

부채仙人掌(*Opuntia lanceolata* Haw)에서의 年齡에 따른 돌나물과형 有機酸代謝와 NO_3^- 同化의 比較

張 楠 基
崔 泓 瑄
沈 淑 周

(서울대학교 師範大學 生物教育科)

I. 서 론

Crassulacean Acid Metabolism (CAM)은 주로 다육식물에서 발견되었으며 건조한 환경에서 생존해 나가기 위한 적응형태로 알려져 있다(Kluge & Ting, 1978). CAM의 성격은 수분조건, 염도, 광주기, 온도, 계절 또는 연령에 따라 크게 영향을 받는다는 것이 보고되어 있다(Kluge & Ting, 1978. Osmond, 1978).

CAM식물은 산도의 일변화와 다육질의 잎 또는 줄기로 특징지을 수 있다(Ranson & Thomas, 1960). 산도의 일변화는 malic acid등의 유기산의 합성과 축적, 전환에 의해 일어난다(Osmond, 1978). 구조적으로 볼때 저수조적이 풍부하며 잎면적을 줄일 수 있어 water economy를 증대시키고 물질의 이동통로를 축소시키는 장점이 있다(Kluge & Ting, 1978). C_4 형 식물에서도 유기산 대사가 일어나지만 유기산의 합성과 축적, 전환이 공간적으로 격리되어 있는데 비해 CAM식물은 시간적으로 격리되어 있다(Black, 1973).

CAM식물은 열대 또는 아열대 기원의 것이 대부분이며 건조한 기후나 지역적으로 건조한 niche에 잘 적응되어 있다(Kluge & Ting, 1978). 생태적 측면에서 볼때 CAM식물은 C_3 나 C_4 형 식물이라면 종자나 조포기관의 일부로 지탱해 갈 수 밖에 없는 가혹한 시기에도 완전히 발달한 광합성계를 유지할 수 있는 장점을 지녔다고 볼 수 있다(Osmond, 1978).

CAM식물에 대한 관심은 비교적 이른 시기부터 있었으나(De Saussure, 1804) 근래에 이르러 C_3 나 C_4 형 이외의 또 다른 광합성 방식이라는 점과 생태학적 적응(ecological adaptation)이라는 점에서 분류학, 형태학, 생화학, 해부학, 생리학, 생태학, 식물지리학등의 여러 측면에서 활발한 연구가 이루어지고 있다.

일반적으로 CAM의 생산성은 무척 낮아 CAM식물중 높은 생산성을 가진 pineapple에서조차도 C_3 식물의 생산성의 최저값을 보인다(Osmond, 1978). 생산성이 무척 높은 C_4 식물에서도 유기산의 합성, 축적, 전환능력을 가지고 있음은 무척 흥미있는 일이다.

질소대사의 control point는 Nitrate Reductase Activity (NRA)이다(Hewitt, 1975). Nitrate reductase는 NO_3^- 에 의해 유도되는 inducible enzyme으로 NO_3^- 가 nitrate reductase

의 합성을 제한하지 않는 한 NRA는 growth potential의 index가 된다(Dykstra, 1974). 식물이 NO_3^- 를 흡수, 고정하는 방식은, 1) 목본에서와 같이 전적으로 뿌리에서, 2) Sugar beet와 같이 뿌리와 줄기 양쪽에서, 3) 흡수된 후 잎으로 운반되어 잎에서 환원되는 세 가지가 있다(Haynes & Goh, 1978). 뿌리에서 흡수된 N화합물이 NH_4^+ 인 경우 즉시 amino acid로 합성되어 이동되고 NO_3^- 인 경우도 glutamine이나 glutamic acid와 같은 질소함유량이 많은 amino acid로 합성되어 이동되기도 한다(Pate, 1980).

전반적으로 CAM식물의 질소대사에 관한 체계적인 연구가 아직 미흡하나 유기산 대사와 별도의 circadian rhythm을 보인다는 발표가 있다(Lyndon, 1962). 연령에 따른 NRA에 관한 연구로서 *Kalanchoe*에서 연령증가에 따라 NRA가 감소한다는 보고가 있다(Chang et al. 1981). 반면에 CAM성격은 연령이 증가할수록 뚜렷해진다(Jones, 1975).

본 연구는 다육질 줄기를 가진 부채선인장(*Opuntia lanceolata* Haw.)을 재료로 하였다. *Opuntia*는 줄기가 다육화한 CAM식물로 water stress가 극심한 시기에도 산도의 일변화를 보이는 constitutive type이다. *O. basilaris*에서 Szarek과 Ting (1974), Szarek et al. (1973) 등에 의해 계절적 변동에 따른 CAM성격의 변화, 기체교환, 건조기에 대한 적응, 호흡과 기체이동, 관개시의 생리적 반응등이 광범위하게 연구된 바 있다. 부채선인장의 줄기의 연령에 따른 산도의 일변화 양상, NO_3^- 의 양, NRA 및 soluble protein의 양적 변화를 연구함으로써 CAM식물의 연령에 따른 CO_2 와 NO_3^- 대사의 변동을 밝히려고 하였다.

II. 재료 및 방법

1) 식물재료

본 실험에 사용한 부채선인장(*Opuntia lanceolata* Haw.)은 직경 25cm의 화분에 심어 노지에서 재배하였다. 높이가 약 65cm이고 끝마디에 한하여 ephemeral leaf가 있으며 줄기는 다육질이었다. 주된 마디의 갯수는 4개였다. 편의상 위쪽에서부터 I, II, III, IV로 stem order를 붙였으며 전반적인 모양은 Fig. 1과 같다. 기부에 있는 IV번 마디는 위쪽보다 비후되어 있었고 epidermis가 무척 두꺼웠다.

2) 조사방법

(a) 산도의 일변화

부채선인장의 산도의 일변화는 다음과 같이 조사하였다.

III번 마디에서 옆으로 뜯은 마디(Fig.1의 a)에서 1시간 간격으로 24시간 동안 cork borer(직경 4.8mm)로 뚫어 얻은 sample로 Koch와 Kennedy (1980)의 방법에 의하여 산도를 측정하고 채취시의 조도를 Maseuda조도계를 사용하여 동시에 측정하였다.

(b) 연령에 따른 유기산 대사

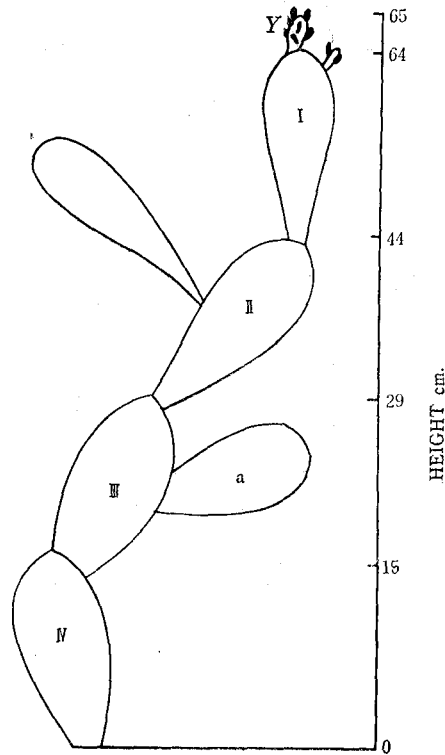


Fig. 1. Diagrammatic explanation of the plant *O.lanceolata* which was used in the experiment.

I, II, III, IV: stem order

Y: developing young stem which has ephemeral leaves.

diurnal acid fluctuation assay was carried with "a" stem.

연령에 따른 유기산 대사의 변화를 조사하기 위하여 acidity가 최저치를 보이는 14시와 최고치를 보이는 08시에 각각 2번 반복 채취하여 산도를 측정하였다. 이때 마디별 엽록소의 양은 80% acetone 추출방법에 의하여 분석하였다.

(c) 연령에 따른 Nitrate Reductase Activity 측정

마디별 NRA는 14시에 채취하여 측정, 비교하였다.

추출액(extracting media)은 250mM의 KH_2PO_4 (pH. 8.8), 1mM의 $\text{EDTA}-\text{Na}_2$, 25mM의 cysteine, 3% (W/V)의 BSA (Albumine bovine, Fraction V), 1% (W/V)의 PVP-40 (polyvinyl pyrrolidone)을 포함하였으며 식물재료에 추출액을 가한다음 Virtis Homogenizer 로 갈아 4점의 cheese cloth로 여과하여 분석에 사용하였다. NRA의 분석은 vial당 0.5M Tricine (pH 7.5) 0.2ml, 0.2M KNO_3 0.1ml, 2mM NADH 0.1ml, H_2O 0.2ml, plant extract 0.4ml를 섞어 1시간 동안 incubate한 후 0.5M Zn-Acetate 0.1ml, 46mg/l PMS (phenazine methosulfate) 0.1ml를 가하여 반응을 종결시켰다. 이 용액을 10분간 방치한후 1000G에서 10분간 원심분리하였다. Supernatant에 1% sulfanilamide 1ml, 0.02% NED

(N-1-Naphthyl-Ethylenediamine Dihydrochloride) 1ml를 가하여 발색시켰다. 540nm에서 OD를 측정하여 생성된 NO_2^- 의 양으로 NRA를 결정하였다(Neyra & Hageman, 1975).

(d) NO_3^- -N의 정량

마디별 NO_3^- 의 변동을 조사하기 위하여 Cataldo et al. (1975)의 방법에 따라 NO_3^- 의 양을 측정하였다.

(e) Soluble protein정량

마디별 Soluble protein의 양은 Lowry et al. (1951)의 방법에 따라 결정하였다.

Ⅲ. 결 과

1) 산도의 일변화

1981년 6월 6일 10:30부터 6월 7일 12:00까지 노지에서 조사한 부채선인장(*O.lanceolata*)의 산도의 일변화와 광도는 Fig.2에서 보는 바와 같다. 이날의 일조시간은 14.5시간이

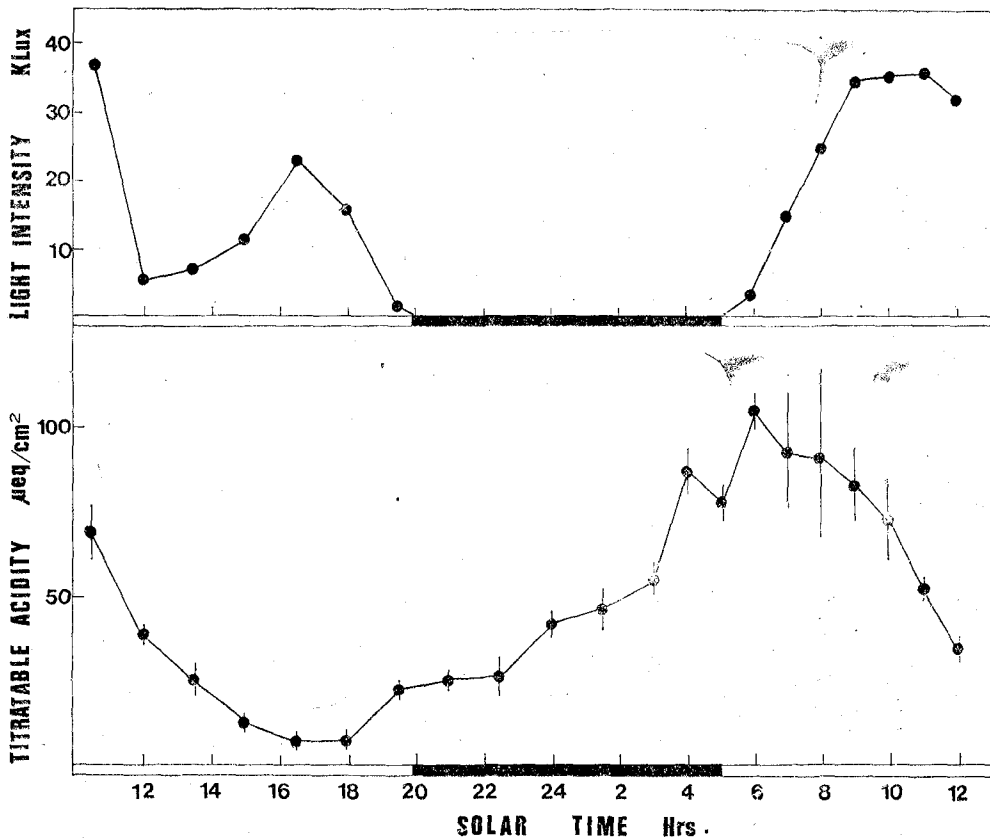


Fig. 2. Diurnal variation of titratable acidity & light intensity at field condition. Titratable acidity shows maximum value of $109.19 \mu\text{eq}/\text{cm}^2$ surface area at 06:00~08:00, minimum value of $6.91 \mu\text{eq}/\text{cm}^2$ at 14:00~16:00. Light period prolongs 14.5 hrs. Maximum light intensity was 37Klux.

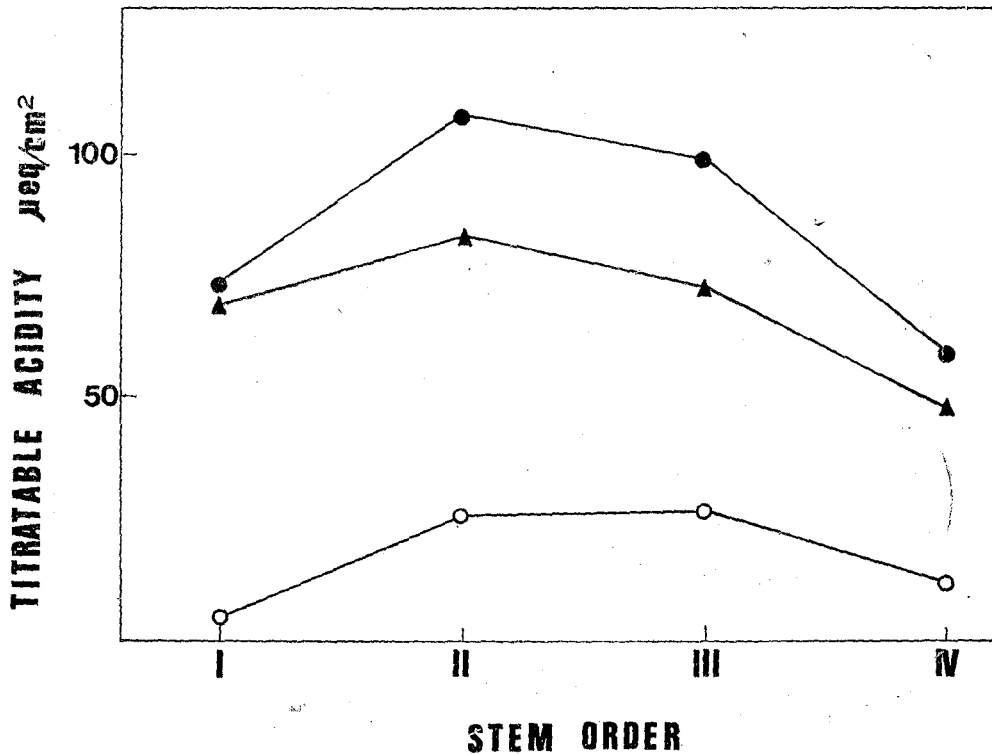


Fig. 3. Diurnal change of titratable acidity at each stem.

It shows degree of CAM changes with age. Intermediate aged stem were active in CAM, but the oldest and the young stem shows relatively low CAM.

- : titratable acidity at 08 : 00
- : titratable acidity at 14 : 00
- ▲—▲ : difference

있고 부채선인장의 줄기가 받는 최고 조도는 37Klux였다. 산도는 6일 14~16시에 6.91 $\mu\text{eq}/\text{cm}^2$ 로 최저치를 보였고 그 다음날 06~08시에 109.19 $\mu\text{eq}/\text{cm}^2$ 로 최고치를 보였다.

이러한 dark acidification과 light deacidification은 CAM 식물의 특징이 되며 *O. basilaris*에서는 Szarek과 Ting (1974)에 의해 보고된 바 있다. *O. basilaris*는 심한 건조기에는 야간에 공기 밀도가 낮아지는데 이때에도 호흡에 의해 생성된 CO_2 의 재순환으로 CAM의 성격을 유지하며 비온 직후 공기가 열려 흡수된 대기중의 CO_2 로 산도의 더욱 뚜렷한 변화를 보인다(Szarek et al. 1973). 계절별로 water stress가 변동됨에 따라 CAM 성격의 정도도 변화한다.

본 실험의 결과는 *Opuntia*가 자생지에서 이른봄에 나타내는 정도의 산도변화(Szarek & Ting, 1974)와 일치하여 우리나라의 노지에서도 전형적인 CAM의 성격이 유지됨을 알 수 있었다.

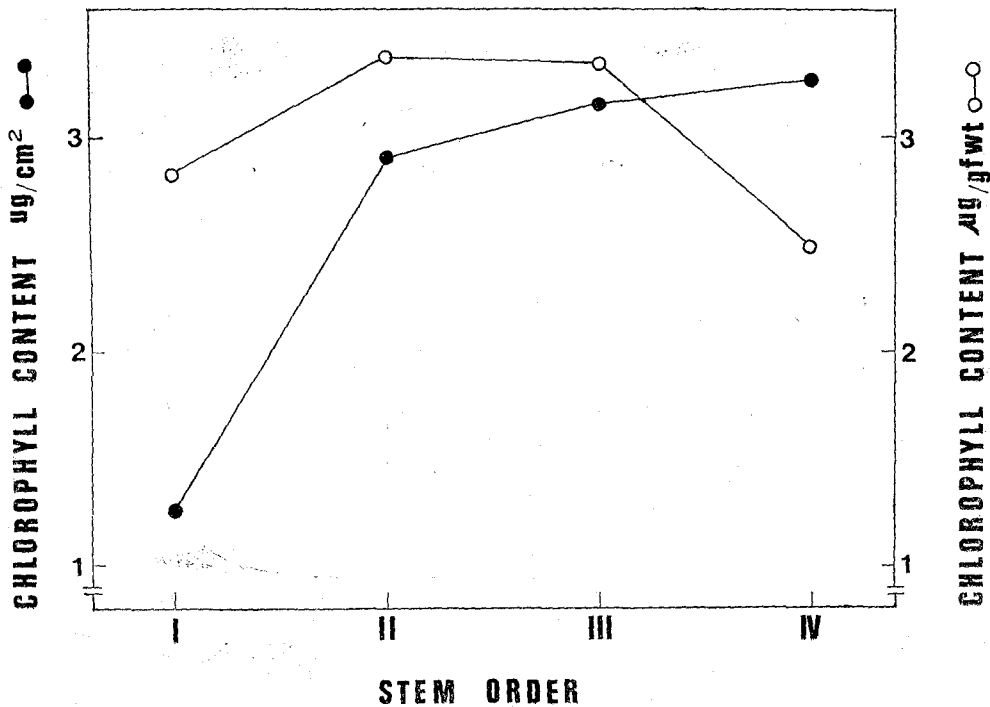


Fig. 4. Chlorophyll content at each stem. There is little correlation between chlorophyll content and degree of CAM. (Degree of CAM is illustrated in Fig.3)

2) 연령에 따른 유기산 대사와 질소환원대사의 비교

(a) 유기산 대사

부채선인장의 마디별 산도의 변화는 Fig. 3에 표시한 바와 같다. 마디별 산도의 일변화는 II, III 번 마디에서 가장 뚜렷하였고 최고치도 가장 큰 반면 IV번 마디에서는 산도의 일변화가 적고 최고치도 가장 적었다.

Fig. 4는 마디별 엽록소의 양을 나타낸 것이다. Fig. 4에 나타난 바와 같이 산도의 일변화와 엽록소의 양은 상관이 적은 것으로 생각된다. ephemeral leaf의 산도변화와 발달단계

Table. 1. Diurnal change of titratable acidity in ephemeral leaf, developing young stem(Y), stem I & stem II.

plant part	time	titratable acidity $\mu\text{eq/g}\cdot\text{fw}$		
		08:30	14:00	difference
ephemeral leaf		41.84	21.61	19.23
Y		23.26	19.06	4.2
I		123.66	71.23	52.43
II		81.78	46.31	35.47

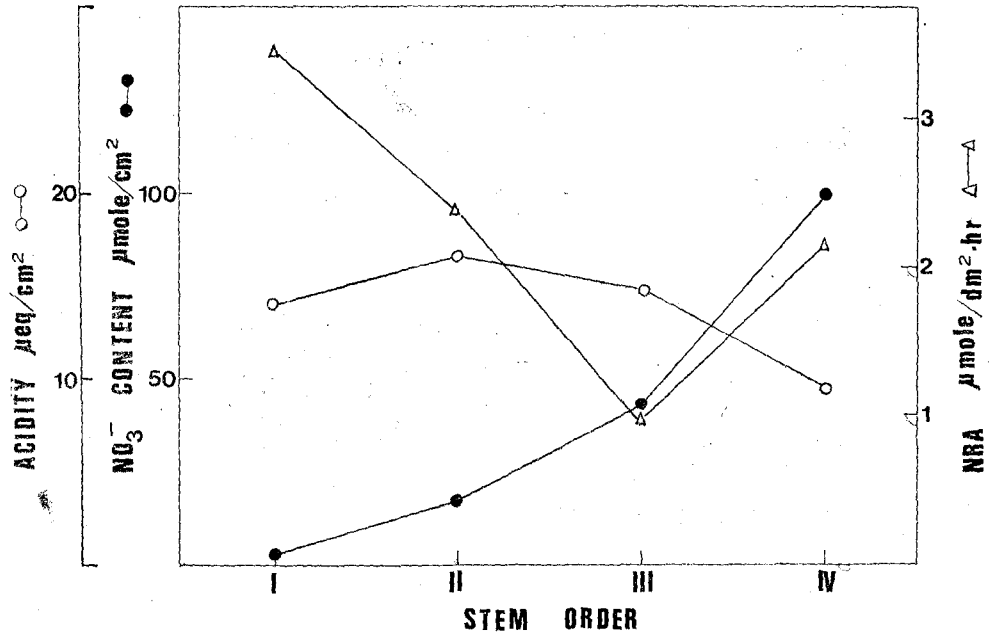


Fig. 5. NRA, NO₃⁻ content & diurnal change of titratable acidity at each stem
 NRA in stem I is 3.45 μmole/dm².hr. It declines with age, but the oldest stem shows relatively high NRA. NO₃⁻ content is 100 μmole/cm² in stem IV, and strictly decreases in stem III, II, I. It shows that translocation of N-component in *O. lanceolata* is largely as NO₃⁻. There seems little or no correlation between diurnal change of titratable acidity & NRA.

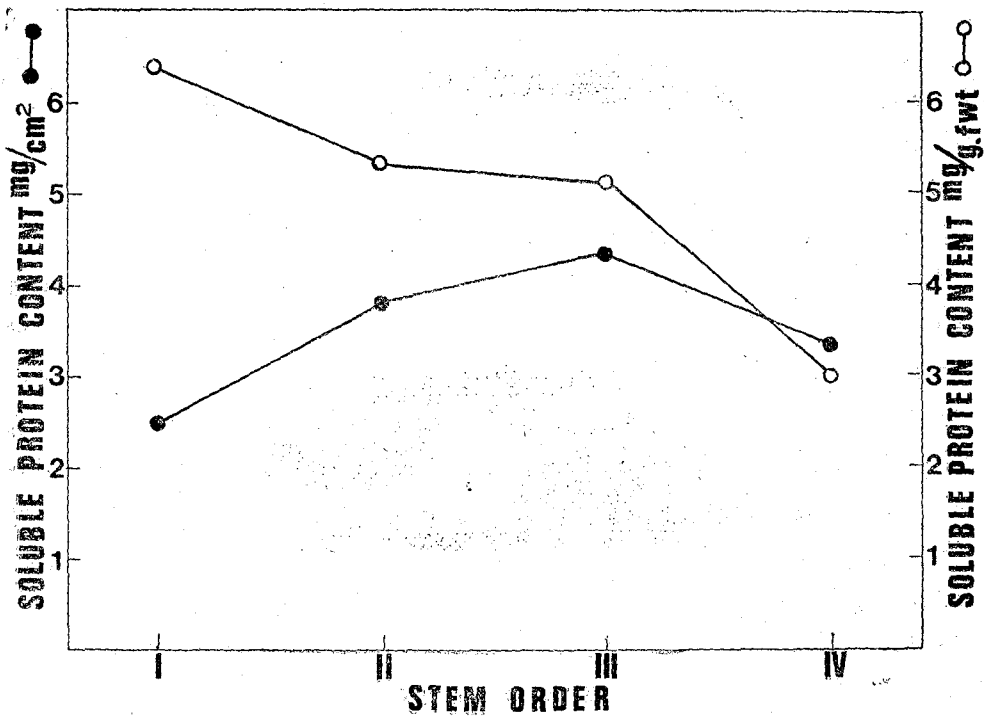


Fig. 6. Soluble protein content at each stem IV shows low soluble protein content. In fig.5. NRA of stem IV is relatively high. It seems that proteins assimilated in stem IV are largely structural protein.

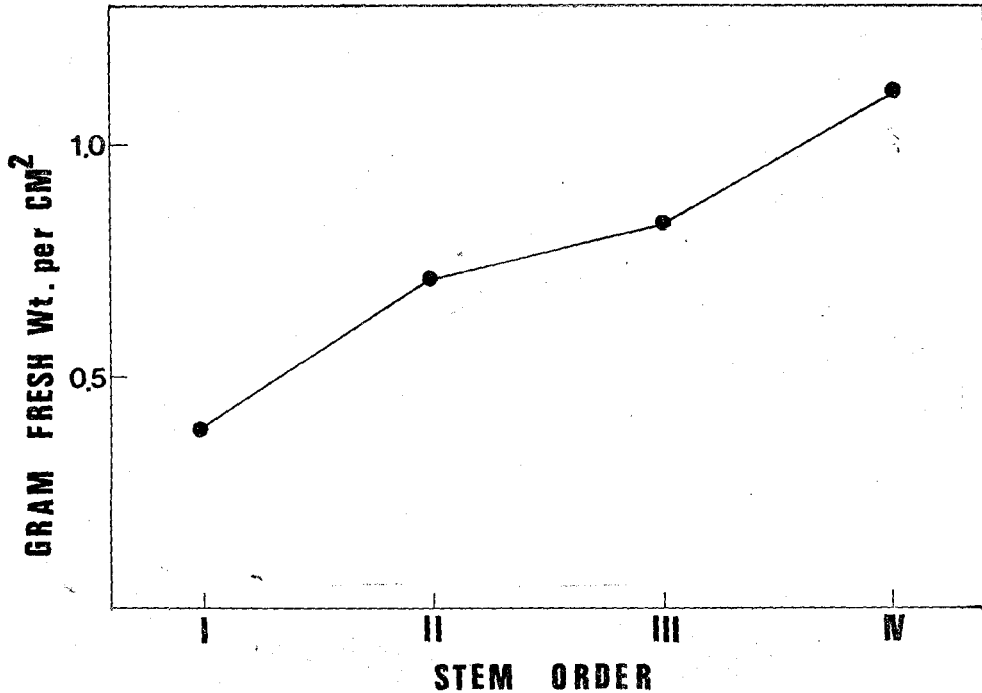


Fig. 7. Gram fresh weight per cm² surface area, at each stem. It increases with age.

에 있는 어린마디의 산도변화를 조사한 결과는 Table. 1과 같다. 발달 단계에 있는 어린마디는 거의 산도의 일변화를 볼 수 없었고 ephemeral leaf는 아래쪽의 I 번 마디보다는 적지만 약간의 산도변화를 보이고 있는 것으로 나타났다.

(b) 질소환원대사

각 마디에서의 NRA와 NO₃⁻양은 Fig. 5에 표시하였다.

NRA는 어린 I 번 마디에서 가장 높았으며 연령에 따라 점차 감소하여 III 번 마디에서 1μmole/dm²·hr의 낮은 값을 보였다. IV 번 마디에서 다시 그 값이 증가하여 II 번 마디와 비슷한 결과를 보였다. 그러나 Kalanchoe의 경우 연령이 증가함에 따라 점차 감소하는 경향을 보인다(Chang et al, 1981). 부채선인장의 IV 번 마디의 경우 전체를 지지하기 위한 조직의 비후때문이거나 주로 이 부분에서 NO₃⁻를 환원시켜 상부로 이동시킨 때문이라고 생각된다. 마디별 단위 면적당 생체량의 변화는 Fig. 6에 표시한 바와 같이 연령이 증가할수록 증가함을 보였다. 마디별 NO₃⁻의 양은 IV 번 마디에서 가장 많고 상승할수록 점차 적어졌다. 이는 부채선인장에서 N화합물은 주로 NO₃⁻상태로 이동됨을 뜻한다.

마디별 Soluble protein의 양은 Fig. 7에 나타내었다. IV 번 마디의 비교적 높은 NRA에 비해 그곳의 Soluble protein양은 적었다. 따라서 이곳에서 생성되는 protein이 주로 structural protein으로 조직의 비후에 쓰인 것이 아닌가 생각된다.

IV. 논 의

CAM식물은 주로 다육질이며 특징적인 산도의 일변화를 보인다(Ranson & Thomas, 1960). 이들은 건조한 환경에 적응된 형태로 C_3 형이나 C_4 형의 식물이 살 수 없는 곳에서도 지탱해 나갈 수 있다(Osmond, 1978). 산도의 일변화는 야간에 기공을 열어 흡수한 CO_2 가 유기산으로 전환되어 액포에 저장되고 낮에 기공을 닫은 채 유기산을 분해하여 광합성을 하기 때문에 나타난다(Osmond, 1978).

연령에 따라 CAM의 성격이 어떻게 변화하는가에 대하여 많은 연구가 이루어진 바 있다. 다육질 잎을 가진 CAM식물에서의 경우 Ranson과 Thomas (1960)는 산의 축적능이 성장에 따라 점차 증가하다가 노쇠하며 다시 감소함을 발표하였고 Lerman et al. (1974)은 isotope composition method 를 사용하여 *Kalanchoe daigremontiani*의 성숙한 잎이 어린 잎보다 산을 축적하는 정도가 크다는 것을 발표한 바 있다. Jones (1975)는 액포크기와 연관지어 연령에 따른 CAM성격의 변화를 설명하였다. *K.fedtschenkoii*에서도 연령증가에 따른 CAM성격의 증가를 보였다(Chang et al. 1981). 다육질 줄기를 가진 *Opuntia*에서의 연구 결과를 보면 Hanscom III와 Ting(1977)이 *O.basilaris*의 어린 줄기가 나이많은 줄기보다 일시적인 경우, 또는 완개에 더욱 빨리 반응을 보이며 산도의 일변화도 높다는 것을 발표하였다. *O.versicolor*에서도 비슷한 결과를 보였다(Richards, 1915). 이 현상을 Hanscom III와 Ting (1977)은 stomatal resistance가 나이많은 마디에서 더 높아 CO_2 흡수가 신속히 이루어지지 않기 때문이라고 해석하였다. 본 실험의 결과 아주 어린 마디와 나이많은 마디의 일변화가 적고 중간 연령층이 산도의 일변화가 높게 나타났다. I번마디와 II, III번마디의 CAM성격의 차이는 액포의 크기와 연관지을 수 있다고 생각한다. 발달단계에 있는 어린 마디에서 산도의 변화가 극히 낮음도 그러한 생각을 뒷받침해준다. 그러나 IV번 마디의 낮은 산도변화는 노쇠현상으로 인한 감소라기 보다는 stomatal resistance의 증가때문이라고 생각된다. 연령증가로 water tissue가 증가한것도 IV번마디에서의 낮은 산도변화를 설명해준다. *Aloe arborescence* Mill.의 경우 저수조적과 그것을 둘러싼 mesophyll 사이에 물질이동이 거의 없으며 유기산의 축적, 전환은 주로 mesophyll에서만 일어난다(Kluge et al. 1979).

질소대사의 Control point는 NO_3^- reductase이며 NO_3^- 가 효소의 합성을 제한하지 않는 한 질소합성능의 index는 되지못하더라도 growth potential의 index가 된다(Dykstra, 1974). NO_3^- reductase는 여러식물체에서 circadian rhythm을 보인다는 연구결과가 있다(Bakshi et al. 1979, Devi & Maheshwari, 1979, Duke et al. 1978, Hageman et al. 1961). NO_3^- reductase는 dark/light전환시에 활성화되어 14~16시에 peak를 보인다. 또한 light/dark 전환시에 분해되어 그 다음날 다시 합성, 활성화된다. 이 rhythm의 조절은 translational

level에서 이루어진다고 하며(Stewart, 1967) 여러 종류의 amino acid에 의해 억제 또는 촉진된다(Radin, 1975). NO_3^- reductase의 환원력은 광합성에 의해 생성된 NADH이며(Klepper et al. 1971, Stulen & Lanting, 1976, Swader & Stocking, 1971) NADH는 분해효소로부터 NO_3^- reductase를 보호하는 역할도 하고 있다(Haynes & Goh, 1978). 광합성의 중간산물인 3-PGA, PGAL, DHAP, RDP등이 탄수화물대사와 질소대사를 연결하는 물질이다(Mifflin & Lea, 1977). NO_3^- 가 환원되는 장소는 종에 따라 다르다. NO_3^- reductase는 주로 엽록체의 외막에 부착되어 있으며(Barea et al. 1976, Ritenour et al. 1967, Mifflin, 1967) 엽록체의 redox control과 ATP 생성은 NRA와 밀접한 관계를 맺고있다(Hewitt, 1975). 식물체에 흡수된 질소화합물의 종류에 따라, 또한 NO_3^- 가 환원되는 장소에 따라 식물의 질소화합물의 이동은 서로 다른 양상을 보인다. Mengel과 Kirby (1978)에 의하면 NO_3^- 는 Xylem을 따라 이동하면서 각 부분의 질소대사의 정도와 생리적인 필요에 따라 유입되는 정도가 조절된다고 하였다. 보리의 잎에서 NRA는 Seedling stage에 가장 크다가 성장에 따라 점차 감소한다는 보고가 있다(Pokhriyal et al, 1980). *Kalanchoe*에서도 연령증가에 따라 NRA가 점차 감소하는 경향을 보인다(Chang et al, 1981).

본 실험에서는 I 번마디에서 가장 NRA가 높았으며 연령에 따라 점차 감소하다가 IV 번마디에서 다시 증가함을 보였는데 더욱질 잎을 가진 *Kalanchoe*와 달리 *Opuntia*는 줄기에서 광합성과 물질이동, 지지작용을 동시에 하고 있으므로 성장에 따른 질소대사의 변화와 물질이동에 의한 효과, 비후로 인한 structural protein의 합성이 동시에 작용한 것이라 생각된다.

벼의 NRA가 $4.0\mu\text{mole/g}\cdot\text{fw}\cdot\text{hr}$ (Shen, 1972)이며 밀에서 $3.72\sim 5.38\mu\text{mole/g}\cdot\text{fw}\cdot\text{hr}$ (Pokhriyal et al. 1980)정도인데 비하여 본 실험에서의 *O.lanceolata*의 NRA는 무척 낮은 값을 나타내었다. CAM식물이 극심한 환경에서의 생존을 위한 생활방식을 가진다는 점을 고려할 때 극심한 환경에서 견디는 식물들이 생산성과 성장율을 낮춤으로써 노쇠한 기관의 탈락, 새로운 기관형성등에 의한 영양손실을 줄인다는 Chapin (1980)의 설명과 낮은 NRA를 연관지을 수 있다.

연령에 따른 질소대사 변화와 유기산대사 변화의 사이에는 별 연관이 없는 것으로 나타났다. 마디별로 처한 생리적 조건이 서로 틀리며 그에 따라 주력하는 대사의 종류가 틀려질 것이라 생각된다. I 번마디는 성장이 완료되지 않았고 액포가 작으므로 낮은 CAM성격과 높은 NRA를 보였다고 생각한다. 충분히 성장이 이루어진 II, III 번 마디에서는 CAM의 성격도 뚜렷하였고 낮은 NRA를 보였다. IV 번 마디는 위쪽보다 면적당 생체량이 증가했으며 저수조직이 늘어나 있었다. Stomatal resistance의 증가와 저수조직의 증가로 낮은 CAM성격을 보였으며 물질이동, 또는 자체의 조직의 비후로 NRA가 높게 나왔다고 생각한다. 또한 *O.lanceolata*의 질소화합물은 NO_3^- 상태로 이동하는 것으로 나타났다.

CAM식물의 전반적으로 낮은 NRA와 각 부위사이의 malic acid를 비롯한 광합성 산물의 이동율이 극히 저조하다는 사실이 CAM식물의 낮은 생산성을 설명할수 있을 것이다(Kluge & Ting, 1978).

CAM식물의 질소대사에 관한 연구는 유기산 대사에 관한 연구에 비해 별로 이루어지지 않았다. CAM식물의 질소대사과정을 잘 이해하기 위해 nitrite reductase, malate dehydrogenase, glutamine synthetase, glutamate synthase등의 연관효소에 관한 연구가 계속되어야 할 것이라고 생각한다.

참 고 문 헌

- Bakshi, I.S., A.H. Abad Farooqui and S.C. Maheshwari, 1979. Control of circadian rhythm in RNA in *Wolffia microscopica* Griff. *Plant and Cell Physiol.* 20;957-963.
- Barea, J.L., Maldonado, and J. Cardenas, 1976. Further characterization of NR, NiR from *Chlamydomonas reinhardi*. *Physiol. Plant.* 36;325-335.
- Black, C.C., 1973. Photosynthetic carbon fixation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24;253-86.
- Cataldo, C.A., M. Haroon, L.E. Schrader and V.L. Young, 1975. Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nutrition of salicylic acid. *Comm. Soil Sci. Plant. Anal.* 6;71-80.
- Chang, N.K., H.M. Vines and C.C. Black, 1981. Nitrate assimilation and CAM in leaves of *Kalanchoe fedtschenkoi* var. *Marginata*. *Plant Physiol.* 68;464-468.
- Chapin, F.S., 1980. Mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11;233-60.
- Devi, S.L. and S.C. Maheshwari, 1979. Diurnal fluctuations in the activity of NR in *Lemna paucicostata*. *Physiol. Plant* 45;467-469.
- Duke, S.H., J.W. Friedrich, L.E. Schrader and W.L. Koukkari, 1978. Oscillation in the activities of enzyme of NR and NH_4^+ assimilation in *Glycine max* and *Zea mays*. *Physiol. Plant* 42; 269-276
- Dykstra, G.F., 1974. NRA and protein concentration of two populus clones. *Plant Physiol.* 53; 632-634.
- Hageman, R.H., D. Flesher and A. Gitter, 1961. Diurnal variation and other light effects influencing the activity of NR and N-metabolism in Corn. *Crop Sci.* Vol. 1; 201-204.
- Hanscom III and I.P. Ting, 1977. Physiological responses to irrigation in *Opuntia basilaris* Engelm and Bigel. *Bot. Gaz.* 138(2); 159-167.

- Haynes R.J., and K.M. Goh, 1978. Ammonium and NO_3^- nutrition of plants. Biol. Rev. 53; 465-510.
- Hewitt, E.J., 1975. Assimilatory nitrate-nitrite reduction. Ann. Rev. Plant Physiol. 26; 73-100.
- Jones, M.B., 1975. The effect of leaf age on leaf resistance and CO_2 uptake of the CAM plant *Bryophyllum fedtschenkoi*. Planta. 123; 91-96.
- Klepper, L., D. Flesher and R.H. Hageman, 1971. Generation of reduced NAD for NR in green leaves. Plant Physiol. 48; 580-590.
- Kluge, M., I. Knapp, D. Kramer, I. Schmerdtner and H. Ritter, 1979. CAM in leaves of *Aloe arborescens* Mill. Planta. 145; 357-363.
- Kluge, M. and I.P. Ting. 1978. Crassulacean acid metabolism. Springer-Verlag.
- Koch, K. and R.A. Kennedy, 1980. Characteristics of CAM in succulent C_4 Dicot, *Portulaca oleracea* L. Plant Physiol. 65;193-197.
- Lerman, J.C., E. Deleens, A. Moyses, 1974. Variation carbon isotope composition of a plant with CAM. Plant Physiol. 53; 581-584.
- Lowry, O.H., N.J. Rosebrough, A.L. Farr and R.J. Randal, 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. J. Biol. Chem. 193; 265-275.
- Lyndon, R.F., 1962. Nitrogen metabolism of detached *Kalanchoe* leaves in the dark in relation to acidification and oxygen uptake. J. Exp. Bot. 13; 20-35.
- Mengel K., and E.A. Kirby, 1978. Principles of plant nutrition. International Potashi Institute.
- Mifflin B.J. and P.J. Lea, 1977. Amino acid metabolism. Ann. Rev. Plant Physiol. 28; 299-329.
- Mifflin, B.J., 1967. Distribution of NR and NiR in barley. Nature. Vol. 214; 1133-1134.
- Neyra, C.A. and R.H. Hageman, 1975. NO_3^- uptake and induction of NR in excised corn roots. Plant Physiol. 56; 692-695.
- Osmond, C.B., 1978. CAM: Curiosity in context. Ann. Rev. Plant Physiol. 29; 379-414.
- Pate, J.S., 1980, Transport and partitioning of nitrogenous solutes. Ann. Rev. Plant Physiol. 31; 313-340.
- Pokhriyal, T.C., M.S. Sachdev, H.L. Grover, R.P. Arora and Y.P. Arbol, 1980. Nitrate assimilation in leaf blades of wheat of different age. Physiol. Plant. 48; 477-481.
- Radin, J.W., 1975. Differential regulation of NR induction in roots and shoots of cotton plants. Plant Physiol. 55; 178-182.

- Randson, S.L. and M. Thomas, 1960. Crassulacean Acid Metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11; 81-110.
- Richards, 1915. Acidity and gas exchange in cacti. Carnegie Institute. Washington Pub. 208. 107p.
- Ritenour, C.L., K.W. Joy, J. Bunning and R.H. Hageman, 1967. Intracellular localization of NR, NiR, GDH in green leaf tissue. *Plant Physiol.* 42; 233-237.
- Shen, 1972. NR of rice seedlings and its induction by organic N-component. *Plant Physiol.*
- Stewart, G.R., 1969. The effect of cycloheximide on the induction of NR, NiR in *Lemna minor* L. short communication.
- Stulen, I. and L. Lanting, 1976. Nitrate reductase and NiR in the dark grown radish seedlings. *Physiol. Plant*, 37; 139-142.
- Swader, J.A. and C.R. Stocking, 1971. Nitrate and nitrite reduction by *Wolffia arrhiza*. *Plant Physiol.* 47; 189-191.
- Szarek, S.R., H.B. Jhonson and I.P. Ting, 1973. Drought adaptation in *Opuntia basilaris*. *Plant Physiol.* 52; 539-541.
- Szarek, S.R. and I.P. Ting, 1974. Seasonal patterns of Acid metabolism and gas exchange in *Opuntia basilaris*. *Plant Physiol.* 54; 76-81.
- Szarek, S.R. and I.P. Ting, 1974. Respiration and gas exchange in stem tissue of *Opuntia basilaris*. *Plant Physiol.* 54; 829-834.

A comparative study on crassulacean acid metabolism and NO_3^- assimilation
affected on the stem ages of *Opuntia lanceolata* Haw

Chang, Nam Kee, Choe, Hong Gwan
and Sim, Sook Choo

Abstract

Diurnal acid fluctuation, NO_3^- contents, changes of NRA, and soluble protein contents with age were investigated in the stems of *Opuntia lanceolata* Haw growing under the field condition. Diurnal change of titratable acidity shows typical CAM pattern; maximum value of $109.19 \mu\text{eq}/\text{cm}^2$ and minimum value of $6.91 \mu\text{eq}/\text{cm}^2$.

Young stem exhibited low CAM as measured by the diurnal changes of titratable acidity. Intermediate aged stems were active in CAM activity. NRA per cm^2 -hour was highest in young stem, and decreased with age. But the oldest stem exhibited relatively high NRA. NO_3^- content in the oldest stem was $100 \mu\text{mole}/\text{cm}^2$ and gradually decreased in young. It shows translocation of N-component in *O. lanceolata* is largely as NO_3^- form. Chlorophyll content does not correspond to diurnal acid fluctuations, and there is no relation between soluble protein content & NRA.