

麥類의 氣孔擴散抵抗의 日中變化와 葉位別 氣孔의 分布

李浩鎮 · 尹進一 · 李光會*

Diurnal Changes in Stomatal Diffusion Resistance and Distribution of Stomata on Different Leaf Positions in Barley and Wheat

Lee, H. J., J. I. Yun and K. H. Lee *

ABSTRACT

Diurnal changes in leaf stomatal resistances were measured on leaf positions and both surfaces to investigate the stomatal response to irradiance in wheat, var. Chokwang and barley, var. Dongbori 1. Stomatal frequency and size were also determined to explain the control mechanism of gas exchanges in two species.

The leaf diffusive resistances of two species decreased, as the sun rose, to minimum at 10 to 11 o'clock a.m. and increased gradually in the afternoon, even faster at sunset. As the adaxial irradiance increased, stomatal resistances decreased sensitively in the range of $30\mu\text{Em}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ to $150\mu\text{Em}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ quantum flux density. The stomatal opening of the abaxial surface began at lower irradiance and was completed earlier than the adaxial surface. The adaxial irradiances decreased in order of leaf position, flag, the 2nd, the 3rd leaf, and the stomatal resistances increased in the same order. Even under the same irradiance, the stomatal resistance of lower leaves were higher than those of upper leaves. The stomatal frequencies of lower leaves were less, but the stomatal size was greater than those of upper leaves. Consequently, the relative leaf area occupied by stomatal pores were constant among leaf positions in two species.

緒 言

作物의 葉은 光合成에 의해서 大氣中の 炭素를 固定하고 동시에 蒸散作用에 의하여 土壤水分을 確保, 維持하는 基本 組織이다. 炭酸가스의 吸入이나 水蒸氣의 放出과 같은 氣體의 交換은 葉面에 散在한 氣孔을 통하여 이루어지고 이들의 移動速度는 氣孔의 開閉에 따라 調節되어진다.

이미 많은 研究에서 밝혀진대로 氣孔의 數와 分布

는 種 또는 品種間에 多様な 差異가 있으며 그의 크기나 모양도 달라 形態의 特性의 하나로서 考慮되고 있다.^{10, 12, 13)} 오래전부터 氣孔의 作用機作에 대한 究明이 시도되어 왔으나 아직 定說은 없고 最近에는 生物的인 리듬, 内部의 CO₂ 濃도에 관련된 feed back作用이 水分이나 光, CO₂, ABA에 민감하게 反應하여 K⁺ ion의 蓄積과 蒸透壓의 上昇에 따라 氣孔의 開閉가 이루어지는 것으로 추측되고 있다.¹³⁾ 作物은 오랜 세월을 거쳐 주어진 環境에서 살아 남기 위하여 스스로 또는 人爲的 選拔로써 形態와 構造를

* 서울대학교 農科大學 農學科

*Department of Agronomy, Seoul National Univ., Suweon Korea 170

變化시켜 왔고 生理的 機能은 이와 密接하게 關聯되어 進化되어 왔다. 이러한 觀點에서 볼 때 氣孔의 頻度나 크기는 作物의 氣體代謝에 대한 構造的인 特性이며 氣孔開閉의 能力은 氣體의 擴散에 대한 機能의인 特性으로서 이들이 함께 作物의 生産性에 密接하게 關聯된 것으로 믿어진다.

本 研究에서는 麥類의 氣孔擴散 抵抗을 測定하여 日中 光度에 따른 氣孔 機能의 變化를 調査하고 各 葉位에 따른 氣孔의 頻度和 크기를 觀察하였다.

材料 및 方法

本 實驗의 對象作物로서는 서울大學校 農科大學의 實驗農場에서 1979年에 秋播하여 栽培되고 있는 밀 品種 早光과 보리 品種 冬보리 1號를 선정, 이들 作物의 乳熟期인 1980年 5月 29日 및 30日에 氣孔의 擴散抵抗, 葉面光度 및 氣孔의 密度를 測定하였다. 調査前 3日 동안 약 34mm의 降雨이 있었고 調査當日은 晴明하였으며 土壤水分은 充分한 狀態였다. 調査個體는 圃場狀態에서 草長과 生育狀況이 비슷한 3個體를 선정하여 止葉을 포함한 上位 3葉의 表面 및 裏面の 氣孔擴散抵抗을 Diffusive resistance meter LI-60 (LAMBDA Instruments Corp., Nebraska, USA) 로써 測定하고 동시에 葉面の 光度를 Quantum sensor and meter LI-185 (LAMBDA Instruments Corp., Nebraska, USA) 로써 기록하였다. 이와 같은 測定은 해돋이 시각으로부터 23:00時까지 3~4時間 간격으로 계속하였고 測定當日의 正午경에 測定 個體에 인접한 유사개체에서 上位 3葉의 表裏面の 氣孔의 分布와 크기를 調査하기 위하여 葉面模寫를 作成하였다.

氣孔擴散抵抗 計測器의 조작 및 측정; 氣孔의 水分擴散抵抗 計測器는 Kanemasu (1969)⁸⁾의 考案에 따라 만들어진 Lambda會社의 제품으로서 LI-20 S Diffusive resistance sensor와 LI-60 Diffusive resistance meter, Drying tube assembly로 이루어져 있다. 作動의 基本原理는 Diffusive resistance sensor의 작은 chamber內에 Drying tube를 통과시킨 乾燥空氣를 供給하여 一定濕度を 維持시킨 후 植物葉을 삽입하면, 葉面氣孔을 통하여 水蒸氣가 擴散됨에 따라 Chamber內의 濕도가 증가하는 速度를 계산할 수 있으며 이를 氣孔의 水蒸氣擴散 抵抗으로 換算한다. 氣孔抵抗値는 ①植物葉의 蒸散作用에 의해 chamber內의 濕도가 一定水準에 이르기까지 所要되는 時間과 ②葉溫測定에 따른 補正으로서 얻어진다. 본 실험

에 쓰인 sensor를 calibration한 결과 溫度補正에 의해 얻어진 평균경과시간이 30초 이하인 범위에서는 $Y = 0.309X - 6.600 (r = 0.987^{**})$, 그 이상에서는 $Y = 0.633X - 7.628 (r = 0.989^{**})$ 로서 水蒸氣에 대한 氣孔抵抗(Y)과 一定溫度에 도달할 때까지 경과된 時間(X) 사이에 直線回歸式을 얻었다. 葉의 수증기의 總氣孔抵抗(r_l)과 炭酸가스의 總氣孔抵抗(r_l) 및 炭酸가스의 總氣孔傳導度(CI)는 다음 公式로 계산되었다.

$$H_2O \text{ 總氣孔抵抗 ; } r_l' = \frac{r_{ab}' \times r_{ad}'}{r_{ad}' + r_{ab}'}$$

$$CO_2 \text{ 總氣孔抵抗 ; } r_l = r_l' \times 1.54$$

$$CO_2 \text{ 總氣孔傳導度 ; } CI = 1/r_l$$

이때 r_{ad}' 는 葉表面의 氣孔抵抗, r_{ab}' 는 葉裏面の 氣孔抵抗이었다.

氣孔의 模寫 및 檢驗; 葉面氣孔의 觀察을 위하여 Polyvinyl 系 接着劑 「스치로 본드 (Styropor Bond)」 (창성화학공업株)를 葉의 中央部位에 얇게 바르고 乾燥된 후에 투명비닐테이프를 접착시켜 분리한 다음 glass slide에 옮겼다. 본 「스치로 본드」는 알콜용해성으로 葉面에서 20여분이면 완전히 乾燥되고 容易하게 제거되어 종래의 Acryl 系보다 식물체에 使用하기 유리하였다. 氣孔의 觀察은 光學현미경을 이용, 60X, 150X 및 600X로써 氣孔의 數와 孔邊細胞 및 開孔의 크기를 測定하고 葉面積當 開孔이 차지하는 相對面積을 다음 式에 의하여 계산하였다.

$$\text{開孔의 相對葉面積(\%)} = \text{氣孔의 頻度} \times \text{開孔의 길이} \times \text{開孔의 너비} / 2 \times 100$$

結果 및 考察

氣孔抵抗의 日中變化; 밀과 보리의 上位 3葉들의 氣孔抵抗을 해돋이로부터 약 3時間 간격으로 계속 測定하였을 때 두 作物 모두 日照에 따른 日中變化를 나타내었다(그림 1). 해돋이와 더불어 表裏面の 수증기에 대한 氣孔抵抗(r_s')이 급격히 減少되어 開孔이 일어나며 오전 10時경 r_s' 는 最少値에 이르고 오후 2時경부터 조금씩 증가되기 시작하였는데, 특히 葉의 裏面抵抗은 상당히 높아져 閉孔이 조금씩 일어나고 있음을 알 수 있었고 日沒時刻인 오후 8時경에는 밀의 表面과 裏面の r_s' 가 $40 \text{ sec} \cdot \text{cm}^{-1}$ 이상으로 氣孔을 통한 증산이 중단되었다. 閉孔時의 擴散抵抗値는 큐티클층의 抵抗(r_c)으로서 木棉에서 $30 \text{ sec} \cdot \text{cm}^{-1}$ ¹¹⁾, 豆類에서는 $100 \text{ sec} \cdot \text{cm}^{-1}$ ⁹⁾로 推定된 것으로 미루어 麥類에서도 $30 \text{ sec} \cdot \text{cm}^{-1}$ 이상의

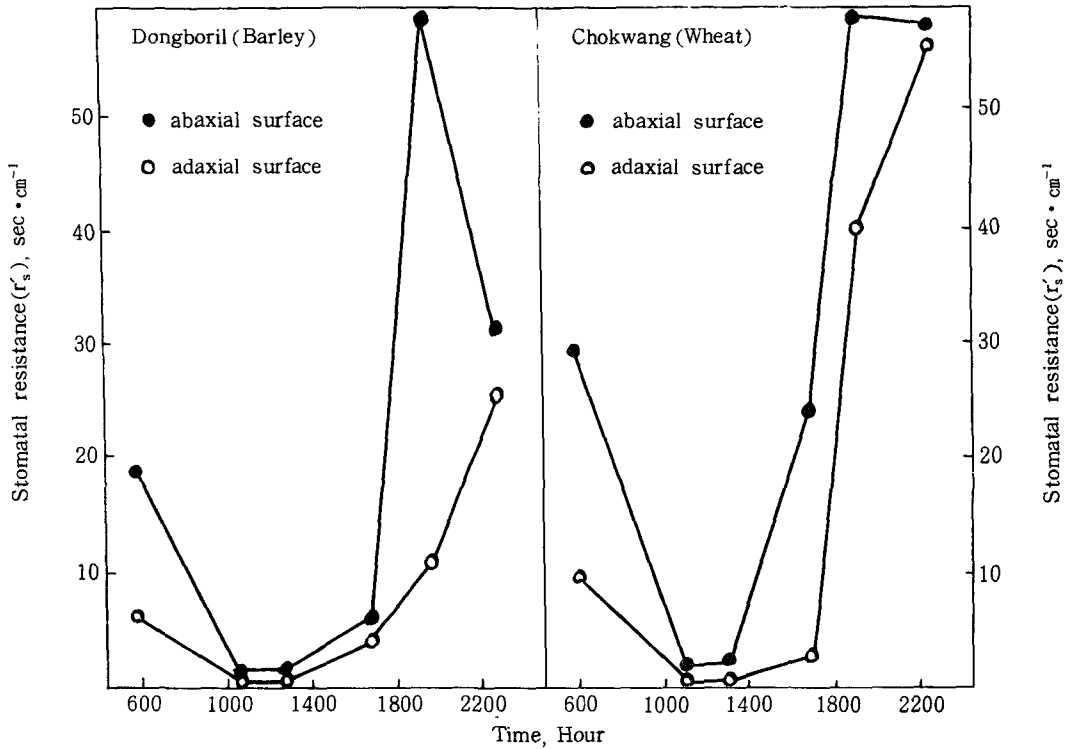


Fig. 1. Diurnal changes in average stomatal resistance of upper three leaves of barley, var. Dongboril 1, and wheat, var. Chokwang.

r_s 는 閉孔으로 考慮될 수 있다. 圃場狀態에서 밀의 경우 表面의 氣孔은 日照時間의 大部分에 걸쳐 열려 있었으나 裏面은 오전 10時부터 오후 2時사이를 제외하고는 日照時間의 半以上이 部分的인 閉孔을 維持하여 蒸散을 調節하였다. 벼에 있어서 氣孔의 開度を 調査한 石原等⁷⁾은 晴明한 날은 光이 강하고 氣溫이 빨리 상승하여 氣孔의 開도가 擴大되나 오후에 이르면 蒸散이 과다하여져 植物의 水分Potential이 낮아지고 氣孔의 開도가 감소하며 曇天인 날은 體內水分의 均衡이 유지되어 오후에도 氣孔의 開도가 減少하지 않음을 보고하고 있다. 본 실험의 결과는 Mid-day drop의 현상을 나타내는 r_s 의 감소현상이 뚜렷하지 않았는데 이는 잦은 강우로 충분한 土壤水分이 보유되어 麥類의 水分代謝가 均衡을 유지할 수 있었기 때문으로 보인다.

光의 強度에 따른 氣孔抵抗의 變化; 식물체내에 수분이 부족되지 않은 상태에서 氣孔의 開도는 光의 強度에 크게 영향을 받는다. 圃場에서 栽培되고 있는 狀態에서 밀, 보리의 各葉의 表面과 裏面의 光度를 測定하고 당시의 r_s 를 나타내었을때 葉의 表面과

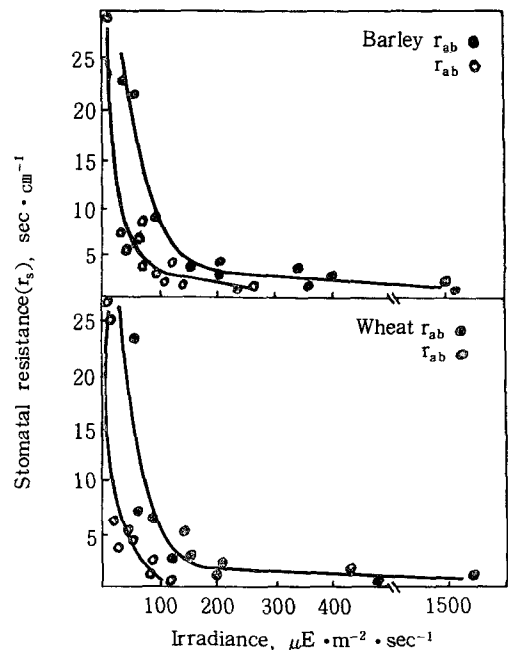


Fig. 2. The effects of leaf irradiance on stomatal resistance in barley and wheat.

裏面에서 光度에 따른 反應은 각기 다르게 나타났다 (그림 2). 밀, 보리, 모두 葉表面은 약 $30 \mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$, 葉裏面은 약 $15 \mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$ 정도의 弱光에서 氣孔이 열리기 시작하여 光度가 증가함에 따라 r_s 는 급격히 감소하나 表面의 葉角光度 약 $150 \mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$ 이상부터는 r_s 가 극히 서서히 감소되었거나 변화가 없었으며, 裏面은 약 $80 \mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$ 에서 이러한 현상이 나타났다. 開孔이 시작되는 光度는 光의 補償點에 해당하는 것으로 Heath⁵⁾의 觀測으로는 밀에서 晴天한 날 한낮 光度의 1~2%에서 일어나며 이는 Quantum flux density로서 약 $20 \sim 40 \mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$ 로서 본 조사치와 對應하였다. 光度가 증가함에 따라 r_s 가 감소하나 일정 光度以上에서는 變化하지 않고 정체현상을 보이는데 이때의 光度는 光合成의 光飽和點보다는 낮은 편으로 이以上の 光度에서 光合成 速度의 증가는 葉肉 細胞의 抵抗(r_m)에 주로 영향을 받기 때문이다. 裏面の 氣孔이 表面보다 훨씬 낮은 光度에서 열리기 시작하며 보다 빨리 최대의 開孔에 이르는 것은 낮은 光度에서 계속 適應하여온 결과이며 본 실험에서도 裏面은 항상 충분한 光을 받지 못하였다. 특히 葉角이 크고 彎曲型인 下位葉의 경우 表面과 裏面の 氣孔의 機能은 氣孔의 分布와 葉의 表·裏面上 微細氣溫과 濕度를 光度와 결부시켜 조사함으로써 밝혀질 수 있을 것이다.

r_s 를 逆數로 환산하여 氣孔을 통한 CO_2 의 氣孔傳導度(C_i)로서 나타내었을 때 表面에서 $150 \mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$ 이상의 光度에서 r_s 는 완만하였으나 C_i 는

晴天한 날 한낮의 光度인 $1500 \sim 1800 \mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$ 까지 직선적으로 증가하였고 밀·보리 모두 高度의 有意性을 가지는 正의 相關으로서 表示되었다 (그림 3). 冬보리 1號는 밀품종 早光보다 낮은 光度에서

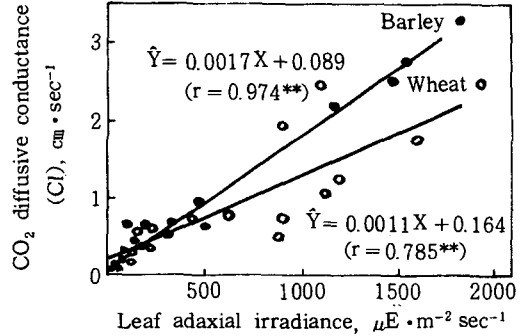


Fig. 3. Regression line fitted for the total leaf CO_2 conductances vs. adaxial irradiances of wheat and barley.

도 CO_2 의 傳導도가 높아 光度에 대하여 보다 민감한 氣孔反應을 보였다.

葉位에 따른 光度와 氣孔抵抗; 各 葉位別로 r_l 을 나타내었을 때 두작물 모두 止葉, 제 2 葉, 제 3 葉의 順으로 抵抗이 높아지는 반면 葉面光度는 同一時刻에서 下位葉일수록 저하하였다(表 1). 제 3 葉의 경우 日照時間中 대부분 上位葉이나 他個體에 日射光線이 차단되어 葉面에 도달하는 光은 주로 分散光으로서 不充分한 受光狀態였다. 비록 동일한 光度下일 지라도 밀의 경우 r_l 이 제 2 葉은 止葉보다 1.7배, 제

Table 1. Diurnal leaf CO_2 diffusion resistance and adaxial irradiances in wheat, var, Chokwang, and in barley, var, Dongbori 1.

Species	Hours	Flag leaf		2nd leaf		3rd leaf	
		Ir.	r_l	Ir.	r_l	Ir.	r_l
Wheat	sunrise	34	5.56	38	9.09	54	16.67
	10 : 00	1000	0.55	815	1.18	675	1.22
	14 : 00	1115	1.05	550	1.47	113	2.13
	17 : 00	545	2.70	120	5.00	78	12.50
	20 : 00	22	25.00	8	50.00	3	50.00
	22 : 00	0	33.30	0	50.00	0	50.00
Barley	sunrise	4	5.88	7	9.09	65	16.67
	10 : 00	1550	0.38	500	1.59	98	1.52
	14 : 00	483	0.93	317	1.92	190	2.70
	17 : 00	330	1.47	143	2.38	95	3.45
	20 : 00	42	10.00	16	16.67	1	12.50
	22 : 00	0	1.89	0	10.00	0	50.00

Ir. ; Leaf adaxial irradiance, $\mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$

r_l ; Leaf CO_2 diffusion resistance, $sec \cdot cm^{-1}$

3葉은 2.2배씩 커지고 이와 같은 현상은 組織의 老化에 따른 異物質이나 큐틴의 積적으로 인한 부분적 閉鎖나 開閉作用의 鈍化로 보여진다. 벼에서 가장 늦게 展開한 葉의 氣孔에서 開도가 가장 컸으며 등숙기에 접근할수록 止葉의 開도가 他葉보다 큰 것으로 보고되고 있다.⁶⁾

氣孔의 頻도와 크기; 밀품종 早光은 葉表面이 裏面보다 單位面積當 氣孔의 數에서 17~40%가량 많았으며 上位葉에서 氣孔의 數가 증가하는 경향이 있

었다. 그러나 氣孔의 길이와 너비로써 본 氣孔의 크기는 일반적으로 上位葉일수록 작아져서. 葉面積當 氣孔이 차지하는 相對의 面積은 1% 内外로 葉位間에 거의 차이가 없었다. 冬보리 1號는 密品種 早光과는 달라서 裏面の 氣孔數가 表面보다 많았으며, 葉位間에는 上位葉일수록 증가하였으나 氣孔의 크기에서 거의 차이가 없었으며 葉面積當 氣孔이 차지하는 相對의 面積은 0.8% 정도였다(表 2). 葉位에 따른 氣孔의 頻도는 葉의 發生順에 따라 증가하는데 이는

Table 2. Stomatal density and CO₂ diffusive resistance depend upon leaf position in wheat, var. Chokwang, and in barley, var. Dongbori 1.

Species	Leaf position	Surface	Number of stomata mm ⁻² (D)	Pore size(μm)		Relative area occupied by pores %	r _s sec·cm ⁻¹
				length (A)	width (B)		
wheat var. Chokwang	flag	ad.	58.4 ± 4.5	37	10	1.08	0.81
	leaf	ab.	35.4 ± 7.9	35	10	0.62	1.64
	2nd	ad.	50.5 ± 3.7	43	10	1.09	1.69
	leaf	ab.	42.6 ± 2.7	46	10	0.98	3.85
	3rd	ad.	46.0 ± 8.7	45	10	1.04	1.58
	leaf	ab.	38.4 ± 4.3	48	10	0.92	5.29
Barley var. Dongbori 1	flag	ad.	60.4 ± 5.4	28	10	0.85	0.47
	leaf	ab.	83.9 ± 4.2	25	10	1.05	1.76
	2nd	ad.	56.5 ± 5.7	25	10	0.71	1.06
	leaf	ab.	66.0 ± 6.2	25	10	0.83	4.03
	3rd	ad.	57.5 ± 7.6	25	10	0.72	2.76
	leaf	ab.	58.0 ± 2.8	25	10	0.73	3.40

* Relative area occupied by pores was estimated as (A×B) / 2×D×100

細胞의 數보다는 크기의 變化에서 오는 것으로 일반적으로 生育後期에 分化된 葉肉細胞 및 孔邊細胞는 작아지는 경향이며, 山崎¹³⁾는 水分代謝의 側面에서 上位葉의 乾生的 構造로서 해석하였다. 氣孔의 크기가 작을 경우 開閉作用이 보다 신속하여 氣體交換에 대한 調節機能이 보다 원활할 것으로 보인다.

氣孔의 頻도와 蒸散速度間에는 종전의 研究들에서^{3, 4, 12, 15)} 正의 相關關係를 報告하고 있으나 光合成速度와는 正 또는 否의 相關等 報告가 一致되지 못하였고 氣孔의 開도 및 相對의 氣孔面積을 고려한 研究는 적었다. 表 2에서 오전 10시경에 측정된 氣孔抵抗値를 나타내었을 때 r_s는 葉位別·表裏別로 현저하게 差異를 나타내고 있으나 葉面積當 氣孔의 面積은 거의 變化가 없고 더우기 圃場狀態의 r_s는 항상 葉面光度에 영향을 크게 받기 때문에 相互間의 關係를 알 수 없었다. 吉田¹⁵⁾에 의하면 大麥의 7品種의 氣孔數와 r_s간에는 負의 相關을 볼 수 있었으나 有意性은 없었으며 氣孔數와 光合成 및 蒸散速度

들 相互間에는 각각 正의 相關이 인정되었다. 보리의 世界蒐集種에서 品種間 氣孔의 數가 mm²當 36개에서 98개까지 큰 變異를 보이고 있어¹¹⁾ 作物品種間의 氣體交換에 미치는 氣孔의 構造的 特性의 역할은 生理·遺傳的 面에서 더욱 검토되어야 할 것이다.

摘 要

密品種 早光과 보리品種 冬보리 1號의 氣孔抵抗의 日中變化를 葉位別, 表裏別로 測定하여 葉面光度에 따른 氣孔의 反應을 검토하였으며, 氣孔頻도와 크기를 조사하여 氣孔의 分布에 따른 氣體交換의 調節機能을 해석하였다.

1. 밀과 보리의 氣孔抵抗은 해돋이와 더불어 감소하고 오후부터 점차 증가하다가 日沒과 더불어 현저히 증가하는 日中變化를 보여 주었고,

2. 葉面光度에 따라 氣孔抵抗은 민감하게 反應하여 약 30 μE m⁻² · sec⁻¹의 弱光에서부터 氣孔이 시

작되고 약 $150 \mu E m^{-2} \cdot sec^{-1}$ 이상부터는 거의 開孔이 완료되는 현상을 보였다. 葉의 裏面은 表面보다 더 낮은 光度에서 開孔이 시작되고 보다 빨리 開孔이 완료되었다.

3. 葉位別로 葉面光度는 止葉, 제 2 葉, 제 3 葉 順으로 감소하였고 氣孔抵抗値는 증가하였다. 同一光度의 경우에서도 下位葉의 氣孔抵抗은 높게 나타나 組織의 老化에 따른 開閉作用의 鈍化와 氣孔 頻度の 低下에 따른 것으로 보였다.

4. 氣孔의 頻도와 크기는 葉位間 및 表裏別로 두 作物에서 差異가 나타나서 氣孔의 數는 下位葉일수록 감소하나 氣孔의 크기는 증가하여 單位面積當 氣孔이 차지하는 面積은 作物別로 一定하였다.

引用文獻

1. Ackerson, R. C., D.R. Krieg, C. L. Haring, and N. Chang. 1977. Effects of plant water status on stomatal activity, photosynthesis, and nitrate reductase activity of field grown cotton. *Crop Sci.* 17: 81~84.
2. Ciha, A. J., and W. A. Brun. 1975. Stomatal size and frequency in soybeans. *Crop Sci.* 15: 309~313.
3. El-Sharkawy, M. A., and J. D. Hesketh. 1964. Effect of stomatal differencies among species on leaf photosynthesis. *Crop Sci.* 4: 619~621.
4. _____, and _____ 1965. Photosynthesis among species in relation to characteristics of leaf anatomy. *Crop Sci.* 5: 517~521.
5. Heath, D. V. S., and J. C. Russell. 1954. An investigation of the light responses of wheat stomata with the attempted elimination of control by the mesophyll. Part I. Effects of light independent of carbon dioxide. *J. Exp. Bot.* 5: 1~5.
6. 石原邦・佐合隆一・小倉忠治・牛島忠廣・田崎忠良. 1972. 水稻葉にすはる 氣孔の開閉と環境條件との關係. 第四報. 氣孔開度と光合成速度との關係. *日作紀* 41: 93~100.
7. _____, _____, _____, 1978. _____, 第六報. 水田の最周邊と内部に生育した水稻の氣孔開度の日變化の比較. *日作紀* 47: 515~528.
8. Kanemasu, E. T., G. W. Thurtell, and C. B. Tanner. 1969. The design, calibration and field use of a stomatal diffusion porometer. *Plant Physiol.* 44: 881~885.
9. Kanemasu, E. T., and C. B. Tanner. 1969. Stomatal diffusion resistance of snap beans. II. Effects of light. *Plant Physiol.* 44: 1542~1545.
10. Meidner, H., and T. A. Mansfield. 1968. *Physiology of stomata*, p. 1~23. Published by McGraw-Hill Book Co., London.
11. Miskin, K. E., and D. C. Rasmusson. 1970. Frequency and distribution of stomata in barley. *Crop Sci.* 10: 575~578.
12. _____, _____, and D. N. Moss. 1972. Inheritance and physiological effects of stomatal frequencies in barley. *Crop Sci.* 12: 780~783.
13. Rashke, K. 1979. Movement of stomata. in *Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series Vol. 7. p. 383~434 Springer-Verlag
14. 山崎耕宇. 1963. 水稻の葉の形態形成に関する研究 II. 葉位を異にした場合の葉の發育の相違について. *日作紀* 32: 81~88.
15. 吉田智彦. 1976. オオムキの氣孔數について. I. 氣孔數と光合成速度との關係. *育雜* 26: 130~136.