

작물의 절간 신장 및 개화유도 현상에서 광수용색소 파이토크롬 B의 역할

경북대학교 농과대학 농학과 이인중

<서 언>

식물(작물)은 발아, 생육, 개화하여 일생을 마치는 동안 자신의 생장과 발육을 주위 환경에 적응시키기 위해 필요한 모든 정보를 주변 환경으로부터 인식하고 해석하여 자신의 생육을 조절한다. 식물이 자신의 생장과 발육을 조절하기 위하여 주위 환경으로부터 인식하는 가장 중요한 정보의 하나는 태양광(조사시간, 광의 질, 광의 양)이라 할 수 있다. 이와 같은 빛의 특성을 인식하는 대표적 광 수용색소인 파이토크롬(phytochrome)은 식물 생육 전반(발아, 절간 및 잎의 신장, 개화유도, 엽록체 발달, 호르몬 합성 및 유전자 발현 조절 등)을 조절하는 것으로 잘 알려져 있으나, 이들 현상에서 파이토크롬의 작용기작은 거의 알려져 있지 않다. 식물체는 적어도 한가지 이상의 파이토크롬을 포함하고 있으며(Arabidopsis의 경우 5가지 파이토크롬, PHY A, B, C, D, E를 가지고 있다), 이들 개개의 파이토크롬은 식물체 생장과 발육의 특정한 단계의 조절에 깊이 관여하는 것으로 알려져 있다.

식물이 일장을 인식하여 개화하는데 관여하는 가장 중요한 광수용색소는 파이토크롬이라는 것은 오래 전에 밝혀진 사실이나 일장인식으로부터 개화 유도까지의 중간 단계(signal transduction, biochemistry of the induced state, synthesis and identification of the floral stimulus 등)는 거의 알려져 있지 않다. 즉 장일식물은 장일조건을, 단일식물은 단일조건을 인식하여 개화를 유기한다는 사실 외에는 그 중간 단계는 명확하지 않다. 또한 파이토크롬이 식물의 광형태형성(photomorphogenesis)에 관여한다는 것과, 식물호르몬의 생합성에 파이토크롬이 관여함은 보고된 바 있으나 이들 호르몬 생합성의 어느 단계를 어떠한 파이토크롬이 조절하는지는 명확히 밝혀지지 않았다.

따라서 본 실험은 일장인식 기능을 가진 파이토크롬과 개화유도 가능성이 있는 식물호르몬이 어떻게 파이토크롬의 일장인식기능을 개화로 연관시키는지를 구명하고자 수수(*Sorghum bicolor* L.)의 파이토크롬 B 돌연변이체를 사용하여 파이토크롬 B가 어떠한 작용기작으로 식물호르몬 지베렐린과 에틸렌의 생합성을 조절하는지를 조사하였다. 또한 식물의 shade avoidance 현상에 깊이 관여하는 것으로 알려진 파이토크롬 B가 어떠한 메카니즘으로 작물의 절간 신장을 조절하는지를 조사하였다.

<계 료>

본 실험은 파이토크롬 B 돌연변이체인 58M(Ma₁Ma₁, Ma₂Ma₂, ma₃^Rma₃^R, Ma₄Ma₄)과 야생종인(wild type) 90M(Ma₁Ma₁, Ma₂Ma₂, ma₃ma₃, Ma₄Ma₄) 및 100M(Ma₁Ma₁, Ma₂Ma₂, Ma₃Ma₃, Ma₄Ma₄)을 이용하여 실시하였다.

<결과 및 고찰>

GA 생합성 억제제를 이용한 phytochrome B의 작용부위 탐색 : 식물호르몬 지베렐린이 단자엽식물 수수의 개화에 밀접히 관계하는지, 그리고 지베렐린(GA) 생합성 단계(step)중 어느 단계가 phytochrome B에 의해서 조절되는지를 GA 생합성 억제제(CCC, Amo 1618, uniconazol, ancymidol, BX 112, CGA 163935)를 사용하여 조사하였다. 수수의 개화는 GA 생합성 억제제에 의해서 지연된 반면 GA₃를 살포한 경우 촉진되어 수수의 개화에 GA가 관여함을 보였다. ent-kaurene 생합성 억제제 CCC와 GA₁₂ aldehyde 생합성 억제제 uniconazol과 ancymidol은 모든 early-13-hydroxylation 지베렐린 생합성 경로(GA₁₂→GA₅₃→GA₄₄→GA₁₉→GA₂₀→GA₁→GA₈)의 지베렐린의 양을 현저히 감소시켰으나 돌연변이종(58M)과 야생종(90M) 간에 차이를 보이지 않아 이들 생합성 경로(ent-kaurene 과 GA₁₂ aldehyde 전단계)는 phytochrome B에 의해서 조절되지 않음을 시사하였다. 반면, GA₁ 생합성 억제제(3β-hydroxylase) BX 112와 CGA 163935는 GA 생합성 경로중 GA₁ 전구체인 GA₁₂, GA₅₃, GA₄₄, GA₁₉와 GA₂₀의 양을 증가시킨 반면 생리활성 GA₁의 양을 감소시켰다. GA₁ 양의 감소 정도는 돌연변이종과 비교해 야생종에서 보다 현저하여 GA 3β-hydroxylase가 phytochrome B의 조절하에 있음을 시사하였다.

일장에 따른 GA 리듬의 변화와 개화와의 관계 : 단일식물인 수수의 개화는 일장에 의해서 민감하게 조절되어 야생종(90M, 100M)의 경우 10시간 단일 일장하에서 화기형성에 23일이 소요되는 반면, 12시간 일장하에서는 60일이 소요되었으며 14시간 일장하에서는 3개월 이상이 소요되었다. 그러나 phytochrome B 돌연변이종 58M은 일장에 둔감하여 단일 식물임에도 불구하고 장일 조건하에서도 개화가 지연되지 않는 특징을 보였다. 따라서 식물호르몬 지베렐린이 phytochrome의 일장인식과정의 신호전달 물질로 관여하는지를 조사하기 위해 돌연변이종과 야생종을 여러 일장 조건하에서(10~20시간) 생육시킨 후 GA 양을 3시간 간격으로 조사하여 개화에 식물호르몬의 리듬(rhythm)이 관여하는지를 조사하였다.

12시간 일장하에서 돌연변이종의 GA₂₀과 GA₁의 생합성 패턴(light on을 기점으로 감소하는 패턴)은 야생종(light on을 기점으로 증가하는 패턴)과 상이한 경향을 보여 GA생합성 경로 중 GA₁₉ → GA₂₀ → GA₁ (GA₂₀ oxidase와 GA 3β-hydroxylase)이 phytochrome B에 의해 조절됨을 시사하였다. 한편, 단일식물인 수수의 개화가 촉진되는 단일 조건하에서(10시간 일장) 야생종의 GA₁의 생합성 경향은 장일 조건하에서의(12시간~ 18시간) 경향인 일출을 기점으로 증가하는 패턴에서 일출을 기점으로 감소하는 패턴으로 생합성 리듬이 바뀌는 것으로 나타났다. 또한 돌연변이종의 경우 개화가 현저히 지연되는 극도의 장일(18시간과 20시간 일장) 조건하에서 GA₂₀ 과 GA₁ 생합성 경향은 일출을 기점으로 증가하는 패턴으로 바뀌는 것으로 나타나 생리활성 GA(GA₁)의 생합성 리듬이 개화 촉진과 연관되어 있음을 시사하였다.

수수의 절간 신장은 식물호르몬 GA의 절대량과는 일치하지 않아 파이토크롬 B 돌연변이체가 보이는 급속한 절간 신장과 지상부 건물 축적은 파이토크롬에 의한 식물체의 GA에 대한 반응성과 관련이 있을 것으로 생각된다. 단일 식물인 수수의 내생 GA 함량은 단일 조건에서 많이 합성되는 것으로 나타났다.

Phytochrome B의 ethylene 생합성 조절기작 : Phytochrome B 돌연변이종 58M을 이용하여 phytochrome B가 어떻게 또 다른 식물호르몬 ethylene의 생합성에 관여하는지를 조사하였다. 또한 비교적 분석이 용이한 식물호르몬 ethylene을 이용하여 식물의 생물적시계(biological clock)를 연구하는 모델(model) 시스템으로 개발하기 위해서 에틸렌 생성량을 3시간 간격으로 60시간 동안 여러 가지 생육 조건(일장 처리, 연속광, 연속암, 온도와 광의 변화 조합 등)하에서 조사하였다. ACC oxidase의 유전자의 발현(mRNA)과 효소 활성 및 기질인 ACC의 함량 또한 에틸렌과 같은 리듬을 보이는지를 위와 동일한 조건하에서 생육한 시료를 이용하여 조사하였다.

Phytochrome B 돌연변이종은 야생종에 비해 10배 정도 많은 양의 에틸렌을 생성하는 것으로 나타나 에틸렌 생합성이 파이토크롬 B의 조절하에 있음을 보여주었으며 에틸렌 생합성 또한 지베렐린과 같은 리듬을 보이는 것으로 나타났다. 에틸렌 생합성은 빛이 조사된 후 3~6시간 후에 최대량을 나타냈으며 밤 동안 최소량을 보였다. 한편 연속적인 광 조건 또는 암 조건하에서도 이 리듬은 지속되어 식물호르몬 에틸렌의 생합성은 단순히 낮과 밤의 변화에 의한 외부 자극에 의한 것이 아니라 식물 내생시계(biological clock)에 의해 조절됨을 시사하였다(circadian rhythm). 또한 ethylene 생합성은 외부 요인 중 빛보다는 온도의 영향을 더 많이 받는 것으로 나타났다. ACC oxidase 발현 및 활성 또한 에틸렌과 같은 리듬을 보이는 것으로 나타나 이들 효소가 파이토크롬 B에 의해서 조절됨을 시사하였다.

수수의 절간 신장은 적색광(red light)과 적외선광(far-red light)의 비율에 의해 크게 영향을 받는 것으로 나타났으며 에틸렌의 생합성량 및 관련 효소의 유전자 발현 또한 적색광과 적외선광의 비율에 의해 크게 영향을 받는 것으로 나타나 절간 신장은 식물호르몬 에틸렌의 생합성과 상관이 있는 것으로 조사되었다.