

水分 stress에 對한 植物의 反應과 耐乾性

權 琦 遠
忠南大 農大 林學科

緒 論

光線, 空氣 및 水分은 生物體의 生命을 維持시키는 三大要素로 無制限要素에 屬하지만 水分은 그 중에서 극히 一部만 陸上植物에 利用可能하며 그것도 地域的, 季節的으로 不均一하게 供給되고 있다. 이에 따른 生育障礙, 枯死等은 作物이나 森林樹木의 生産性を 크게 떨어뜨리는데 특히 作物과 같이 人爲的인 水分供給이 어려운 森林에서 水分不足에 의한 被害는 더욱 深刻할 것으로 思料된다.

우리나라에 年間降水量은 1000~1500 mm 안팎으로 크게 不足하지는 않지만 造林된 幼苗가 活着되고 主要 針葉樹 經濟樹種의 新稍가 한창 자라는 4~6月사이에 나타나는 旱魃은 樹木에 심한 水分 stress를 加하게 된다.

Stress란 物理學的인 概念으로 볼 때에 어느 物體에 加해지는 外部의 힘이며 여기에 比例하여 힘을 받은 物體는 strain이란 變化를 보이게 된다. 이와같은 現象은 生物體에도 그대로 適用될 수 있다. 植物이 水分不足으로 심한 stress를 받을 때 生育不振, 休眠, 枯死等の strain이 發生된다. 植物은 이와같은 stress가 加해질 때에 이를 回避하려하고 또 stress에 依한 strain의 크기를 減少시키려 한다.¹⁰⁾ 이와같은 點은 水分 stress에 對한 植物의 耐乾性 概念으로 받아들여진다.

本 論

1) 植物體內的 水分動態

대부분의 植物은 50~90% 또는 그 以上の 水分으로 이루어져 있다.⁷⁾ 水分은 原形質의 主要成分이며, 養料나 gas의 溶媒가 되고, 加水分解等 代謝作用의

reactant 또는 media로 이용되며, 光合成의 原料로 쓰이고 細胞의 膨壓維持에 重要な 役割을 하고 있다. (2,4,7,11)

水分은 土壤-植物體-大氣로 이어지는 하나의 連續體 (Soil-Plant-Atmosphere Continuum, SPAC)로 다루는 것이 좋다. (9) SPAC上에서의 여러 變化要因 때문에 植物體는 그 部位에 따라 時間이나 季節, 氣象에 따라 항상 水分狀態의 變化를 일으킨다. (2,3,4,5,7,8,11)

植物體內的 水分動態는 1959年 UNESCO 마드리드 심포지움에서 Taylor 와 Slatyer에 의해 提示된 水分 potential (Ψ_w) 概念으로 正確하게 說明될 수 있다. (12)

水分 potential 은 熱力學的인 水分의 自由에너지 概念으로 說明되며 公式으로 簡單히 表現할 수 있다. (7, 11, 12)

$$\Psi_w = \frac{u_w - u_w^0}{V_w}$$

u_w : 特定溶液內에서의 水分의 化學 potential
 u_w^0 : 純水의 化學 potential
 V_w : 水分의 mol 分壓

植物體內에서 水分 potential 을 構成하는 成分은 公式과 같이 몇가지 成分으로 나누어진다. (7, 11, 12)

$$\Psi_w = \Psi_\pi + \Psi_m + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_i$$

Ψ_π : osmotic pressure에 의한 成分

Ψ_m : matric tension에 의한 成分

Ψ_p : turgor pressure에 의한 成分

Ψ_g : gravity에 의한 成分

Ψ_i : interaction에 의한 成分

SPAC上에서 水分은 potential이 높은 쪽으로 移動하며 그 差異가 클수록 移動은 빨라진다. 土壤과 大氣중의 水分 potential은 각각 커다란 變化幅을 보이고 있으며 이들사이에는 -1000 bar 以上の 蒸氣壓差 (Vapour Pressure Deficit, V.P.D.)를 나타내기도 한다. 植物體는 自體의 調節能力으로 永久萎凋狀態 以前

에는 一定한 範圍內에서 變動한다. 뿌리의 吸水能力, Xylem의 通導 및 貯藏能力, 잎의 蒸散調節能力等이 植物體內의 水分動態를 決定하며 또 이들은 植物의 耐乾性を 決定하는 主要因子가 되기도 한다.

2) 植物體內의 水分動態 測定

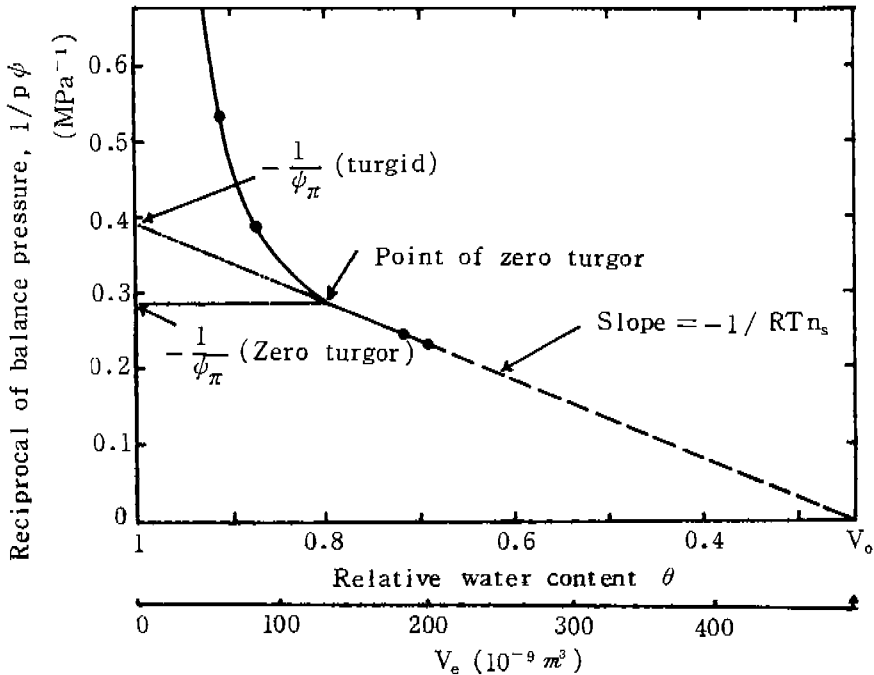


그림 1. 植物의 相對水分含量과 水分 potential 과의 關係를 說明하는 pressure-volume curve.

植物體內의 水分狀態는 含水量만으로는 正確한 分析을 할 수 없기때문에 水分 potential 의 概念을 사용하게 된다. 植物의 相對水分含量과 水分 potential 은 위 그림 1 과 같은 關係를 보인다. 水分 potential 을 測定하기 爲한 여러가지 方法이 고안되었으며 그 中에서 Chardakov 의 dye method(1938), Scholander 의 pressure chamber method(1964), Spanner 의 psychrometric method(1951), Neumann 의 dew-point hygrometric method(1973) 등은 植物의 水分 potential

測定에 實用的으로 사용될 수 있는 代表的인 方法들이다. 이들은 道具의 必要性, 測定의 어려움, 正確度, 測定條件의 制限 등에서 서로 差異가 많으며 그 중에서 흔히 pressure chamber method가 손쉽게 利用되고 있다.²⁾

3) 水分 stress에 對한 植物의 反應

① 植物體內的 水分狀態

植物은 水分 吸水量과 蒸散量의 差異로 水分缺差가 일어나고 이에 따라서 水分 potential의 變化를 일으킨다. 水分 potential은 항상 해뜨기 直前に 가장 높고 낮에는 이보다 낮은 狀態에서 不規則하게 變化하는데 여기에 變化를 주는 要因은 光線, 溫度, 바람, 土壤, 溫度等이다. 氣孔의 蒸散量과 뿌리의 吸水量이 서로 關係하여 水分 potential이 決定되게 되지만 그값은 植物의 種類에 따라, 植物體의 部位나 生理的 狀態에 따라, 時間이나 季節에 따라 各各 一定한 範圍 안에서 항상 變化를 보인다. 이때 水分 stress가 심해져 Ψ_w 와 Ψ_π 가 같고 Ψ_p 가 0이 되는 水準에 이르면 膨壓을 잃고 原形質 分離되어 植物은 致命的인 被

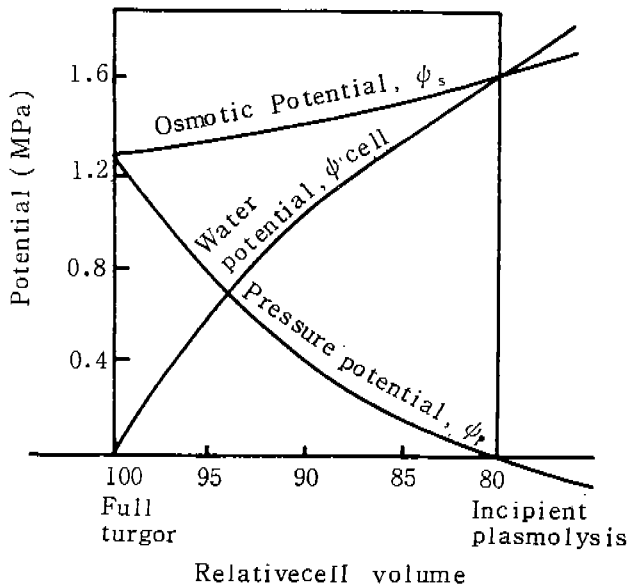


그림 2. 細胞內 水分含量과 水分 potential 과의 一般의 關係

해를 입는다. (그림 2) Walter (1951)는 生育을 멈추는 水分 stress의 크기로 植物의 耐乾性を 分類하여 hydrophyte는 $-5 \sim -10$ bar, mesophyte는 -20 bar, xerophyte는 -40 bar로 區分하고 있다.¹⁰⁾

한 植物體內에서도 뿌리에 가까울수록 水分 potential이 높고 줄기나 가지, 잎 끝으로 갈수록 낮은 값을 보이게 된다. 햇빛이나 바람을 잘 받는 곳이 그렇지 못한 곳보다 낮은 값을 보이며 水分 stress가 심해지면 部位에 따른 差異는 더욱 커지는 것으로 알려져 있다. Scholander等(1965), Rundel等(1977), Hellkvist等(1974), Cary等(1971)이 各各 세코이아, 가문비나무, 옥수수 등에서 調査한 것을 보면 植物體가 1 m 높아짐에 따라 水分 potential은 0.1~6 bar까지 각기 다르게 變하며 植物의 種類나 높이에 따라 서로 다른 傾向을 보이고 있다.³⁾

氣孔은 植物體內的 水分狀態를 調節하는데 重要的 役割을 하며 또 그 水分狀態에 따라 開閉되기도 한다. 氣孔의 開閉에 直接 影響을 미치는 因子는 光線이며 CO_2 의 濃度, 溫度, 濕度和 같은 環境因子와 體內的 K^+ ion, ABA, cytokinin, farnesol, phaseic acid等 여러가지 物質의 濃度가 氣孔의 開閉와 關聯을 보인다.^{2,4,7,11)}

氣孔의 開閉程度는 蒸散抵抗과 密接하게 關聯되며 水分 stress가 심해져 體內 水分 potential이 떨어지면 氣孔은 서서히 닫히게 되어 蒸散을 減少시키게 된다. 氣孔이 閉鎖될 때 잎의 水分 potential은 植物에 따라 다른데 토마토에서는 $-7 \sim -9$ bar에서 (Hsiao, 1973), grand fir에서는 -25 bar에서 (Lopushinsky, 1969) 各各 氣孔이 닫히고 있었다.⁷⁾ 氣孔蒸散抵抗은 氣孔이 닫히면서 점점 커지며 포플라(權, 1982)⁸⁾, 옥수수 (Sanchez-Diaz等, 1971)等⁷⁾에서의 結果를 보면 氣孔의 開閉, 蒸散抵抗, 水分 potential은 서로 密接하게 影響주고 있음을 알수있다.^{7,8)} (그림 3). 氣孔의 開閉와 蒸散量은 比例關係에 있지만 그程度는 주위의 空氣흐름이나 日射量等에 따라 달라진다. zebrina의 잎에서 氣孔이 $15 \mu m$ 열렸을 때에 air resistance(r_a)가 각각 0.1, 2.0이면 그 蒸散量은

2.0×10^{-7} , $0.5 \times 10^{-7} \text{ g/cm}^2 \cdot \text{sec}$ 로 4 배가량의 差異를 나타내고 있다.⁷⁾ (그림 4)

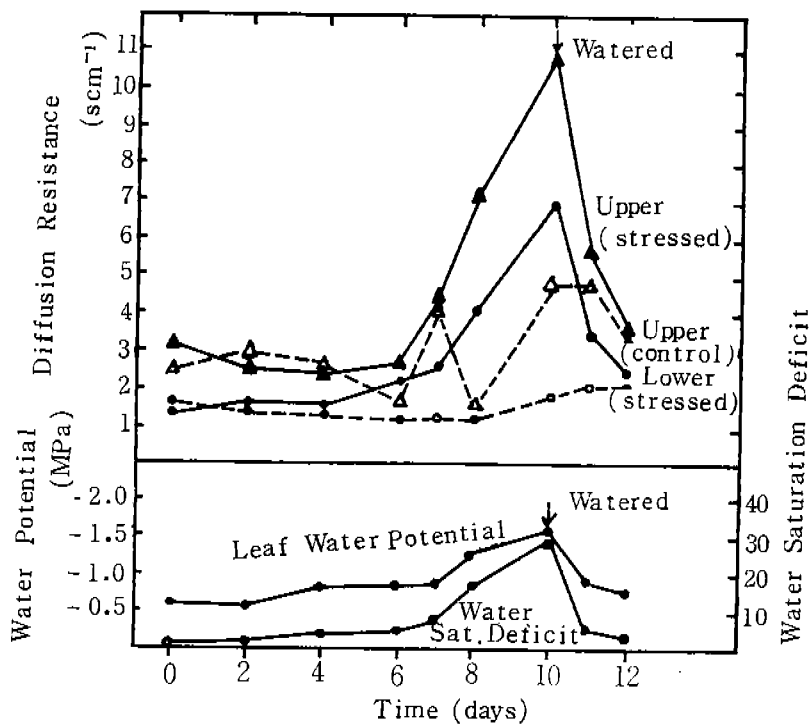


그림 3. 옥수수 잎에서의 氣孔蒸散抵抗과 水分 potential 의 相互關係

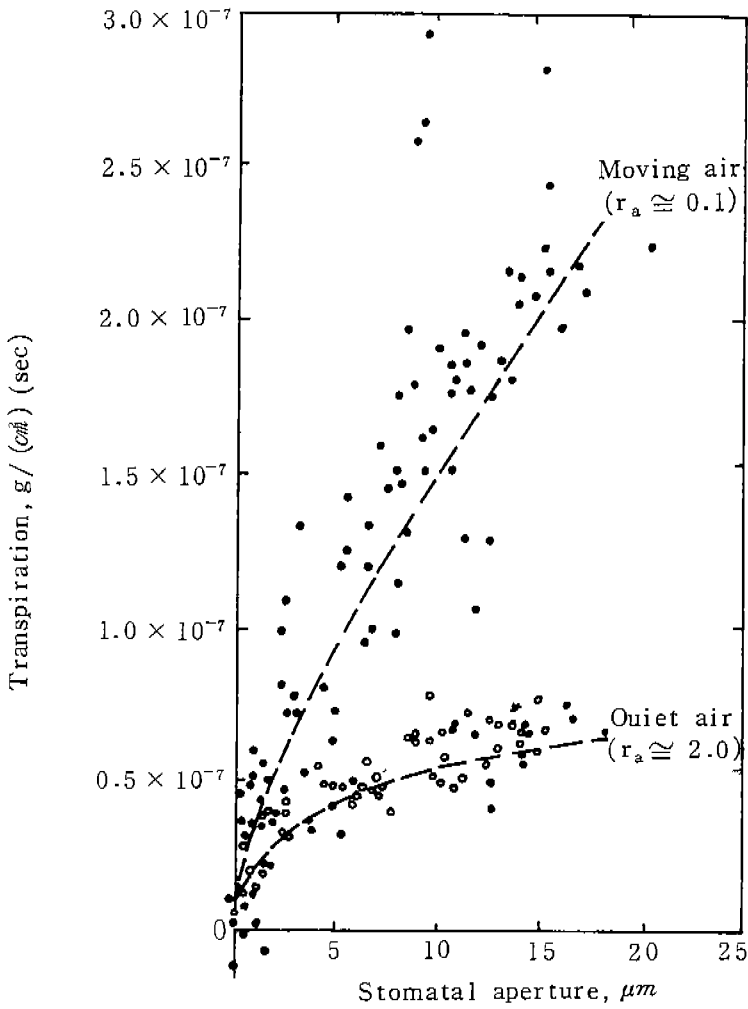


그림 4. Zebrina 앞에서 空氣의 흐름에 따른 氣孔開閉度와 蒸散抵抗의 關係

② 植物體內的 代謝活動

水分 stress 가 加해지면 原形質의 permeability는 떨어지며 viscosity는 높아진다.⁶⁾ -15 bar 의 水分 potential 에서 해바라기의 앞세포내에 plasma membrane, tonoplast, organelles 等 原形質의 微細構造는 損傷을 입는다.¹⁰⁾ (Stocker,

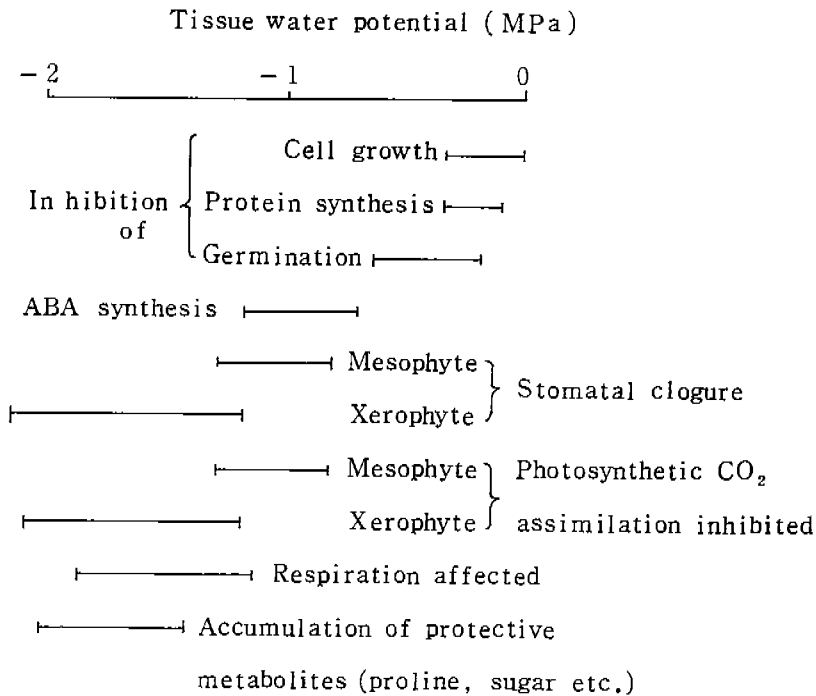


그림 5. 主要代謝過程에 影響을 미치는 組織內 水分 potential 의 범위

1960). 水分 stress 가 대단히 커져서 Ψ_w 와 Ψ_π 가 같아질 때에 $\Psi_p = 0$ 가 되면서 細胞는 膨壓을 잃고 原形質은 細胞膜과 分離된다.

水分은 光合成의 原料이기 때문에 水分 stress 가 주어지면서 炭水化物の 固定能力은 低下된다.(그림 6) 이 때 葉面積이 줄고 氣孔閉鎖로 CO₂ 가 吸收되지 않으며, 關聯되는 모든 代謝機能이 떨어지는 것도 光合成 減少의 原因이 된다.

呼吸은 水分 stress 가 있을 때 대부분 떨어지나 植物에 따라 다른 傾向을 보이기도 한다. 옥수수, 콩, 해바라기에서는 水分 stress 가 -16 bar 까지 되면서 一定하게 減少되나 그 以後 크게 變하지 않는데 비해 (Boyer, 1970), 테다소나무 苗木에서는 대체로 -8 ~ -15 bar 까지 呼吸이 떨어진 後 다시 -30bar 까지 급히 增加하였다가 다시 떨어지는 現象을 보이기도 한다 (Brix, 1962)⁷⁾ (그림 7).

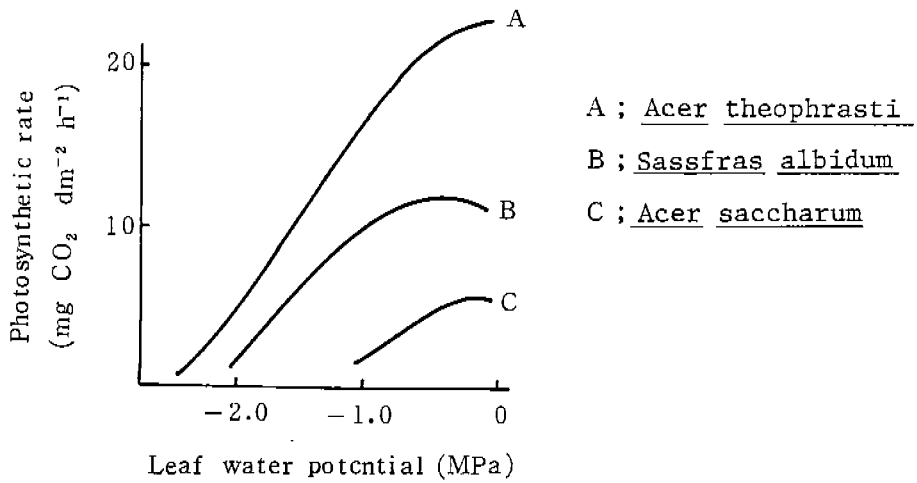


그림 6. 光合成과 잎의 水分 potential 의 關係

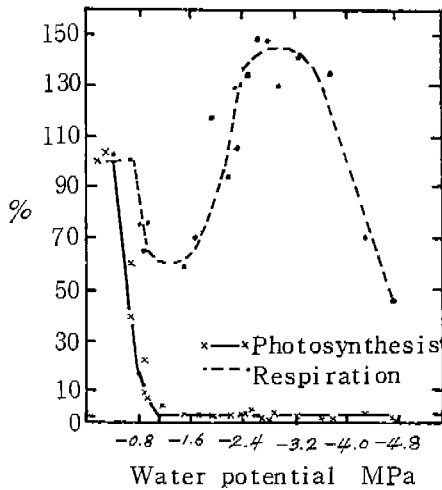


그림 7. Taeda 소나무 實生苗에서 水分 stress 와 光合成 및 呼吸과의 關係

光合成 生成物의 轉流는 水分 stress 에 크게 影響을 받지 않는데 이는 이들이 xylem이 아닌 phloem으로 移動되기 때문으로 생각된다. 水分 stress時 轉流量 減少는 光合成 生成物 自體가 줄기 때문으로 判斷할수도 있다. (Wardlaw, 1968)⁷⁾

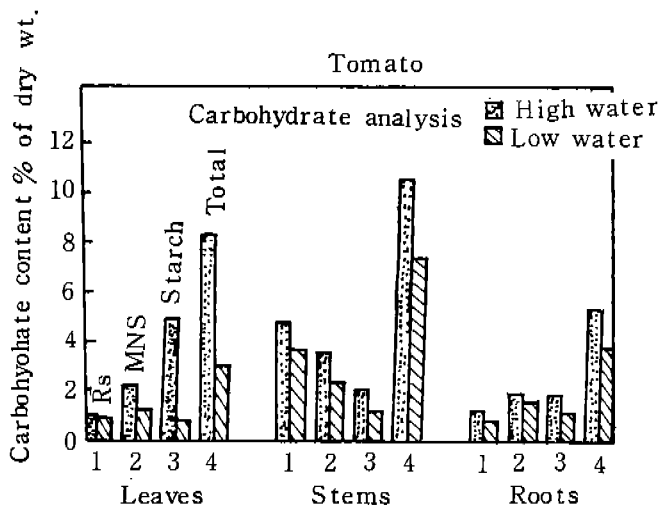


그림 8. 水分條件에 따른 토마토 部位別 炭水化合物 含量

RS: 환원당

NRS: 비환원당

Starch: 전분

Total: 전탄수화물

水分 stress 와 함께 有機 또는 無機 ion 의 吸收은 減少하며 炭水化合物이나 蛋白質의 合成이 抑制되고 分解는 促進된다. 토마토의 境遇 澱粉이 糖으로 바뀌면서 현저하게 줄어드는 것을 보인다^{6,7)} (Woodhams 等, 1954) (그림 8). 蛋白質은 加水分解되어 amino 酸 특히 proline 이 많아진다. 이는 RNA 의 合成이 줄고 RNase 의 活性이 커지면서 蛋白質合成을 抑制하기 때문이다.

水分 stress 와 함께 Amylase, Protease, RNase, Catalase 等은 대체로 增加하는 傾向을 보이며 Invertase, Peroxidase 等은 減少하는 傾向을 보이지만 植物의 種類에 따라 다른 傾向을 보일 때도 있다.⁶⁾

生長調節物質중 Cytokinin 은 水分 stress 와 함께 減少되는 대신에 ABA 의 生成量은 增加되고 이 때문에 氣孔은 閉鎖되고 生理活動은 鈍해지거나 休眠하면서 生育을 멈추게 된다.⁷⁾

③ 植物의 生育

水分 stress 는 直接 光合成, 養料吸收, 細胞分裂과 伸張, 酵素의 活性等を 抑

制하고 生長促進物質의 合成도 減退시켜 결국 全體的인 生育減退를 가져오고 심하면 休眠을 하거나 枯死를 하게 된다. 그 被害程度는 植物의 種類에 따라, 水分 stress의 時期, 頻度, 強度等에 따라 상당한 差異를 보인다.

약한 水分 stress는 生殖生長에 有利할 수도 있지만 그 stress의 程度가 심해지면서 결국 開花, 結實量을 크게 減退시키는 影響을 주게 된다.

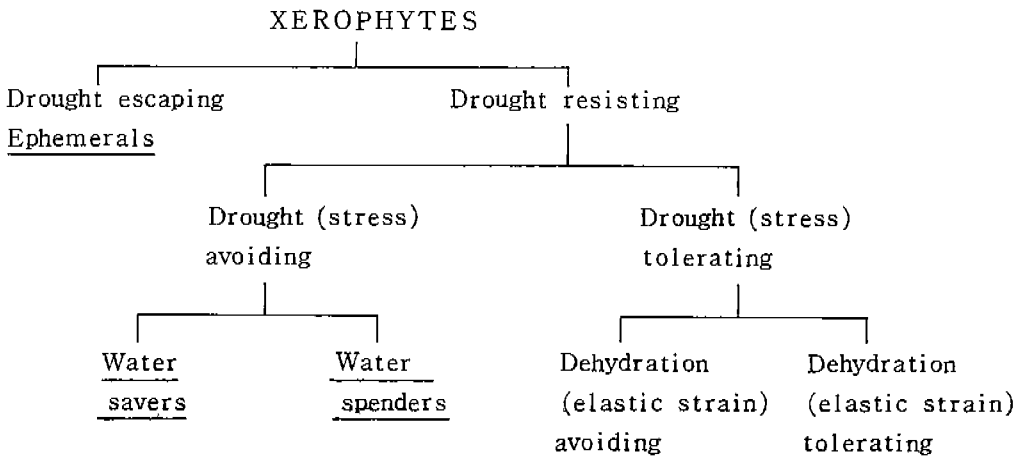


그림 9. 耐乾性を 나타내는 形態의 分類

4) 植物의 耐乾性

植物이 水分 stress가 加해질 때 이에 抵抗하는 形態는 크게 두가지로 區分된다. (그림 9)

乾燥回避型 (drought escaping type)은 대단히 짧은 life cycle을 가지고 있어 砂膜地域과 같은 곳에 잠시 降雨가 있을 때 즉시 發芽하여 生育한 後 바로 開花結實을 이루어 種子로 休眠狀態에 들어간다. 이 때문에 이는 眞正한 耐乾性으로 보기는 어렵다.

乾燥抵抗型 (drought resistant type)은 水分 stress가 加해질때 植物體內에

充分한 水分을 간직하여 體內에까지 stress의 影響이 미치지 못하도록하는 drought stress avoiding 形態와 體內에 그와같은 stress를 받으면서도 正常的인 代謝機能과 生育을 維持하는 drought stress tolerating 形態로 區分된다.

drought stress avoiding 形態로 充分한 水分을 간직하기 爲해서는 水分을 節約하거나 (Water savers) 充分한 水分을 吸水하여 消費된 물을 補充해 주어야 한다 (Water spenders).

Water saver 型은 多肉質 잎이나 줄기 또는 硬葉으로 되어있으며, 잎이 退化되어 植物體의 全體크기에 비해 대단히 縮小되어 있는 것도 있다. 氣孔을 乾燥가 심하지 않은 아침에 잠시 CO_2 를 吸入한 後에 닫히며, Cuticle 層이 發達하여 葉表面에서 直接 水分蒸散이 일어나는 것을 막아준다. 또 잎의 表面積을 줄이기 위해 낙엽을 지게 하거나, 잎이 말리거나 또는 접히게 한다. 또 비가 올 때에만 rain root를 發達시키는 能力, C_4 plant 처럼 氣孔開閉後 光合成을 持續하도록 吸入된 CO_2 를 cystolith 內에 貯藏하는 特性도 水分을 節約하는데 效果적인 方法이다.

Water spender 型은 水分을 많이 消費하는 대신 水分 stress 下에서도 充分한 水分供給能力을 갖춘다. 뿌리의 吸水能力은 특히 높아야 하는데 灌木인 위성류는 뿌리가 30 m를 水平으로 뻗으며, 콩과식물인 mesquite는 깊이 53 m까지 뿌리가 침투해 들어간다. (Drew, 1979) top/root ratio가 작은 것이 水分狀態를 유리하게 해주는데 赤松에서 水分 stress에 抵抗성이 큰 것은 비율이 $1/30 \sim 1/50$ 에 달하기도 한다. (Oppenheimer, 1959). 뿌리의 osmotic potential이 낮을수록 水分을 吸水하는데 效果的이 될수있다. 대부분의 植物은 $-15 \sim -20$ bar까지 土壤水分 potential이 떨어지면 더 이상 吸水을 못하지만 耐乾性植物은 그 以下에서 水分을 吸水하기도하고, 밤중에 잎에 맺히는 이슬을 吸水하는 植物도 存在한다. (Gessner, 1956)

drought stress tolerating 形態는 植物體內의 水分狀態가 좋지않을 때에도 그 에 依해 일어나는 strain을 避하여 被害를 입지 않거나 strain을 받으면서도 正

常的인 生育機能을 維持하는 能力을 보이는 것이다. 水分 stress 로 야기되는 主要 strain 은 膨壓의 喪失과 Starvation, 蛋白質의 分解, 毒性物質의 蓄積等을 들 수 있다. 耐乾性 植物은 osmotic potential 을 낮추어 脫水를 避해 膨壓이 維持되도록 하고, guard cell 의 細胞液의 濃度를 높이고 細胞膜의 彈性을 높여 氣孔開閉能力을 維持시키므로써 光合成을 促進시켜 starvation 을 招來하지 않도록 誘導한다. 또 蛋白質의 可水分解를 줄이며 RNA 의 合成能力을 높이고 RNase 의 活性을 낮추어 蛋白質合成을 促進시키고 可水分解된 有毒物質의 毒性을 除去시키는 能力을 나타낸다.¹⁰⁾

結 論

水分 stress 에 對한 對策

作物의 境遇 水分 stress 를 避하기 爲해 人工灌水나 肥培管理方法을 利用하기도 하지만 根本的으로는 植物의 耐乾性 機構를 適切히 이용해야 한다. 특히 森林樹木에서는 撫育管理方法과 함께 이와같은 耐乾性을 活用하는 選拔育種이 무엇보다 重要한 對策이 될 수 있다.

耐乾性을 좌우하는 因子는 形態學的으로 잎이나 줄기, 뿌리等에서도 찾을 수 있으며 生理學的인 特性으로 區分해 낼수도 있다. 또 이들 因子들을 評價하는데 있어서는 각 因子들이 耐乾性에 어느 程度 效果的으로 寄與하는지도 밝혀져야 한다.¹⁾

參 考 文 獻

1. Christiansen M. N. and C. F. Lewis. ed. 1982. Breeding Plants for Less Favorable Environments. John Wiley & Sons. 175-212.
3. Etherington J. R. 1982. Environment and Plant Ecology. John Wiley & Sons. 147-199.
3. Hinckley T. M., J. P. Lassoie, and S. W. Running. 1978. Temporal and Spatial Variations in the Water Status of Forest Trees. Forest Science. Monograph. 72 PP.

4. Jones H. G. 1983. Plant and microclimate. Cambridge Univ. Press. 60-237.
5. Kozlowski T. T. ed. 1968. Water Deficits and Plant Growth (I). Academic Press. 390 PP.
6. _____ 1972. Water Deficits and Plant Growth (III). Academic Press. 368 PP.
7. Kramer P.J. 1983. Water Relations of Plants. Academic Press. 489 PP.
8. 權琦遠, 1982. 土壤水分 stress 에 따른 雜種 popler 의 水分生理 및 生育反應, 서울大 大學院 Ph. D Thesis. 78 PP.
9. Lange O. L., L.Kappen, and E. D. Schulze. ed. 1976. Water and Plant Life. Springer-Verlag. 536 PP.
10. Levitt J. 1972. Responses of Plants to Environmental stresses. Academic Press. 1-446.
11. Salisbury F. B. and C. W. Ross. 1985. Plant Physiology. Wadsworth Pub. Co. 18-53.
12. Slavik B. 1974. Methods of Studying Plant Water Relations. Springer-Verlag, 449 PP.