

# 환경변이에 대한 작물의 광합성반응

강 기 경

농촌진흥청 농업기술연구소

## 서론

식물의 생장은 끊임없이 변하는 환경과의 상호작용을 통하여 변화하는 데, 식물 종 혹은 품종이 가지는 고유한 유전적인 특성에 따라 환경에 대한 반응이 다르게 나타나는 것은 물론이다. 특히 광합성에는 다수의 요인이 관련되어 있을 뿐만 아니라, 이들 관련요인들이 광합성 시스템내에서 복잡하게 연관되어 있고, 또한 이 시스템을 구성하는 요소들이 환경에 반응하여 광합성에 조절하는 메카니즘이 복잡하게 연관되어 있기 때문에, 광합성에 있어서 그 유전적인 능력을 평가하는 것은 단순치 않다.

식물의 CO<sub>2</sub> 고정능력을 향상시키기 위해서는, 우선 어느 일정한 환경조건하에서 광합성에 제한적인 요인을 결정하고, 이러한 요인을 육종이나 생물공학적인 방법을 통하여 개선함으로써 가능해질 것이라고 믿어진다. 그러나 어느 한 요인을 개선한다 할지라도 광합성 전체 시스템속에서의 생리적 변화, 다른 요인들과의 상호관련성 및 그 시스템내에서의 CO<sub>2</sub> flux의 조절메카니즘에 관한 정확한 이해가 없다면, 광합성을 향상시키려는 노력은 무위로 끝날 가능성이 많다고 생각된다.

광합성에 제한적인 요인을 찾는 것은 매우 어려운 문제인 데, 이는 광합성에 관련된 요인이 많고, 이들 개개의 요인들에 대한 효소학적 특성에 관한 직접적인 연구나 전체 광합성 시스템의 맥락에서의 시스템조절에 관한 연구없이 어느 한 요소가 CO<sub>2</sub> flux를 제한하는 정도를 파악하기 어렵기 때문이다.

광합성에 관련된 요인으로서의 잎의 기공저항, 잎의 해부학적 특성 등과 같은 생태적인 특성과 생리적 혹은 생화학적인 특성으로 구분해서 생각해 볼 수 있는데, 실제 CO<sub>2</sub>를 고정하는 데 직접적으로 관련된 RuBisCO의 *in vivo* 활성을 CO<sub>2</sub> 고정속도를 측정된 결과로 표시하였을 때, RuBisCO의 작용을 기준으로 하여 광합성의 제한요인이 기질(CO<sub>2</sub>, RuBP)의 부족에 기인하는 것인지, RuBisCO의 활성부족 혹은 전자전달시스템 제어에 의한 화학에너지의 부족에 기인하는 가를 파악할

수 있다고 생각한다. 또한 환경조건을 변화시켰을 때, 식물체의 대사작용이 새로운 평형상태로 도달하는 과정에서 대사과정이 변화하게 되는데, 환경요인이 무엇인가에 따라 대사과정중 변화하는 양상이 다르게 나타날 것이라고 생각한다. 이와 같이 환경조건이 달라짐에 따라 광합성 시스템내에서 CO<sub>2</sub> flux를 조절하는 요인이 달라질 수 있다는 가정하에서, 단계적으로 환경조건을 조절하면서 CO<sub>2</sub> 흡수에서의 변화를 관찰하고, CO<sub>2</sub> 고정의 첫 관문에서 작용하는 RuBisCO의 활성 및 그들 사이의 상호관계를 살펴보면, CO<sub>2</sub> 고정에 제한적인 요인의 범주를 규정할 수 있는데, 이는 CO<sub>2</sub> 고정에 대한 생화학적 model을 설정하고 검증하는 과정에서 이러한 점을 인식할 수 있다(Farquhar *et al.*, 1980; Woodrow and Berry, 1988).

따라서 본 연구에서는 일차적으로 환경변이에 대한 광합성반응 및 RuBisCO 활성을 관찰하고, 이들 간의 상호관계로서 CO<sub>2</sub> 고정에 제한적 요인을 검토하며, 또한 이들 요인이 다른 요인과 어떠한 관계를 가지는가를 고찰함으로써, 광합성 시스템내에서 보다 직접적으로 CO<sub>2</sub> flux를 조절하는 요인을 결정하는 데 도움이 되고자 실시하였다.

# 본 론

## 1. 광

콩에 있어서 자연광을 차광하여 광도를 조절한 후 식물체를 1~2시간 순화시킨 후 CO<sub>2</sub> 고정속도를 측정하고, 그 측정값에 대하여 RuBisCO 활성 및 엽록소 함량 등을 조사하였다.

### (1) 순동화율(Net Assimilation Rate)

광도에 따른 CO<sub>2</sub> 고정반응을 살펴보면(Fig. 1a, 1b), 광도가 약 100  $\mu\text{E m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ (PAR)이하일 경우에는 순동화율이 0 이하로 떨어져, 실제 고정되는 CO<sub>2</sub>의 양보다 상대적으로 호흡으로 인한 CO<sub>2</sub> 손실이 많다는 것을 알 수 있다. 1100  $\mu\text{E m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ 이상의 광도에서는 순동화율이 더 이상 증가하는 않는 level-off상태를 이루고 있는 데, 이는 콩의 광포화점이 대체로 1100  $\mu\text{E m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ 인 것과 일치하고 있다(Campbell et al., 1988).

정상적인 CO<sub>2</sub> 농도조건, 온도조건하에서 식물체가 광포화상태를 이룬다는 것은 CO<sub>2</sub> 고정에 있어서 광에너지에 의한 제한은 없다고 볼 수 있는 데, 광포화점 이상의 광도에서 개개엽의 CO<sub>2</sub> 고정에 있어서 상당히 큰 변이를 보이고 있는데, 이는 광합성 측정에 있어서 밀폐된 동화상자를 이용한 결과, 광합성 측정시에 광도가 센 상태에서 동화상자내의 엽온상승이 수반되어, 온도상승이 상대적으로 세포내의 호흡을 상승시켜 순동화율을 저하시킨다고 생각된다. 광포화점 이상의 광도에서 엽온에 따른 순동화율의 변화를 관찰한 결과(Fig. 2), 엽온이 상승할 수록 순동화율이 떨어진다는 것을 알 수 있었다. 특히 잎이 노화된 상태에서는 이러한 효과가 두드러짐을 볼 수 있는데, 잎의 노화상태를 엽록소함량을 기준으로 하여, 잎의 노화도와 순동화율을 비교하였을 때, 그림 3에서 보는 바와 같이 잎의 노화도에 따라 순동화율이 현저히 떨어지는 것을 관찰할 수 있었다. 잎이 노화되었을 경우에는 광에너지가 충분하다 할지라도 광에너지의 화학에너지로의 전달되는 시스템의 약화 및 잎세포내의 효소의 함량 혹은 활성이 떨어져

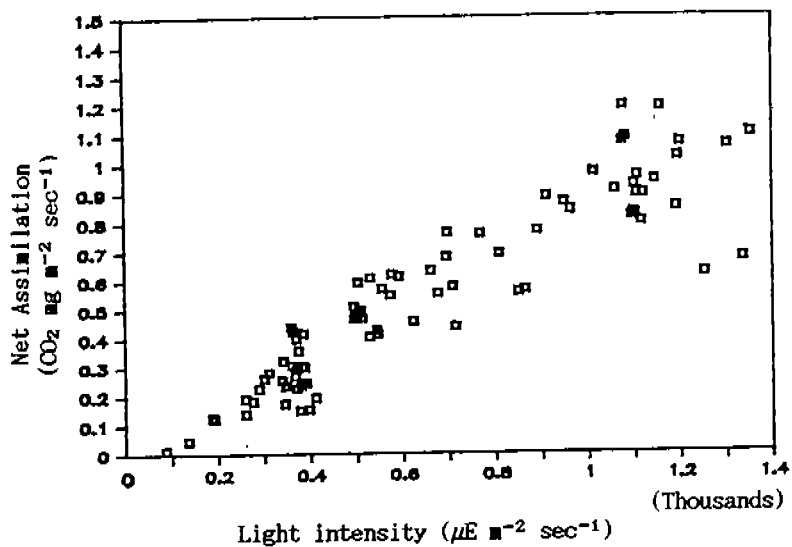


Fig. 1a. The light response CO<sub>2</sub> fixation in soybean var. Hwangkeum.

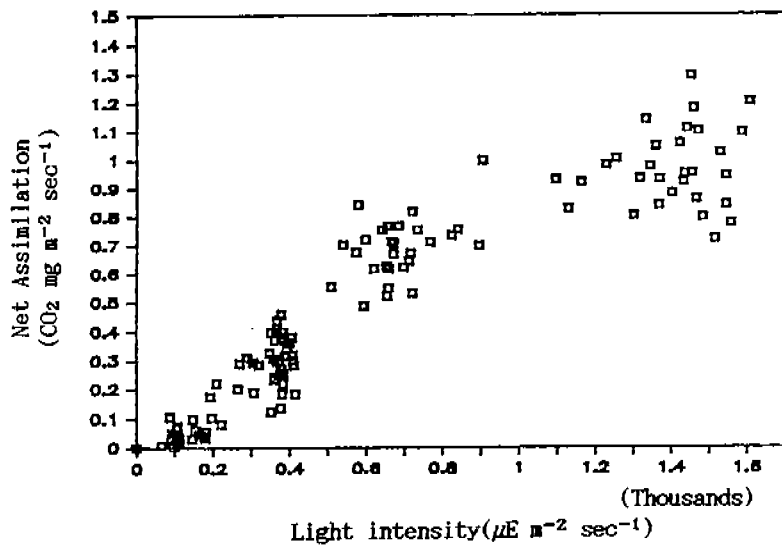


Fig. 1b. The light response CO<sub>2</sub> fixation in soybean var. Paldal.

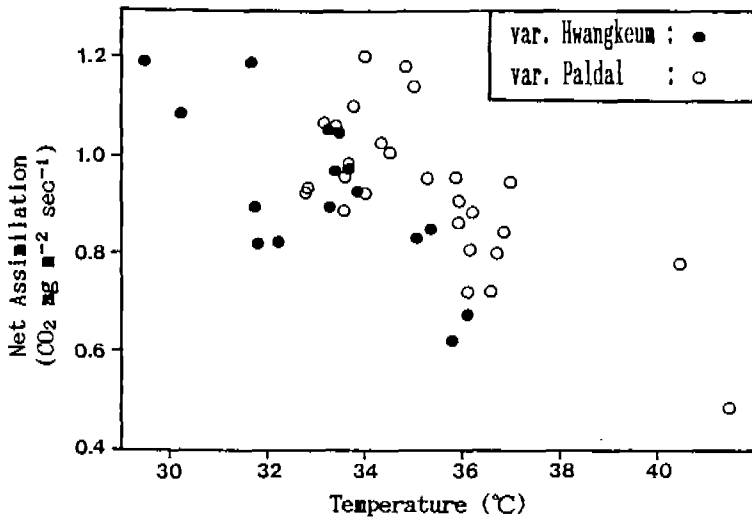


Fig. 2. Changes in net assimilation rate depending on temperature in soybean plant under the high light intensity ( $>1100 \mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$ ).

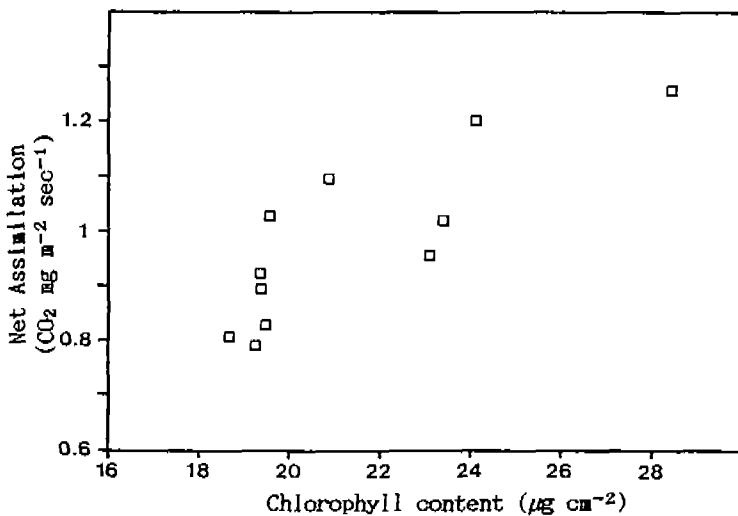


Fig. 3. The relationships between net assimilation rate and chlorophyll content of soybean leaves under the high light intensity ( $>1100 \mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$ ).

CO<sub>2</sub> 고정능이 저하될 것으로 생각되지만, 고온조건에서는 상대적으로 호흡의 상승으로 인하여 순동화율이 저하된다고 생각된다.

## (2) RuBisCO 활성

차광정도를 달리하여 1~2시간 순화시킨 후, 잎을 채취하여 즉시 액체질소를 이용하여 killing한 후, RuBisCO 활성을 측정하였는데, 그림 4에서 보는 바와 같이 어느 정도 변이는 있지만, 광도가 높은 상태의 잎에서 분리한 RuBisCO의 *in vivo* 활성이 증가한다(Perchorowicz and Jensen, 1983; Vu et al., 1984; Brooks et al., 1988; Kobza and Seemann, 1989a)는 최근의 연구결과와 일치하고 있으나, 콩에서 정확히 어떠한 메카니즘에 의해서 RuBisCO의 *in vivo* 활성이 조절되는가에 대해서는 앞으로 좀 더 연구되어야 할 것이다.

## (3) RuBisCO 활성과 순동화율과의 관계

광도를 달리하였을 때 측정된 순동화율과 *in vitro* RuBisCO 활성과의 관계를 살펴보면, RuBisCO 활성이 높을 수록 순동화율이 높은 것으로 나타났다(Fig. 5). 이는 광도가 *in vivo* RuBisCO 활성에 영향을 주어 CO<sub>2</sub> 고정에 영향을 미치는 것으로 생각된다. 광이 RuBisCO의 *in vivo* 활성을 조절하는 메카니즘이 존재한다는 사실(Vu et al., 1984; Brooks et al., 1988; Kobza and Seemann, 1989b)과 또한 광계를 통한 전자전달에 의한 stroma내의 pH와 Mg<sup>2+</sup>이온농도의 상승으로 인하여 엽록체내의 효소활성이 증가(Migniac-Maslow and Champigny, 1974; Usuda et al., 1985)한다는 사실에 비추어 볼 때, 광포화점이하에서 광도가 증가함에 따라 광합성이 증가하는 것은 엽록체내 효소활성의 증가에 의한 것임이 분명하다. 또한, Wong et al.(1985)에 의하면 광도가 증가함에 따라 잎의 기공저항, 엽육세포 저항(mesophyll resistance)이 감소한다고 하여, 광포화점이하의 광도에서 광도가 증가함에 따라 광합성이 증가하는 것은 효소의 활성뿐만 아니라, RuBisCO의 기질로서 stroma로 CO<sub>2</sub>의 공급도 연관이 있다고 생각된다. 그러나, 광포화점 이상의 광도에서 CO<sub>2</sub> 고정이 정체되는 것은 RuBisCO *in vivo* 활성에 의한 것이라기보다는 기질로서 CO<sub>2</sub>의 공급이나 RuBP의 재순환(re-cycling)의 한계로 생각된다.

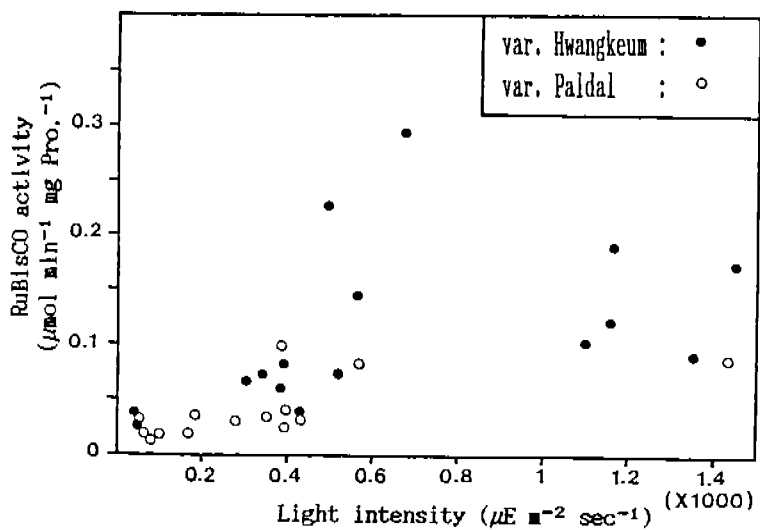


Fig. 4. Changes in *in vitro* activity of RuBisCO isolated from soybean leaves under the different light intensities.

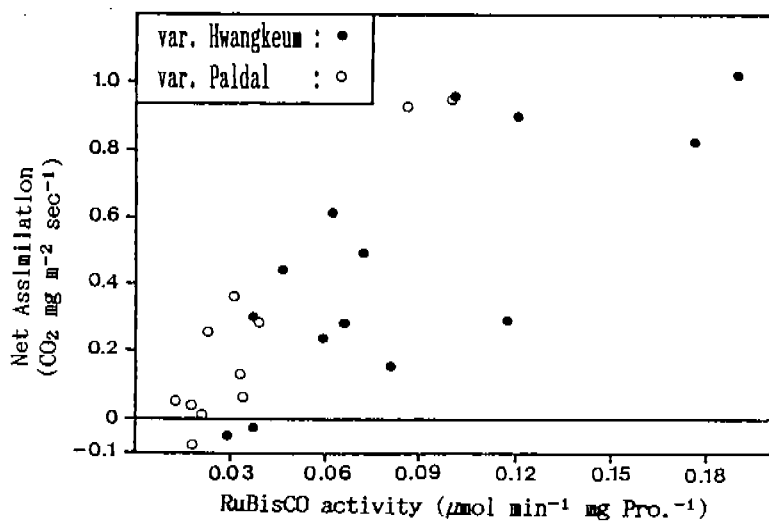


Fig. 5. The relationships between RuBisCO activity and net assimilation rate of soybean leaves measured under the different light intensities.



## 2. 온도

온도가 광합성에 미치는 효과는 대사과정중에 관여하는 효소의 활성증가에 의한 것으로 생각된다. 온도조건을 달리하여 순동화율, 암호흡율의 변화를 살펴 보고, 이들의 변화와 RuBisCO의 작용간에 어떻게 연관성이 있는 가를 살펴보기 위해서 주어진 온도(15~35°C)에서 식물체를 약 1시간 정도 순화시킨 후 CO<sub>2</sub> 고정속도와 RuBisCO의 *in vitro* 활성을 조사하였다.

### (1) 순동화율, 광호흡율, 암호흡율

벼에 있어서 온도에 따른 CO<sub>2</sub> 고정반응을 살펴보면, 순동화율은 15~20°C에서 최대를 이루는 데, 그 이상의 온도에서는 순동화율이 감소하는 것으로 나타났다(Fig. 6a, 6b). 대부분의 C<sub>3</sub>식물의 경우 최대순동화율은 20~25°C에서 나타난다고 하였던 데(Edwards and Walker, 1983), 본 실험에서는 비교적 낮은 온도에서 최대순동화율을 보이는 것은 광도와 밀접한 관계가 있다고 보여진다. 여기서 광합성을 측정할 조건은 광도가 약 400  $\mu\text{E m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ (PAR)로서, 이는 벼의 경우 광포화점이하로서 광량이 부족한 조건이라고 판단된다. 온도가 상승하면 세포내 효소들의 활성은 증가하는 데 반하여, 광도가 낮을 경우에는 CO<sub>2</sub> 고정에 필요한 에너지의 부족으로 인하여 최대광합성을 이룰 수 없게 되는데, 이는 양지식물의 경우 광도가 증가함에 따라 최대순동화율을 보이는 온도가 상승한다는 사실(Campbell et al., 1986)에 비추어 짐작할 수 있다. 또한 고온약광하에서 순동화율이 떨어지는 것은, 30°C이상에서는 급격히 암호흡율이 상승하는 실험결과로 보아 알 수 있다. 한편, 온도증가에 따른 총광합성율을 보면(Fig. 6a, 6b), 25~30°C까지는 총광합성율(순동화율 + 호흡율)이 증가하나, 그 이상의 온도에서는 오히려 떨어지는 데, 이는 고온하에서는 기공저항이 증가하여 가스의 교환이 저해된다고 하는 실험결과(Ku et al., 1977)에 비추어 볼 때, 광합성 시스템의 활성 저하라기보다는 잎 기공저항의 증가로 인한 CO<sub>2</sub>의 공급이 제한되어 광합성이 제한될 수 있다고 생각된다.

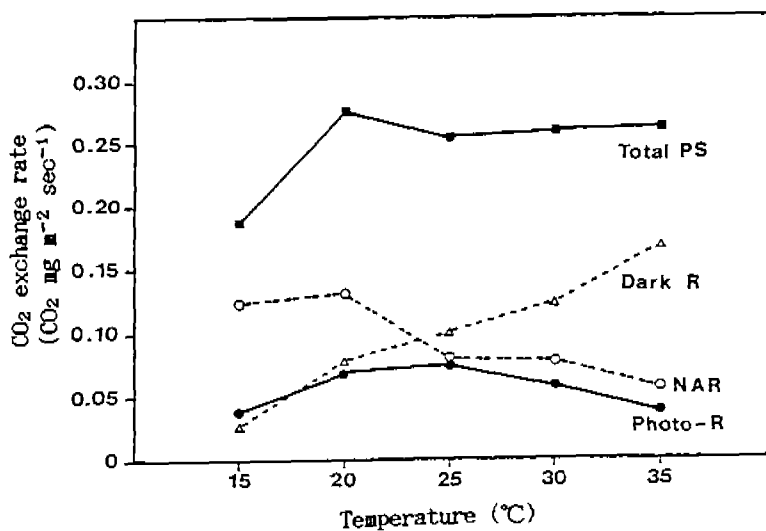


Fig. 6a. Changes in CO<sub>2</sub> exchange rate in rice var. Milyang 23 depending on temperature.

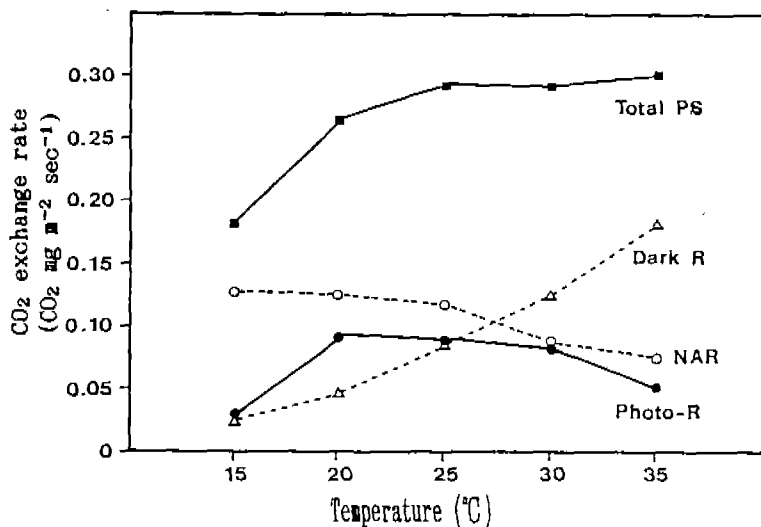


Fig. 6b. Changes in CO<sub>2</sub> exchange rate in rice var. Kiho-beyo.

온도변화에 따른 광호흡율을 보면, 25°C까지는 광호흡율이 증가하나, 그 이상의 온도에서는 감소하는 데, 이는 광호흡이 단순히 RuBisCO에 의한 RuBP의 산화(oxygenation)로 인한 결과로 본다면, RuBisCO의 CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>에 대한 상대적 친화력의 변화에 기인하는 것으로 추측된다. 물리적으로 온도가 상승함에 따라 용액에 용존되는 [O<sub>2</sub>]/[CO<sub>2</sub>]의 비율이 증가한다는 사실(Edwards and Walker, 1983)에 비추어 볼 때, 온도가 상승하면 광호흡의 상대적비율이 증가해야 되지만, 위의 결과와 비교해 볼때, RuBisCO의 O<sub>2</sub>에 대한 친화력의 변화가 상대적으로 중요하다고 생각되나, 이에 대해서는 추후 검토가 요구된다.

## (2) RuBisCO 활성

벼 성숙기(유수형성기)에 광포화점 이상의 자연광조건하에서 채취한 잎에서 추출한 RuBisCO의 온도에 따른 활성변화는 그림 7에서 보는 바와 같이, 온도상승에 따라 급격히 *in vitro* 활성이 증가한 것으로 나타났다. 고온하에서 RuBisCO 활성이 급격히 상승하는 데 비해, CO<sub>2</sub> 고정속도가 그다지 높지 않는 것은 *in vitro* RuBisCO 활성과 실제 세포내에서의 *in vivo* 활성과는 크게 차이가 있음을 알 수 있다.

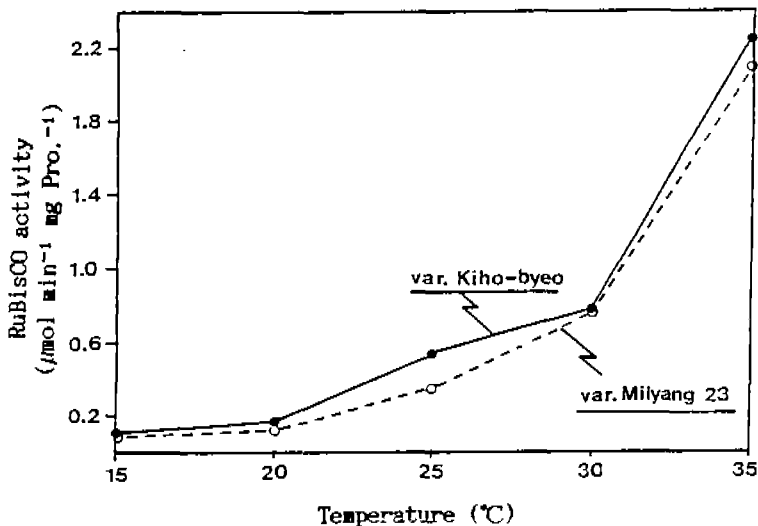


Fig. 7. Changes in *in vitro* activity of RuBisCO isolated rice leaves.

### (3) 광합성과 RuBisCO 활성과의 관계

온도는 순동화율을 이루는 요소중 압호흡에 크게 영향하기 때문에 실제 RuBisCO에 의한 CO<sub>2</sub> 고정율은 순동화율에 호흡으로 인한 CO<sub>2</sub> 손실을 계상해 주어야 한다. 단 여기서의 주간 압호흡율은 직접 측정하기 어렵기때문에 야간에 측정한 호흡과 동일하다는 가정하에서 이루어졌다. 그림 8에서 보는 바와 같이 온도상승에 의해 RuBisCO 활성이 증가함에 따라 오히려 순동화율이 낮아지는 것은 온도상승에 의해 RuBisCO에 의한 CO<sub>2</sub> 고정정도의 증가보다는 오히려 호흡으로 인한 CO<sub>2</sub> 손실이 많아졌음을 의미한다. 따라서 이러한 효과를 배제하기 위해서는 실제 RuBisCO에 의해 이루어진 총광합성과 RuBisCO의 활성과의 관계를 살펴보는 것이 바람직할 것이다. 그림 9에서 보는 바와 같이 어느 정도까지는 온도의 상승에 의한 RuBisCO 활성증가와 더불어 총광합성율이 증가하지만, *in vitro* RuBisCO 활성이 높은 상태에서는 오히려 총광합성량이 낮은 것으로 나타났는데, 이는 비록 온도상승에 의해 *in vitro* RuBisCO 활성은 증가하지만, 실제 세포내에서는 RuBisCO에 의한 CO<sub>2</sub> 고정능이 낮아진다는 것을 의미하며, 이는 곧 온도상승에 의해 세포내 효소활성이 증가하더라도 대사 시스템내의 다른 효소의 작용과 균형을 이루지 못하거나, 그에 따른 기질의 공급이 원활히 이루어지지 못하면, 오히려 정상적인 CO<sub>2</sub> 고정속도를 유지할 수 없다는 것을 의미한다.

### 3. 질소

식물체내에 흡수된 질소는 잎 단백질, 엽록소 함량 및 효소단백질의 양 혹은 활성에 영향을 주는 것으로 알려져 있다. 특히 엽록체 단백질의 75%정도를 차지하는 RuBisCO의 함량에 크게 영향을 미친다. 수경재배를 통하여 질소를 공급하여 식물체를 일정한 기간 성장시킨 후 질소만을 제거한 수경액을 사용하여 약 10일간 생육을 진전시킨 식물체와 정상적인 생육을 시킨 식물체에서 각각 순동화율과 RuBisCO 활성, 잎 질소함량, 엽록소함량등을 조사하였다.

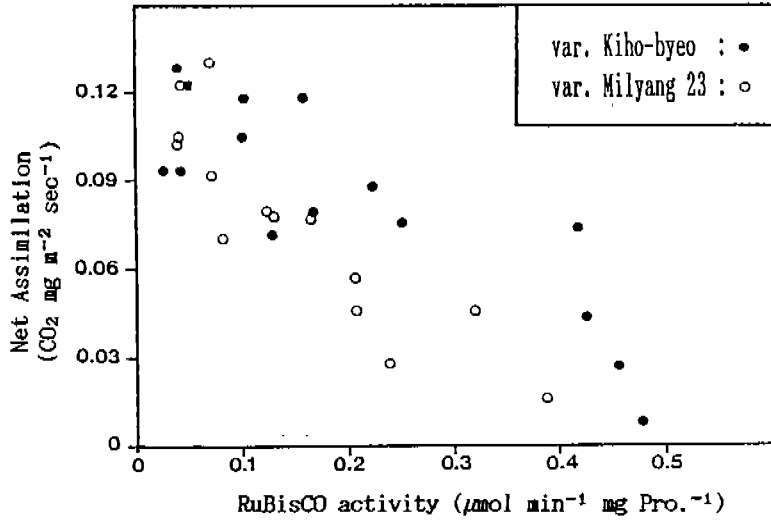


Fig. 8. The relationships between *in vitro* RuBisCO activity and net assimilation rate measured under the different temperature in rice.

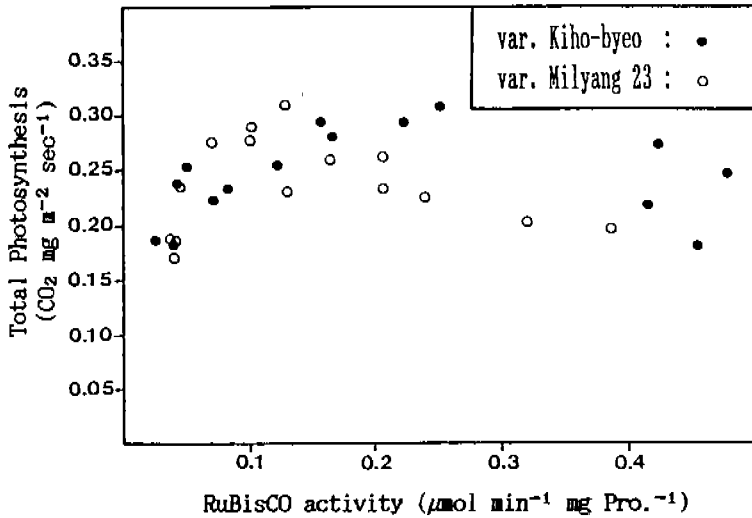


Fig. 9. The relationships between *in vitro* RuBisCO activity and total photosynthesis of rice measured under the different temperature in rice.

### (1) 순동화율

잎 질소함량에 따른 순동화율의 변화를 살펴보면(Fig. 10), 잎 질소함량증가에 따라 순동화율이 직선적으로 증가하였다. 이는 벼나 콩에서 잎 질소함량이  $0.24\text{mg 이상 cm}^{-2}$ , 콩  $3.0\text{mg 이상 cm}^{-2}$ 까지는 높을 수록 순동화율이 증가한다는 결과와 일치하고 있다(Sinclair와 Horie, 1989). 광합성대사과정에 관여하는 가장 큰 요인이 효소단백질인 사실을 감안하면, 질소함량이 높을수록 순동화율이 증가하는 것은 당연한 것으로 받아들여진다. 질소 결핍에 의한 광합성의 저해는 특히 노화된 잎에서 심하게 나타나는 데, Nevins와 Loomis(1970)에 의하면 질소 결핍은 엽록소함량, 광화학적 포텐셜, 잎 단백질함량의 저하를 초래할 뿐만 아니라 잎의 기공에서의  $\text{CO}_2$  확산저항을 증가시켜 광합성을 저해하는 것으로 알려져 있다. 또한 질소결핍은 엽록체의 구조를 변화시켜 광합성에 영향을 줄 수 있다고 하였다.

### (2) RuBisCO 활성

잎 질소함량에 따른 RuBisCO 활성은 직선적으로 증가되어(Fig. 11), 측정된 범위내에서는 잎 질소함량이 RuBisCO 활성 즉 양에 직접적으로 영향을 미치는 것으로 나타났다. Mächler et al.(1988)에 의하면, 잎세포내의 질소부족에 의한 광합성저해효과는 RuBisCO와 같은 효소단백질의 함량이 낮은 데에 기인할 뿐만 아니라, Calvin회로의 활성저하로 인한 RuBisCO의  $\text{CO}_2$  고정능력이 떨어지는 데에도 기인한다고 하였는 데, 세포내에서의 RuBisCO 활성비율은 상대적으로 질소가 부족한 잎에서 높다고 하였다.

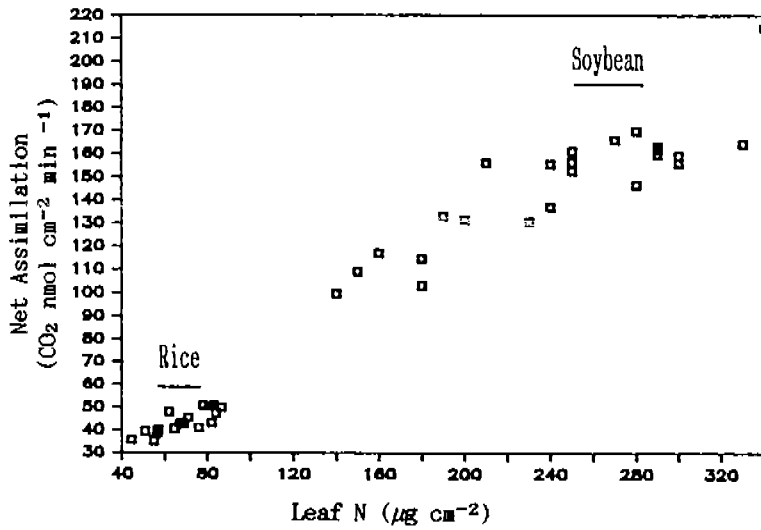


Fig. 10. The relationships between leaf N and net assimilation rate in soybean and rice grown under the different nitrogen regimes.

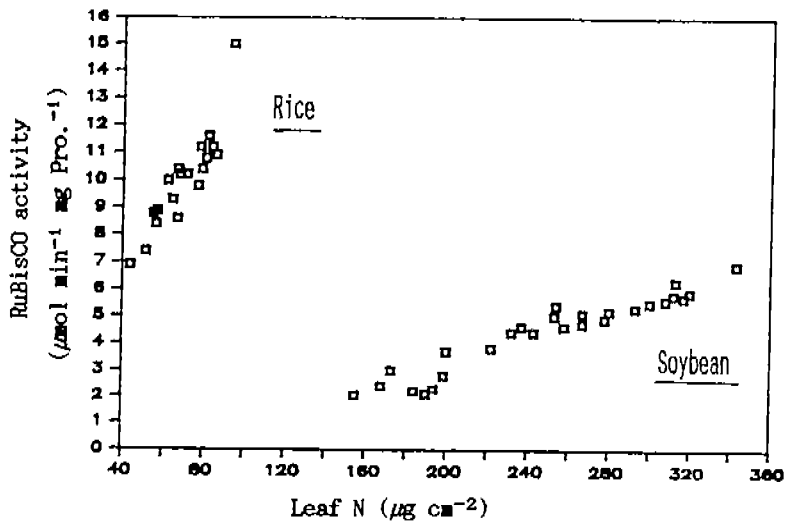


Fig. 11. The relationships between leaf N and RuBisCO activity in soybean and rice grown under the different nitrogen regimes.

### (3) RuBisCO 활성과 순동화율과의 관계

RuBisCO 활성과 순동화율과의 관계로 볼 때(그림 12), 측정범위내에서는 질소함량이 증가하면 RuBisCO 활성 및 순동화율이 증가하는 데, 이는 역으로 질소공급이 충분하지 못할 경우에는 효소단백질의 함량부족에 의한 CO<sub>2</sub> 고정율이 저하될 수 있다는 것을 의미한다. 또한 잎 질소함량의 감소에 의한 엽록소함량의 감소는 그림 13에서 보는 바와 같이 순동화율의 저하를 초래한 것으로 나타났다.

Brown(1973)에 의하면 질소는 잎 단백질, 엽록소함량, RuBisCO 활성 및 함량, 다른 여러 효소들의 활성에 영향을 끼쳐 전체 대사과정을 조절한다고 한다. 이로써 볼 때, 질소부족에서 오는 순동화율의 저하는 RuBisCO등 광합성 시스템에 관련된 효소의 함량 혹은 활성의 부족에 기인하는 것과 광에너지 수용체인 엽록소등의 색소의 부족 및 에너지 전달시스템의 약화에 의한 것이 동시에 관련되어 있음을 알 수 있는데, 이로써 질소부족에 의한 순동화율의 저하정도를 평가하는 데에 있어서 엽록소함량을 지표로서 이용할 수 있으리라 생각된다.



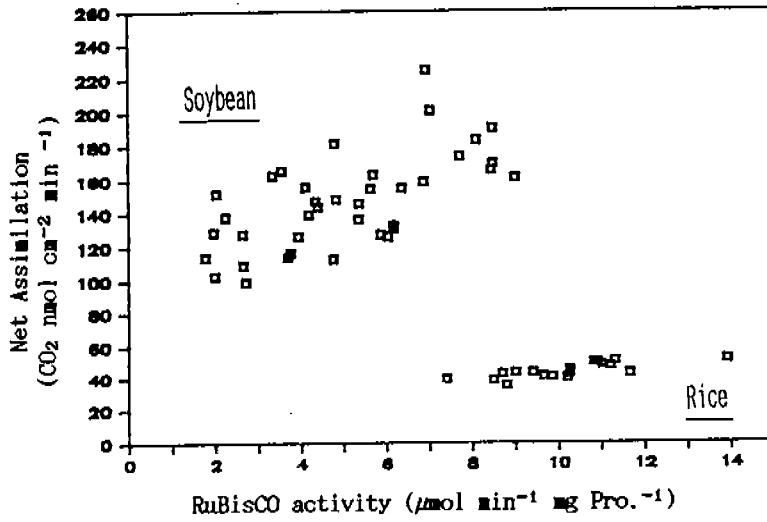


Fig. 12. The relationships between RuBisCO activity and net assimilation rate in soybean and rice grown under the different nitrogen regimes.

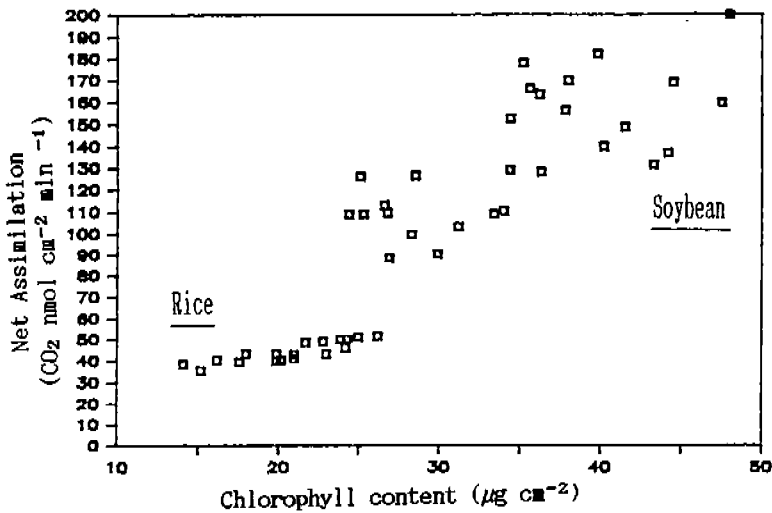


Fig. 13. The relationships between chlorophyll content and net assimilation rate in soybean and rice under the different nitrogen regimes.

## 결 론

세포내 대사활동은 끊임없이 변화하는 환경속에서 어떤 동적평형상태에 있다고 볼 수 있다. 온도, 광, CO<sub>2</sub>농도 등의 환경요인은 직접적으로 광합성대사과정에 영향을 줄 뿐만 아니라, 세포내의 생리적인 변화를 통하여 간접적으로 광합성에 영향을 줄 수 있다. 따라서 광합성대사과정 중에 그 시스템을 제한하는 요인을 찾기 위해서는 그 시스템내의 모든 관련된 사항에 대한 생화학적, 생리적연구가 수반되어야 한다. 특히 생화학적 수준에서 광합성대사과정에 영향을 주는 제한요인을 찾는 것은 상당히 어려운 일이다. 더구나 식물종이 독특히 가지는 특성을 대상으로 한 연구에 비해 양적인 개념에서 그 능력을 평가한다는 것은 매우 어려운 일이다.

주어진 어느 환경에서 식물체가 동적인 평형상태를 이룬 상태에서 새로운 환경을 부여하여 CO<sub>2</sub> 고정속도 및 광합성 시스템에 관련된 사항중에 RuBisCO를 포함한 몇가지 요인에 대해서 그 변화를 살펴보는 것은 광합성에 제한적 요인을 찾는 데 도움을 줄 수 있다고 생각한다.

광합성의 내적인 제한요인으로서 RuBisCO의 함량 및 활성, 기질(CO<sub>2</sub>, RuBP)의 공급, RuBisCO의 *in vivo* 활성조절, 전자전달, 피드백억제 등으로 한정해서 광합성변화를 살펴보는 것은 의의있는 일이다. 또한 RuBisCO의 CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>에 대한 친화력에 따른 광호흡의 변화 및 호흡으로 인한 CO<sub>2</sub>손실이 고려되어야 할 것이다.

온도변화에 따른 CO<sub>2</sub>흡수반응은 시스템을 구성하는 요소로서 효소의 활성에 크게 영향을 하는데, 온도상승에 따른 RuBisCO의 *in vitro* 활성은 크게 증가하는데 비해, 순동화량 혹은 총광합성량은 그에 비례해서 증가하지 않는다는 사실은 RuBisCO의 potential활성에 비해 기질의 공급이 충분하지 못한 데 기인한다고 생각된다. 즉 이는 PCR회로(Photosynthetic Carbon Reduction Cycle)상에서 중간대사산물의 분배로 인한 RuBP가 원활히 생성되지 못하거나, 외부로부터 CO<sub>2</sub>의 공급이 충분하지 못하다는 것을 의미한다. 또한 고온에서 RuBisCO등의 *in vivo* 효소활성은 증가하리라 생각되지만, 광합성 시스템에서의 효소활성증가에 비해 그

시스템에 부여되는 광에너지의 부족이 CO<sub>2</sub> 고정을 제한할 수 있을 것이다. 앞에서 살펴본 바와 같이 온도가 상승함에 따라 광포화점이 증가하고, 반대로 광도가 낮은수록 최대광합성을 이루는 온도가 낮아지는 것은 이를 뒷받침해 주고 있다고 보여진다.

광은 에너지 공급측면 뿐만 아니라 PCR회로상에 관여하는 효소들의 *in vivo* 활성을 조절함으로써 광합성을 조절하고 있음이 밝혀지고 있다(Anderson et al., 1978). 특히 RuBisCO는 광도에 따라 *in vitro* 및 *in vivo* 활성이 달라지고, 그에 따라 CO<sub>2</sub> 고정능이 달라진다는 것을 볼 수 있었는데, 비록 광에 의해 RuBisCO 활성이 조절되는 메카니즘이 어떠한 것인지는 분명히 알 수 없으나, 최근의 다른 연구결과로 보아, RuBP에 의한 활성조절, 억제제로서의 CA1-P의 존재 여부, RuBisCO activase에 의한 활성조절 등이 거론될 수 있으나, 이에 대해서는 추후 검토되어야 할 것이다.

질소는 세포내 각종 대사활동에 필요한 효소단백질의 함량에 크게 영향을 미치는 것으로 볼 수 있다. 물론 질소가 세포내에서 직접적으로 CO<sub>2</sub> 고정에 영향을 줄 수 있겠지만, 본 실험에서 잎 질소함량이 RuBisCO의 활성 및 그에 따른 순동화율에 미치는 영향을 살펴보았을 때, 잎 질소함량이 RuBisCO의 *in vitro* 활성과 직선적인 상관관계를 가지고 있는 것으로 보아, 잎 질소함량은 RuBisCO의 함량변화를 통하여 CO<sub>2</sub> 고정에 영향을 미치는 것이 분명하다고 생각된다.

결론적으로 환경조건을 조절하여 RuBisCO 활성변화와 CO<sub>2</sub> 고정속도 변화와의 관계를 살펴보았을 때, 광에 의해서는 RuBisCO의 활성조절 및 광에너지의 전달에 의한 ATP나 NADPH의 생성에 영향을 미치는 것으로 생각할 수 있으며, 온도는 RuBisCO의 활성 및 기질의 제한관계로 살펴볼 수 있으며, 질소는 효소의 생성량에 영향을 주어 광합성을 제어한다고 볼 수 있으나, 보다 구체적인 요인에 대한 연구는 앞으로 계속되어야 할 것이다.

## 참고 문헌

- Anderson, L. E., S. C. Nehrlich and M-L. Champigny. 1978. Light modulation of enzyme activity-activation of the light mediators by reduction and modulation of enzyme activity by thiol-disulfide exchange. *Plant Physiol.* 61:601-605.
- Boon-Long, P., D. B. Egli and J. E. Leggett. 1983. Leaf N and photosynthesis during reproductive growth in soybeans. *Crop Science* 23:617-620
- Brooks, A., A. R. Portis, Jr. and T. D. Sharkey. 1988. Effects of irradiance and methyl viologen treatment on ATP, ADP, and activation of ribulose biphosphate carboxylase in spinach leaves. *Plant Physiol.* 88:850-853.
- Brown, R. H. and J. R. Wilson. 1983. Nitrogen responses of *Panicum* species differing in CO<sub>2</sub> fixation pathways. II. CO<sub>2</sub> exchange characteristics. *Crop Science* 23:1154-1159.
- Campbell, D. E., M. Lyman, J. Corse and E. Hautala. 1986. On the relationships of net CO<sub>2</sub> assimilation and leaf expansion to vegetative growth in *Lycopersicum esculentum*, var. Jubilee. *Plant Physiol.* 80:711-715.
- Campbell, W. J., L. H. Allen, Jr. and G. Bowes. 1988. Effects of CO<sub>2</sub> concentration on rubisco activity, amount, and photosynthesis in soybean leaves. *Plant Physiol.* 88:1310-1316.
- Edwards, G. and D. A. Walker. 1983. C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> : Mechanism and cellular and environmental regulation of photosynthesis. Blackwell Scientific London, pp. 410-434.

- Farquhar, G. D., S. von Caemmerer and J. A. Berry. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* 149:78-90.
- Hunt, E. R., J. A. Weber, and D. M. Gates. 1985. Effects of nitrate application on *Amaranthus powellii* Wats I. Changes in photosynthesis, growth rates, and leaf area. *Plant Physiol.* 79:609-613.
- Kobza, J. and J. R. Seemann. 1989. Light-dependent kinetics of 2-carboxyarabinitol phosphate metabolism and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity *in vivo*. *Plant Physiol.* 89:174-179.
- Kobza, J. and J. R. Seemann. 1989. Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in response to diurnal changes in irradiance. *Plant Physiol.* 89:918-924.
- Ku, Sun-ben, G. E. Edwards and C. B. Tanner. 1977. Effects of light, carbon dioxide, and temperature on photosynthesis, oxygen inhibition of photosynthesis and transpiration in *Solanum tuberosum*. *Plant Physiol.* 59:868-872.
- Mächler, F., A. Oberson, A. Grub and J. Nösberger. 1988. Regulation of photosynthesis in nitrogen deficient wheat seedlings. *Plant Physiol.* 87:46-49.
- Migniac-Maslow, M. and M. L. Champigny. 1974. Relationship between the level of adenine nucleotides and the carboxylation activity of illuminated isolated spinach chloroplasts : A study with antimycin A. *Plant Physiol.* 53:856-862.
- Nevins, D. J. and R. S. Loomis. 1970. Nitrogen nutrition and photosynthesis in sugar beet (*Beta vulgaris* L). *Crop Science* 10:21-25.
- Perchorowicz, J. T. and Richard G. Jensen. 1983. Photosynthesis and activation of ribulose bisphosphate carboxylase in wheat seedlings-regulation by CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub>. *Plant Physiol.* 71:955-960.

- Seemann, J. R., J. A. Berry, S. M. Freas and M. A. Krump. 1985. Regulation of ribulose biphosphate carboxylase activity *in vivo* by a light-modulated inhibitor of catalysis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 82:8024-8028.
- Sinclair, T. R. and T. Horie. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis and crop radiation use efficiency : A review. *Crop Science* 29:90-97.
- Usuda, H., S. B. Ku, and G. E. Edwards. 1985. Influence of light intensity on growth, photosynthesis and activity of several key photosynthetic enzymes in a C<sub>4</sub> plant (*Zea mays*). *Physiol. Plantarum* 63:65-70.
- Vu, J. Cu. V., L. H. Allen, Jr. and G. Bowes. 1984. Dark/light modulation of ribulose biphosphate carboxylase activity in plants from different photosynthetic categories. *Plant Physiol.* 76:843-845.
- Wildner, G. F. 1981. Ribulose-1,5-biphosphate carboxylase-oxygenase: Aspects and prospects. *Physiol. Plantarum* 52:385-389.
- Wong, Suan-chin, I. R. Cowan and G. D. Farquhar. 1985. Leaf conductance in relation to rate of CO<sub>2</sub> assimilation. II. Effects of short-term exposures to different photon flux densities. *Plant Physiol.* 78:826-829.
- Woodrow, I. E. and J. A. Berry. 1988. Enzymatic regulation of photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation in C<sub>3</sub> plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 39:533-594.