

植物體內的 水分과 耐寒性

洪 性 珏
建國大 農大 林學科

緒 論

물은 植物의 生長과 生存에 영향을 주는 主要環境因子들 중의 하나로서 한편 生命體의 主要成分이라는 점에서 다른 환경인자와는 다르게 이해되어야 할 것이다.

低溫은 植物의 生存과 分布를 制限하는 主要環境因子 중의 하나이다. 특히 極低溫의 영향은 凍結 溫度에서의 水分스트레스를 통하여 발현된다. 따라서 植物體의 耐寒性은 凍結 溫度에서의 植物體內的 水分스트레스에 대한 적응능력으로 정의하는 것이 耐寒性의 原理를 理解하고 解明하는 데 도움이 될 것이다.

온도와 水分과의 상호작용에 대하여 식물체가 어떻게 반응하는가에 따라 식물체의 내한성이 결정되며, 耐寒性을 나타내는 과정에서 여러가지 환경인자들이 관여하고 水分 역시 외부환경인자로서 작용하므로 내한성과 水分은 매우 밀접한 관계가 있다.

본 논문은 植物體內的 水分과 植物의 耐寒性과의 관계를 일반적으로 고찰한 후 최근에 植物耐寒性의 중요한 원리중의 하나로 많은 연구가 진행되고 있는 과냉각 (Super cooling)의 원리를 植物體內的 水分과 연결시켜 고찰하고자 한다.

植物耐寒性의 原理

일반적으로 스트레스 耐性 (Stress resistance)은 스트레스 회피성 (Stress avoidance)과 스트레스 眞性耐性 (Stress tolerance)으로 나눈다. 耐寒性 (Cold hardiness) 또는 耐凍性 (Freezing resistance)도 크게 凍結 回避性 (Freezing avoidance)과 眞性 耐凍性 (Freezing tolerance)으로 분류한다.¹⁴⁾

살아 있는 세포에서 細胞內 凍結 (Intracellular freezing)이 일어나면 대부분

의 경우 그 세포는 치사한다. 아직까지 세포내 동결상태를 견디는 원리로 耐凍性을 갖는 경우는 자연상태에서 관찰되지 않고 있다. 실험실에서 인공적인 방법으로 세포나 조직을 초고속 동결 또는 해빙 (10,000 °C / Sec) 시키므로서 細胞內 凍結이 일어나고도 식물체가 살아 남는 경우는 예외이다. 이때 세포내에 形成된 얼음은 결정상의 얼음이 아니고, 유리질 (Amorphous 상)의 얼음이다.

식물체가 외부온도가 저하됨에 따라 서서히 동결온도에 이르면 가장 먼저 얼음결정을 형성하는 물은 세포간 공간에 존재하는 삼투압이 낮은 물이다. 세포내 동결과는 달리 세포외 동결 (Extracellular freezing)은 대부분의 경우 세포에 치명적이 아닌 것으로 알려지고 있다.

자연상태에서 세포내 동결이 치명적이기 때문에 식물체가 極低溫에서 살아 남으려면 동결을 회피하거나, 세포의 결빙후에 나타나는 세포내 탈수상태 (Freeze dehydration)를 견디지 않으면 안된다. 세포외 형성된 얼음결정표면의 증기압이 세포내 액체상태의 물의 증기압보다 낮기 때문에 온도가 낮아질수록 세포내 수분은 세포밖으로 이동하여 세포내 원형질은 탈수상태가 심해지는데 眞性耐凍性이 강한 식물들은 이러한 凍結脫水에 의한 乾燥를 견디게 되며 이 점에서 眞性耐凍性은 眞性耐乾性과 동일한 원리로 설명한다.

식물의 종류에 따라, 한 식물에서도 조직부위에 따라 동결회피성 내동성이거나 진성내동성의 원리를 사용하여 극저온에서 살아 남는다.

동결회피성 내동성에는 다음과 같은 방법이 있다.¹⁴⁾

1) 凍結溫度를 回避하는 원리

식물들은 땅속이나 눈속에서 동결온도를 회피할 수 있다. 지상부위가 극저온에서 노출된 경우 두꺼운 樹皮를 가진 樹幹이나 솜털 芽鱗으로 싸인 冬芽도 이 원리를 사용하나, 아주 두꺼운 樹皮도 -20 °C의 凍結溫度에서 2~3 °C 높게 약 30分間 온도저하를 지연시킬 뿐 效果的인 방법이 아니다. 항온동물의 내한성에는 매우 효과적이다.

2) 凍結을 回避하는 원리

세포질 용액의 氷點을 降下시키거나 過冷却의 원리를 사용하여 세포내 동결을 회피한다. 耐鹽性 植物들을 제외하고는 세포질 용액의 삼투압을 높여 빙점강하의 원리로 획득할 수 있는 최고의 내동성도는 -4°C 정도에 불과하다. 반면에 과냉각에 의한 耐凍性은 매우 효과적이다. 樹木類의 꽃눈, 溫帶 落葉 闊葉樹의 材部 柔組織은 과냉각의 원리로 $-20^{\circ}\text{C} \sim -45^{\circ}\text{C}$ 까지 耐凍性度를 발달시킬 수 있다.

3) 細胞內 凍結을 遲延시키는 원리

세포내 동결은 온도하강속도가 빠를수록 잘 일어난다. 따라서 凍結速度를 지연시키므로써 세포내 동결을 지연시킨다. 이러한 원리로 $-5^{\circ}\text{C} \sim -6^{\circ}\text{C}$ 정도의 내동성을 발달시킬 수 있다.

4) 細胞內 凍結可能 水分을 없애는 원리

乾燥한 종자, 화분, 포자, 균사, 박테리아 등은 세포내 동결가능한 수분을 凍結전에 세포외로 제거시켜 세포내 동결을 회피한다. 이 원리로 식물들은 $-100^{\circ}\text{C} \sim -273^{\circ}\text{C}$ 까지의 온도에서도 견딜 수 있다. 이 원리는 다음에 설명된 眞性 耐凍性의 원리와 비슷하나, 단지 凍結前에 高溫에서 세포내 수분을 제거시켰다는 점이 다르다.

식물들은 眞性 耐凍性을 다음과 같은 원리로 획득한다.¹⁴⁾

1) 細胞가 結氷에 의한 脫水를 回避하는 원리

몇몇 내한성이 강한 밀 품종들은 조직내 결빙하는 물의 비율을 줄여 $-5.5^{\circ}\text{C} \sim -13^{\circ}\text{C}$ 정도로 내동성을 발달시킨다.

2) 細胞外 結氷에 의한 脫水를 견디는 원리

식물체의 온도가 저하되면 세포내 수분은 세포외로 탈수되고 세포질은 점점 심한 수분 스트레스를 받게 되는 데 이 스트레스를 견디는 정도에 따라 내동성의 정도가 결정된다. 식물들은 이러한 원리로 -196°C 의 온도에도 견딘다. 가장 효과적인 내동성의 원리이다.

식물들은 그들이 사용하는 내동성의 원리에 따라 그 분포가 결정된다.^{6,15,16,18)} 북아메리카와 아시아 대륙에서 극한온도가 -40°C 보다 높은 지역까지만 재부유조직이 과냉각의 원리를 사용하는 낙엽활엽수들이 자란다. 극한온도가 -40°C 보다 더 낮은 한대지역에서는 재부유조직이 진성내동성의 원리를 사용하는 자작나무류, 버드나무류, 포푸라류, 흰말채나무류와 같은 寒帶性 樹種이나 地衣類들만이 자랄 수 있다.^{15,18)}

식물체의 조직 부위에 따라 내동성의 원리가 다를 수 있다. 예를 들면 사과나무의 材部柔組織은 과냉각의 원리로 동결 회피성 내동성을 발달시키지만 樹皮는 結氷에 의한 수분 스트레스를 견디는 眞性 耐凍性을 발달시켜 극저온에서 살아 남는다. 계절에 따라 각 조직부위마다 내동성발달 속도가 다른 데, 그것이 동결회피성이거나 진성내동성이거나 어떤 시기에 내동성이 가장 약한 부위의 내동성에 의하여 식물 전체의 내동성이 결정된다.

Levitt (1972)은 식물들의 내한성을 조직내 결빙에 대하여 동결 회피성과 진성내동성 두 가지를 결합한 능력으로 정의하였다. 그는 동결회피성이 진성내동성보다 더 진화한 원리라고 믿고 있다.¹³⁾

眞性 耐凍性和 水分

건조한 종자는 -196°C 의 온도에서도 견디지만 일단 세포질이 水和된 후에는 $-3^{\circ}\text{C} \sim -5^{\circ}\text{C}$ 에서 얼어 죽는다. 진성내동성으로 -196°C 의 극한온도를 견디는 버드나무와 흰말채나무의 재부유조직이 수체의 온도가 $-20^{\circ}\text{C} \sim -40^{\circ}\text{C}$ 가 되면 동결이 끝나고 이 조직은 $0.2 \sim 0.5 \text{ gr}$ (1 g 건조중량당)의 물을 갖는데 이 물은 얼지 않는다.²⁾ 이들 수종들도 한 여름에 내한성이 발달되지 않은 상태에서는 $-3^{\circ}\text{C} \sim -5^{\circ}\text{C}$ 에서 얼어 죽는다. 이것은 세포막의 수분 투과성이 낮아 세포내 수분이 세포밖으로 탈수되지 못하고 세포내 결빙이 일어나기 때문이다.

耐寒性的 증진과정은 일련의 복잡하고 점진적인 생리적 변화를 거쳐 일어난다. 수목류의 제 1차 내한성도는 늦여름 단일조건으로 유발된다. 이 단계에서 내한성

이 $-10^{\circ}\text{C}\sim-25^{\circ}\text{C}$ 까지 점진적으로 증진되다가 제 2차 내한성도는 광주기와 별도로 $0^{\circ}\text{C}\sim-10^{\circ}\text{C}$ 의 외부온도의 자극을 받아 $-30^{\circ}\text{C}\sim-45^{\circ}\text{C}$ 또는 그 이하의 온도까지 발달한다.^{10,18)}

내한성 발달과정에서 세포의 생리과정은 크게 변화한다. 불포화지방산이 축적되어 결빙시 세포막의 수분투과성이 증가되고 따라서 세포내 결빙을 회피할 수 있다. 세포내 당류나 용질이 축적되어 빙점강하 온도가 내려가고 따라서 결빙에 의한 탈수를 회피하는 능력이 증가된다. 인지질이 축적되어 세포막의 주름이 늘어나고 따라서 결빙시 세포막이 파열되지 않는다. 한편 세포막 단백질이 축적되고 가용성 단백질의 친수성이 증가되므로서 결빙시 이온 펌프가 불활성화되는 것을 방지하거나 세포막의 수분 투과성이 저하되는 것을 막는다. 또한 세포막이 피해를 받은 후에 회복능력이 있으므로 결빙에 의한 탈수상태를 견딜 수 있게 된다.¹⁴⁾

이상의 복잡한 내한성 발달과정에서 수분 스트레스는 내한성 발달을 촉진하는 것으로 보고되고 있다.⁴⁾ 또한 목질부를 어느 정도 건조시키므로서 내한성을 7°C 까지 증가시킨다는 보고도 있다.³⁾ 겨울 맥류는 함수율이 높으면 내한성이 저하된다.³⁾ 월동하는 수목조직에 있어서는 함수율이 계절적으로 진성내동성이 증진하는 정도와 비례적으로 감소하더라도 함수율의 감소가 내동성 증진의 주요요인이라고 단정할 수 없다. 내한성이 높은 몇몇 수목들은 월동중 함수율을 상당히 높은 상태로 유지한 상태에서도 진성내동성을 매우 높게 증진시킬 수 있으며 겨울동안에 수목의 가지에 수분처리를 하여 함수율을 높여도 내한성이 저하되지 않는 것으로 보아 수목조직의 함수율 자체는 내한성의 증진과 직접적인 관계가 없는 것으로 생각된다.

식물체의 함수율과는 상관없이 온도가 떨어져 결빙시에 식물세포가 받는 수분 스트레스에 의하여 세포질은 탈수되고 이 탈수 상태가 내한성을 증진시키는 것으로 알려지고 있으나 그 원리는 아직까지 밝혀지고 있지 않다.^{12,17)}

자연상태에서 내동성과는 상관없이 많은 수목들은 겨울동안에 건조의 피해 (寒風害: Winter desiccation)를 받는다. 특히 常綠針葉樹가 건조하고 따뜻한 겨울

에 증산량이 지나치게 많은 경우나 토양이 동결되어 뿌리의 수분공급이 중단되고 $-20\text{ }^{\circ}\text{C}\sim-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 의 온도가 지속되는 경우에 한풍해가 많다.

수목의 진성내동성이 높으면 수체내 수분이 증산되어 생기는 증산성 수분스트레스(한풍해)에도 강하다.¹²⁾ 극저온에서의 수분 스트레스에 대한 적응능력은 그것이 동해이건 한풍해이건 식물의 생존과 분포에 크게 영향을 받는다.

過冷却과 水分

過冷却(Supercooling)은 凍結回避性 耐凍性 中에서 가장 효과적인 것이다.^{2,14)} 과냉각은 어떤 주어진 온도에서 액체상태의 물이 갖는 불안정한 평형상태로서 평형상태로 존재하는 빙점강하의 원리와는 전혀 다르다. 식물체에서 빙점강하로 얻을 수 있는 내동성온도는 $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 에 불과하다. 순수한 물이 균일한 결빙을 하는 과냉각 최저온도는 약 $-38\text{ }^{\circ}\text{C}$ 이다.²⁾ 이때 과냉각 수용액의 빙점강하온도에 따라 과냉각 최저온도는 $-38\text{ }^{\circ}\text{C}\sim-47\text{ }^{\circ}\text{C}$ 로 달라진다.²⁾

진성내동성의 원리로 내한성을 얻는 세포들이 가능한한 세포내의 수분을 세포밖으로 탈수시켜 더 낮은 온도에서도 세포내 결빙이 일어나지 않도록 내한성을 발달시키는 것과 대조적으로 과냉각원리로 내한성을 얻는 세포들은 세포내 액체상태의 수분이 더 낮은 온도에서 과냉각이 일어나도록 내한성을 발달시킨다. 과냉각의 원리를 가장 효과적으로 이용하고 있는 조직은 온대 활엽수의 材部柔組織이다.

탄화수소 용매속에 물을 작은 크기의 방울로 만들어 과냉각 시키면 순수한 물은 약 $-38\text{ }^{\circ}\text{C}$ 에서 결빙한다. 세포가 세포밖에 얼음결정으로 둘러 싸여 있으면서도 세포내의 물이 $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 의 낮은 온도에까지 과냉각되는 원리는 잘 밝혀져 있지 않다. 직경이 작은(100 nm보다 작은) 공극속의 물은 보통물보다 더 낮은 온도에서 결빙한다.¹⁾ 세포벽의 모세관속의 물이 더 낮은 온도에서 결빙하기 때문에 세포의 부로부터 세포내부로 결빙이 과급되는 것을 억제하고 있는 것으로 추측하고 있다.¹⁾ 세포막도 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}\sim-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ 정도로 결빙과급을 억제하는 효과가 있다.

재부유조직에서 일어나는 과냉각의 원리는 확실히 밝혀져 있지 않으나 최근에

많은 연구가 이루어지고 있다. 5,6,7,8,9,10,11,16)

가장 기본적인 문제로 제기된 것은 과냉각온도에서 균일한 결빙이 일어나는 결빙의 단위이다. 1,5,7,11) 이 결빙의 단위가 밝혀지면 구조적으로 결빙단위 주위에 결빙과급을 억제하는 요인을 밝혀 낼 수 있기 때문이다.

George와 Burke (1977)는 *Carya ovata* 재부 유조직의 결빙단위가 목재수선조직 전체라고 주장하였으나 후에 Hong과 Sucoff (1980)는 과냉각 결빙시 결빙차단 시험, 결빙전 또는 결빙후 수선세포의 해부학적 연구를 통해 재부 유조직의 과냉각 결빙 단위가 수선조직내 단일 세포 또는 일군의 세포들이라는 것을 밝혀내었다.

Ishikawa (1984)는 조릿대 잎의 과냉각 결빙단위가 엽맥으로 경제구분되는 일군의 세포들로서 관찰하였으나 그 조직내에 어떠한 세포들이 과냉각을 하는지는 밝혀 내지 못하였다.

두번째로 문제가 제기된 것은 계절적으로 과냉각온도가 변화되는 원리이다. 과냉각내동성은 진성내동성과 마찬가지로 1차적으로 광주기에 의하여 유발된다. 한수종에서 樹皮나 冬芽는 진성내동성 원리로, 材部柔組織은 과냉각 원리로 각각 다르게 내한성을 발달시키는 데 두 조직 第一次 耐寒性은 光週期에 의하여 第二次 耐寒性은 低溫刺戟에 의하여 거의 동시에 유발된다는 것은 매우 흥미로운 사실이다. 10)

과냉각 내한성의 증진과정에서 진성내동성의 경우와 다른 것은 저온에 대한 반응속도와 수분 스트레스와 저온과의 상호작용에 대한 반응결과이다. 광주기 효과에 의하여 제 1차 내한성도를 발달시킨 재부유조직에 0℃ 부근의 온도를 처리하면 매우 빠르게(최소 30분내에) -20℃에서 -30℃ 정도로 내한성도가 증진된다. 이 급격한 과냉각내한성 증진과정은 N₂ 상태나 ICH₂COOH, KCN와 같은 대사억제물질이 처리된 조건에서는 일어나지 않는다. 8,9) 또한 -25기압 정도의 수분 스트레스를 받은 재부유조직에서도 이 급격한 과냉각내한성 증진현상은 억제된다. 9)

0 °C 부근의 온도자극으로 과냉각내한성을 약 - 25 °C ~ - 30 °C까지 발달시킨 재부유조직에 - 10 °C 부근의 온도자극을 수일동안 주면 - 40 °C까지 과냉각 내한성을 발달시킨다. 이때 - 10 °C 부근의 온도효과는 KCN이나 ICH₂COOH를 처리한 재부유조직에도 나타나는 것으로 보아 세포막 또는 세포벽의 물리적 변화와 관련되어 내한성이 증진되는 것으로 추정된다.^{8,9)}

세번째로, 얼음결정에 싸여 있는 세포의 물이 - 40 °C의 과냉각 상태를 유지하려면 이론적으로 - 400 bar의 물리적 tension상태로 있어야 하는 데 이 문제는 앞으로 밝혀져야 할 과제로 남아 있다.^{5,8)}

結 論

현재까지의 실험결과로는 수분 스트레스가 진성내동성의 발달은 촉진하지만 과냉각 내한성의 발달은 억제하는 것으로 보고되고 있다. 앞으로 수분 스트레스가 내한성 발달에 미치는 영향에 관한 연구는 식물의 진성내동성과 과냉각 내한성의 원리를 밝히는 데 필수적인 연구라고 생각되며 이 분야의 연구는 生化學的 또한 生物理學的 面에서 추구하는 것이 바람직하다고 믿는다.

引 用 文 獻

1. Ashworth E. N. and Abeles F. B. 1984. Freezing behavior of water in small pores and the possible role in the freezing of plant tissues. *Plant Physiol.* 76; 201-204
2. Burke M. J., George M. F. and Bryant R. G. 1975. Water in plant tissues and frost hardiness. In "Water Relations of Food" ed. by Duckworth R. B. Acad. Press p 111-134.
3. Burke M. J., Gusta L. V., Weiser C. J. and Li P. H. 1976. Freezing and injury in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27: 507-28.
4. Chen P. M. and Li P. H. 1977. Induction of frost hardiness in stem cortical tissues of *Cornus stolonifera* Michx. by water stress. *Plant Physiol* 59:240-243
5. George M. F. and Burke M. J. 1977. Cold hardiness and deep supercooling in xylem of shagbark hickory. *Plant Physiol.* 59; 319-325.

6. George M. F. Hong S. G. and Burke M. J. 1977. Cold hardiness and deep supercooling of hardwoods : Its occurrence in provenance collections of red oak, yellow birch, black walnut, and black cherry. *Ecology* 58:674-680.
7. Hong S. G. and Sucoff E. 1980. Units of freezing of deep supercooled water in woody xylem. *Plant Physiol.* 66: 40-45.
8. Hong S. G. and Sucoff E. 1982. Rapid increase in deep supercooling of xylem parenchyma. *Plant Physiol.* 69 : 697-700.
9. Hong S. G. 1982. Factors influencing the rapid shift of deep supercooling of apple xylem induced by Near-zero-temperatures. Thesis collection. Institute of Agri. Resources Develop. Kon-Kuk Univ. No 7 : 17-29.
10. Hong S. G. and Sucoff E. 1982. Temperature effects on acclimation and deacclimation of supercooling in apple xylem. In "Plant Cold Hardiness and Freezing Stress" ed Li P. and A. Sakai Academic Press P 341-356
11. Ishikawa M. 1984. Deep supercooling in most tissues of wintering *Sasa senanensis* and its mechanism in leaf blade tissues. *Plant Physiol.* 75 ; 196-202
12. Krasavtsev O. A. 1969. Resistance of hardened woody plants to dehydration at low temperatures. *Soviet Plant Physiol.* (translated) 14: 433-439.
13. Levitt J. 1972. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York. 1st ed.
14. Levitt J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York 2nd ed.
15. Sakai A. 1972. Freezing resistance of trees in North America. *Low Temp. Sci. Ser B. Biol. Sci.* 30: 77-89.
16. Sakai A. 1979. Freezing avoidance mechanism of primordial shoots of conifer buds. *Plant and Cell Physiol.* 20 (7) : 1381-1390
17. Tumanov I.I. 1967. Physiological mechanism of frost resistance of plants. *Soviet Plant Physiol.* (Translated) 14 : 440-455.
18. Weiser C. J. 1970. Cold resistance and injury in woody plants. *Science* 169: 1269-78