

수수의 절간 신장에 미치는 지베렐린과 파이토크롬 B의 영향

李仁中* · 金吉雄* · 페이지 모건**

Effects of Gibberellin and Phytochrome B on Internode Elongation in Sorghum

In-Jung Lee, Kil-Ung Kim* and Page W. Morgan

ABSTRACT: Sorghum seedlings lacking one of the phytochromes, phyB, have elongated internode, suggesting that they may have an alteration in gibberellin physiology. To test the possibility that phyB mutations affect seedling gibberellin perception and metabolism, the responsiveness of wild-type and *phyB-1* seedlings to exogenous GA₃ was investigated. The *phyB-1* showed higher internode elongation rate than the wild type in response to lower concentrations of exogenous GA₃ application, showing that the mutation causes an increase in responsiveness to GA. However, at the higher concentrations of GA₃ application, *phyB-1* and wild-type showed similar elongation rate, implying that responsiveness to higher concentrations of GA is not controlled by phytochrome. These results suggest that, although GAs are required for internode elongation, phyB does not act primarily by changing absolute levels of GAs but rather by decreasing seedling responsiveness to GAs at lower concentrations.

Key words : Gibberellin, Phytochrome.

광수용색소의 하나인 파이토크롬은 적색광 (red light)과 원적색광(far-red light)에 의해 유도되는 식물체의 다양한 반응을 조절하는 것으로 잘 알려져 있다. 파이토크롬은 적색광을 흡수하는 Pr형과 원적색광을 흡수하는 Pfr형의 두 가지 형태로 존재하며 이들은 상호 전환된다. Pr형은 적색광을 흡수하여 Pfr형으로 전환되며 Pfr형은 원적색광을 흡수하여 Pr형으로 전환된다. 파이토크롬에 의한 식물체의 다양한 반응이 적색광에 의해 유도됨으로써 파이토크롬의 두 가지 형태 중 Pfr형이 활성형으로 알려져 있다. 광에 대한 식물체의 여러 반응 가운데 종자발아, 엽록체 발육, 유전자 조절, 세포신장, 광주기성 개화 등은

파이토크롬에 의해 조절되는 식물체의 대표적인 반응이다^{8,16}).

면역학적 또는 분광학적 연구결과에서 식물체는 적어도 두 가지 형태의 파이토크롬을 갖고 있는 것으로 나타났다⁸). Type I 파이토크롬은 황화조직(etiolated tissue)에 많이 존재하며 빛에 불안정하여 녹색 식물체에는 아주 적은 양으로 존재한다. 이와는 반대로 type II 파이토크롬은 빛에 대해 비교적 안정하며 일정한 양이 녹색식물과 황화조직에 존재한다. 식물체는 적어도 한 가지 이상의 파이토크롬을 지정하는 유전자를 함유하고 있는 것으로 알려져 있으며(*Arabidopsis*의 경우 *PhyA, B, C, D*와 *E*)⁴), 각각의 파이토크롬은 특정

* 慶北大學校 農科大學 農學科(Dept. of Agronomy, Coll. of Agric., Kyungpook Nat'l Univ., Taegu 702-701, Korea)

** 미국 텍사스 에이엠 대학교(Dept. of Soil and Crop Sci. Texas A&M Univ. College Station, TX 77843)

〈'97. 5. 20 接受〉

한 생리·생화학 반응을 유도하는 것으로 보고되고 있다^{13,16)}. 현재 빛에 의해 쉽게 파괴되는 type I은 파이토크롬 A로, 빛에 대해 비교적 안정한 type II는 파이토크롬 B, C, D 또는 E의 복합체로 간주되고 있다.

작물 또는 식물군락 내에서 식물체는 빛을 포함한 모든 외부환경에 대해 서로 경합하게 되며, 이들 중 빛에 대한 작물의 경합은 품종개량에 있어서 아주 중요한 특성 가운데 하나이다. 식물체의 녹색 잎은 대부분의 적색광(R)을 흡수하는 반면 원적색광(FR)은 반사하므로 밀식된 작물 군집내의 하위잎 뿐만 아니라 상위잎도 반사되는 높은 FR/R의 빛을 받게 된다. 식물체는 이와 같은 광질을 감지하여 타 식물체와의 빛의 경합에 보다 유리하기 위하여 지상부의 생육을 촉진시킨다. 즉 뿌리의 생장이 저하되며 길고 좁은 잎과 마디의 신장현상(shade avoidance response)을 보이게 된다. 뿐만 아니라 FR/R 비율은 식물체 잎의 형태와 두께, 기공수, 엽록소 함량, 엽록소 구조 및 광합성 효율에도 영향을 미친다⁸⁾. 이와 같은 식물체의 FR/R 비율에 대한 반응은 파이토크롬에 의해서 조절되며, 특히 높은 FR/R (낮은 R/FR ratio)조건하에서 식물체가 보이는 shade avoidance 반응은 파이토크롬 B에 의해 조절되는 것으로 잘 알려져 있다¹⁶⁾.

수수의 ma_3^R 식물체를 면역화적인 방법으로 조사한 결과 빛에 비교적 안정한 123KD의 type II 파이토크롬이 결여된 것으로 나타났으며²⁾, 최근 ma_3^R 식물체는 파이토크롬 B 유전자 활성부위에 하나의 염기 결손으로 인한 돌연변이의 결과로 불활성의 파이토크롬 B가 합성된다는 것이 밝혀졌다³⁾. *Sorghum ma_3^R*을 포함한 파이토크롬 B 변이종으로 보고된 *Arabidopsis hy3*, *cucumber lh*은 야생종과 비교하여 엽록소 함량의 감소, 정아우세, 급속한 절간신장, 조기개화 등의 shade avoidance 현상과 비슷한 특징을 나타내고 있다^{9,12,14)}.

식물의 절간신장에 관여하는 식물호르몬은 대부분이 지베렐린이며, 지베렐린의 생합성 또는 반응정도 등이 광수용색소인 파이토크롬에 의해서 조절된다는 것은 이미 잘 알려져 있는 사실이나

^{9,12)}, 이들 중 어느 단계가 파이토크롬에 의해 주로 조절되는지는 명확하지 않다. 한편 파이토크롬 B 돌연변이종인 수수의 ma_3^R 과 Brassica의 ein은 야생종과 비교해 많은 양의 지베렐린을 함유하고 있어 파이토크롬 B가 지베렐린의 생합성을 조절한다는 보고와^{1,5)}, 이와는 반대로 또 다른 파이토크롬 B 돌연변이종인 오이의 *lh*와 완두의 *lv*는 야생종과 비교해 급속한 절간신장을 보임에도 불구하고 야생종과 비슷한 지베렐린을 함유하고 있어 단지 지베렐린에 대해 반응정도를 달리 하였다는 보고가^{9,17)} 있어 지베렐린 대사에 대한 파이토크롬의 두 가지 조절 가능성을 제기하고 있다. 뿐만 아니라 대부분의 작물이 속해 있는 단자엽식물에서의 파이토크롬 B의 역할은 조사된 바가 없는 실정이다. 따라서 본 실험은 세계적으로 중요한 작물의 하나이며 단자엽식물 가운데에서 유일한 파이토크롬 B 돌연변이체로 알려진 수수 *phyB-1*과 야생종의 지베렐린에 대한 반응 정도를 검정하여 작물에서 파이토크롬 B가 어떠한 작용기구로 지베렐린에 의한 절간 신장반응을 조절하는지를 조사하였다.

材料 및 方法

본 실험은 미국 텍사스 A&M 대학 육종팀이 보유하고 있는 수수(*Sorghum bicolor* L.) 파이토크롬 B 돌연변이종 *phyB-1*(58M)과 순계 야생종(100M)을 실험재료로 사용하였다. 수수의 포트 재배를 위해 개발된 혼합토양을 사용하여 포트(직경 19cm 깊이 14cm)당 10개체씩 재배하였다¹⁾. 파종 후 4일마다 Hoagland용액을 170ml씩 공급하였고 필요시 증류수로 부족량의 수분을 공급하였다. 본 실험은 포트의 표토에서 250~300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (400~800nm)의 광도가 유지되는 생장상에서 11시간 일장(주간 31°C, 야간 21°C)조건하에서 실시하였다.

식물생육에서 GA_3 의 단일효과와 GA_3 의 작용에 관여하는 파이토크롬 B의 역할을 구명하기 위하여 야생종과 돌연변이종에 지베렐린 생합성 억제제 CCC (2-chloroethyltrimethylammonium

chloride)와 uniconazol [(E)-1-(4-chlorophenyl-4,4-dimethyl-2-(1,2,4-triazol-1-yl)-1-penten-3-ol)]로 내생 지베렐린의 생합성을 억제함과 동시에 GA₃를 처리하였다. 이들의 각 농도액(그림 및 표 참조) 50ml씩을 파종 후 5, 12 및 19일째에 토양에 관주 처리하였다.

내생 지베렐린 함량 측정을 위한 시료는 지베렐린을 처리한 후 15일된 식물체를 오후 2~3시 사이에 채취하여(light on: 08:00) 액체질소로 동결한 후 냉동건조하여 -20℃ 냉장고에 보관하면서 시료로 사용하였다. 지베렐린 추출은 냉동건조하여 마쇄한 시료에 80%와 100% MeOH을 차례로 가하여 충분히 추출한 후 추출여액을 60% MeOH용액이 되게 증류수를 가한 다음 -70℃ 냉장고에서 1시간 동안 염록소를 침전 여과하여 염록소를 제거하였다. 내부표준물질로는 25ng의 ²H₂ GA₁, ²H₂ GA₈, ²H₂ GA₁₂, ²H₂ GA₁₉, ²H₂ GA₂₀, ²H₂ GA₄₄, ²H₂ GA₅₃과 50ng의 ²H₂ GA₃을 추출하기 전에 첨가하였다. 또한 HPLC에서 각 지베렐린의 정확한 머무름 시간을 결정하여 분획화하기 위하여 [1,2-³H]GA₁과 [1,2-³H]GA₄를 추출용액에 첨가하였다. 추출여액의 pH를 2N NH₄OH를 이용해 8.0로 조정한 다음 C₁₈ column을 통과시킨 후 감압농축하였다. 농축된 잔사는 Celite/SiO₂ column(용매, formic acid로 포화된 95:5 EtOAc:Hexane)으로 통과시킨 여액을 감압 농축한 후 인산완충액(pH 8)에 녹인 다음 pH를 8.0으로 조정하고 EtOAc를 이용해 3회 분획하였다. 여액(인산완충액)에 PVPP를 가하여 1시간 동안 진탕하였다. 여과한 여액의 pH를 2.5로 조정 후 ether로 3회 분획한 후 감압 농축하였다. 농축한 잔사를 MeOH로 용해하여 0.2μm membrane filter로 여과한 후 HPLC용 분석시료로 사용하였다.

HPLC column은 μ Bondapak C₁₈(3.9×300mm)을 사용하였으며 각 GA는 1% acetic acid를 포함한 28% MeOH와 100% MeOH용액의 농도구배로 분리하였다. 유속은 분당 1.5ml로 유지하였으며 1.5ml 씩 총 50분획으로 나누었다. 각 GA의 정확한 머무름 시간은 각 분획당 소량(15μl)을 취하여 Liquid Scintillation Spec-

trometry로 ³H-GA 표준물질의 유무를 확인하여 결정하였다. 각 분획을 Savant Speedvac으로 건조한 후 동일 GA를 포함한 분획을 합하여 1ml의 reaction vial로 옮긴 후 질소가스로 건조하였다. GA 분획중 불순물을 많이 함유한 분획은 NH₂ PreSep extraction cartridge를 사용하여 GA의 불순물을 제거한 후 reaction vial로 옮겼다. 각 GA는 2차례 ethereal diazomethane으로 methyl ester를 유도한 후 질소 가스로 건조하였다. Silylation이 필요한 GA는 35μl의 pyridine과 35μl의 N-D-Bis(trimethyl silyl)-trifluoroacetamide(1% TMCS 포함)로 65℃에서 30분간 반응시킨 후 질소가스로 건조하였다. 시료는 무수 dichloromethane로 녹인 후 2μl를 15m×0.25mm(i.d.) HP-1 Capillary Column이 장착된 GC-MS에 주입하였다. 5970B Mass Selective Detector (Hewlett-Packard)가 부착된 GC (Model 5890m Hewlett-Packard)를 사용하였으며 Data는 HP5970C Chemstation (Hewlett-Packard)을 사용하여 처리하였다. 정성과 정량 분석을 위해 hydrocarbon standard를 이용해 KRI를 구하였으며, 각 GA와 [²H₂]GA ISTD의 3개 주요 ion mass를 비교하여 정량하였다¹¹⁾.

結果 및 考察

벼와 옥수수수를 포함한 대부분 작물의 절간신장에는 식물호르몬 지베렐린이 크게 관여하는 것으로 알려져 있으며^{10,18)}, 이 과정에서 파이토크롬은 지베렐린의 생합성 또는 반응정도를 조절하는 것으로 추정하고 있으나 그 정확한 조절기작은 불분명하다. 따라서 파이토크롬 B 돌연변이종과 야생종 간의 지베렐린에 대한 반응 정도차가 있는지를 조사한 결과는 그림 1과 같다. 무처리인 경우 수수의 파이토크롬 B 돌연변이종인 *phyB-1*은 다른 식물의 파이토크롬 B 변이체와 유사한 급속한 초기 성장을 나타내어 야생종보다 1.5배 정도의 초장 신장과 2배 정도의 간장의 증가를 보였다. 지베렐린 처리시 변이종도 야생종과 마찬가지로 지베렐린에 반응하여 절간신장 효과를 나타내어

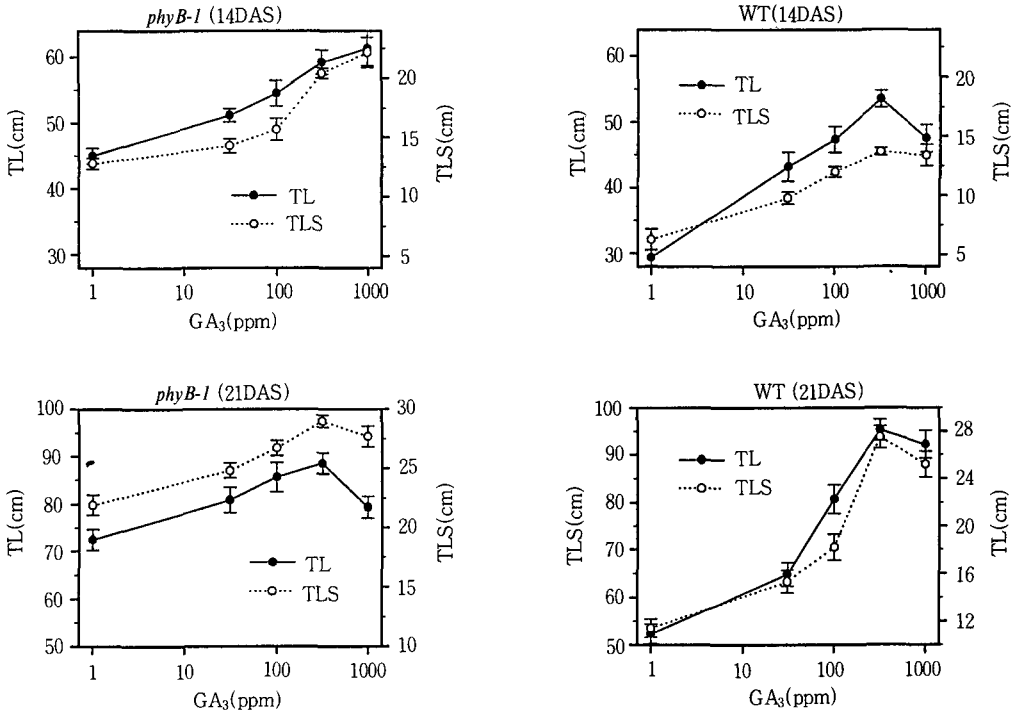


Fig. 1. Comparison of the effect of GA₃ on plant growth of wild-type and *phyB-1* sorghum seedlings at 14 and 21 days after seeding (DAS). Concentrations are given in ppm. TL; Height to tip of tallest leaf, TLS; Height to the tallest leaf sheath.

*phyB-1*가 지베렐린 무반응 돌연변이체가 아님을 보여 주었다. 그러나 지베렐린 농도에 따른 반응의 양상을 비교한 결과 이들은 지베렐린에 대해 다소 상이한 반응 경향을 보였다. 지베렐린 처리시 야생종이 파이토크롬 B 변이종보다 민감하게 반응하여 초장 및 간장의 급속한 신장증가를 보인 반면 파이토크롬 B 변이종은 다소 완만함을 보였다. 지베렐린 316ppm 처리시 이들 변이종과 야생종 모두 최고의 신장을 보임과 동시에 초장과 간장의 길이도 비슷하여 이들 변이종과 야생종의 지베렐린에 대한 반응의 포화도가 동일함을 의미하였다. 반면 316ppm 이상의 고농도 지베렐린은 오히려 절간 신장을 억제하는 경향을 보였다. 만약 이들 간에 지베렐린에 대한 흡수 정도가 동일하여 비슷한 양의 지베렐린을 함유하였다 가정할 경우 고농도의 지베렐린에 의한 절간 신장효과는 파이토크롬 B에 의존하지 않음을 의미하였다. 이와 같은 결과는 Reed et al.¹²⁾이 보고한 쌍자엽

식물 *Arabidopsis*의 *phyB* 돌연변이종은 조사한 모든 농도에서 야생종보다 지베렐린에 대해 민감하게 반응하여 높은 절간신장을 보였다는 결과와는 다소 상이한 경향이였다. 반면 낮은 농도의 지베렐린 처리에서는 변이종의 초장, 특히 절간장이 야생종보다 훨씬 많이 신장되어 낮은 농도에서 절간 신장현상은 파이토크롬 B를 통한 지베렐린의 절간신장 반응성 정도의 조절에 의해 결정된다는 것을 시사하였다.

수수의 돌연변이종과 야생종간의 초장 및 절간신장 정도와 내생 지베렐린과의 상호관계를 규명하기 위하여 지베렐린 처리와 무처리시의 내생 지베렐린 함량을 GC-MS로 조사하였다(표 1). 무처리시 돌연변이종은 야생종보다 내생 지베렐린 가운데 GA₁₂와 GA₂₀ 및 GA₁을 많이 함유한 반면 적은 양의 GA₅₃과 GA₁₉를 함유하고 있었다. 절간신장에 주로 관여하는 GA는 GA₁로 알려져 있으며 변이종이 야생종보다 다소 많은 양의 GA₁을

Table 1. Effect of exogenous GA₃ on endogenous GAs levels in wild-type and *phyB-1* sorghum seedlings. GA levels were measured by GC-MS-SIM. Data are the means of three replicate samples

Treatment	Genotype	GA ₁₂	GA ₅₃	GA ₁₉	GA ₂₀	GA ₁	GA ₈	GA ₃
	ng /g D.W.....						
Control	WT	13.2	59.1	134.2	12.3	9.8	4.2	tr ¹⁾
	<i>phyB-1</i>	17.5	30.2	89.6	20.2	15.5	4.7	tr
GA 31ppm	WT	6.1	46.4	80.3	10.7	59.5	10.7	120.7
	<i>phyB-1</i>	9.3	24.2	55.5	17.2	56.3	11.4	108.6
GA 100ppm	WT	6.9	44.7	74.6	11.3	101.4	16.4	220.6
	<i>phyB-1</i>	10.9	20.8	56.3	14.5	92.7	15.3	289.3
GA 316ppm	WT	6.3	30.3	50.6	8.9	174.3	20.3	343.7
	<i>phyB-1</i>	8.9	14.2	39.8	10.3	169.3	18.9	364.3

¹⁾ tr: peaks too small for accurate intergration.

함유하고 있어 그 결과 큰 절간신장을 나타내는 것으로 해석할 수 있으나 실제로 이들 변이종과 야생종은 지베렐린 함량의 일중변화(diurnal rhythm)현상을 보여⁶⁾ 본 실험에서와 같은 하루중 단 한번의 시료 채취로는 이들 두 종 가운데 어느 종의 평균 지베렐린 함량이 높다고 단정하기는 어려운 실정이다. GA₃를 처리한 후 내생 지베렐린 함량을 조사한 결과(표 1) GA₁₂, GA₅₃, GA₁₉, GA₂₀은 무처리에 비해 감소한 반면 GA₁, GA₈,

GA₃은 크게 증가하였다. GA₃의 처리 농도가 증가할 수록 GA₁의 함량은 증가하였으나 식물체내의 GA₁ 함량 증가율과 초장 또는 절간장의 증가율은 비례하지 않았다. 또한 GA₃ 처리에 따른 변이종과 야생종간의 GA₁과 GA₃ 함량 차이는 인정되지 않아 이들이 보이는 절간장 차이는 지베렐린의 반응 정도의 차이에 의한 것임을 시사하였다. 수수의 지베렐린 생합성은 벼를 포함한 많은 고등 식물과 유사한 13-hydroxylation경로(GA₁₂,→

Table 2. Plant growth of wild-type and *phyB-1* sorghum seedlings in response to exogenous GA₃, CCC and combinations of GA₃ and CCC

Treatments ¹⁾	TL(cm)				TLS(cm)			
	14DAS		21DAS		14DAS		21DAS	
	<i>PhyB-1</i>	WT	<i>PhyB-1</i>	WT	<i>PhyB-1</i>	WT	<i>PhyB-1</i>	WT
Control	42.8	31.6	72.9	52.9	12.4	6.9	19.9	12.1
CCC10	41.6	29.9	71.8	51.9	11.4	6.1	18.9	10.7
CCC100	36.3	27.4	59.2	41.6	9.6	4.1	13.3	6.3
CCC 1000	28.5	21.1	48.8	30.8	6.9	4.1	13.3	6.3
GA 31	50.5	44.1	80.2	62.7	14.4	10.2	24.5	14.5
GA 31 + CCC 10	50.4	43.8	79.7	62.1	15.1	10.0	23.4	14.9
GA 31 + CCC 100	50.7	41.6	76.3	61.7	14.2	9.1	22.3	14.1
GA 31 + CCC 1000	45.4	43.7	66.5	63.6	12.5	9.7	15.9	13.6
GA 316	47.1	47.1	75.1	74.5	15.6	12.7	21.9	20.2
GA 316 + CCC 10	51.3	47.2	82.5	78.9	15.1	12.9	29.5	20.8
GA 316 + CCC 100	46.7	47.4	83.6	81.8	14.7	13.2	29.2	20.2
GA 316 + CCC 1000	51.2	47.0	78.7	76.1	15.1	12.6	25.1	20.8

¹⁾ Treatment concentrations are given in ppm

Table 3. Plant growth of wild-type and *phyB-1* sorghum seedlings in response to exogenous GA₃, uniconazol and combinations of GA₃ and uniconazol

Treatments ¹⁾	TL(cm)				TLS(cm)			
	14DAS		21DAS		14DAS		21DAS	
	<i>PhyB-1</i>	WT	<i>PhyB-1</i>	WT	<i>PhyB-1</i>	WT	<i>PhyB-1</i>	WT
Control	42.5	30.1	72.9	54.1	12.3	6.9	19.9	11.6
Uni 1	29.4	23.1	37.5	25.4	5.7	3.8	7.0	3.9
Uni 3	22.2	16.2	25.5	20.1	3.9	2.5	4.1	2.7
Uni 10	16.7	14.4	16.1	13.2	3.1	2.0	3.8	2.4
GA 31	50.5	44.2	80.2	66.7	14.4	10.4	24.5	15.3
GA 31 + Uni 1	48.9	39.6	72.2	56.6	13.4	8.7	17.8	11.6
GA 31 + Uni 3	45.7	41.0	65.6	55.1	10.9	7.4	13.8	9.1
GA 316	47.1	48.0	65.1	79.3	15.6	13.1	18.8	21.6
GA 316 + Uni 1	49.5	48.7	77.6	88.8	15.3	13.5	23.1	21.9
GA 316 + Uni 3	52.5	47.8	85.7	76.1	15.5	12.2	26.7	17.1
GA 316 + Uni 10	49.4	46.2	83.5	75.6	14.5	11.2	29.2	17.3

¹⁾ Treatment concentrations are given in ppm.

GA₅₃ → GA₁₉ → GA₂₀ → GA₁ → GA₁로 생합성이^{1,18)} 되며 GA₃ 처리에 의해 증가된 GA₁은 전구체 지베렐린의 합성을 feed back inhibition하는 것으로 추정된다. 많은 실험에서 지베렐린 처리의 대부분은 손쉽게 구할 수 있는 GA₃를 사용하여 수행되어 왔으나 아직까지 식물체가 GA₃ → GA₁으로 변환시킨다는 보고는 없으므로 GA₃ 처리에 의한 GA₁ 증가는 토양 관주 처리한 GA₃가 토양 미생물에 의해서 GA₁으로 변환되어 흡수되었거나 GA₃ 표품에 포함되어 있는 GA₁이 흡수된 것으로 추정된다.

지베렐린 생합성억제제인 CCC와 uniconazol은 이들 생합성경로의 *ent*-kaurene synthetase와 *ent*-kaurene oxidase를 각각 억제하는 것으로 알려져 있으며^{7,11)}, 특히 uniconazol은 아주 낮은 농도(3ppm)에서 지베렐린의 생합성을 효과적으로 억제하였다. 표 2와 3은 식물생장 억제제를 처리하여 내생 지베렐린의 합성을 완전히 억제한 후 GA₃만을 외부에서 공급하여 단자엽식물인 수수의 절간 신장이 GA₃만으로 가능한지의 여부와 만약 가능하다면 GA₃에 의한 절간신장 효과에 파이토크롬 B가 직접 또는 간접적으로 관여하는지를 조사한 것으로 수수의 절간 신장은 GA₃만으로 완전히 회복되었다. CCC와 uniconazol에 의한 변

이종과 야생종간의 생장억제 경향은 유사하였으며, 특히 uniconazol 10ppm에서 이들의 초장은 거의 비슷하였다. 이는 내생 지베렐린이 거의 없는 상태에서 파이토크롬 B는 절간 신장 효과를 나타내지 못한다는 것을 의미하여 파이토크롬에 의한 절간신장현상은 지베렐린을 통하여 이루어지며, 파이토크롬이 지베렐린의 반응 정도에 관여함을 입증하였다. CCC, uniconazol 및 GA₃을 동시에 공급하였을 때 수수의 생육이 GA₃ 단독 처리와 거의 비슷하여 외부에서 공급된 GA₃만으로 수수의 생육이 완전히 회복됨을 나타내었다. GA₃ 단독처리와 마찬가지로 지베렐린 생합성억제제와 GA₃의 혼합처리시에서도 파이토크롬 B 돌연변이종의 절간 신장이 야생종보다 현저하여 GA₃에 의한 절간신장 효과에 파이토크롬 B가 관여함을 보였다.

이상의 결과는 작물의 육종, 특히 내도복성 품종 육성시 고려되어야 할 중요한 사항의 하나인 작물의 절간신장은 파이토크롬 B에 의해 조절되며, 식물체내의 파이토크롬량의 조절 또는 파이토크롬유전자의 구조변화를 통한 내도복성 품종육성의 가능성을 제시하였다. 그러나 파이토크롬은 지베렐린에 의한 식물체의 절간신장 조절 이외의 많은 다른 생리 생화학 반응에도 관여함으로써 이

로 인한 변화도 고려하여야 할 것이다. 따라서 절간신장에 직접 관여하는 지베렐린을 조절하는 것이 보다 효과적일 것으로 사료된다.

摘 要

1. 낮은 농도의 지베렐린 처리에서는 돌연변이종의 절간장이 야생종보다 훨씬 많이 신장되어 지베렐린에 의한 절간 신장현상은 파이토크롬 B를 통하여 이루어짐을 보였다.
2. 고농도의 GA처리시 이들간의 초장 및 절간장의 차이는 나타나지 않아 고농도의 지베렐린에 의한 절간신장효과는 파이토크롬 B에 의존하지 않았다.
3. GA₃ 처리 후 내생 지베렐린의 함량을 조사한 결과 파이토크롬 B 변이종과 야생종간에는 큰 차이를 보이지 않음에도 불구하고 절간 신장률은 변이종이 야생종보다 현저하여 파이토크롬 B가 지베렐린의 반응 정도를 조절함을 입증하였다.
4. GA 생합성 억제제에 의한 내생 지베렐린의 합성이 억제된 경우 파이토크롬 B 변이종과 야생종간의 절간신장은 차이를 보이지 않아 파이토크롬의 절간신장효과는 지베렐린을 통해 일어남을 알 수 있었다.

引用文獻

1. Beall F.D, Morgan P.W, Mander L.N, Miller F.R and Babb K.H. 1991. Genetic regulation of development in *Sorghum bicolor*. V. The *ma₃^R* allele results in gibberellin enrichment. *Plant Physiol.* 95: 116-125.
2. Childs K.L, Cordonnier-Pratt M.M, Pratt L.H and Morgan P.W. 1992. Genetic regulation of development in *Sorghum bicolor*. VII. *ma₃^R* flowering mutant lacks a phytochrome that predominates in green tissue. *Plant Physiol.* 99: 765-770.
3. Childs K.L, Miller F.R, Cordonnier-Pratt M.M, Pratt L.H, Morgan P.W and Mullet J.E. 1997. The *Sorghum bicolor* photoperiod sensitive gene, *Ma₃*, encodes a phytochrome B. *Plant Physiol.* 113: 611-619.
4. Clack T, Mathews S and Sharrock R.A. 1994. The phytochrome gene apoprotein family in *Arabidopsis* is encoded by five genes: The sequences and expression of *PhyD* and *PhyE*. *Plant Mol. Biol.* 25: 413-427.
5. Devlin P.F, Rood S.B, Sormers D.E, Quail P.H and Whitelam G.C. 1992. Photophysiology of the elongated internode (*ein*) mutant of *Brassica rapa*. *ein* mutant lacks a detectable phytochrome B-like polypeptide. *Plant Physiol.* 100: 1442-1447.
6. Foster K.R and Morgan P.W. 1995. Genetic regulation of development in *Sorghum bicolor*. IX. The *ma₃^R* allele disrupts diurnal control of gibberellin biosynthesis. *Plant Physiol.* 108: 337-343.
7. Grossmann K. 1992. Progress in plant growth regulation, Kluwer Academic Publ, Dordrecht, The Netherlands, pp. 788-797.
8. Kendrick R.E and Kronenberg G.H.M. 1994. Photomorphogenesis in plants. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands
9. Lopez-Juez E, Kobayashi M, Sakurai A, Kamiya Y and Kendrick R.E. 1995. Phytochrome, gibberellin, and hypocotyl growth. A study using the cucumber (*Cucumis sativus* L.) long hypocotyl mutant. *Plant Physiol.* 107: 131-140.
10. Phinney B.O. 1984. The biosynthesis and metabolism of plant hormones. Cambri-

- dge University Press, Cambridge, pp. 17-41.
11. Rademacher W. 1989. Target sites for herbicide action, CRC Press, Boca Raton, FL, pp 127-145.
 12. Reed J.W, Foster K.R, Morgan P.W and Chory J. 1996. Phytochrome B affects responsiveness to gibberellins in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 112: 337-342.
 13. _____, Nagatani A, Elich T.D, Fagan M and Chory J. 1994. Phytochrome A and phytochrome B have overlapping but distinct functions in *Arabidopsis* development. *Plant Physiol.* 104: 1139-1149.
 14. _____, Nagpal P, Poole D.S, Furuya M and Chory J. 1993. Mutations in the gene for the red/far red light receptor phytochrome B alter cell elongation and physiological responses throughout *Arabidopsis* development. *Plant Cell* 5:147-157.
 15. Robson P.R.H, Whitelam G.A and Smith H. 1993. Selected components of the shade-avoidance syndrome are displayed in a normal manner in mutants of *Arabidopsis thaliana* and *Brassica rapa* deficient in phytochrome B. *Plant Physiol.* 102: 1179-1184.
 16. Smith H. 1995. Physiological and ecological function within the phytochrome family. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 46: 289-315.
 17. Weller J.L, Ross J.J and Reid J.B. 1994. Gibberellins and phytochrome regulation of stem elongation in pea. *Planta* 192: 489-496.
 18. Zeevaart J.A.D, Gage D.A and Talon M. 1993. Gibberellin A₁ is required for stem elongation in spinach. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90: 7401-7405.