

樹木의 水分特性에 관한 生理·生態學的 解析(IV)¹

— 몇 種의 針葉樹에 있어서 Leaf Conductance와 Water Potential, 相對含水率, 膨壓과의 關係—

韓 相 燮² · 全 斗 植²

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

— Relation between Leaf Conductance and Water Potential, Relative Water Content, and Turgor Pressure in Several Conifers¹—

Sang Sup Han² · Doo Sik Jeon²

要 約

本研究은 몇 種의 針葉樹의 枝葉에 있어서 P-V 曲線法에 의해 얻은 水分特性因子와 氣孔閉鎖作用과의 關係를 測定考察한 것으로 그 結果는 다음과 같다. 1. P-V 曲線法에 의해 求한 初期原形質離點의 water potential 값과 完全氣孔閉鎖點의 water potential 값은 거의 一致하였다. 2. 完全氣孔閉鎖는 잣나무 -21 bar (陰葉 -17 bar), 리기다 -20 bar, 소나무 -22 bar, 일본잎갈나무 -24 bar 前後에서 일어났다. 相對含水率로 나타내면 잣나무 85% (陰葉 82%), 리기다 77%, 소나무 85%, 일본잎갈나무 70% 前後에서 完全氣孔閉鎖가 일어났다. 3. 初期氣孔閉鎖는 잣나무 -14 bar (陰葉 -12 bar), 리기다 -10 bar, 소나무 -15 bar, 일본잎갈나무 -6 bar 前後에서 일어났다. 相對含水率로 나타내면 잣나무 90%, 리기다 93%, 소나무 90% 일본잎갈나무 93% 前後에서 初期氣孔閉鎖가 일어났다. 4. leaf conductance가 增加함에 따라 膨壓은 增加하며, 相對含水率이 增加함에 따라 膨壓은 直線的으로 增加하였다.

ABSTRACT

This study was to elucidate the relation between the water relations parameters obtained from P-V curves and stomatal closure. The results obtained are as follows: 1) The water potential at incipient plasmolysis obtained from P-V curves was similar to the water potential at critical stomatal closure. 2) The critical stomatal closure of sun leaves appear at -21 bar (-17 bar, shade leaves) in *Pinus koraiensis*, -20 bar in *Pinus rigida*, -22 bar in *Pinus densiflora*, and -24 bar in *Larix leptolepis*. On a relative water content basis, the critical stomatal closures of sun leaves appear at 85% (82%, shade leaves) in *Pinus koraiensis*, 77% in *Pinus rigida*, 85% in *Pinus densiflora*, and 70% in *Larix leptolepis*. 3) The incipient stomatal closures of sun leaves appear at -14 bar (-12 bar, shade leaves) in *Pinus koraiensis*, -10 bar in *Pinus rigida*, -15 bar in *Pinus densiflora*, and -6 bar in *Larix leptolepis*. On a relative water content basis, the incipient stomatal closures of sun leaves appear at 90% in *Pinus koraiensis*, 93% in *Pinus rigida*, 90% in *Pinus densiflora*, and 93% in *Larix leptolepis*. 4) The leaf conduct-

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.

ance was increased by increase in volume-averaged turgor pressure was linearly increased by increase in relative water content.

Key words: serveral conifers; leaf conductance; water potential; relative water content; turgor pressure.

緒 論

樹木이 乾燥에 強하다는 것은 枯死 할 때 體內的 相對含水率이 높고 낮다는 것을 意味하는 것은 아니다. 오히려 1g의 乾物重을 生産하는 데 消費되는 水分量이 적은, 즉 水分消費效率이 높은 種을 水分經濟上 耐乾性樹種이라 할 수 있다. 生理學的으로 耐乾性에 強한 種이란 葉에서 水分缺差가 발생하여도 生細胞群內的 浸透壓이 높기 때문에 어느 程度의 膨壓을 維持하여 氣孔을 열고 光合成作用을 行함과 동시에 木部組織內的 water potential을 低下시켜 根으로부터 水分上昇을 有利하게 하는 水分特性을 갖춘 種을 말한다.¹⁾ 따라서 耐乾性的 診斷에는 葉의 水分特性 뿐 아니라 根의 吸水能力과 幹·枝에서의 水分流通 能力的 差도 綜合的으로 檢討 되어야 한다. 일반적으로 樹木에 있어 水分移動(water flow)는 4 가지 小過程이 있다.¹⁰⁾ 첫째 地中에서 根毛表面까지의 水移動, 둘째 根毛에서 幹과 枝를 통하여 葉의 柔細胞까지의 水移動, 셋째 柔細胞表面에서 氣孔間隙을 통하여 葉의 表面까지의 水移動, 넷째 葉表面에서 大氣層으로의 水移動 등이다. 어떤 種에 대하여 이러한 4 개의 小過程의 水分特性을 밝힌다는 것은 耐乾性的 診斷 뿐 아니라 樹木의 生理學 研究에 있어서도 매우 重要하다고 할 수 있다.

本研究는 몇 種의 針葉樹에 대하여 上記의 세재와 네재 과정에 해당되는 水分移動의 特性을 밝히기 위하여 前報^{5,6,7)}에 이은 一連의 研究로서, 今回は 몇 種의 針葉樹에 대하여 P-V 曲線法에 의해 얻은 葉의 水分關係因子와 氣孔閉鎖作用과의 關係, 그리고 leaf conductance와 關連한 water potential, 相對含水率, 膨壓 등의 特性을 測定 考察하였다.

材料 및 方法

材料는 江原大學校 構內林에서 生育하는 잣나무 14年生, 일본잎갈나무 12年生, 소나무 20年生, 리기다소나무 15年生 林分에서 枝葉을 切採하여 使用했다. 試料는 日中 水分缺差가 적은 夜間에 樹冠의 上部(잣나무 陰葉은 下部)에서 約 60 cm의 枝를 採

取하여 水속에서 再切斷한 후 枝葉이 約 1 bar 程度의 最大含水率이 될 때까지 12時間 以上 飽水 시켰다. 飽水된 가지로부터 生重 5~10 g의 當年生 shoot를 切取하여 pressure chamber를 利用, water potential을 測定함과 同時에 各々の water potential에 대한 蒸散速度의 測定을 行하였다. 氣孔蒸散速度는 切取한 shoot를 臺上에 세워 20 klux의 光度下에서 每 10분마다 重量의 減少를 秤量하여 各 water potential에 대한 氣孔蒸散速度를 算出하였다. 또 表皮蒸散速度는 孔氣蒸散速度와 같은 方法으로 實驗室內의 暗條件下에서 測定하였다. 測定室內의 溫度는 $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 相對濕度는 $60 \pm 5\%$ 의 變化를 나타냈다. 따라서 蒸散速度는 大氣飽差를 감안하여 算出했다.

한편, 葉의 生細胞群의 水分特性因子인 最大飽水時의 浸透壓, water potential과 膨壓, 原形質分離點에 있어서의 浸透壓과 相對含水率 등은 前報^{5,6)}와 같은 方法으로 pressure chamber technique (Tyree & Hammel 1972)에 의해 測定, P-V 曲線法에 의해 求했다. 일반적으로 受光한 葉의 氣孔閉鎖運動은 蒸散速度의 變化를 意味하므로 蒸散速度는 leaf conductance에 해당된다.¹¹⁾ 따라서 本研究에서는 切斷 葉의 蒸散速度를 測定하여 leaf conductance로 使用하였다.

結果 및 考察

pressure chamber technique^{4,5,6)}에 의해 測定한 資料를 使用하여 P-V 曲線法 (Tyree & Hammel 1972)에 의해 求한 枝葉의 水分特性因子를 Table 1에 나타냈다. 잣나무의 경우 生細胞群의 最大飽水時의 浸透壓 π_0 는 陽葉과 陰葉에서 거의 같은 값을 나타내나 初期原形質分離點에 있어서의 浸透壓 π_p 는 陽葉에서 약 -2.5 bar 낮다. π_p 값이 낮다는 것은 높은 水缺差를 받을 때 原形質分離가 시작된다는 意味로⁴⁾ 잣나무陽葉이 陰葉보다 耐乾性이 強하다는 것을 나타내 주고 있다. 또 π_0 값이 낮다는 것은 細胞內에 強한 貧壓(-)이 作用하기 때문에 葉의 水分缺差時 木部組織과 根으로부터 쉽게 水分供給을 할 수 있을 뿐 아니라 氣孔閉鎖가 잘 일어나지 않는

Table 1. The water relations parameters of leaves in several conifers from August to September. π_o is the original osmotic pressure. π_p is the osmotic pressure at incipient plasmolysis. V_o is the volume of osmotic water at full hydration. V_p is the osmotic volume at incipient plasmolysis. W_s is the total volume of symplasmic and apoplastic water at full hydration. DW is the dry weight. RWC is the relative water content at incipient plasmolysis ($(W_s - V_e^*) / W_s$).

Species	π_o , -bar	π_p , -bar	V_p / V_o , %	V_o / W_s , %	RWC, %	W_s / DW , %
<i>Pinus koraiensis</i> (sun)	14.7	20.0	73.3	59.5	84.1	174.4
<i>Pinus koraiensis</i> (shade)	14.3	17.5	82.6	78.0	86.4	191.4
<i>Larix leptolepis</i>	17.2	20.2	85.0	42.6	93.6	199.4
<i>Pinus densiflora</i>	14.5	19.6	73.8	48.4	87.3	201.8
<i>Pinus rigida</i>	15.9	19.6	80.6	57.6	88.8	183.5

다는 意味이다. Table 1에서 π_o 와 π_p 값을 比較해 볼 때 일본잎갈나무와 리기다가 잣나무 및 소나무보다 水分調節機能 (osmoregulation)이 좋다는 것을 알 수 있다. 前報⁷⁾에서 리기다소나무는 日中 水缺差가 일본잎갈나무, 잣나무, 소나무, 잣나무보다 가장 작게(약 -10 bar) 일어나므로 耐乾性에 강한 樹種이라고 할 수 있다. 일본잎갈나무 葉은 잣나무와 소나무보다 水分調節機能은 좋다고 할 수 있으나 日中 水缺差가 약 -22 bar로 매우 크고, π_p 가 약 -20

bar로 日中 氣孔閉鎖가 일어나기 쉽기 때문에 乾燥地에 있어서의 物質生産에 不利한 樹種임을 示唆해 주고 있다. Table 1에서 V_p/V_o 는 初期原形質分離點에 있어서의 生細胞群內的 Symplasmic water에 대한 相對含水率을 意味하며 V_o/W_s 는 葉의 symplasmic water와 Apoplastic water를 合한 總含水率에 대한 浸透水의 相對含水率을 意味한다.^{6,11)}

蒸散速度는 切斷葉을 使用하였고 充分하지 못한 光條件인 20 Klux에서 水缺差를 시켜 測定한 값이

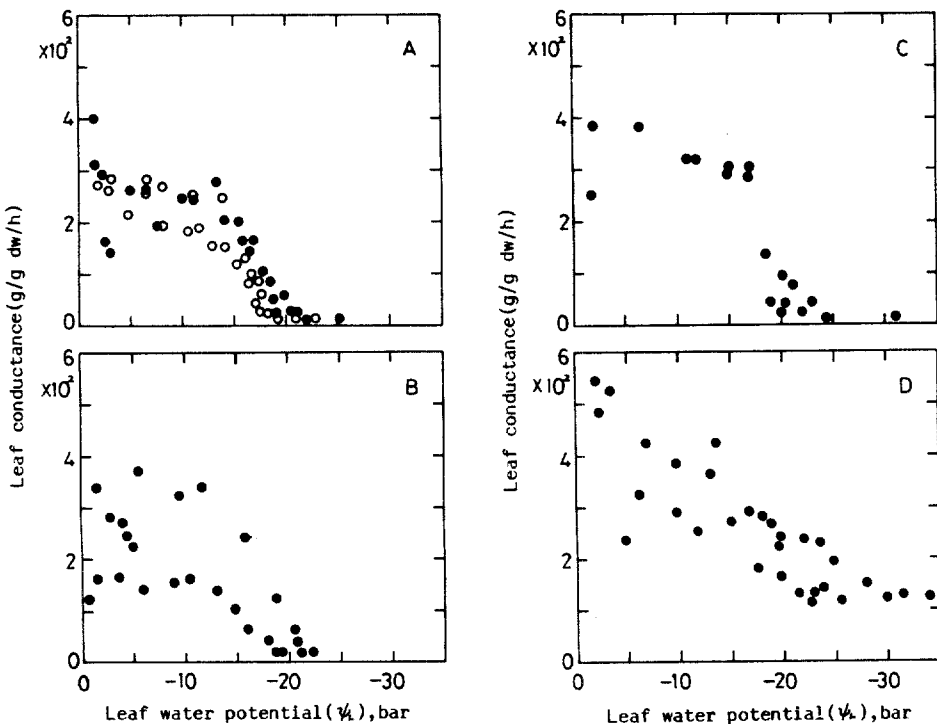


Fig. 1. Relation between leaf conductance and leaf water potential. A, *Pinus koraiensis*; B, *Pinus rigida*; C, *Pinus densiflora*; C, *Larix leptolepis*. ●, sun leaf; ○, shade leaf.

므로 眞의 蒸散速度라고도 할 수 없다. 그러나 水缺差에 따른 氣孔閉鎖의 考察에는 充分한 값이라고 思料된다.¹¹⁾ 따라서 葉의 蒸散速度를 leaf conductance로 간주하여 water potential과의 關係를 Fig 1에 나타냈다. 잣나무 -21bar(陰葉 -17bar), 리기다 -20bar, 소나무 -22bar, 일본잎갈나무 -24bar 前後에서 完全한 氣孔閉鎖作用이 일어난다. 이러한 結果는 P-V 曲線法에 의해 測定한 初期原形質分離點에 있어서 浸透壓 π_p 값과 거의 一致한다. Sitka spruce 에서는 上層葉에서 約 -25bar, 下層葉에서 約 -18bar 일 때 完全히 氣孔閉鎖가 일어난다고 報告하고 있다.^{1,2)}

또 Fig. 1에서 알 수 있듯이 leaf conductance의 初期減少 現象은 잣나무 -14bar(陰葉 -12bar), 리기다 -10bar, 소나무 -15bar, 일본잎갈나무 -6bar, 前後에서 일어남을 알 수 있다. 橋本(1975)에 의하면 삼나무에서는 -17bar(陰葉 -7~-10bar)에서 蒸散速度가 減少하기 시작한다고 하였다. 水缺差에 따른 leaf conductance와 光合成速度의 減少現象과의 直接比較는 어렵지만, Brix(1979)에 의하면 Douglas-fir는 -11bar, Western hemlock -12bar, White spruce -13bar, Lodgepole pine -8bar 정도

에서 光合成速度의 初期減少가 일어난다는 結果보다 약간 높은 水缺差에서 初期氣孔閉鎖가 일어남을 알 수 있다.

한편 leaf conductance와 相對含水率과의 關係를 Fig. 2에 나타냈다. 完全氣孔閉鎖時의 相對含水率は 잣나무 85% (陰葉 82%), 리기다 77%, 소나무 85%, 일본잎갈나무 70%였다. 이들 값은 P-V 曲線法에 의해 求한 RWC 값(Table 1)과 比較할때 잣나무와 소나무는 비슷한 값이나 리기다와 일본잎갈나무는 작은 相對含水率에서 完全氣孔閉鎖가 일어남을 알 수 있다. 삼나무는 相對含水率 62% (陰葉 80~82%)에서 完全氣孔閉鎖가 일어난다고 報告하고 있다.¹¹⁾ 또 leaf conductance의 初期減少現象이 일어날 때의 相對含水率は 잣나무 90%, 리기다 93%, 소나무 90%, 일본잎갈나무 93%였다. 삼나무의 경우 陽葉은 약 77%, 陰葉은 80%의 相對含水率일 때 初期減少現象이 일어난다고 報告⁶⁾하고 있다.

Fig. 3에 leaf conductance와 P-V 曲線法에 의해 求한 膨壓과의 關係를 나타냈다. 모든 樹種에서 膨壓이 增加함에 따라 leaf conductance는 현저하게 增加하며 膨壓이 約 10bar 일 때 leaf conductance

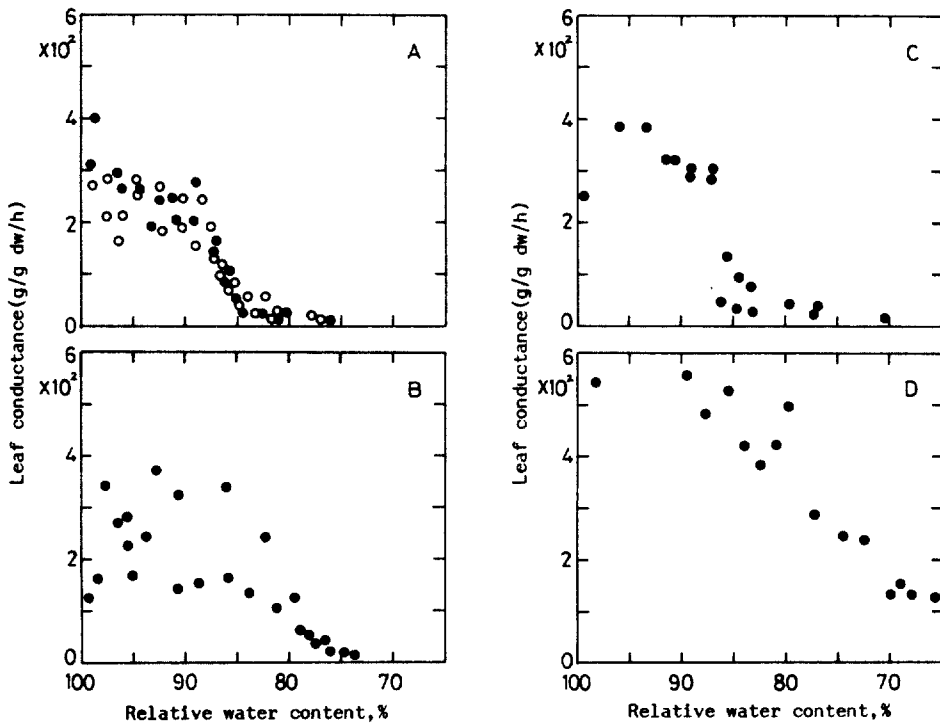


Fig. 2. Relation between leaf conductance and relative water content. A, *Pinus koraiensis*; B, *Pinus rigida*; C, *Pinus densiflora*; D, *Larix leptolepis*. ●, sun leaf; ○, shade leaf.

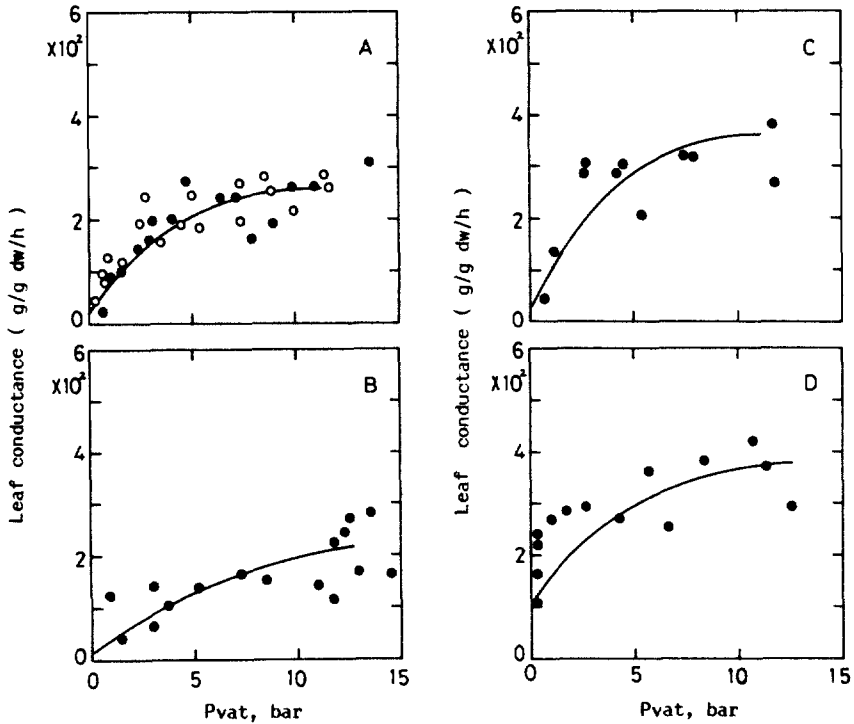


Fig. 3. Relation between leaf conductance and volume-averaged turgor pressure (Pvat). A, *Pinus koraiensis*; B, *Pinus rigida*; C, *Pinus densiflora*; D, *Larix leptolepis*. ●, sun leaf; ○, shade leaf

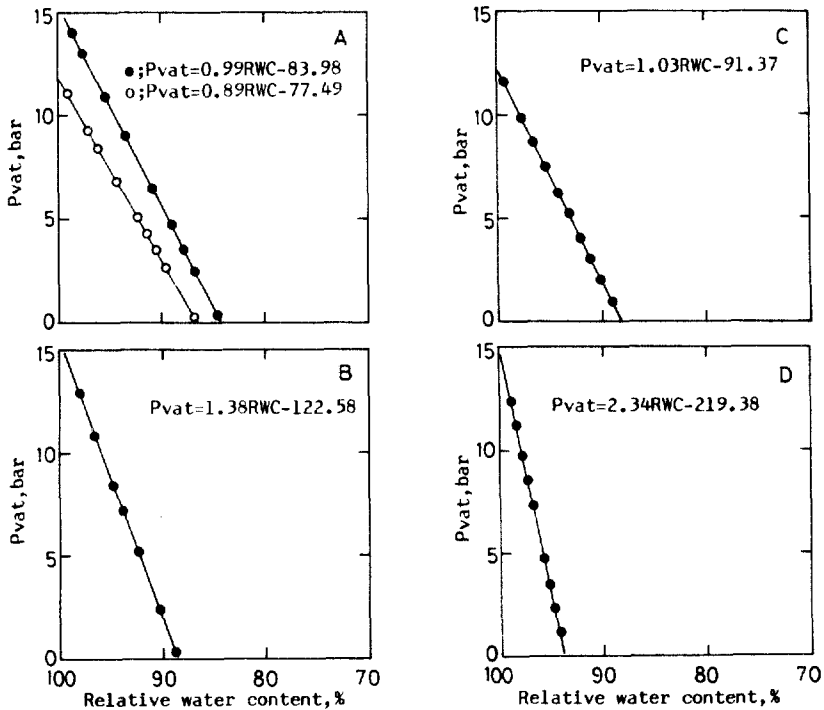


Fig. 4. Relation between volume-averaged turgor pressure (Pvat) and relative water content. A, *Pinus koraiensis*; B, *Pinus rigida*; C, *Pinus densiflora*; D, *Larix leptolepis*. ●, sun leaf; ○, shade leaf.

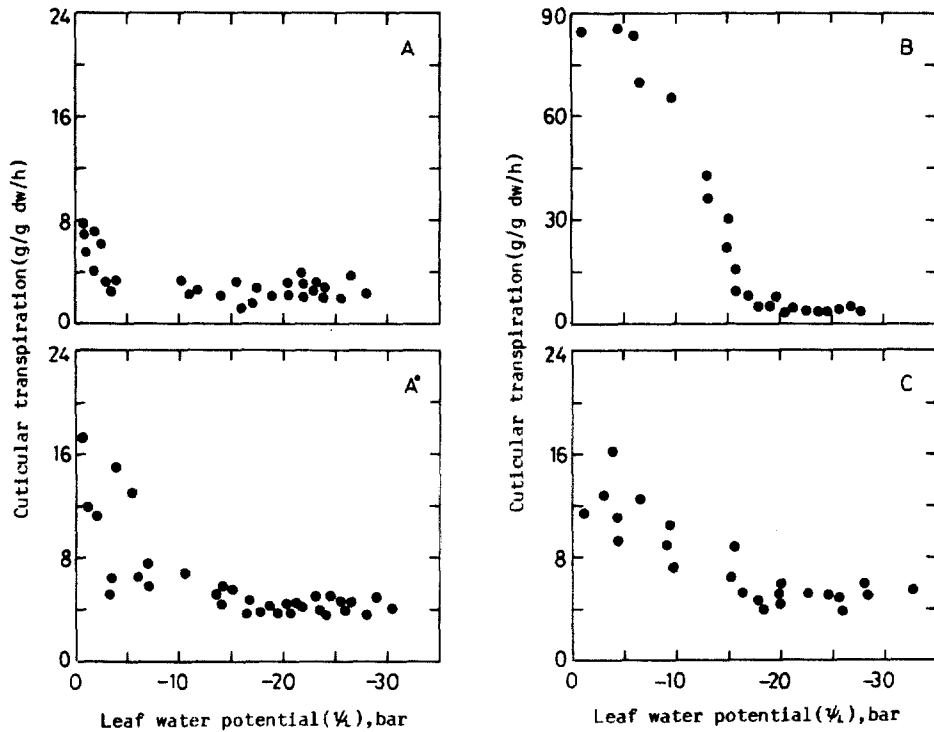


Fig. 5. Relation between cuticular transpiration and leaf water potential. A, *Pinus koraiensis* (Ao, shade leaf); B, *Pinus rigida*; C, *Pinus densiflora*.

가飽和點에達했다. 이와같은現象은矢輻(1979)의報告와一致하며, 이것은膨壓이10bar以上の充分한水分을吸水하면葉의氣孔이完全히열려光合成速度가光飽和點에達한다는意味이다.

膨壓과相對含水率과의關係를Fig.4에나타냈다.膨壓의最大値는約15bar였으며,膨壓(P_{vat})과相對含水率(RWC)의關係는直線性($P_{vat} = \alpha RWC + \beta$, α, β 는상수)으로모든樹種에서높은相關(1%有意)을나타냈다.膨壓이0일때즉初期原形質分離點에있어서의相對含水率は잣나무84%(陰葉36%),일본잎갈나무93%,리기다89%였다.膨壓이相對含水率의減少에따라서로다른直線의傾斜度(α 값)를갖는다는것은樹種에따라細胞의彈性係數가 다르다는것을意味한다.直線式에서 α 의값은生細胞群의彈性係數에상당하는값으로잣나무0.99(陰葉0.89),리기다1.38,소나무1.03,일본잎갈나무2.43였다.잣나무는 α 값이작기때문에水分缺差時浸透水の移動이매우느리다는것을나타내주며,만약葉에서水分損失을입으면再吸水하여 회복하는데長時間을要하게되어耐乾性에는 비교적 약한樹種임을알수있다.

한편表皮蒸散과water potential과의關係를Fig.5에나타냈다.表皮蒸散速度의크기는樹種에따라差異를보였으며,특히water potential이잣나무-5bar(陰葉-10bar),소나무-15bar,리기다-15bar以上에서는심한減少現象을나타냈고,그以下の水缺差에서는一定한값을보였다.따라서樹種간의表皮蒸散速度를比較할때같은water potential에서比較함이바람직하다.본結果에서는最大飽水時の리기다소나무表皮蒸散速度가가장높았다.

引用文獻

1. Beadle, C. L., N. C. Turner, and P. G. Jarvis. 1978. Critical water potential for stomatal in Sitka spruce. *Physiol. Plant.* 43: 160-165.
2. Beadle, C. L., P. G. Jarvis, and R. E. 1979. Leaf conductance as related to xylem water potential and carbon dioxide concentration in Sitka spruce. *Physiol. Plant.* 45: 158-166.
3. Brix, H. 1979. Effects of plant water stress on photosynthesis and survival of four coni-

- fers. J. For. Res. 9:160-165.
4. Cheung, Y. N. S., M. T. Tyree, and J. Dainty. 1975. Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. Can. J. Bot. 53:1342-1346.
 5. 韓相燮, 金光崙. 1980. 樹木의 水分特性에 관한 生理·生態學的 解析(I)-pressure chamber technique에 의한 耐乾性 樹種의 診斷-. 韓林誌 50:25-28.
 6. Han, S. S. and H. S. Choi. 1983. Ecophysiological interpretations on the water relations parameters of trees(II). Seasonal changes in tissue-water relations parameters obtained from P-V curves on the *Pinus koraiensis* and *Abies holophylla* shoots. J. Kor. For. Soc. 11:8-14.
 7. 韓相燮, 全斗植. 1984. 樹木의 水分特性에 관한 生理·生態學的 解析(III). -몇 種의 針葉樹에 있어서 shoot water potential의 日變化 및 xylem conductivity의 特性. 韓林誌(投稿中).
 8. 橋本良二. 1975. 森林의 光環境と林木의 水分生理上의 特性 -氣孔閉鎖と葉の水ポテンシャル- 86回 日林論:207-209.
 9. Tyree, M. T. and H. T. Hammel. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. J. Exp. Bot. 23:267-282.
 10. 内島善衛. 1964. 技術者のための農業氣象講座(MD) 植物からの蒸散. 農業技術 19:582-587.
 11. 矢幡久. 1979. スギ在來品種の水分特性(II). 氣孔閉鎖と水ポテンシャル, 相對含水率の關係. 90回 日林論 269-270.