

식물의 생리·생태와 병해충 관계

감염식물의 酵素와 저항성

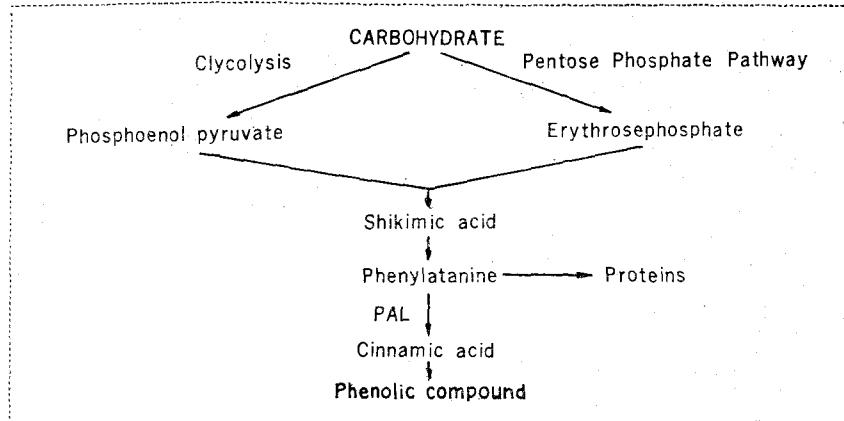
연

재

고려대학교 농과대학
교수 박원복

식물체가 病原菌에 감염되면 식물체내의 여러가지 물질에 변화가 온다. 그 중에 蛋白質의 변화를 들 수 있다. 感染植物에서 단백질을 분리하여 電氣泳動(electrophoresis)이나 크로마토그라피(Chromatography)를 하여 보면 같은 역할을 하고 있는 효소도 그 分子型이 다른 것이 많이 나타난다. 예를 들면 보리잎이 흰가루병균(Erysiphe grammis)에 감염되면 조사된 14개의 酵素中 11개가健全植物과 달라졌다는 보고가 있

다. 이때 특이한 것은 특정 同位酵素(isozyme 또는 isoenzyme: 生物學的 촉매작용은 같으나 효소의 分子型이 다른 효소)의活性度가 급격히 높아졌다라는 것이다. 이와 비슷한 현상이 박테리아나, 바이러스에 감염되었을 때에도 나타났으며 특히 감염부위의 특정 효소 활성도가 뚜렷이 높아졌다. 이러한 변화는 보통 감염식물의 “生化學的인 증상”이라고 일컬어져 왔다. 蛋白質 특히 酵素의 변화를 모두 조사할 수는 없고



<그림 1> Shikimic acid pathway와 phenolic compound

특히 耐病性과 관계 있는 생화학적인 증상에 대하여 설명하고자 한다.

植物이 病原菌에 감염이 되면 glucose-6-phosphate dehydrogenase와 같은 pentose phosphate pathway 酶素, 酸化酵素, phenylalanine ammonia lyase (PAL) 및 加水分解酵素 등의活性度가 급격히 높아진다.

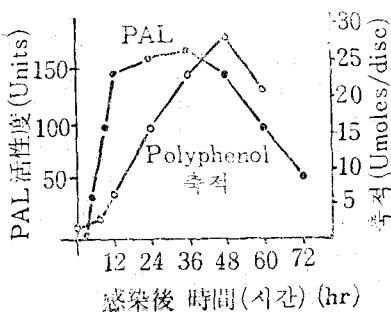
Phenylalanine Ammonia Lyase (PAL)

Pentose phosphate pathway 酶素들의 활성도가 높아지면 이 회로 (cycle)에서 생기는 중간생성물, 예를 들어 erythrose phosphate가 많이 생겨 내병과 관계가 있다고 보는 phenol 類의 생성을 촉진하는 결과가 된다. 炭水化合物은 그림 1에서 보는 바와 같이 glycolysis나 pentose phosphate pathway를 거쳐서 phospho-

enoxy pyruvate와 erythrose phosphate가 된다. 이들은 shikimic 산이 되어 phenylalanine이 되고 phenylalanin은 단백질로 이용되거나 몇 단계를 거쳐 식물이 병원균에 저항하기 위해 分泌하는 물질인 phenol類를 生成하게 된다. 그러므로 phenol代謝에 참여하는 酵素는 抵抗性과 밀접한 관계가 있으며 phenol代謝의 첫 관문이 되는 phenylalanine을 cinnamic acid로 변화시키는 酵素인 phenylalanine ammonia lyase (PAL)는 중요시 되어진다. 이 효소의活性度가 낮으면 phenylalanine은 蛋白質代謝에 이용되고 반면에 활성도가 높으면 phenylalanine은 phenol代謝에 이용되어 病原菌 생육을 억제하는 역할에 가담한다. PAL의活性度는 식물이 곰팡이류, bacteria 또는 virus

■ 감염식물의 효소와 저항성 ■

에 감염되었거나 상처를 입었을 때 급격히 높아진다. 예를 들면 고구마가 겹은무늬병균(*Ceratocystis fimbriata*)에 감염되면 PAL活性度가 높아가고 이에 따라 phenol類의 축적도 커진다(그림 2). 그 반면에 감자에서는 病原菌에 감염이 되지 않더라도 얇게 저며 썰으면 이와 비슷한 현상이 일어나므로 선택성이 없는 반응이라 하겠다. 이 효소와 식물의 내병성과를 관련시켜 평가하기가 어렵



<그림 2> 고구마 조직에 *Ceratocystis fimbriata* 접종후의 phenylalanine ammonia lyase (PAL)의活性度와 pelyphenol의蓄積(Minamikawa & Uritani, 1964)

다는 보고도 있다. 그러나 감자에 있어서도 抵抗性品種(초민감 반응을 나타내는 반응)이 감자疫病에 감염되면 이병성 품종보다 PAL活性度가 높아졌고 따라서 抗菌性 phenol 물질인 chlorogenic산과 lignin의 축적이 촉진된다.

Peroxidase

Peroxidase는 植物이 병원균에 감염되면 급격히活性度가 높아져 抵抗機作에重要的 역할을 할 것이라고 생각되어져 많은 관심을 모아온 효소이다. 植物이 곰팡이류나 박테리아, 병원균, 또는 바이러스에 걸렸거나 병원균이 분비하는 毒素를 처리하면 peroxidase活性度가 높아지고 효소의分子型도 달라진다.

이 효소는 水素를 내어줄 수 있는 물질을 基質(substrate)로 하여 H_2O_2 가 基質의 수소를 받아들여 물이 되고 基質自體는 산화되도록 하는 작용에 촉매 역할을 한다.

즉, 수소를 줄수 있는 基質 + H_2O_2 (doner)

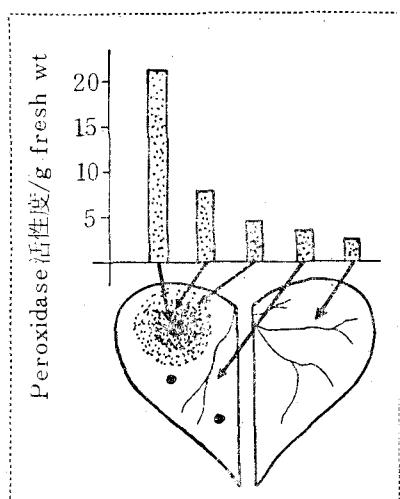
Peroxidase



이 때의 基質로는 phenol類, 아스코빅산(ascorbic acid) 芳香族아민(aromatic amin), $NADH_2$ 등이 된다.

Peroxidase는 核, 미토콘드리아(mitochondria), 리보솜(ribosome), 細胞膜에서 發見되는 데 거기에서 무슨代謝에 관여하고 있는지는 잘 알려져 있지 않았으나 식물호르몬으로 알려진 에틸렌(ethylene) 생성 및 인돌초산(indole acetic acid: IAA)과 phenol類의酸化作用에 관여한다.

고 생각된다. Ethylene과 IAA는 식물호르몬이며 폐놀류의 산화물은 미생물뿐 아니라 寄主植物에도 抑制物質(inhibitor)일 것으로 간주되어 이들은 植物體內代謝에 변화를 가져 올지도 모른다. 그러나 아직 까지도 peroxidase가 植物의 耐病性을 左右하는데 어떤 역할을 하고 있는지 평가하기가 곤란하다. 한가지 가장 가능하다고 인정하는 것은 식물이 병들면 폐놀류 산화물이 많아지고 이 폐놀류의 축적이 내병품종에 많아지기 때문에 폐놀류 산화에 관여하고 있지 않나 생각된다. 독성에 차이는 있으나 대체적으로 산화된 폐놀이 산화되지 않은 것에 비하여 미생물에 맹독성을 나타낸다는 것은 알려진 사실이다. MaKo등 (1968)과 Lehrer(1969)는 peroxidase가 직접病原菌에抵抗한다는 보고로 peroxidase가 품평이 생장을 억제한다는 보고를 하였다. 담배의 경우 TMV가 침입하면 감염부위에 peroxidase의 활성이 활발해지며 감염부위에서 멀어질수록 그 활성이 약해진다. (그림 3) 한편 담배에 野火病을 일으키는 병균인 *Pseudomonas tabacci*를 热處理하여 죽인 것을 담배에 주사하면 그 담배가 野火病에 對하여 耐病性이 생기는데 이때 peroxidase 활성도가 따라 증가하는 것을 관찰하였다. 또한 市中에서 구할 수 있는



<그림 3> 담배(*Nicotiana tabacum* Var. *xanthi*) OH TMV를 접종한 후 10일에 이병반엽(罹病半葉)과 健全半葉내의 peroxidase活性度 비교. 이때 효소의 활성도는 접종부위에서 1mm 둘레씩 잘라서 그안의 활성도를 조사 하였음(Weststeijn, 1976)

peroxidase를 처리하여도 野火病에抵抗性을 나타냈으므로 peroxidase가 분명히 담배의 野火病抵抗性과 관계가 깊다고 생각된다. 또한 고구마 절편(切片)을 2일간 ethylene에 처리하면 고구마 겹은무늬병균인 *Ceratocystis fimbriata*에 저항성이 생기는데 동시에 peroxidase와 phenol oxidase가 증가함을 관찰할 수 있었다. 그러나 이러한 peroxidase와 耐病性을 일반화하기는 곤란하다. 예를 들어 전술한 고구마와 *Ceratocystis* 관계에서 고구마에 ethylene을

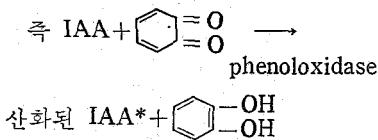
처리하면 peroxidase의 活性度가 높아가고 耐病性이 생긴다고 하였으나 다른 식물과 병원균의 관계를 보면 ethylene이 耐病性을 誘發시키거나 peroxidase活性度가 높아지는 것도 아니었다. 小麥品種中에 녹병균(*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, race 56)에 抵抗性을 갖은 品種이 있는데 이抵抗性은 温度에 민감한 반응을 보인다. 이녹병 병원균에는 여러 가지 型이 있는데 20°C에서는 ○型의 균이 침입하는 반면 24~25°C의 高温에서는 4型의 菌이 侵入한다. 小麥을 20°C에서 키우면 peroxidase活力이 높아지고 4型에 대하여 저항성을 나타내는데 20°C에서 6일간 기르다가 26°C로 옮기면 20°C에서 보이던 4型에 對한抵抗性을 잃게된다. 그러나 이 때 20°C에서 증가되었던 peroxidase活力은 26°C로 옮겨도 계속 높았으나 병원균 4型에 대한 저항은 사라졌으므로 peroxidase가 4型 병원균의 내병성과는 관계가 없다는 결과가 된다. 같은 小麥에 ethylene을 처리하면 peroxidase는 活性化되나 罹病性을 耐病性으로 바꾸지는 못하였다. 이러한 점으로 볼 때 소맥과 녹병균(*Puccinia*)과의 관계에서는 peroxidase가 내병성에 관여한다고 볼 수 없다. 그러나筆者의 研究에 의하면 稻熱病에 걸린 죽잎이나 紫紋病에 걸린 콩에서 peroxi-

dase의 活性度가 健全組織보다 높은 것을 발견하였다. 일반적인 상처에서도 peroxidase 활성도가 높아지므로 반드시 peroxidase가 내병성과 관계가 있는 것이 아니라는 학자가 있으나 紫紋病과 같은 경우는 病原菌이 植物組織에 상처를 낸 것도 아니고 단지 종피에 기생하며 더구나 조사 당시의 種子는 잘 건조된 상태이기 때문에 病原菌이 식물조직을 파고드는 상처에 의한 차극으로 peroxidase活性度가 높아지는 것도 아니고 건조종자와 일반반적인 代謝作用이 극히 미약할 터인데 紫紋病에 걸린 종자의 peroxidase는 健全種子의 peroxidase보다 활성도가 높았었다. 따라서 이 효소의 활성증가는 병원균에 대한 반응이라고 볼 수 있다.

페놀 酸化 酶素(Phenoloxidases)

이를 효소는 peroxidase와는 달리 페놀類를 주로 과산화수소(H_2O_2)가 아닌 酸素分子로 산화시키는 작용을 한다. 이 효소도 여러 가지 phenol類를 산화시키는 역할을 하나 주로 어느 phenol類를 산화시키느냐 하는 것은 植物의 種類, 같은 식물중에서도 部位 그리고 식물의 生育단계별로 다르다. 여러 학자들이 phenoloxidase는 IAA가 퀴논(quinone)에 의해 산화되는 작용에 촉매 역할을 한

다고도 보고 하였다.



또 다른 학자들은 quinone보다 IAA가 산화된 phenol과 잠정적인 결합체가 되었다가 파괴된다고도 하였다.

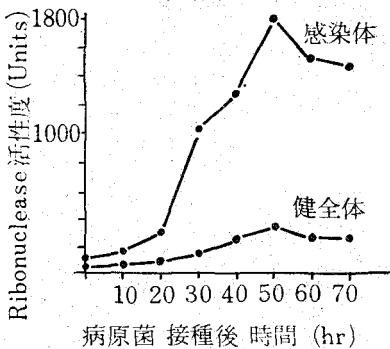
이미 언급한 바와 같이 耐病性과 폐늘類의 蕊積, peroxidase, phenoloxidase와 같은 酶素活性度는 重要한 관계가 있다. Peroxidase와 마찬가지로 phenoloxidase의 활성도도 感染部位에 근접할수록 높아진다. 어떤 경우에는 병이 나면 새로히 phenol 산화효소가 새로히 많이 생성되어 총활성도가 높아지는 경우도 있다. 식물이 병에 감염되면 폐늘류의 촉적이 많아진다. 시험판 실험에 의하면 많은 폐늘類가 微生物生育을 저해하나 전전한 식물내에 있는 폐늘의 농도는 낮아서 毒性을 나타내지 않는 것이 많다. 어떤 학자들은 기주식물에 phenol류를 산화시키는 효소들은 박테리아, 진균류, 바이러스의 내병 특히 초민감반응을 나타내는데 큰 역할을 한다고 보고하였다. 폐늘類 산화는 언제나 식물조직을 겪게하고 봉피시켜 寄生物에 대한 방어벽을 쌓는다. 그러나 이와 같이 조직이 겪어지는 현상은 환경이 惡

條件에 처할 때도 볼 수 있다.

加水分解酵素(Hydrolases)

病原菌 感染으로 뒤따르는 현상 중 빼지 못할 것은 가수분해에 의하여 복잡한 물질을 간단한 물질로 분해시키는 加水分解酵素들의 활동이다. 이 酶素는 특히 組織이 괴사하는 병징을 나타내는 식물병에서 중요시된다. 그러나 活物寄生菌에 의한 병에서도 중요하다고 한다. 예를 들면 녹병 發病部位에는 인버타제(invertase)活性이 높아지는데 이효소는 서당을 포도당과 과당으로 환원시켜 병원균이 이용할 수 있는 水溶性糖을 만드는데 역할을 한다고 믿는다. 또한 녹말을 말토즈로 만드는 효소인 아밀라제(amylase)도 식물이 병원균에 감염되면 높아지고 핵산을 분해

출수후 일수



<그림 4> 痘病(*Phytophthora infestans*)에 감염된 감자조직과 健全組織內의 ribonuclease活性度比較(Pitt, 1976)

■ 감염식물의 효소와 저항성 ■

하는 효소 ribonuclease도 급격히 증가된다. 그림 4에서 보는 바와 같이 감자 疫病에 걸리면 발병 2일째 되면 활성도가 最高에 이르른다. 이와 같이 石胞內이 高分子를 마구 분해하는 효소가 發病후 증가한다는 것은 식물체에 致命의 현상이다. 그러나 이는 식물체의 耐病機作이라고 해석하는 측도 있다. 즉 세포봉피로 초민감반응 부위가 생기며 그로 인하여 병균이 식물체내로 깊숙히 파고 드는 것을 막는 장벽이 된다고 풀이한다. 그러나 이것이 참으로 병에 대한 抵抗機作인지 아니면 일반적인 병경의 결과일 뿐인지는 더욱 연구되어야 할 것이다. 이상에서 본

바와 같이 식물이 病에 感染되면 酶素의 活性度와 同位酶素의 형태가 달라진다. APL, peroxidase, phenoloxidase 등의 효소가 活性度가 높아지며 病原菌에抵抗한다는 보고가 많이 있으나 한편의 다른 학자들은 이를 반박하기도 한다. 그렇다고 하여 이 효소들이 내병성과 관계가 없다고 일축에 불일 수도 없고 그렇다고 반박하는 것이 틀리다고도 말할 수 없다. 단지 현재로서 말할 수 있는 것은 酶素의 活性度나 同位酶素型에 따라 일률적으로 耐病關係를 단정지을 수 없고 각 식물과 병원균 상호관계에 따라 각각 다르다고 예상된다.

경북농약, 여직원 「은방울회」

(業)

원호대상자에 쌀 1가마 전달

(界)

경북농약내의 여직원 모임인 「은방울회」(회장=최광옥)는 원호의 달을 맞아 지난 6월 20일 원호대상자를 찾아 백미 1가마를 전달하고 위로—。

(美)

그런데 「은방울회」는 해마다 원호의 달을 맞아 원호대상자를 찾아 위문해 오는 등 평소에도 많은 숨은 선행을 해오고 있어 주위로부터 많은 칭찬을 받고 있다.

(談)



◇ 은방울회가 백미를 전달하고 있다.