

콩의 生育, 根瘤形成, 窒素固定에 있어서 品種間 差異

II. 登熟期間中 根 및 根瘤 糖含量의 經時的 變化

金 爽 東* · 石塚潤爾**

Studies on Varietal Differences in Growth, Nodulation and Nitrogen Fixation in Soybeans *Glycine max* (L.) Merrill

II. Changes in Sugar Concentration of Root and Nodule During Reproductive Stage

Seok Dong Kim* and Junji Ishizuka**

ABSTRACT

Five soybean varieties of two early maturing; Karikei 73 and SS79168, and three late maturing; Tohoku 76, Baegunkong and Jangbaegkong, were used and evaluated in the study. Of the varieties examined, Karikei 73 was characterized by the delayed leaf senescence.

To investigate the periodical trends of sugars in plant organs and their roles to the nitrogen fixing activity of root nodules, the concentrations of reducing and non-reducing sugar in root and nodules during the grain filling period were measured.

The concentration of non-reducing sugar in roots was not changed up to the stage of R6 for all of the varieties but it decreased rapidly thereafter for the varieties except Karikei 73. No such rapid decrease in the concentration of non-reducing sugar in the roots was observed for Karikei 73 having the characteristics of delayed leaf senescence. The concentration of reducing sugar in the root nodules was not greatly changed for all of the varieties up to the stage of R6 regardless of the earliness of varieties but increased temporarily at R6.5 when there was a rapid decrease in ARA. The phenomenon explained the fact that nitrogen fixing activities were controlled not only by supplying sugars as the source of energy for nitrogen fixation, but also by the need for fixed nitrogen of the plant. The concentration of non-reducing sugar in root nodules also increased up to the stage of R6-R6.5 but decreased at R7, which could apply the same explanation as in the concentration of reducing sugar of the root nodules.

緒 言

Allison (1935)은 豆科植物의 根毛에 根瘤菌이 侵入할 時, 根의 高炭水化合物 濃度가 必須條件은 아니

지만 根瘤着生 位置에는 決定的인 役割을 하며, 根瘤의 生長에는 炭水化合物 供給이 가장 重要한 要因으로서, 豆科植物의 窒素固定 活性은 根部에로의 炭水化合物 供給에 左右된다고 報告하였다. 그後 많은 研究가 이루어져 光合成産物의 根部에로의 轉流 機構

*作物試驗場 (Crop Experiment Station, RDA, Suwon 170, Korea)

**日本國九州大學農學部 (Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka 812, Japan) < 87. 12. 9 接受 >

나 定量的인 評價가 進行되어, 窒素 1g을 固定하려던 3~7g의 炭素가 消費된다고 計算해 내기에 이르렀다(Mahon. 1979, Minchin and Pate. 1973, Ryle et al. 1979).

또한 콩의 根部(根瘤 포함)에서는 全光合成産物の 27%가 呼吸으로 消費되고, 이중 70~80%는 窒素固定에 關聯된 消費라고 報告된 바 있다(Ryle et al. 1979, Minchin et al. 1982). 한편 Kawai and Kumazawa (1982)은 콩의 水耕栽培 實驗을 통해 根糖含量的 peak가 播種後 57일에 나타났으며, 이것은 根瘤重이 急激히 增大한 時期와 一致하는데 根瘤의 生長과 根의 糖濃度와의 사이에는 깊은 關聯性이 있다고 하였고, 또한 根瘤의 Sucrose 濃度は 開化時(R_1 , 播種後 43日頃)以後 增大하여, 播種後 76日부터 急激히 低下하는데, 植物體 個體當 窒素固定活性는 根瘤重의 增加가 끝나는 71日 까지 增加하고 그 後 急速하게 低下하였다고 報告한 바 있다.

이에 本報에서는 根과 根瘤의 糖含量的 經時的 變化와 窒素固定活性과의 關聯性 및 糖含量 變異의 品種間 差를 밝히고자 하였다.

材料 및 方法

本 實驗의 實施 場所, 供試材料 및 遂行方法은 第 1報(韓作誌 32(3): 323~329)에 詳述되었다. 植物體內의 各 成分을 分析하기 위한 試料의 調製는 眞空凍結乾燥機로 45°C 下에서 完全히 乾燥하였으며 이들 植物體 各 器官의 乾燥試料은 震動式 粉碎器를

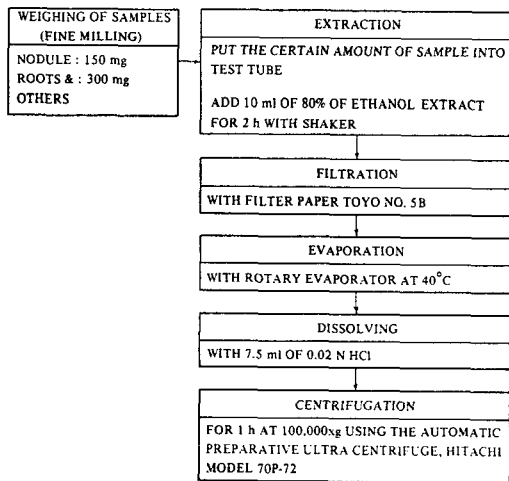


Fig. 1. Flow chart for the preparation of sample solution for the purpose of determination of Sugar.

利用 微細(15 mesh)한 粉末로 만들었다. 糖 定량을 위한 試料液의 調製는 圖-1에 나타낸 바와 같이 乾燥粉碎 試料 150~300mg에 80% Ethanol 10 ml를 加하여 約 2時間 振盪後→濾過→蒸發乾燥 → 0.02 N 鹽酸에 溶解→遠心分離(100,000 × g/時間)의 手順에 따라 調製하였다.

糖의 定량은 Somogy 法에 따라 全糖과 還元糖을 分析하였으며, 定量法의 概略은 圖-2에 나타낸 바와 같다.

結 果

1. 根中 還元糖, 非還元糖, 全糖의 經時的 變化

根의 還元糖, 非還元糖, 全糖의 經時的 變化를 圖-3, 4, 5에 나타내었다.

圖-3은 發熟期間中 根 還元糖 濃度の 經時的 變化를 나타낸 것으로 供試한 品種의 生態型間에 變化하는 樣相에 있어서 差異를 보였는데, 白雲콩 等 晚熟種에서는 R_6 까지 그 濃도가 增加한 後 急減하는 傾向이었으나 早熟種인 系系 73號와 SS 79168에서는 顯著的 變化가 없었으며 老化가 遲延되는 特性(Delayed leaf senescence : DLS)을 지닌 系系 73號는 R_7 stage까지 다소 上昇하는 樣相을 보였다. 한편 非還元糖 濃度は 系系 73號를 除外한 4個의 供試品種들은 R_6 까지 顯著的 增減을 보이지 않았으나 그 以後는 앞서의 還元糖에서와 마찬가지로 急激히 低下하였다. 그러나 DLS 特性을 지닌 系系 73號에서는 還元糖에서와 같은 傾向으로 다소 增加하는 樣相이었다.

全糖의 濃度は 非還元糖과 類似한 經時的 變化를 나타내어 各 生育段階에서 早熟種과 晚熟種間에 有意한 濃度差가 認定되었다. 즉 $R_4 \sim R_{4.5}$ 와 R_6 에서는 晚熟種이, $R_7 \sim R_{7.5}$ 에서는 早熟種이 높았다. 한편 Pot 當 全糖量은 生育量에 差異가 있었으므로 晚熟種과 早熟種間에 顯著的 差異가 認定되고 品種間 差는 P-ARA와 類似한 傾向이 認定되었다.

2. 根瘤의 還元糖, 非還元糖 및 全糖의 經時的 變化

發熟期間中 根瘤의 還元糖, 非還元糖 및 全糖의 經時的 變化를 圖-6, 7, 8에 나타내었다.

圖-6에서 보는 바와 같이 根瘤의 還元糖 濃度は 品種의 早晚性에 關係없이 R_6 까지는 거의 一定하게 經過하였다가 그 直後 窒素固定活性이 急激히 低下한

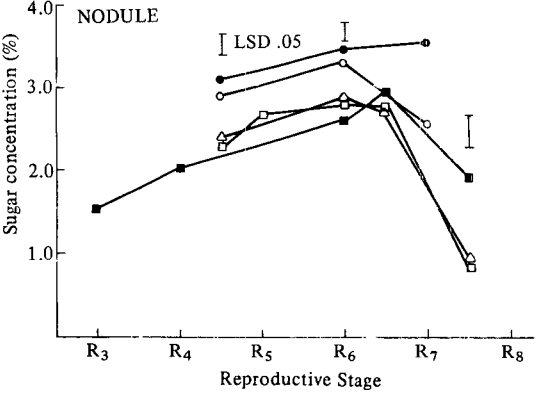
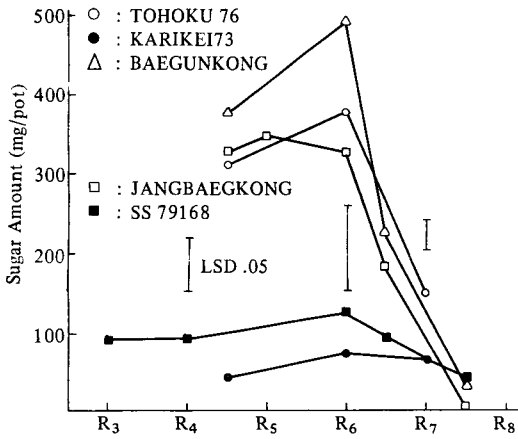


Fig. 7. Non-reducing sugar concentration in nodule based on dry weight in soybeans.

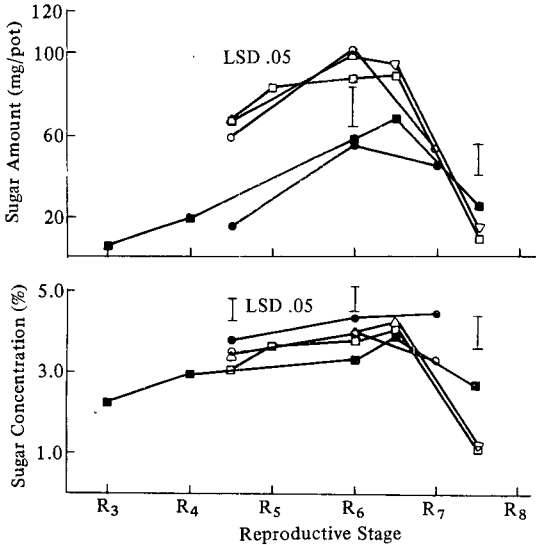
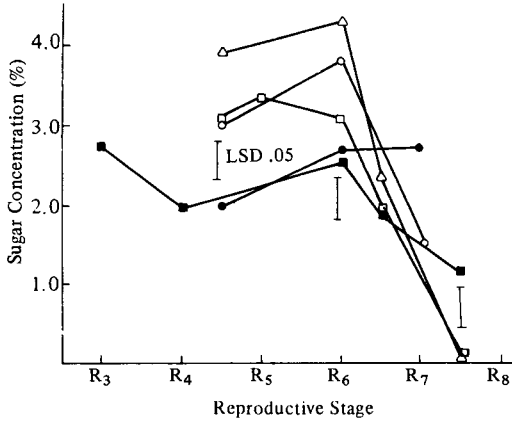


Fig. 8. Amount and concentration of total sugar in nodule based on dry weight in soybeans.

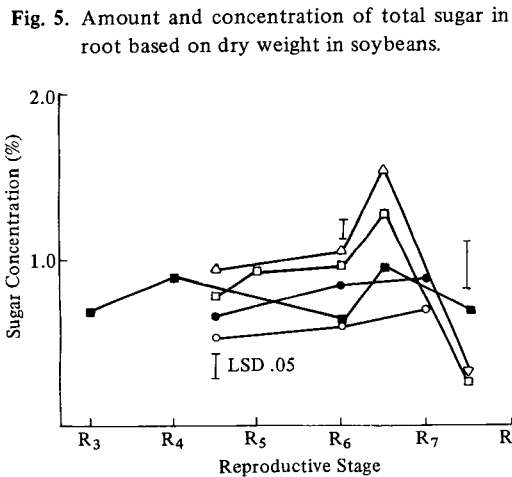


Fig. 6. Reducing sugar concentration in nodule based on dry weight in soybeans.

R_{6.5}에서는 逆으로 一時的인 上昇이 認定되었다. 이것은 窒素固定活性이 Energy源(糖)의 供給條件만으로 規制되는 것이 아니고 宿主植物의 固定窒素에 對

한 要求性에 의하여도 左右된다는 것을 示唆하는 것이다. 즉 登熟하기 위한 窒素의 要求量이 R₆까지는 높았으나 粒의 肥大가 거의 完了된 R₆以後에는 그 要求性이 急速히 低下한다. 그러나 에너지源으로서 根部에 供給되는 糖量은 固定窒素에 對한 要求性の 低下에 依한 消費의 減退와 平衡하여 低下하지 않고 若干 遲延되어 低下하기 때문에 還元糖의 濃度가 一時的으로 높아졌던 것으로 推定된다.

根瘤의 非還元糖 濃度는 圖-7에 나타낸 바와 같이 R₆까지는 全品種에서 上昇하는 傾向이 認定되었다. 그後 晩熟性 品種에서는 低下하였으나 早熟性 品種에서는 R_{6.5}까지 低下하지 아니하였다. 還元糖의 濃度가 낮았던 系系 73號와 東北 76號에서의 非

還元糖은 逆으로 높았는데, 이 現象은 日本 品種과 韓國 品種間의 差異로 나타나 育成地의 選拔 環境이 根瘤의 糖 構成에 影響하는 것이 아닌가 생각된다.

한편 根瘤의 全糖濃도에 있어서 經時的 變化에는 非還元糖과 같은 推移를 볼 수 있었다. Pot 當 全糖量에 있어서는 品種의 早晚性에 의한 差異가 R_6 까지는 컸으며, 이것은 生育量을 反映한 結果이고, R_7 以後는 早熟性 品種에서 濃度 低下가 작았기 때문에 品種의 早晚間에 一定한 傾向은 볼 수 없었다.

3. 根 및 根瘤 糖 構成比의 變化

登熟期間中 根과 根瘤에 있어서 全糖에 對한 還元糖의 構成比 變化를 表-1에 나타내었다.

全品種의 平均値로 보면 뿌리에서는 生育이 進行됨에 따라서 還元糖의 構成比가 增加하였으나 根瘤에서는 變化가 없었다. 還元糖 構成比에 있어서 品種間 變異 樣相이 다를 수 있었는데, 系系 73號에서는 거의 變化가 없었으나 系系 73號 以外的 品種에서는 登熟의 進展과 함께 構成比가 높아져 R_7 에서 가장 높은 値를 보였다. 한편 根瘤에서는 品種 平均値로 볼 때 變化가 없었으나 東北 76號에서는 登熟進展에 따른 構成比의 增大가 있었으며, SS 79168에서는 逆으로 減少한 傾向을 볼 수 있었다. 이와같이 系系 73號를 除外하고 根에 있어서 還元糖의 構成比가 登熟의 進行에 따라서 顯著하게 增加한 것은 根에 있어서 生理的 活性의 急激한 低下로 因한 結果라고 생각된다. 즉 地上部로부터 Sucrose 形態로 供給된 同化產物은 還元糖의 形態를 거쳐서 消費되지만 窒素固定活性의 低下에 따라서 根의 生理的 活性이 低下하고 에너지 消費가 抑制됨에 따라 還元糖의 構成比가 上昇한 것이고, DLS 特性을 가진 系系 73號에서는 根의 活性 低下가 遲延되었기 때문에 그

上昇이 나타나지 아니하였다고 推論할 수 있다.

4. 根 및 根瘤의 糖과 窒素固定活性

根部的 糖濃도가 窒素固定活性에 미치는 相對的 重要度を 統計的으로 理解하기 위하여 標準偏回歸係數를 算出하여, 그 結果를 表-2, 3에 나타내었다.

表-2에서 보면 根 및 根瘤의 還元糖, 非還元糖이 Pot 當 아세틸렌 還元能($P-ARA$)에 미치는 相對的 重要度は 生育段階에 따라 相異하게 나타나고 있다. $R_4 \sim R_{4.5}$ 에서는 兩器官의 還元糖量은 $P-ARA$ 에 正의 影響을, 非還元糖은 負로 作用하였으며, 根中の 還元糖量이 相對的인 重要도에 있어서 가장 크게 나타났다.

R_6 에서는 根瘤의 還元糖量을 除外하고는 全部 正으로 作用하였으며, 相對的인 重要度は 根瘤의 非還元糖>根의 非還元糖>根의 還元糖 順이었다. $R_7 \sim R_{7.5}$ 에서는 根의 還元糖은 負로 作用하였고, 그외는 全部 正으로 나타났는데, 相對的 重要度は 根의 非還元糖이 最大였다.

根瘤重當 아세틸렌 還元能(Specific ARA, $s-ARA$)에 對하여는 根의 非還元糖은 負로, 根粒의 還元糖과 非還元糖은 共히 正으로 作用한 것으로 나타났다. R_6 에서는 根瘤와 根 兩糖濃度 共히 plus로 作用하였으나, 根瘤中 還元糖의 相對的 重要度は 낮았다. $R_7 \sim R_{7.5}$ 에서는 根의 還元糖을 除外하면 全部 正으로 作用하였으며, 相對的 重要度は R_6 에서와는 相異하게 根瘤의 還元糖 濃度에서 높았다.

以上の 結果로부터 $R_4 \sim R_{4.5}$ 에 있어서 ARA를 規制하는 第1 要因은 에너지 供給量이 아니고, 根瘤着生 狀況 등 다른 要因이라고 볼 수가 있다. R_6 에서는 地上部에서 내려보내는 에너지源(糖)이 重要한 規制要因이 된다는 事實을 알 수 있다. $R_7 \sim R_{7.5}$ 에

Table 1. Ratios of reducing sugar concentration to total sugar concentration in root and nodule of soybeans.

Organ	Stage	Variety					Mean \pm SD
		Tohoku 76	Karikei 73	Baegun- Kong	Jangbaeg- Kong	SS 79168	
Root	R4-R4.5	0.32	0.47	0.28	0.39	0.44	0.38 \pm 0.08
	R6	0.39	0.41	0.41	0.51	0.34	0.41 \pm 0.06
	R7-R7.5	0.83	0.44	0.74	0.78	0.65	0.69 \pm 0.15
Nodule	R4-R4.5	0.15	0.18	0.28	0.25	0.31	0.23 \pm 0.07
	R6	0.16	0.20	0.27	0.25	0.20	0.22 \pm 0.04
	R7-R7.5	0.22	0.20	0.27	0.22	0.24	0.23 \pm 0.03

Table 2. Relative importance described as standard partial regression coefficients (SPRC) of X-variables (Amount of sugar) on p-ARA for three reproductive stages with pooling of five soybean varieties.

Characters	Reproductive Stages		
	R4-R4.5	R6	R7-R7.5
p-ARA and Reducing Sugar of Root			
SPRC	1.469	0.214	-0.507
Correlation 1/	0.821***	0.711***	0.001
R ²	0.674	0.506	—
p-ARA and Non-Reducing Sugar of Root			
SPRC	-0.101	0.381	0.617
Correlation	0.683***	0.774***	0.652**
R ²	0.466	0.599	0.425
p-ARA and Reducing Sugar of Nodule			
SPRC	0.166	-0.049	0.164
Correlation	0.727***	0.654***	0.432
R ²	0.529	0.428	—
p-ARA and Non-Reducing Sugar of Nodule			
SPRC	-0.738	0.456	0.182
Correlation	0.692***	0.793***	0.475*
R ²	0.479	0.629	0.226

1/ Significant correlation coefficients at 5%, 1% and 0.1% levels in the degree of freedom 18 are .4438 and .5614 and .6787, respectively.

Table 3. Relative importance described as standard partial regression coefficients (SPRC) of X-variables (concentration of sugar) on s-ARA for three reproductive stages with pooling of five soybean varieties.

Characters	Reproductive Stages		
	R4-R4.5	R6	R7-R7.5
s-ARA and Reducing Sugar of Root			
SPRC	0.002	0.336	-0.445
Correlation 1/	-0.371	0.443	0.420
R ²	0.138	0.196	0.176
s-ARA and Non-Reducing Sugar of Root			
SPRC	-0.753	0.445	0.178
Correlation	-0.702***	0.518*	0.533*
R ²	0.493	0.268	0.284
s-ARA and Reducing Sugar of Nodule			
SPRC	0.423	0.021	0.719
Correlation	0.092	0.216	0.578**
R ²	0.008	0.047	0.334
s-ARA and Non-Reducing Sugar of Nodule			
SPRC	0.446	0.334	0.139
Correlation	0.195	0.429	0.541*
R ²	0.038	0.184	0.293

1/ Significant correlation coefficients at 5%, 1% and 0.1% levels in the degree of freedom 18 are .4438 and .5614 and .6787, respectively.

서는 糖과 ARA 共히 急速히 低下하였고, 登熟을 위한 窒素 要求性도 縮少되어, ARA의 主要한 規制要因이 무엇인가를 推定한다는 것은 容易하지 않았다.

考 察

豆科作物에서 窒素固定량을 增大시키려면 窒素固定活性이 높은 優良菌株의 確保도 重要하지만 窒素固定의 最大 規制要因은 根瘤에로의 炭水化物 供給에 있다(Allison, 1935, Ryle et al. 1979). 또한 莢으로 부터 根瘤에 轉流하는 光合成 産物의 主된 形態는 Sucrose (非還元糖)라고 報告되어 있다(Clauss et al. 1964, Vernon and Aronoff, 1952).

炭水化物的 供給은 葉身에서의 光合成의 活性和 그 産物의 根瘤에로의 分配量 여하에 따라 크게 支配되며, 登熟이 進行됨에 따라 葉身の 老化가 進行되어 光合成의 活性이 低下하고, 그 結果로 窒素固定活性도 急速히 低下하게 된다. 이 關係를 根 및 根瘤에 있어서 糖(還元, 非還元 및 全糖)의 經時的 變化(圖-3~8)로 부터 檢討하면 DLS의 系 73號를 除外한 品種에서는 $R_6 \sim R_{6.5}$ 까지 糖濃도가 上昇한 後, 急速하게 減少하는 傾向으로 이는 大體로 妥當한 結果라고 判斷된다. 그러나 根瘤의 還元糖濃度에서 特筆할 만한 現象을 볼 수 있었는데(圖-6), 根瘤中 還元糖 濃度は 品種의 早晚性に 關係없이 R_6 까지는 거의 一定하였으나 그 直後 窒素固定活性이 急激히 低下한 $R_{6.5}$ 에서 一時的 上昇이 認定되어 窒素固定活性和 糖濃度間의 平衡關係가 무너졌다. 이는 莢의 固定窒素에 對한 要求性이 R_6 까지는 높았으나 粒肥대가 거의 完了한 R_6 以後는 急速히 低下하고, 더우기 에너지源으로서 根部에 供給되는 糖量은 固定窒素에 對한 要求性的 低下와 平衡하여 低下하지 않고 다소 遲延되어 低下한 때문이었다. 그러나 DLS의 系 73號에서는 R_7 까지 根과 根瘤中 糖濃度の 低下는 認定되지 않고 오히려 上昇하였다. 그리고 根瘤의 非還元糖과 全糖의 濃度は 다른 品種에 비해 全登熟期間을 걸쳐 높게 維持되었다. 이것은 DLS 特性에 의하여 光合成活性이 登熟後期까지 維持된 結果라고 解釋된다. 窒素固定活性和의 關係에서는 系 73號 根瘤中 糖濃도가 登熟末期까지 繼續하여 增加하였고, 窒素固定活性도 晩熟種 等에 比하여 緩慢하게 低下 傾向을 보였는데, 이러한 結果는 앞에서 論한 바와 같이 固定窒素에 對한 Sink 쪽에서의 要求性 低下에 의한 것으로, Allison (1935)과 Ryle

et al (1979)이 報告한 에너지源의 供給만이 窒素固定活性에 對한 最大 規制要因이 아니라는 것을 나타낸 것이라고 推論된다.

摘 要

本 研究는 生態的, 生理的 特性이 다른 콩 5品種, 즉 早熟性的의 系 73號, SS 79168 및 晩熟性的의 東北 76號, 白雲콩, 長白콩을 供試하여 登熟期間中 榮養生理學的인 觀點에서 根과 根瘤의 糖含量과 窒素固定活性和의 關係性을 解明하기 위하여 Acetylene 還元能 (ARA) 等を 調査하였다. 特히 供試品種中 系 73號는 老化가 遲延되는 特性(delayed leaf senescence, DLS)을 갖는 品種이다.

本報에서는 얻어진 結果中 根 및 根瘤 糖의 經時的 變動과 窒素固定活性和의 關係를 報告하며 이를 要約하면 다음과 같다.

1. 早熟性 品種에서의 根中 還元糖 濃度は R_7 까지 變化없이 經過하다가 다소 上昇하는 傾向이 認定되었다. 晩熟性 品種에서는 R_6 까지 上昇하고, 그後 急速히 低下하였다. 根의 非還元糖 濃度は DLS의 系 73號 以外 品種에서는 R_6 까지 큰 變化가 없었고, 그後 急速히 減少하였으나 葉身の 黃化가 遲延된 系 73號에서는 그 低下가 認定되지 아니하였다.
2. 根瘤의 還元糖 濃度は 品種의 早晚性に 關係없이 R_6 까지 커다란 變化는 없었고, 그 直後 窒素固定活性的 急激한 低下가 나타난 $R_{6.5}$ 에서 一時的으로 上昇하였다. 이것은 窒素固定活性이 에너지源(糖)의 供給條件에 의하여 規制될 뿐만 아니라, 固定窒素에 對한 要求성에 의하여도 左右되기 때문에 생긴 現象이라고 判斷된다. 根瘤의 非還元糖 濃度は 어느 品種에서도 $R_6 \sim R_{6.5}$ 까지는 上昇 傾向을 보인 後, R_7 에서 低下하고 있어 還元糖에서와 같은 推論이 可能하다.

引 用 文 獻

1. Allison, F. E. 1935. Carbohydrate supply as a primary factor in legume symbiosis. Soil Sci. 39:123-143.
2. Clauss, H., D. C. Mortimer and P. R. Gorham. 1964. Time-course study of translocation of products of photosynthesis in soybean plants. Plant Physiol. 39:269-273.

3. Kawai, S. and K. Kumazawa. 1982. Relationship between the nitrogen fixation and carbohydrate contents in soybeans. *Soil Sci. Plant Nutr.* 28(4): 463-472.
4. Mahon, J. D. 1979. Environmental and genotypic effects on the respiration associated with symbiotic nitrogen fixation in peas. *Plant Physiol.* 63: 892-897.
5. Minchin, F. R. and J. S. Pate. 1973. The carbon balance of a legume and the functional economy of its root nodules. *J. Exp. Bot.* 24: 259-271.
6. Minchin, F. R., J. F. Witty and J. E. Sheehy. 1982. A new technique for the measurement of the respiratory costs of symbiotic nitrogen fixation. In *the Physiology of Genetics and Nodulation of Temperature Legumes*, ed. R. D. Davies and D. G. Jones. Pitman, London.
7. Ryle, G. J. A., C. E. Powell and A. J. Gordon. 1979. The respiratory costs of nitrogen fixation in soybeans, cowpea and white clover. *J. Exp. Bot.* 30: 135-144.
8. Vernon, L. P. and S. Aronoff. 1952. Metabolism of soybean leaves. IV. Translocation from soybean leaves. *Arch Biochem. Biophys.* 36: 383-398.