assimilation and crassulacean acid metabolism in leaves of *Kalanchoe fedtschenkoi* variety marginata. *Plant Physiol.*, **3** : 464~468.

Chang, N. K., K. H. Lee, and H. B. Kim, 1981. A study on characteristics of crassulacean acid metabolism in leaves and stems of *Portulaca oleracea* L. *Korean J. Ecology*, **6**(3-4) : 114~123.

Delvin, R., 1975. *Plant physiology*. 3ed., 422~423. New York: D. Van Nostrand Co.

Gutierrez M., V. E. Gracen, and G. E. Edwards, 1974. Biochemical and cytological relationships in C₄ plants. *Planta*, **119** : 279~310.

Hartsock, T. L. and P. S. Nobel, 1976. Watering converts a CAM plant to daytime CO₂ uptake. *Nature*, **262** : 574~576.

- Huang, R. C. and J. Bonner, 1962. Histone, a suppressor of chromosomal RNA synthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **48** : 1216~22.
- Kluge, M. and I. P. Ting, 1978. Crassulacean acid metabolism. Springer-Verlag, 31~34.
- Kluge, M., I. Knap, D. Kramer, I. Schwerdtner and H. Ritter, 1979. Crassulacean acid metabolism (CAM) in leaves of *Aloe arborescens* Mill; comparative studies of the carbon metabolism of chlorenchyma and central hydrenchyma. *Planta*, **145** : 357~363.
- Koch, K., R. A. Kennedy, 1980. Characteristics of crassulacean acid metabolism in the succulent C₄ dicot, *Portulaca oleracea* L. *Plant Physiol.*, **65** : 193~197.
- Ku, S. B., Y. J. shieh, B. J. Regen, and C. C. Black, 1981. Photosynthetic characteristics of *Portulaca grandiflora*, a succulent C₄ dicot. *Plant Physiol.*, **68** : 1073~1080.
- Laetsch, W. M., 1974. The C₄ syndrome: A structural analysis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **25** : 27~52.
- Lang, O. L., L. Kappen, and E. D. Schulze, 1976. Water and plant life: Problems and modern approaches. Springer-Verlag, 313~314.
- Lang, O. L. and M. Zuber, 1977. *Frerea indica* a stem succulent CAM plant with deciduous C₃ leaves. *Oecologia*, **31** : 67~72.
- Neales, T. F., A. A. Patterson and V. J. Hartney, 1968. Physiological adaptation to drought in the carbon assimilation and water loss of xerophytes. *Nature*, **219** : 469~472.
- Neales, T. F., 1973. The effect of night temperature on CO₂ assimilation, transpiration, and water use efficiency in *Agave americana* L. *Aust. J. Biol. Sci.*, **20** : 705~714.
- Osmond, C. B., M. M. Bender and R. H. Burris, 1976. Pathways of CO₂ fixation on the CAM plant *Kalanchoe daigre montiana* ■. Correlation with ¹³C value during growth and water stress. *Aust. J. Plant Physiol.*, **3** : 787~799.
- Osmond, C. B., 1978. Crassulacean acid metabolism; A curiosity in context. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **29** : 379~414.
- Queiroz, O., 1974. Circadian rhythms and metabolic patterns. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **25** : 115~134.
- Ranson, S. L. and M. Thomas, 1960. Crassulacean acid metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **11** : 81~110.
- Szarek, S. R. and I. P. Ting, 1974. Seasonal patterns of acid metabolism and gas exchange in *Opuntia basilaris*. *Plant Physiol.*, **54** : 76~81.
- Ting, I. P. and Z. Hanscom ■, 1977. Induction of acid metabolism in *Portulacaria afra*. *Plant Physiol.*, **59** : 511~514.
- Warren, D. M. and M. B. Wilkins, 1961. An endogenous rhythm in the rate of dark-fixation of carbon dioxide in leaves of *Bryophyllum fedtschenkoi*. *Nature*, **191** : 686~688.
- Winter, K. and J. H. Troughton, 1978. Carbon assimilation pathways in *Mesembryanthemum modiflorum* L. under natural conditions. *Z. Pflanzenphysiol.*, Bd. **88** : 153~162.
- Zimmerman, C. A., 1976. Growth characteristics of weediness in *Portulaca oleracea* L. *Ecology*, **57** : 964~974.

(1982年 9月 16日 接受)