

樹木의 水分特性에 관한 生理·生態學的 解析(III)¹

— 몇 種의 針葉樹에 있어서 Shoot Water Potential의
日變化 및 Xylem Conductivity의 特性 —

韓 相 變² · 全 斗 植²

Ecophysiological Interpretations on the Water Relations Parameters of Trees(III)¹

— Diurnal Change of Shoot Water Potential and Characteristics
of Xylem Conductivity in Several Conifers —

Sang Sup Han² · Doo Sik Jeon²

要 約

本研究는 몇 種의 針葉樹에 대하여 Shoot water potential의 日變化 및 枝의 Xylem conductivity의 特性을 测定考察한 것으로 다음과 같은 결과를 얻었다. 1) Shoot water potential은 光度의 크기에 따라 變化하며, 光度의 減少가 시작된지 2時間 늦게 Shoot water potential의 增加가 시작되었다. 2) 枝葉의 日中最大水分 缺差는 12時부터 14時 사이에 일어나며, 그 값의 크기는 일본잎갈나무 -22 bar, 잣나무 -18 bar, 소나무 -15 bar, 첫나무 -14 bar, 리기다소나무 -10 bar 정도였다. 3) 樹高 1m當 枝葉의水分缺差의 크기를 倾斜度(ψ_L/m)로 나타내면 잣나무 -1.7 bar/m, 일본잎갈나무 -2.1 bar/m였다. 4) 枝의 Relative Xylem conductivity (K, cm²/hr·atm)의 平均値는 일본잎갈나무 2878, 리기다소나무 2763, 소나무 2652, 잣나무 2113 이었다.

ABSTRACT

This study was to investigate the diurnal changes of shoot water potentials and the characteristics of xylem conductivity of branch in several conifers. The results obtained are as follows: 1) The diurnal shoot water potentials fluctuated with the sunlight intensities, and increase in shoot water potential lagged behind two hours as compared with the time of sunlight decrease in tree crown. 2) The shoot water potential reached the daily maximum at twelve to fourteen o'clock in the afternoon, and the maximum shoot water potentials were -22 bar in *Larix leptolepis*, -18 bar in *Pinus koraiensis*, -15 bar in *Pinus densiflora*, -14 bar in *Abies holophylla*, and -10 in *Pinus rigida*. 3) The average gradient of shoot water potential per one meter height (ψ_L/m) in tree crown was -1.7 bar/m in *Pinus koraiensis* while that of *Larix leptolepis* was -2.1 bar/m. 4) The average of relative xylem conductivities (K, cm²/hr.atm) in branches was 2878 in *Larix leptolepis*, 2763 in *Pinus rigida*,

¹ 接受 2月 14日 Received February 14, 1984.

² 江原大學校 林科大學 College of Forestry, Kangweon National University, Chuncheon, Korea.

2652 in *Pinus densiflora*, and 2113 in *Pinus koraiensis*.

Key words: several conifers; diurnal changes of shoot water potential; xylem conductivity.

緒論

林地에 있어서 斜面의 方向이나 標高에 따라 林木의 生長이 다르다는 것은 잘 알려진 사실이다.^{2, 15)}

여기에는 菲연 土壤養分의 差와 더불어 土壤水分의 差도 중요한 環境要因의 하나로 作用할 것이다. 斜面의 方向이나 標高에 따른 土壤水分의 差는 결국 樹體內의 水分狀態의 差를 유발하여,^{4, 15)} 生長速度의 差異를 가져온다고 할 수 있기 때문에 林木의 水分動態의 變化를 밝힐 필요가 있다.

일반적으로 植物의 水分動態는 土壤-植物一大氣의 連續體(Soil-plant-atmosphere continuum, SPAC)라는 것을 통해 變化하며,^{6, 9)} 體內의 細胞組織의 水分收支는 뿌리나 大氣에서 吸水한 水分量과 體外로 消失된 水分量과의 差로 나타내진다.^{6, 8)} 大氣中の 高濕度와 같은 特殊한 生育環境을 제외하고는 體內의 水分缺差의 發生은 주로 根으로부터의 吸水量이 葉의 蒸散量 보다 적을 때 일어난다. 특히, 樹木에 있어서는 根에서 葉까지의 水分移動의 過程이 길기 때문에 土壤中에 充分한水分이 있다고 해도 幹·枝·葉에서는 日中水分缺差가 發生하기 쉽다.⁶⁾水分缺差가 심하면 氣孔閉鎖로 인하여 光合成速度가減少되어 결국 物質生產이減少된다. 특히, 林地의 土壤水分이 不足할 때에는 葉의 日中水分缺差 즉, water potential의減少는 더욱 심화되어 어느限界以上의水分缺差를 받게 되면 枯死에 이르게 된다. 따라서 林地에 있어서 立木의 water potential의 日變化와 葉의水分供給과 直接關係하고 木部組織의水分通導機能의 指標라고 할 수 있는 Xylem conductivity^{6, 7)}를 測定하여 樹種間의 差異를 밝힌다는 것은 林木의水分收支 및 耐乾性 樹種의診斷에 關한 研究에도 매우 重要하다.

본 研究에서는 서로 다른 斜面에 生育하는 몇 種의 鈎葉樹立木에 대하여 water potential의 日變化 및 枝의 Xylem conductivity의 特性을 測定考察하여 報告한다.

材料 및 方法

본 研究에 使用한 材料는 江原大學校 構內林 및 演

習林에 植栽되어 있는 잣나무, 일본잎갈나무, 리기다 소나무, 젓나무로 8~20年生 林分에서 枝葉(Shoot)과 枝를 使用하였으며, 測定은 1983年 8月부터 9月에 걸쳐 行하였다.

1. 立木의 Shoot water potential의 測定

立木의 Shoot water potential(ψ_L)은 pressure chamber法¹⁶⁾에 의해 측정했다. Pressure chamber(日本大起社製)를 林地에 직접 운반하여 使用하였으며, 測定時의 大氣飽差에 의한 水分損失을 막기 위하여 chamber內에 젖은 tissue paper를 넣고 측정하였다. 試料는 각 部位別 가지에서 5~10cm 길이를 3개씩 각각 切取하여 測定하였으며, 각각 Fig. 와 Table에 있는 값은 2~3회 測定值의 평균이다. 특히, 잣나무와 소나무에 있어서 Shoot water potential 測定時의 주의할 점은 3~5 bar 정도의 낮은 加壓狀態에서 切斷面으로부터 樹脂가 쉽게 浸出되는데 注意하여 真意의 Shoot water potential을 測定하지 않으면 안된다.

한편, 陽葉은 上部의 樹冠層에서 充分한 光을 받고 있는 枝를, 陰葉은 下部層의 内部에서 枝葉을採取하여 사용했다. Shoot water potential의 日變化過程을 調査하기 위하여 30分~1時間 간격으로 측정하였고 同時刻의 照度의 變化를 light intensity meter(TOPCON, SPI-71)로 측정하였다. 그리고 林地의 土壤水分의 water potential은 Tensiometer로 측정하였다.

2. Xylem conductivity의 測定

各 樹種別로 樹冠上層部의 枝(直徑 1~1.5cm, 長이 50~80cm)를 切取하여 實驗室로 운반한 후 다시 이를 水中에서 14~15cm 되게 切斷하여 Xylem conductivity의 測定試料로 사용하였다. 試料의 下端(直徑이 큰 쪽)과 물이 채워진 容器를 폴리에틸렌 투브로 연결하고 다시 試料의 上端(直徑이 작은 쪽)과 氣壓測定器를 폴리에틸렌 투브로 연결한 후 吸引瓶과 진공펌프를 사용하여 0.4 氣壓의 크기로吸引시켰다. 일정 기간 동안 試料를 통과하여 浸出된 水量을 메스시린더로 측정하였다. 그 測定裝置의 概觀은 Fig. 1과 같다. 여기서 Xylem conductivity란 Relative xylem conductivity(K)를 意味하며 다음 式

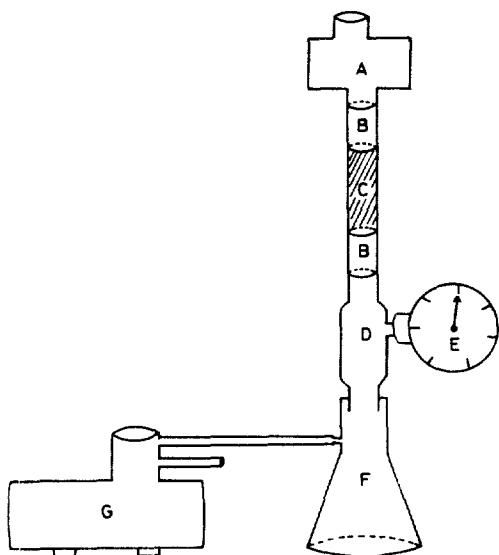


Fig. 1. The measuring apparatus of relative xylem conductivity (K).

A, Water bottle; B, Polyethylene tube;
C, Sample; D, Water flow tube;
E, Pressure meter; F, Suction bottle;
G, Vacuum pump.

Table 1. Outline of the experimental plots in several conifer stands. A and B plots indicate the stands of Campus Forest in Kangweon National University. C plot indicates the stand of the Experimental Forest in Kangweon National University.

Plot	Direction faced	Slope ($^{\circ}$)	Soil-water potential (mbar)	Soil type	Species	H (m)	Age (year)
A	SW	17	-855.3	B _D	<i>Pinus rigida</i>	10	15
					<i>Pinus densiflora</i>	12	20
					<i>Pinus koraiensis</i>	9	14
					<i>Pinus densiflora</i>	11	20
B	NE	16	-763.2	B _D	<i>Pinus koraiensis</i>	11	14
					<i>Abies holophylla</i>	8	14
					<i>Larix leptolepis</i>	10	12
					<i>Pinus koraiensis</i>	12	18
C	NW	20	-855.3	B _D	<i>Larix leptolepis</i>	15	20

較에는 알맞는 林分이었다.

Fig. 2에 江原大學校 構內林의 南西斜面과 北東斜面에 生育하는 ψ_L 과 光度의 日變化를 나타냈다. ψ_L 는 光度의 크기에 따라 현저하게 變化하며 12時부터 오후 4時 사이에는 약 -15~ -18 bar로 最大의水分缺差(water stress)를 나타냈다. 北東斜面의 경우(Fig. 2 B, C), 光度는 오후 2時경부터 급격히 减少하는 生育環境이지만 ψ_L 은 일정한 値을 계속 유지하다가 오후 4時경부터 增加하기 시작하였다. 따

에 의하여 K를 算出하였다.

$$K = \frac{L \cdot Q \cdot V_t}{T \cdot P \cdot A \cdot V_{20}}$$

여기서 K = Relative xylem conductivity, L = 試料의 길이(cm), Q = 浸出量(ml), V_t = t°C 浸出水의粘性(cp), T = 測定時間(hr), P = 吸引力(atm), A = 試料中央部의 斷面積(cm²), V₂₀ = 20°C 浸出水의粘性(cp).

結果 및 考察

1. Shoot water potential의 日變化 및 樹冠層位別 變異

立木의 Shoot water potential(ψ_L)의 變化는 主로 氣象條件과 土壤水分狀態에 따라 變化하며 그 特性은 樹種에 따라 差異를 나타낸다. 본 연구에 사용된 林木의 立地環境의 概觀을 調査하여 Table 1에 나타냈다. Table 1에서 斜面의 方向과 傾斜度는 차이가 있었으며, 測定時의 土壤水分은 비교적 많은 過濕한 B_D型^[2]이었다. 測定林分의 平均樹高와 年齡은 樹種間의 약간의 差異를 보였으나 ψ_L 特性의 比

라서 ψ_L 은 光度의 減少가 시작된 후 約 2時間 정도 늦게 增加가 시작됨을 알 수 있다. 이와 같은 現象은 삼나무, 포플러, 자작나무, 단풍나무 등의 ψ_L 의 日變化의 特性과 비슷한 結果이다.^[3, 14, 15] 이것은 光度가 減少하기 시작한 후 葉層의 蒸散速度는 2時間 정도 늦게 減少하기 시작하는 現象^[10]에서 온 결과라고 생각된다. 陰葉은 陽葉에 비교할 때 最大水分缺差時의 ψ_L 값이 약 -5 bar 정도 낮은水分缺差를 나타냈으며, 不外光度의 變化에 따른 ψ_L 값의 變

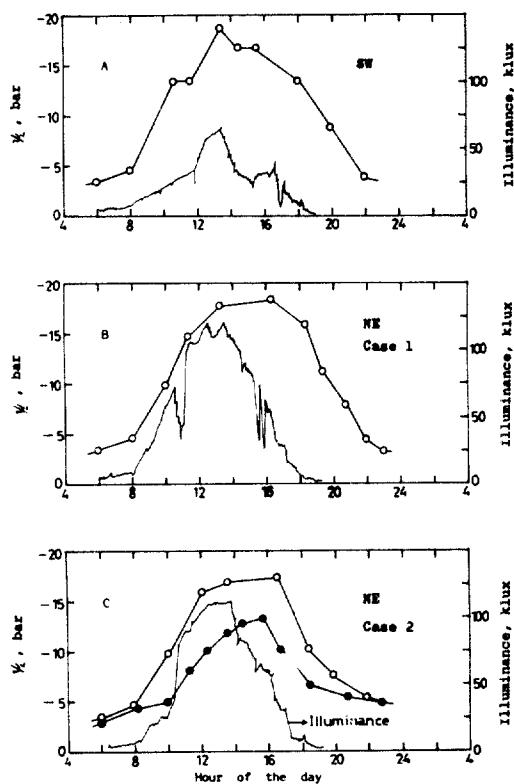


Fig. 2. Diurnal fluctuation of shoot water potential (ψ_L) in *Pinus koraiensis*.

○, sun leaf ; ●, shade leaf
SW, southwestern ; NE, northeastern.

化는 陽葉보다 敏感하지 못했다(Fig. 2C).

한편, Fig. 3에 소나무, Fig. 4에 젓나무, 일본잎갈나무, 리기다소나무의 ψ_L 의 日變化를 나타냈다. 南西斜面(SW)과 東北斜面(NE)의 ψ_L 의 日變化의 差異은 主로 受光의 變化傾向과 一致하였으며, SW斜面의 ψ_L 가 서서히 上昇하고 또 서서히 減少하는 日變化를 나타내는데 비하여, NE斜面의 ψ_L 은 비교적 급한 上昇과 減少傾向을 나타냈다(Fig. 2, 3, 4). 그러나 이와 같은 ψ_L 값의 變化는 季節에 따라 多少 變化되므로^{11, 14)} 斜面의 方向에 따른 ψ_L 값의 日變化傾向은 一定하지 않을 것으로 思われる。12時부터 16時 사이의 最低 ψ_L 값은 잣나무 -18 bar, 소나무 -15 bar, 젓나무 -14 bar, 일본잎갈나무 -22 bar, 리기다소나무 -10 bar 정도로 나타났다(Fig. 2, 3, 4). 따라서 일본잎갈나무가 日中 가장 심한 水分缺差가 일어나며, 리기다소나무가 가장 낮은 水分缺差를 받는 樹種임을 알 수 있었다.

일반적으로 枝葉의 光合成速度에 있어서 光飽和點

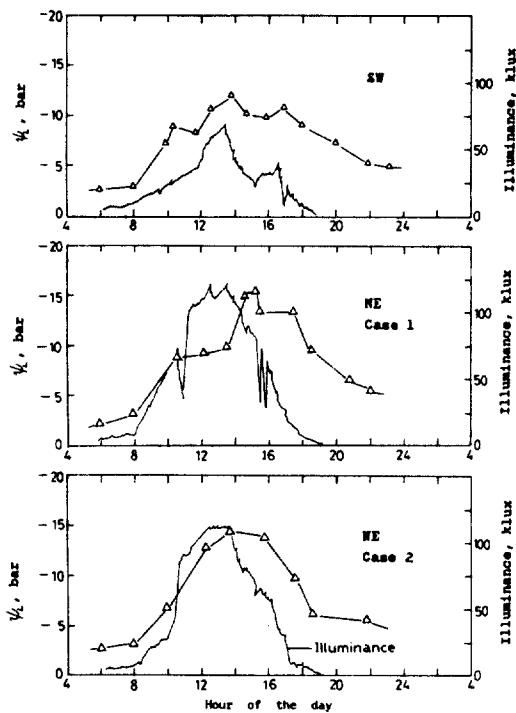


Fig. 3. Diurnal fluctuation of shoot water potential (ψ_L) in *Pinus densiflora*.

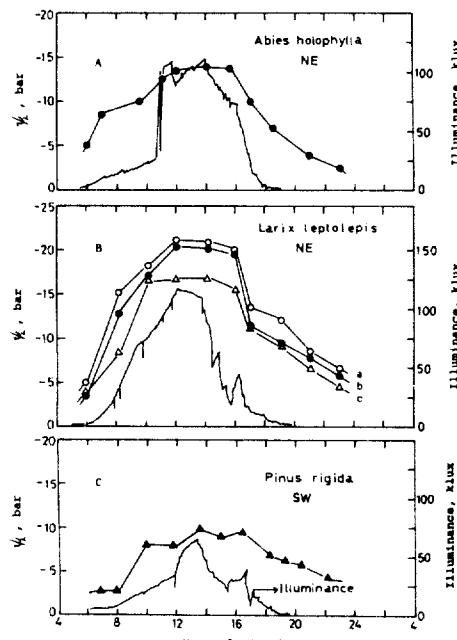


Fig. 4. Diurnal fluctuation of shoot water potential (ψ_L) in *Abies holophylla*, *Larix leptolepis*, and *Pinus rigida*.

a, upper ; b, middle ; c, lower.

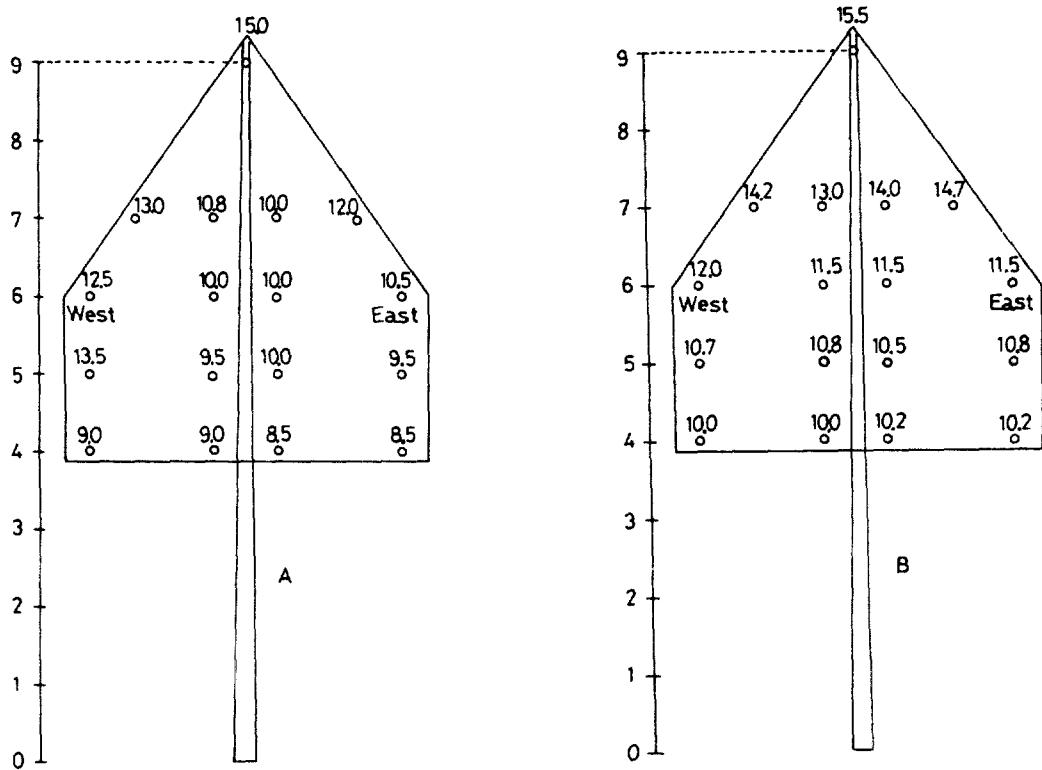


Fig. 5. Shoot water potential (in-bar) at several positions of crown in *Pinus koraiensis* plantation. The measurement time is 13:00 to 14:00 at slightly cloudy day (about 40-50 Klux). A, 50m upper from valley ; B, 100m upper from valley.

이 针葉樹의 경우 5 만~6 만lux 라고 볼 때, ϕ_L 测定時の 光度의 크기는 光合成作用에 充分한 크기라고 생각된다.

따라서 일본잎 갈나무 枝葉이 日中 光合成作用에 의한 蒸散作用으로 水分損失이 가장 많았으며, 리기다 소나무 枝葉의 水分損失이 가장 적은 것을 알 수 있다. 리기다소나무는 光合成作用을 위해 쓰여지는 水分消費量이 적어 物質生產에 關한 水分消費效率^{3,5)}이 크고, 일본잎 갈나무가 낮다는 것을 示唆해 주고 있다. 또 陽葉의 部位別 ϕ_L 的 日變化(Fig. 4 B)를 보면 上部枝葉이 가장 높은水分缺差를 나타냈으며下部枝葉이 가장 낮은水分缺差를 보였다.

한편, 林木個體間의 ϕ_L 의 變異差를 알기 위하여 江原大學校 演習林(江原道 洪川郡 北方面 北方1里, 7林班 多小班)의 南西斜面(Table 1의 Plot C)에 生育하는 잣나무와 일본잎 갈나무 각 10본을 대상으로 같은 높이의 同一方向에 위치한 陽葉의 ϕ_L 을 측정한 결과 標準偏差는 잣나무 -0.71 bar , 일본잎 갈나무 -1.65 bar 로 일본잎 갈나무의 ϕ_L 의 變異差가 크

게 나타났다. 그러나 個體木間의 ϕ_L 의 差는 무시해도 좋을 정도로 瘦은 幅의 變化를 나타냈다.

또 Plot C 林地에 生育하는 林木의 ϕ_L 의 垂直分布를 Fig. 5, 6에 나타냈다. Fig. 5는 잣나무 林木으로 溪谷으로부터 50m 上腹에, 그리고 B는 溪谷으로부터 100m 上腹에 있는 林木이다. 最下端枝에서부터 1m 間隔으로 東向과 西向에 위치한 枝葉의 ϕ_L 을 测定하여 나타냈다. Fig. 6은 溪谷으로부터 50m 上腹에 위치한 林木으로 잣나무와 同一한 方法으로 测定하였다. 最下端枝에 있어서는 兩樹種 모두 樹冠의 内部와 外部의 ϕ_L 값이 거의 同一값을 나타내나 樹冠上部로 갈수록 外部의 ϕ_L 값이 内部의 ϕ_L 값보다 水分缺差가 커으며 그 差는 $-2\sim-4\text{ bar}$ 정도였다(Fig. 5, 6). 그리고 上部의 ϕ_L 은 下部보다 잣나무가 약 -6 bar , 일본잎 갈나무가 약 -10 bar 정도 낮았다. 또 Fig. 5, 6에서 兩樹種의 樹高 1m當水分缺差의 크기를 傾斜度(bar/m)로 나타내면 잣나무의 경우 平均 $-1.7\text{ bar}/\text{m}$, 일본잎 갈나무의 경우 -2.1 bar 로 일본잎 갈나무가 $-0.4\text{ bar}/\text{m}$

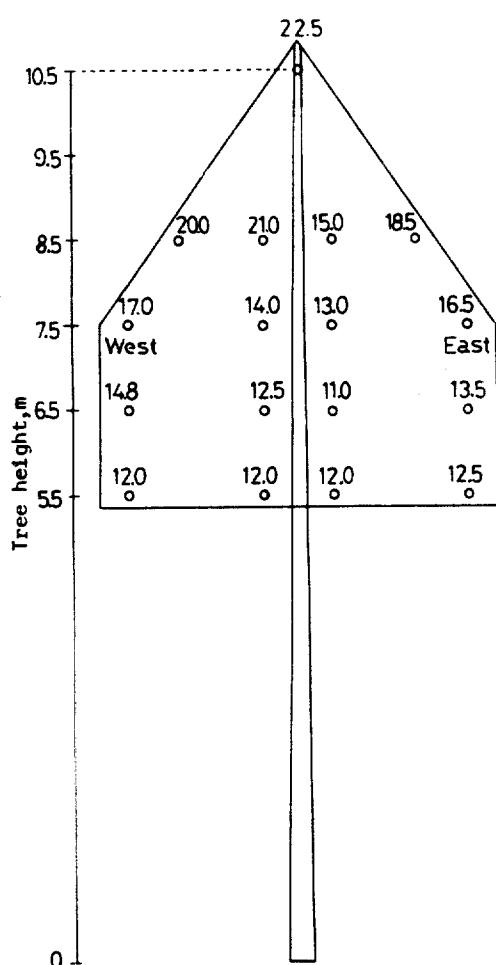


Fig. 6. Shoot water potential (in-bar) at several positions of crown in *Larix leptolepis* plantation. The measurement time is 14:00 to 14:30 at slightly cloudy day (about 40-50 Klux). The sample tree located in 50m upper from valley.

Table 2. Relative xylem conductivity (K) of branch in several conifers.

Species	Average of K ($\text{cm}^2/\text{hr. atm}$)	Age (year)	Branch diameter (cm)
<i>Larix leptolepis</i>	2877.86	6	1.25
<i>Pinus rigida</i>	2763.45	5	1.26
<i>Pinus densiflora</i>	2651.77	6	1.35
<i>Pinus koraiensis</i>	2112.51	6	1.33

정도 더 water stress를 받고 있었다. *Picea sitchensis*의 m當水分缺差가 夜間에 $-0.8 \text{ bar}/\text{m}$, 日中

의 最大值가 $-1.8 \text{ bar}/\text{m}$ 인 研究報告⁶⁾보다 일본잎갈나무는 상당히 높은 傾斜度를 나타냈다. 따라서 일본잎갈나무는 土壤水分이 많은 斜面의 下部에 植栽하는 것이 生長에 유리할 것으로 생각된다.

2. Xylem conductivity의 特性

Xylem conductivity란 木部組織內의 水分移動의 能力を 나타내는 말로 樹液流速抵抗의 逆數와도 같은 意味이다. 本 報告에서는 相對 Xylem conductivity (K)로 吸引法⁷⁾에 의해 測定하였다. Table 2에서 K값은 일본잎갈나무가 가장 커으며 잣나무가 가장 작은 값을 나타냈다. 여기서 K값이 크다는 것은 葉의 蒸散活動으로 인한 水分損失로 水分缺差가 발생할 경우 뿌리에서 吸水한水分을 幹과 枝를 通해 葉까지 운반하는데 보다 짧은 時間이 걸린다는 意味이며, K값이 클수록 日中의 水分缺差로부터 빨리 回復할 수 있는 樹種이라 할 수 있다. Table 2의 각 수종의 K값의 크기는 池田·須崎(1980)⁸⁾ 報告한 포플러의 枝의 값보다 현저히 작은 값이다. 이러한 차이는 樹種間의 木部組織에 있어서 細胞膜孔 (Pit)의 水分通導機能의 差異에서 온 結果라고 생각한다. Xylem conductivity가 크고 日中의 葉 water potential의 低下가 작은 樹種이 物質生產에 있어水分消費效率이 좋아 耐乾性이 強한 樹種이라 할 수 있다. 本 연구에서 리기다소나무는 이러한 特性을 지닌 樹種이라 할 수 있다. 따라서 K값의 特性은 耐乾性樹種의 診斷과 水分特性에 關한 研究에 있어서 더욱 檢討되어야 하겠다.

引用文獻

- Brix, H. 1979. Effects of plant water stress on photosynthesis and survival of four conifers. Can. J. For. Res. 9 : 160-165.
- Daniel, T. W., J. A. Helms and F. S. Baker. 1979. Principles of Silviculture. Second edition, McGraw-Hill Book Company. 500 pp.
- Fairbourn, M. L. 1982. Water use by forage species. Agron. J. 74 : 62-66.
- Griffin, J. R. 1973. Xylem sap tension in three woodland oaks of central California. Ecology 54 : 152-159.
- 橋本良二·須崎民雄. 1976. 葉齡の異なるスギ葉のガス擴散抵抗および水分消費效率. 日本林學會

- 九支論 29 : 87-88.
6. Hinckley, T. M., J. P. Lassoie, and S. W. Running. 1978. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. *For. Sci. Monograph* 20 : 1-72.
 7. 池田武文, 須崎民雄. 1980. 樹木の水分通導抵抗に関する研究(Ⅰ)さし穂の水分通導抵抗. *日本林學會九支論* 33 : 245-246.
 8. Klepper, B. 1968. Diurnal pattern of water potential in woody plants. *Plant Physiol.* 43 : 1931-1934.
 9. Lange, O. L., L. Kappen and E. D. Schulze. 1976. Water and plant life-Problems and modern approaches. Springer-Verlag, New York. 536 pp.
 10. 森川靖. 1971. 晴天の日におけるヒノキの蒸散の日變化, 季節變化. *日林誌* 53 : 219-221.
 11. Murphy, E. M. and W. K. Ferrell 1982. Diurnal and seasonal changes in leaf conductance, xylem water potential, and abscisic acid of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) in five habitat types. *For. Sci.* 28 : 627-638.
 12. 大分縣林業試驗場. 1976. 大分縣民有林野適地適木調查説明書 5 : 1-87.
 13. Pallardy, S. G. and T. T. Kozlowski 1981. Water relations of *Populus* clones. *Ecol.* 62 : 159-169.
 14. Pereira, J. S. and T. T. Kozlowski. 1978. Diurnal and seasonal changes in water balance of *Acer saccharum* and *Betula papyrifera*.
 15. 佐藤明, 森川靖. 1976. ふたつの斜面に生育するスギ林分における木部壓ボテンシャルの日. *日林誌* 58 : 321-327.
 16. Scholander, P. F., H. T. Hammel, E. D. Bradstreet, and E. A. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148 : 339-346.