

주요 경제 수종의 수분 특성에 관한 생리생태학적 연구<sup>1\*</sup>  
- 토양수분 조건 및 ABA 처리에 따른 참나무류와  
물푸레나무 기공의 시계열적인 변화 반응 -  
권기원<sup>2</sup> · 이정호<sup>2</sup>

**Ecophysiological Studies on the Water Relations of  
Economic Tree Species<sup>1\*</sup>**

- Temporal Changes of Stomatal Responses to Soil Moisture Regimes  
and Exogenous Abscisic Acid in Oaks and Ash -  
Kwon, Ki Won<sup>2</sup> and Jeung Ho Lee<sup>2</sup>

요 약

지속적인 수분 stress 또는 ABA 처리에 따른 주요 경제 수종들의 생리생태학적 수분특성을 밝히기 위하여 생육기 및 일중 측정 시간대 별 기공증산저항과 증산율을 조사하였다. 졸참나무, 신갈나무, 상수리나무, 굴참나무를 포함하는 4종의 참나무류가 시험재료로 이용되었으며 물푸레나무 또한 참나무류와 함께 분석되었다.

전, 습 두가지의 토양 수분 조건으로 처리된 1년생 실생 용기묘를 대상으로 Li-Cor사의 LI-1600 Porometer를 이용하여 6, 8, 9월에 기공증산저항을 반복 측정하였다. 기공의 움직임과 증산에 미치는 ABA의 효과를 알아보기 위해 7월에 0.5mM, 8월에 0.05mM의 ABA 용액을 용기 실생묘에서 절단한 줄기에 흡수시켰다. 대부분의 기공증산저항 측정치는 처리 종류에 관계없이 일출 후 오전에 약 5s/cm에 머물렀다. 그러나 그 값들은 건조구에 속한 묘목에서 오후 중에 자주 20s/cm 이상의 높은 수준으로 변동했다. 여러가지 처리 및 환경 조건에 관계없이 굴참나무의 기공증산저항은 졸참나무 또는 상수리나무의 경우보다 안정된 값을 보였다. 물푸레나무의 측정치들은 참나무류에 비해 더욱 불규칙한 변화를 보였다. 묘목 절단지에 흡수된 ABA 용액은 대부분의 대상 수종에서 기공증산저항을 증가시켰다. ABA 처리에 대한 기공의 반응은 7월에 굴참나무 및 상수리나무에 비해 졸참나무에서 보다 예민하게 나타났다. 그러나 8월에는 ABA 처리의 영향이 상수리나무에서 보다 크게 나타났다. 물푸레나무에서 ABA에 대한 반응은 다양한 변화 양상 때문에 분명하지 않았다.

ABSTRACT

Seasonal and diurnal changes of stomatal diffusive resistance(S.D.R.) and transpiration rate(T.R.) were investigated for determining the ecophysiological water relations of economic tree species subjected to chronic water stress or exogenous abscisic acid treatment.

Four species of oaks including *Quercus serrata*, *Q. mongolica*, *Q. acutissima*, and *Q. variabilis* were used

<sup>1</sup> 接受 1994年 6月 13日 Received on June 13, 1994.

<sup>2</sup> 忠南大學校 農科大學 山林資源學科 Dept. of Forest Resources, College of Agriculture, Chungnam National University, Taejon 305-764, Korea.

\* 이 논문은 1992年度 韓國學術振興財團의 자유공모과제 학술연구조성비에 의해 수행된 연구내용 중 일부임.

as the experimental materials and also *Fraxinus rhynchophylla* was studied together with oaks.

Stomatal diffusive resistances were repeatedly measured on the containerized 1-0 year seedlings subjected to two kinds of soil moisture regime (wet and dry) in June, August, and September by LI-1600 Steady State Porometer of LI-Cor, Inc.. Exogenous abscisic acid (ABA) solutions of 0.5 mM and 0.05 mM in July and August, respectively, were absorbed into shoots cut from the containerized seedlings for determining their effects on stomatal behavior and transpiration. Most of measurements in stomatal diffusive resistance maintained about 5 s/cm in the morning after sunrise despite of different treatments. But the values fluctuated frequently to high level above 20 s/cm through the afternoon until sunset in the seedlings subjected to dry soil moisture regime.

Despite of various treatments and environmental conditions, stomatal diffusive resistances of *Q. variabilis* were more stable than those of *Q. serrata* or *Q. acutissima*. Their values of *F. rhynchophylla* changed more irregularly in comparison with those of oak species. Exogenous abscisic acid absorbed into shoots cut from seedlings increased stomatal diffusive resistance obviously in most of the species studied. The stomatal responses to abscisic acid treatment were more sensitive in July especially in *Q. serrata* than in *Q. variabilis* and *Q. acutissima*. But the effects of ABA treatment were presented more remarkably in *Q. acutissima* in August. The responses to abscisic acid were not certain in *F. rhynchophylla* because of their various fluctuation patterns.

*Key words* : Stomatal diffusive resistance, transpiration rate, exogenous abscisic acid, soil moisture regime, *Quercus serrata*, *Q. mongolica*, *Q. acutissima*, *Q. variabilis*, *Fraxinus rhynchophylla*.

## 서 론

토양 또는 식물체 내의 수분 이동은 열역학적인 개념을 응용하여 그 이론이 정립된 수분 potential의 구배에 의한 것으로 설명이 된다 (Hinckley 등, 1978; Lange 등, 1976). 이와 같은 수분의 움직임을 추적하기 위해서는 Soil-Plant-Atmosphere Continuum (SPAC) 상에서 수분의 이동에 영향을 미치는 다양한 인자를 분석할 필요가 있다 (Lange 등, 1976; Kramer, 1983). SPAC 상에서 식물체 내의 수분 상태는 기공의 개폐 및 이에 따른 수분의 증산량 변화와 밀접한 관계를 유지하고 있으며 기공의 개폐작용은 체내의 수분상태 등에 따라 변화하는 공변세포 또는 그 주변 세포들 내의 K<sup>+</sup> 이온 등의 염류, CO<sub>2</sub>, 탄수화물, ABA와 같은 식물호르몬 등의 농도에 민감하게 반응하고 있다 (Aylor 등, 1973; Davies와 Kozlowski, 1975a; Hinckley 등, 1978; Horton, 1971; Jarvis와 Mansfield, 1981; Ketellapper, 1959; Kramer, 1983; Meidner와 Mansfield, 1968; Salisbury와 Ross, 1985). 기공개폐 및 증산 활동에는 광선 또한 중요한 인자로 작용하며 식물체 엽면 부근의 vapor pressure

deficit를 변화시키는 온도, 대기습도, 바람 등도 큰 영향을 미치고 있다 (Aston, 1976; Davies, 1977; Davies 등, 1974; Meidner, 1985; Pereira와 Kozlowski, 1977). 기공의 증산 조절 기능은 식물체 내의 수분대사 작용에 중요한 영향을 미치기 때문에 이를 양적으로 추적하기 위한 여러 가지 이론 및 수식이 제시되어 왔으며 또 다양한 측정 방법이 개발되고 있다 (Livingston 등, 1984; Penman, 1942; Slatyer와 Jarvis, 1966; Slavik, 1974). 특히 Kanemasu 등 (1969)을 비롯한 여러 사람들에 의해 개발된 porometer의 model을 참고하여 Li-Cor 회사에서 제작한 Steady State Porometer에는 기공증산과 관련되는 여러가지 인자들을 함께 측정하여 자동 기억시킬 수 있는 기능이 보완되어 실용적인 측정기구로 활용되고 있다 (Li-Cor, 1989). 이와 같은 측정 기구를 이용하여 많은 연구 결과가 발표되고 있지만 기공의 개폐에 따른 증산율의 변화는 계절이나 환경조건 그리고 수종, 잎의 생리상태에 따라 복잡한 양상을 보이고 있으며 하루 중에도 광선 조건이 변하면서 심한 변동폭을 보이고 있어 이를 추적 분석하기 위한 지속적인 측정이 요구된다 (權, 1982; Aston, 1976; Davies와 Kozlowski, 1975a; Federer, 1976; Hinckley 등,

1978 : Sionit와 Kramer, 1976).

기공개폐에 특히 중요한 역할을 하는 것으로 알려진 abscisic acid(ABA)는 공변세포 내에서  $H^+$  이온의 유출을 차단함으로써 누적된  $H^+$  이온과  $CO_2$ 가 반응하여 공변세포 내의 세포액을 산성화시키며 또 전분의 분해를 막아  $\alpha$ -amylase의 생성을 억제하는 등 여러가지 기작을 통해 기공을 폐쇄시키는 것으로 보고되고 있다(Aylor 등, 1973 : Horton, 1971 : Jarvis와 Mansfield, 1981 : Jones와 Mansfield, 1972 : Kramer, 1983 : Salisbury와 Ross, 1985). 그러나 식물에 따라서는 ABA 농도와 기공개폐의 관계가 불분명할 때가 있으며 ABA 농도 또한 수종이나 잎의 발달 및 노화 단계 그리고 수분을 비롯한 여러가지 환경 요인에 의한 stress 양상에 따라 변화를 보이고 있어 계속적인 분석이 요구되며 이와 관련된 ABA 농도 변화 분석에 관한 연구와 함께 ABA를 인위적으로 처리하여 이에 따른 기공개폐 움직임 추적을 하는 여러가지 연구 결과들이 보고되고 있다(Davies와 Kozlowski, 1975a : 1975b : Eamus, 1986 : Jones와 Mansfield, 1972 : Radin, 1984). 국내에서도 일부 수종에 대해 그 수분 특성 및 기공 증산저항에 관한 연구 결과(權, 1982 : 韓 等, 1984 : Han과 Choi, 1986)가 보고되고 있지만 아직까지는 충분한 기초 정보를 제시하지 못하고 있다. 특히 우리나라의 연평균 강수량이 1000~1500mm이라 하지만 그 중에서 50% 또는 그 이상이 7-8월에 집중되고 수목의 활발한 대사 활동과 생육이 이루어지며 수분 요구도가 크게 높아지는 4-6월에는 대기습도가 30% 이하로 떨어지는 날이 장기간 지속되어 이에 따른 수목의 피해가 대단히 클 것으로 추정되고 있다.

본 연구에서는 우리나라에 자생하는 주요 경제 수종 중 참나무류와 물푸레나무를 대상으로 기공 증산 조절 기능과 관련한 수분 특성을 생육 시기 별로 몇가지 환경 요인과 결부시켜 조사하고 ABA 인공 처리에 따른 반응을 분석하여 수분과 관련된 생육 환경 구명에 필요한 기초 정보를 얻고자 하였다.

## 재료 및 방법

### 1. 시험재료

우리나라에 분포하는 활엽수 중에서 주요 경제 수종으로 분류되는 상수리나무, 굴참나무, 졸참나무, 신갈나무의 4가지 참나무류와 물푸레나무를 포함하여 5수종을 대상으로 그 수분 특성을 조사하였다. 분석에 이용된 묘목은 1-0묘에서 2-0묘로 자라고 있는 실생묘로 이들은 직접 plastic pot 내에 파종하여 1년간 키운 후에 토양 수분 조건을 달리하는 수분 처리를 실시하였다.

### 2. 처리 및 측정방법

1992년 초에 직경 16cm, 깊이 12cm의 plastic pot에 마사토와 적색 중점토를 3.5 : 1(v/v)의 비율로 조제하여 넣은 다음에 종자를 파종하여 발아시킨 후 1년간 비닐 하우스 내에서 육묘하였다. 이 때 사용된 배양토에는 유기물<0.31%, N<0.02%, P<60ppm, K<0.36me/100g의 적은 양료 함량을 지니고 있어 pot 별로 매년 요소, 용성인비, 염화칼륨 각 1g씩 시비하였다. 이와 함께 미량요소의 결핍을 막기 위해 일부 변형된 Sach 용액을 생육 기간에 월 1회씩 살포하였다. 수분 stress 정도에 따른 수분 동태의 변화를 비교하고자 1993년 5월 하순부터 9월 중순까지 습윤 및 건조 처리구로 토양 수분 조건을 다르게 조절하였다. 습윤구에는 격일 간격으로 충분히 관수하여 최저 -0.1MPa 이상의 토양 수분 potential을 유지시킨 반면에, 건조구는 유묘의 잎에 초기위조 현상이 나타날 때까지 5~10일 간격으로 관수하였다.

처리에 따른 수분 동태의 변화 양상을 추적하고자 생육 계절별, 일일 시간대 별로 잎의 기공 증산저항을 측정하였다. 이들의 측정은 6월 중순, 8월 중순, 9월 중순의 관수 전날에 3회 반복 측정하였지만 같은 생육 시기에도 측정일 별로 기상 조건에 차이가 있어 수종 간에 직접 비교하는 데는 어려움이 있었다. 하루 중 새벽 4시부터 밤 9시까지 4-5시간 간격의 측정 시간대에 따라 처리 요인 별로 3개체묘에서 3엽씩 총 9반복을 측정하였다. 기공증산저항은 Li-Cor사(Nebraska, U.S.A.)의 Li-1600 Steady State Porometer로 측정되었으며 측정 당시의 광량(Quantum), 엽온, 상대습도를 함께 기록하여 기상 조건을 고려한 분석을 하였다.

ABA 처리가 기공증산저항에 주는 효과를 측정하기 위하여 7월, 8월에 각각 0.5mM, 0.05

mM의 ABA 용액을 넣은 삼각 후라스크에 유묘의 근원부 절단 줄기를 꽂아 암실에서 밀봉 상태로 12시간 이상 용액을 포화시켰다. 이후 절단 줄기를 꽂은 삼각 후라스크를  $60\sim 100\mu\text{E/s/m}^2$  광량의 인공 생장실에 거치하면서 매 3시간 간격으로 기공증산저항 및 증산율의 변화를 측정, 비교하였다.

**결과 및 고찰**

**1. 토양 수분 조건에 따른 실생 유묘의 기공 증산저항의 시계열적 변화**

파종 1, 2차 년도에 동일한 형식의 건 습구 토양 수분 처리를 실시하면서 기공증산저항의 시계열적인 변화 과정을 수종 별로 추적하였다. 6, 8, 9월의 계절적인 기상 조건의 차이와 측정일에 따른 날씨 변화 또는 수종, 처리 및 반복에 따른 측정시간 편차에서 제기되는 기상 오차 등을 고려할 때 측정치의 절대값에 대한 직접 비교에 상당한 무리가 있을 수 있어 각 수종 또는 처리 별로 시계열적인 변화에 대한 상대적인 비교 분석을 실시하였다.

Table 1~5에서 각 측정일의 기상 조건을 비교할 때 6월에는 오전에 다소 구름이 있어 광량이 떨어지나 한낮에는 높은 광량을 보이고 있다.

8월에는 전반적으로 흐린 날씨에서 낮은 광량을, 9월 또한 오전에는 맑은 상태에 높은 광량을 보이나 이후 흐린 날씨로 바뀌면서 낮은 광량을 나타냈다. 이 때문에 생육 계절 간의 측정치 차이에는 측정일 당시의 기상 조건에 따른 영향 또한 상당 부분 포함되어 있다.

Table 1의 줄참나무 기공증산저항치의 일출 전, 일몰 후 값은 6, 8, 9월 각각  $32.4\sim 38.3\text{s/cm}$ ,  $27.3\sim 32.1\text{s/cm}$ ,  $38.3\sim 49.2\text{s/cm}$ 로 대단히 높은 값을 보이고 있으며 특히 9월 측정치는 오후에 흐린 기상 조건에서도 일몰 후에  $40\text{s/cm}$  안팎의 높은 값을 기록했다. 일출 전, 일몰 후의 값은 토양 수분 처리 조건에 관계없이 다같이 높은 저항값을 보였다. 09:00~17:00 사이의 낮 동안에는 습윤구의 경우 대부분  $5\text{s/cm}$  이하의 낮은 저항을 보인 반면 건조구에서는 6월 및 9월의 오후에  $15\sim 20\text{s/cm}$  안팎의 높은 증산저항을 기록하였다.

Table 2의 신갈나무 측정치에서도 일출 전, 일몰 후에는 수분 조건에 관계없이  $27.1\sim 66.1\text{s/cm}$ 의 높은 기공증산저항을 보이며 특히 일출 전보다 일몰 후에 보다 높은 저항치를 보이고 있다. 그러나 09:00~17:00 시의 낮 동안에는 습윤 처리구의 경우, 대부분  $2\sim 4\text{s/cm}$  안팎의 낮은 저항치를 유지한 반면에 건조구는  $5.8\sim 19.9$

**Table 1.** Seasonal and diurnal changes of stomatal diffusive resistance(S.D.R.) measured in the containerized seedlings of *Quercus serrata* subjected to different soil moisture regimes.

Hour	Leaf Temp. (°C)	Rel. Hum. (%)	Quantum ( $\mu\text{E/s/m}^2$ )	S.D.R. (s/cm)	
				Wet Soil (Mean±S.D.)	Dry Soil
measurements in June					
04:00	25.7	68.2	-	$32.4\pm 3.3$	$33.7\pm 3.0$
09:00	22.8	80.1	321( 270- 360)	$2.8\pm 0.4$	$3.4\pm 0.8$
13:00	31.5	46.9	1330( 470-1810)	$8.9\pm 4.8$	$15.7\pm 6.4$
17:00	28.6	54.7	178( 140- 330)	$5.5\pm 0.4$	$20.6\pm 12.1$
21:00	26.2	63.8	-	$38.3\pm 7.7$	$37.0\pm 1.3$
measurements in August					
04:00	25.1	67.9	-	$32.1\pm 0.5$	$28.3\pm 0.7$
09:00	24.6	75.4	596( 300- 980)	$4.0\pm 0.3$	$5.1\pm 1.0$
13:00	24.6	76.7	183( 147- 203)	$3.4\pm 0.3$	$7.5\pm 0.9$
17:00	25.5	65.4	317( 270- 350)	$4.5\pm 1.4$	$5.7\pm 0.8$
21:00	25.4	70.2	-	$27.3\pm 2.1$	$30.2\pm 0.8$
measurements in September					
04:00	16.7	65.3	-	$49.2\pm 7.5$	$48.7\pm 2.0$
09:00	24.9	48.8	1366( 640-1670)	$3.3\pm 1.0$	$7.9\pm 1.6$
13:00	32.7	24.6	1600(1360-1760)	$4.6\pm 0.6$	$20.7\pm 6.8$
17:00	22.0	49.7	99( 63- 136)	$2.7\pm 0.5$	$18.7\pm 5.9$
21:00	24.3	48.9	-	$38.3\pm 12.7$	$41.5\pm 7.5$

**Table 2.** Seasonal and diurnal changes of stomatal diffusive resistance (S.D.R.) measured in the containerized seedlings of *Quercus mongolica* subjected to different soil moisture regimes.

Hour	Leaf Temp. (°C)	Rel. Hum. (%)	Quantum ( $\mu\text{E/s/m}^2$ )	S.D.R. (s/cm)	
				Wet Soil (Mean $\pm$ S.D.)	Dry Soil
measurements in June					
04 : 00	26.0	68.6	-	39.1 $\pm$ 4.2	41.7 $\pm$ 0.3
09 : 00	22.5	81.2	242 ( 219- 270)	3.9 $\pm$ 1.8	8.8 $\pm$ 1.7
13 : 00	29.6	55.6	1535 ( 960-1750)	2.2 $\pm$ 0.7	19.9 $\pm$ 5.6
17 : 00	29.9	45.0	315 ( 180- 590)	2.9 $\pm$ 0.3	14.0 $\pm$ 2.3
21 : 00	26.6	61.3	-	66.1 $\pm$ 5.7	54.5 $\pm$ 3.9
measurements in August					
04 : 00	25.1	69.2	-	27.1 $\pm$ 4.6	27.8 $\pm$ 0.2
09 : 00	24.2	78.9	573 ( 410- 690)	2.9 $\pm$ 0.5	7.3 $\pm$ 1.6
13 : 00	27.2	63.4	528 ( 252- 720)	3.1 $\pm$ 1.4	5.8 $\pm$ 2.1
17 : 00	26.3	60.9	573 ( 400- 770)	2.2 $\pm$ 0.5	8.1 $\pm$ 2.2
21 : 00	25.5	69.6	-	42.1 $\pm$ 7.7	32.5 $\pm$ 0.4
measurements in September					
04 : 00	22.4	55.2	-	27.1 $\pm$ 1.4	28.6 $\pm$ 7.3
09 : 00	26.7	41.3	1709 (1330-1850)	3.4 $\pm$ 0.6	6.6 $\pm$ 1.2
13 : 00	29.2	23.7	819 ( 243-1400)	3.3 $\pm$ 0.5	6.5 $\pm$ 0.8
17 : 00	21.2	56.6	62 ( 46- 76)	9.2 $\pm$ 1.1	13.8 $\pm$ 4.6
21 : 00	23.6	50.4	-	42.0 $\pm$ 5.9	37.6 $\pm$ 6.2

**Table 3.** Seasonal and diurnal changes of stomatal diffusive resistance (S.D.R.) measured in the containerized seedlings of *Quercus acutissima* subjected to different soil moisture regimes.

Hour	Leaf Temp. (°C)	Rel. Hum. (%)	Quantum ( $\mu\text{E/s/m}^2$ )	S.D.R. (s/cm)	
				Wet Soil (Mean $\pm$ S.D.)	Dry Soil
measurements in June					
04 : 00	26.0	69.3	-	35.2 $\pm$ 2.6	34.2 $\pm$ 3.6
09 : 00	22.6	81.2	308 ( 139- 400)	12.0 $\pm$ 1.7	9.0 $\pm$ 1.0
13 : 00	31.5	51.3	1414 ( 470-1720)	3.6 $\pm$ 0.4	23.7 $\pm$ 6.9
17 : 00	29.2	54.1	309 ( 170- 440)	5.0 $\pm$ 0.4	65.9 $\pm$ 9.4
21 : 00	26.6	62.2	-	28.5 $\pm$ 13.6	46.2 $\pm$ 1.3
measurements in August					
04 : 00	25.1	69.7	-	26.9 $\pm$ 2.6	25.7 $\pm$ 1.1
09 : 00	24.2	80.1	657 ( 133-1240)	2.5 $\pm$ 0.3	7.7 $\pm$ 2.1
13 : 00	25.6	69.4	305 ( 234- 350)	2.2 $\pm$ 0.1	5.7 $\pm$ 1.5
17 : 00	26.7	63.0	501 ( 300- 600)	4.0 $\pm$ 1.6	6.2 $\pm$ 2.1
21 : 00	25.5	69.8	-	27.5 $\pm$ 0.3	29.8 $\pm$ 0.5
measurements in September					
04 : 00	19.9	59.1	-	26.0 $\pm$ 6.4	21.1 $\pm$ 5.2
09 : 00	25.4	42.6	1542 (1250-1800)	2.9 $\pm$ 0.4	6.3 $\pm$ 1.1
13 : 00	28.7	25.6	640 ( 510- 810)	3.1 $\pm$ 0.2	7.0 $\pm$ 2.0
17 : 00	21.3	56.1	49 ( 26- 68)	9.3 $\pm$ 1.6	25.6 $\pm$ 3.4
21 : 00	23.4	51.8	-	28.6 $\pm$ 3.9	33.4 $\pm$ 7.9

s/cm까지의 높은 수준에서 측정 시간 및 계절별로 차이를 보이고 있었다. 8월의 측정치가 다소 낮은 것은 흐린 날씨에 기인한 것으로 생각된다. 시간대에 따른 측정치의 변동은 전체적으로 졸참나무에 비해서 다소 적은 안정된 값을 유지하고 있었다.

Table 3의 상수리나무 측정치 역시 야간에는 수분 처리 조건에 관계없이 30~40s/cm 안팎의 높은 저항을 보이며 주간에는 습윤구에 비해 건조구의 저항치가 높게 나타나고 있다. 특히 건조구의 6월 측정에서 주간에도 23.7 또는 65.9s/cm를 기록하고 9월에도 25.6s/cm의 높은 저항

**Table 4.** Seasonal and diurnal changes of stomatal diffusive resistance(S.D.R.) measured in the containerized seedlings of *Quercus variabilis* subjected to different soil moisture regimes.

Hour	Leaf Temp. (°C)	Rel. Hum. (%)	Quantum ( $\mu E/s/m^2$ )	S.D.R. (s/cm)	
				Wet Soil (Mean±S.D.)	Dry Soil
measurements in June					
04:00	25.8	68.0	-	30.8±0.7	32.0±1.0
09:00	22.9	79.5	333( 248- 380)	5.8±0.6	4.9±0.5
13:00	31.8	46.0	1608(1460-1700)	7.0±1.8	11.1±4.0
17:00	29.0	53.4	220( 166- 340)	6.6±1.2	14.8±4.8
21:00	26.3	64.0	-	43.7±2.1	49.4±7.1
measurements in August					
04:00	25.3	68.2	-	25.4±1.8	22.0±3.8
09:00	25.0	78.3	628( 400- 860)	2.9±0.4	2.6±0.3
13:00	24.9	74.1	216( 181- 270)	2.2±0.1	3.7±0.2
17:00	25.9	62.0	324( 157- 390)	2.5±0.1	5.6±0.5
21:00	25.4	70.6	-	25.3±0.6	25.9±3.5
measurements in September					
04:00	18.4	64.7	-	28.0±1.0	25.9±4.5
09:00	24.6	44.7	1320( 820-1580)	3.8±0.5	6.4±0.9
13:00	31.9	23.4	941( 390-1450)	4.0±0.3	5.0±0.5
17:00	21.4	54.4	59( 49- 72)	6.3±1.0	14.9±4.3
21:00	24.1	48.7	-	17.8±2.9	34.0±1.4

치를 나타내고 있어 상수리나무의 증산 조절 기능이 타 수종에 비해 불안정함을 엿볼 수 있다. 이같은 불안정한 변화는 수분 흡수에 비해 증산이 과다함으로써 나타날 수도 있지만 수분 부족에 따른 stress에 대해 상수리나무가 보다 민감하게 반응하는 데에 그 원인이 있을 수도 있다.

Table 4의 굴참나무 또한 야간에는 대부분 20~50s/cm 안팎의 높은 저항을 보이고 있으며 주간에는 습윤구는 2.2~7.0s/cm, 건조구는 2.6~14.9s/cm의 값을 나타냈다. 졸참나무, 신갈나무 등에 비해 습윤구의 증산저항은 다소 높고 건조구의 저항은 다소 낮아 건, 습구 간에 차이가 상대적으로 적은 편이었다.

또한 주간에 일중 시간대에 따른 변화가 심하지 않아 조사된 수종 중에서 비교적 안정된 증산 저항의 변화를 보이고 있다. 월별 측정치 간에는 날씨 등의 영향으로 다른 수종에서 처럼 다소의 차이가 인정되고 있었다.

Table 5의 물푸레나무에서도 야간의 증산저항치는 높은 값을 보였지만 그 값은 15.5~39.7s/cm 사이에 머무르며 대부분 20~30s/cm를 기록하여 참나무류 보다는 낮은 값을 기록했다. 그러나 주간 저항은 전반적으로 참나무류 보다 높은 값을 나타내며 측정 시간대 별로 심한 변화를 보였다. 6월 측정치의 경우 주간에도 건, 습

구 다같이 20~50s/cm의 높은 저항을 보일 때가 있으며, 9월의 측정치에서도 건구는 6월과 같이 높은 저항을 기록했다. 반면에 날씨가 흐린 8월 측정치에서는 건 습구 간에 차이가 없는 편으로 오히려 습구의 측정치가 보다 높은 이상치를 나타냈다. 물푸레나무의 측정치를 종합할 때 일반적으로 내건성이 상대적으로 강하다고 인정되는 참나무류에 비해 증산저항의 변화 정도가 크고 불규칙하며 이는 물푸레나무의 수분 stress에 대한 감수성이 그 만큼 크다는 사실을 나타내 주는 결과로 사료된다.

이상과 같이 수종별 측정 결과를 종합할 때 상수리나무와 물푸레나무의 기공증산저항이 타 수종에 비해 불안정하며 특히 수분 stress가 심한 맑은 날씨에 건조구에서 이같은 현상이 보다 뚜렷하게 나타났다. 반면에 굴참나무와 신갈나무는 증산 저항의 변화폭이 상대적으로 적은 안정된 값을 유지하고 있어 이들의 내건성 및 생태적소를 기술하고 있는 여러가지 연구 결과와 부합하고 있다.

본 연구에서 측정된 증산저항치의 크기나 변화 폭은 대부분 건조구에서 상대적으로 큰 값을 기록하였다. 그러나 측정 당시의 생육시기 보다는 측정일의 기상에 크게 영향을 받고 있어 특히 맑은 날씨를 보인 6월 측정치에서 기공증산저항이

**Table 5.** Seasonal and diurnal changes of stomatal diffusive resistance (S.D.R.) measured in the containerized seedlings of *Fraxinus rhynchophylla* subjected to different soil moisture regimes.

Hour	Leaf Temp. (°C)	Rel. Hum. (%)	Quantum ( $\mu\text{E/s/m}^2$ )	S.D.R. (s/cm)	
				Wet Soil (Mean $\pm$ S.D.)	Dry Soil (Mean $\pm$ S.D.)
measurements in June					
04 : 00	25.6	68.4	-	32.1 $\pm$ 7.9	33.1 $\pm$ 1.6
09 : 00	22.7	79.6	384 (194- 510)	3.8 $\pm$ 0.2	6.7 $\pm$ 2.5
13 : 00	32.3	42.8	1293 (430-1650)	34.6 $\pm$ 9.1	38.5 $\pm$ 5.1
17 : 00	28.4	60.6	131 (107- 161)	22.9 $\pm$ 11.5	52.4 $\pm$ 2.3
21 : 00	26.0	64.2	-	33.3 $\pm$ 6.5	39.7 $\pm$ 4.5
measurements in August					
04 : 00	25.0	68.4	-	19.5 $\pm$ 0.9	19.7 $\pm$ 2.5
09 : 00	24.7	75.4	513 (330- 741)	5.7 $\pm$ 0.4	4.1 $\pm$ 0.2
13 : 00	24.3	77.9	215 (171- 270)	7.7 $\pm$ 3.1	5.3 $\pm$ 0.8
17 : 00	24.8	69.5	206 (141- 270)	19.0 $\pm$ 7.4	6.7 $\pm$ 1.8
21 : 00	25.4	70.5	-	21.6 $\pm$ 2.6	19.2 $\pm$ 3.4
measurements in September					
04 : 00	23.0	53.8	-	21.9 $\pm$ 4.6	26.5 $\pm$ 11.0
09 : 00	23.3	46.6	1331 (1140-1550)	5.6 $\pm$ 2.9	23.4 $\pm$ 13.5
13 : 00	30.9	31.6	1535 (1410-1780)	4.8 $\pm$ 0.8	17.5 $\pm$ 0.4
17 : 00	23.5	47.1	287 (158- 490)	7.0 $\pm$ 1.3	53.2 $\pm$ 25.3
21 : 00	23.0	49.6	-	15.5 $\pm$ 6.2	28.9 $\pm$ 3.2

보다 크고 또 일중 시간대에 따른 변화가 심하였다. 본 연구에서 수중이나 계절별 일중 시간대에 따른 기공증산의 변화 양상은 특히 그 날의 광량과 토양 및 대기 중의 수분 조건 등에 밀접한 관련을 지니면서 대단히 불규칙한 모습을 보이고 있으며 이와같은 경향은 기왕의 여러 연구 결과에서도 흔히 관찰되는 내용이다(權, 1982; Aston, 1976; Davies와 Kozlowski, 1975c; Hinckley 등, 1978).

그렇지만 정상적인 수분 및 기상조건에서 기공증산저항은 야간에 최고치를 기록한 후 일출과 함께 급격히 낮아져 대부분 오전에 최저치를 기록할 경우가 많다. 이후 수중, 계절, 기상 조건과 함께 불규칙한 움직임을 보인 후 일몰과 함께 광량이 낮아지면서 증산저항은 급격히 높아지는 것이 일반적인 경향이다(權, 1982; Hinckley 등, 1978).

본 연구에서도 전반적인 경향은 이와 유사하지만 수중 별로 측정 시의 여러가지 관련 요인에 따라 복잡한 변화 모습을 보이고 있어 더 이상의 연구와 분석이 요구된다.

## 2. 기공증산에 미치는 abscisic acid 처리 효과의 비교 분석

참나무류 및 물푸레나무의 실생묘 절단지를 7,

8월 각각 0.5mM, 0.05mM의 ABA 용액에 꽃아 밀봉, 포화시켜 처리한 후 이들을 60~100 $\mu\text{E/s/m}^2$ 의 약한 광도에 노출시켜 3시간 간격으로 5회씩 기공증산저항 및 증산율을 측정하였다. 함께 측정된 평균엽온 및 상대습도는 7월에 27.7~31.5°C, 61.3~78.1%, 8월에는 23.8~30.8°C, 57.1~78.2%로 측정 시기 또는 일중 측정 시간대 별로 다소의 편차를 보였다.

8월에는 7월의 ABA 용액의 농도 즉, 0.5mM로 처리할 때 측정 이전부터 잎이 변색되어 고사하는 경향을 보이고 있다. 이는 더운 여름에 지속적인 수분 stress를 받아 잎안에 이미 ABA 함량이 높아짐으로서 새로 고농도의 ABA가 주입되는 경우 잎의 생리적인 기능에 장애를 주는 것으로 사료된다. 이같은 이유로 8월에는 7월의 처리 농도의 1/10인 0.05mM로 처리하였다.

Fig. 1의 참나무의 최초 증산저항 측정치는 7, 8월 다같이 모든 처리 조건에서 20~30s/cm 안팎의 높은 저항을 보이고 있었지만 2회 측정 시부터는 처리 조건에 따라 다른 반응을 보이고 있었다. 즉 2회, 3회 측정시 ABA 처리구는 계속해서 약 15~30s/cm 또는 그 이상의 저항을 지속한 반면에 ABA 무처리구에서는 약 2~10s/cm의 다소 낮은 저항을 보였다. ABA 무처리구에서 수분 stress 유무에 따른 저항치는 7, 8월에

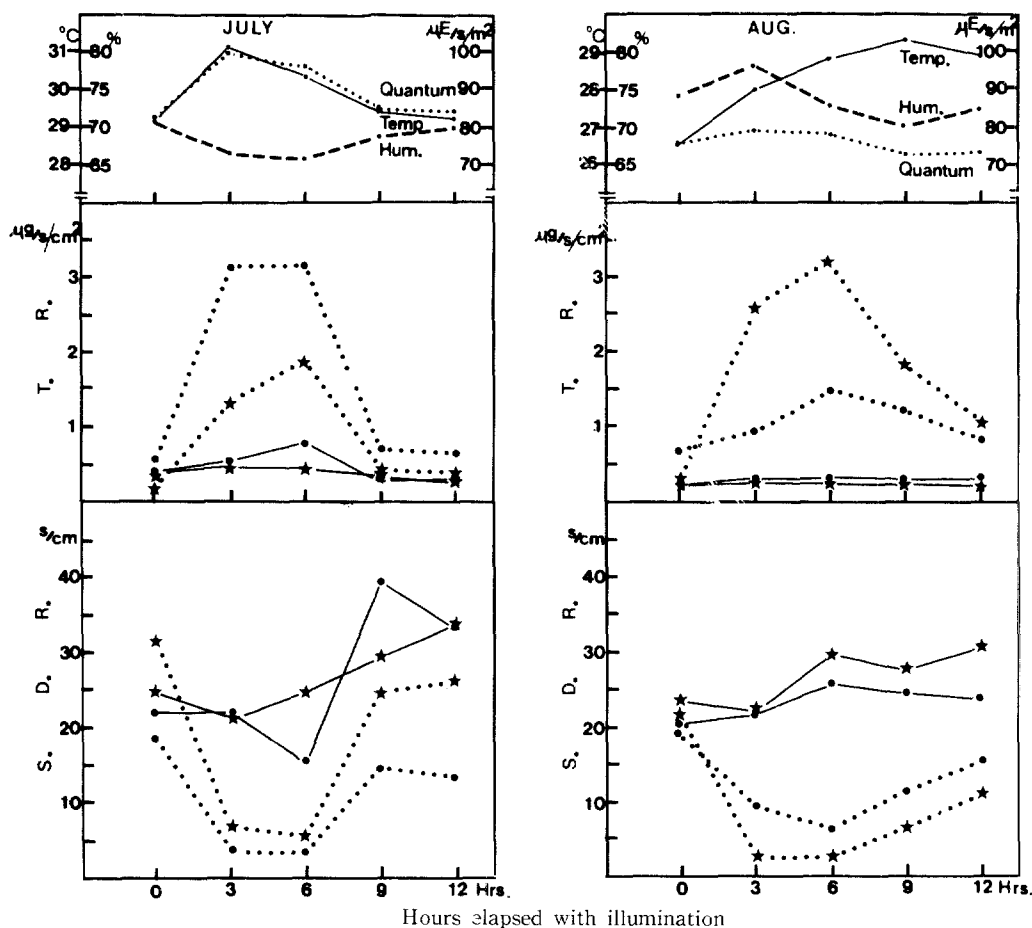


Fig. 1. Effects of exogenous abscisic acid on the stomatal diffusive resistance(S.D.R.) and transpiration rate(T.R.) of shoots cut from containerized seedlings of *Quercus serrata*. (The stars and dots represent wet and dry soil moisture regimes, and also solid and dotted lines represent ABA treatment and control, respectively.)

역으로 표현되고 있어 7월에는 건조구가, 8월에는 습윤구가 보다 낮은 저항을 보였다.

그러나 ABA 처리구의 수분 stress 처리 유무에 따른 측정치의 비교에서 7월에는 다소 불규칙한 결과를 보이나 8월에는 습윤구가 다소 높은 저항을 보여 ABA 무처리구와는 반대의 결과를 보였다. 4회 이후 측정이 계속되면서 ABA 처리구는 약 20~40s/cm의 보다 높은 증산저항치를 기록하며 ABA 무처리구 또한 6.5~26.1s/cm까지 증산저항이 높아지고 있지만 ABA 처리구에는 크게 못 미치고 있었다.

줄참나무 증산율 측정치는 증산저항의 변화 곡선과 역의 관계를 보이면서 최초 측정 시는 대부분 약 0.5μg/s/cm², 최종 5회 측정 시에도 다

이 1μg/s/cm² 또는 그 이하의 증산율을 보였다. 2~4회 측정 시에 ABA 처리구는 대부분 0.5μg/s/cm² 이하의 증산율 계속한 반면에 ABA 무처리구에서는 0.4~3.18μg/s/cm²까지 수분 stress 유무 또는 측정 시기 및 시간대 별로 변화를 보이면서 비교적 높은 증산율을 기록했다. Fig. 2의 신갈나무의 결과에서도 ABA 처리 유무에 따른 증산저항 및 증산율의 차이는 분명히 인정되지만 그 차이는 7월에는 건조구의 경우 미미하며 서서히 진행되고 있는 반면, 8월 측정치에서는 보다 분명하게 벌어졌다.

즉 7월에 2, 3회 측정시 증산저항치는 ABA 무처리구에서 11.7~23.7s/cm, ABA 처리구에서는 26.9~32.6s/cm, 8월에는 각각 6.7~9.8s/



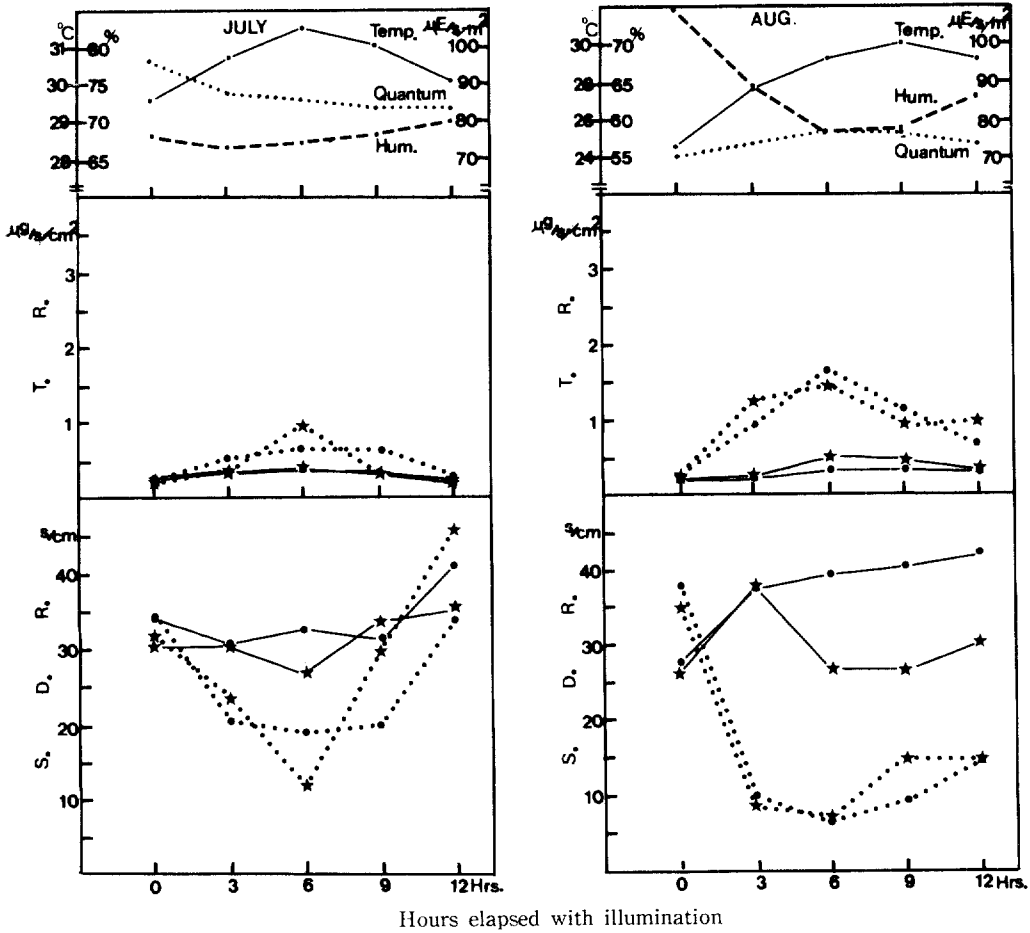


Fig. 2. Effects of exogenous abscisic acid on the stomatal diffusive resistance (S.D.R.) and transpiration rate (T.R.) of shoots cut from containerized seedlings of *Quercus mongolica*. (The stars and dots represent wet and dry soil moisture regimes, and also solid and dotted lines represent ABA treatment and control, respectively.)

cm, 26.8~39.3s/cm로 처리 유무에 따른 영향이 8월에 더욱 크게 벌어지고 있었다. 이와 같은 현상은 증산율에서도 역으로 비슷한 경향을 보였다. ABA 처리구에서 3회 측정 이후 습윤구의 경우 건조구에 비해 약 10s/cm의 낮은 증산저항치를 기록하고 있는데 이는 일안에 존재하는 ABA 함량이 상대적으로 적기 때문으로 생각된다. 졸참나무와 비교할 때 신갈나무에 대한 ABA 처리 영향은 7월의 경우 상대적으로 작게 표현되고 있지만 7월에 비해 보다 낮은 0.05mM의 농도로 처리한 8월 측정치에서 ABA 영향이 더 크게 나타나는 점은 두 수종에서 일치하고 있다.

Fig. 3의 상수리나무에 대한 증산저항 및 증산

율은 각각 1회 측정시 25~35s/cm, 0.2~0.4μg/s/cm<sup>2</sup> 안팎으로 처리 유무에 따른 차이가 분명히 구분되지 않고 있지만 2회 또는 3회 측정 시부터는 ABA 처리 영향이 분명하게 표현되었다. ABA 무처리구의 증산저항이 신갈나무와 마찬가지로 7월의 2~4회 측정치에서는 16.4~23.4s/cm로 8월의 3.8~9.0s/cm와는 다르게 높은 수준을 유지하고 있었다. 또한 8월의 최종 5회 측정치도 신갈나무 및 졸참나무와 비교하여 다소 낮은 10s/cm의 저항에 머무르고 있다. ABA 처리 효과는 8월에 크게 나타나고 있으며 앞의 두 수종 보다 ABA 처리 유무에 따른 차이가 보다 분명했다. 증산율 또한 7월의 2~4회 측정시 0.5 μg/s/cm<sup>2</sup> 이하에서 ABA 처리구가 다소 낮은

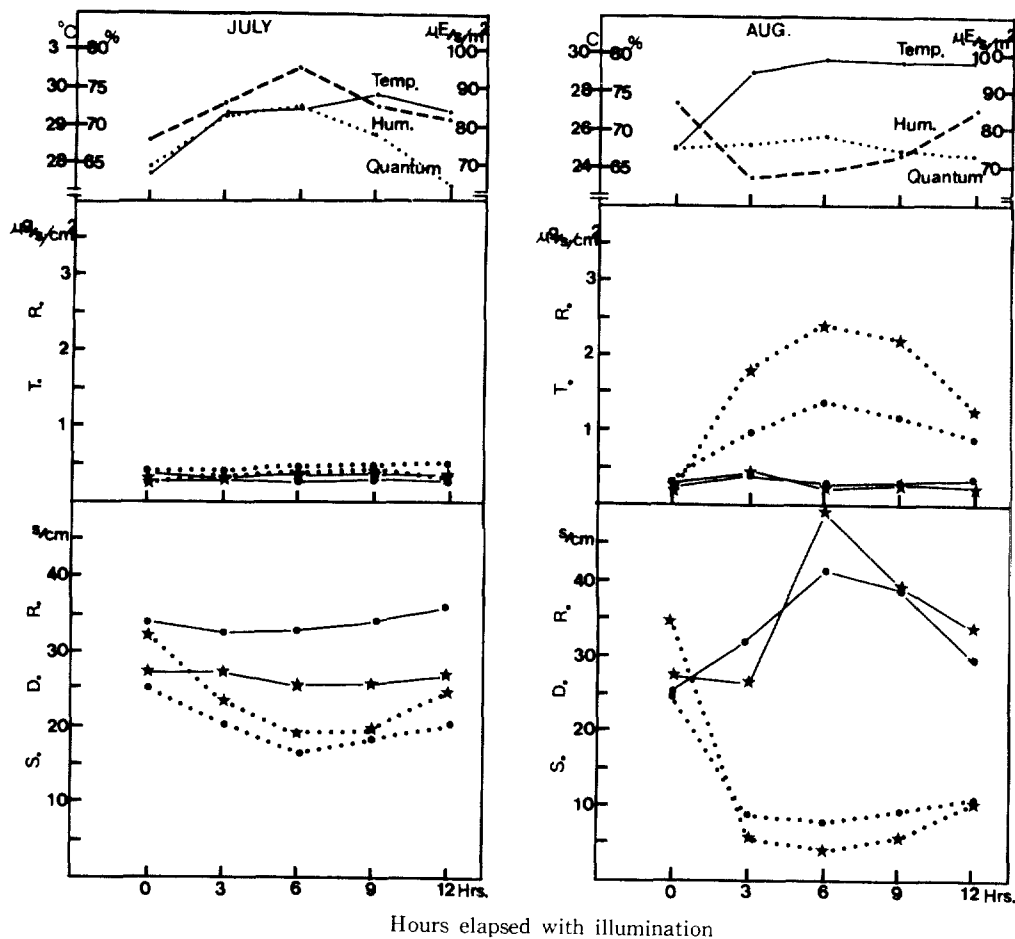


Fig. 3. Effects of exogenous abscisic acid on the stomatal diffusive resistance (S.D.R.) and transpiration rate (T.R.) of shoots cut from containerized seedlings of *Quercus acutissima*. (The stars and dots represent wet and dry soil moisture regimes, and also solid and dotted lines represent ABA treatment and control, respectively.)

값을 보이고 있다. 8월에는 ABA 무처리구에서  $0.98 \sim 2.37 \mu\text{g/s/cm}^2$ , ABA 처리구는  $0.21 \sim 0.41 \mu\text{g/s/cm}^2$ 로 7월에 비해 처리 유무에 따른 차이가 뚜렷하였다.

Fig. 4의 굴참나무에 대한 측정 결과에서도 ABA 처리 효과는 인정되고 있지만 2~4회 측정 시 ABA 무처리구에서도 7월에는  $10.5 \sim 22.1 \text{ s/cm}$ ,  $0.4 \sim 1.28 \mu\text{g/s/cm}^2$ 의 다소 높은 저항과 낮은 증산율을 보이고 있었다. 반면에 8월에는 ABA 무처리구 중에 습윤구는  $17.7 \sim 28.3 \text{ s/cm}$ ,  $0.34 \sim 0.42 \mu\text{g/s/cm}^2$ 으로 건조구의  $5.4 \sim 8.4 \text{ s/cm}$ ,  $0.97 \sim 2.36 \mu\text{g/s/cm}^2$ 와는 상당한 차이를 보였다. 이와 같은 건, 습구 간의 차이는 다른 수종에서는 크지 않고 또 불규칙한 변화를 보이고 있

으며 반대의 경향을 보일 때가 많다. 굴참나무에서도 7월 측정치는 건 습구 간의 차이가 불분명하여 이를 굴참나무의 고유한 수분 특성으로 인정하기에는 더 이상의 실험이 요구된다.

Fig. 5의 물푸레나무의 증산저항 및 증산율의 변화 양상은 참나무류와는 다소 차이가 있었다. 즉 최초 측정시 보다 그 이후 측정이 계속되면서 대부분 증산저항이 점차 커지고 있으며 증산율은 감소되었다. 또한 ABA 처리 유무에 따른 차이나 건 습처리에 따른 차이 또한 분명치 않은 불규칙한 값을 나타내었다. 이같은 점은 물푸레나무 절단 가지의 ABA 용액 흡수 및 통도 능력이 참나무류에 비해 원활하게 이루어지지 않았기 때문으로 생각된다. 그러나 ABA 처리구의 증산저

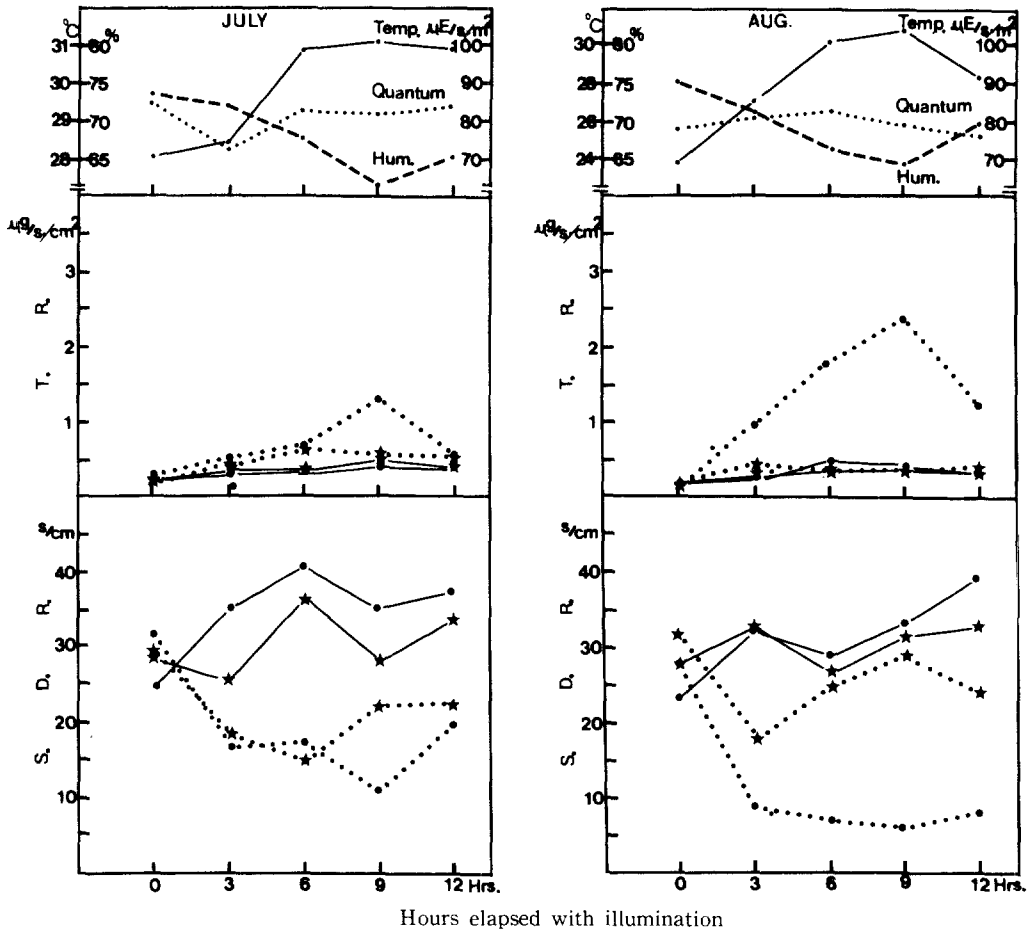


Fig. 4. Effects of exogenous abscisic acid on the stomatal diffusive resistance(S.D.R.) and transpiration rate(T.R.) of shoots cut from containerized seedlings of *Quercus variabilis*. (The stars and dots represent wet and dry soil moisture regimes, and also solid and dotted lines represent ABA treatment and control, respectively.)

항치가 무처리구에 비해 전반적으로 높은 값을 유지하고 있어 물푸레나무에서도 ABA의 증산 억제 효과를 일부 보여주고 있다.

ABA 처리가 기공증산저항에 미치는 영향은 대부분의 수종에서 분명히 인정되나 그 정도는 수종이나 측정 시기에 따라 상당한 차이를 보였다. 7월에 측정한 결과 중 신갈나무, 상수리나무, 굴참나무와 7, 8월에 측정된 물푸레나무의 경우 ABA 처리와 무처리구 간에 증산저항 또는 증산율의 차이가 비교적 적은 것으로 나타났다. 이는 ABA 처리 효과가 작게 나타난 것이 아니라 ABA 무처리구의 시료가 기타 원인에 의해 증산 작용을 억제하고 있어 처리 유무에 따른 영향을 좁힌 것으로 판단된다. 건, 습처리 또는 측

정 시기에 따른 경향은 전반적으로 수종에 따라 불규칙한 경향을 보이고 있어 일정치 않았다.

ABA 처리가 기공증산 억제에 미치는 영향은 여러 연구들(Davies와 Kozlowski, 1975a; 1975b; 1975c; Horton, 1971; Jarvis와 Mansfield, 1981; Jones와 Mansfield, 1972; Radin, 1984; Raschke, 1975)에서 분명히 인정되고 있지만 그때의 처리 및 측정 조건이나 대상 수종 또는 시료의 상태에 따라 상당한 차이를 보이고 있으며 이와 같은 점은 본 연구에서도 분명히 지적된다. Davies와 Kozlowski(1975a)가 미국산 물푸레나무 등 3종의 활엽수에 10<sup>-4</sup>M의 ABA를 도포한 후 그 반응을 조사한 결과 물푸레나무의 ABA 감수성이 다른 수종들 보다 다소 작게 나타남을

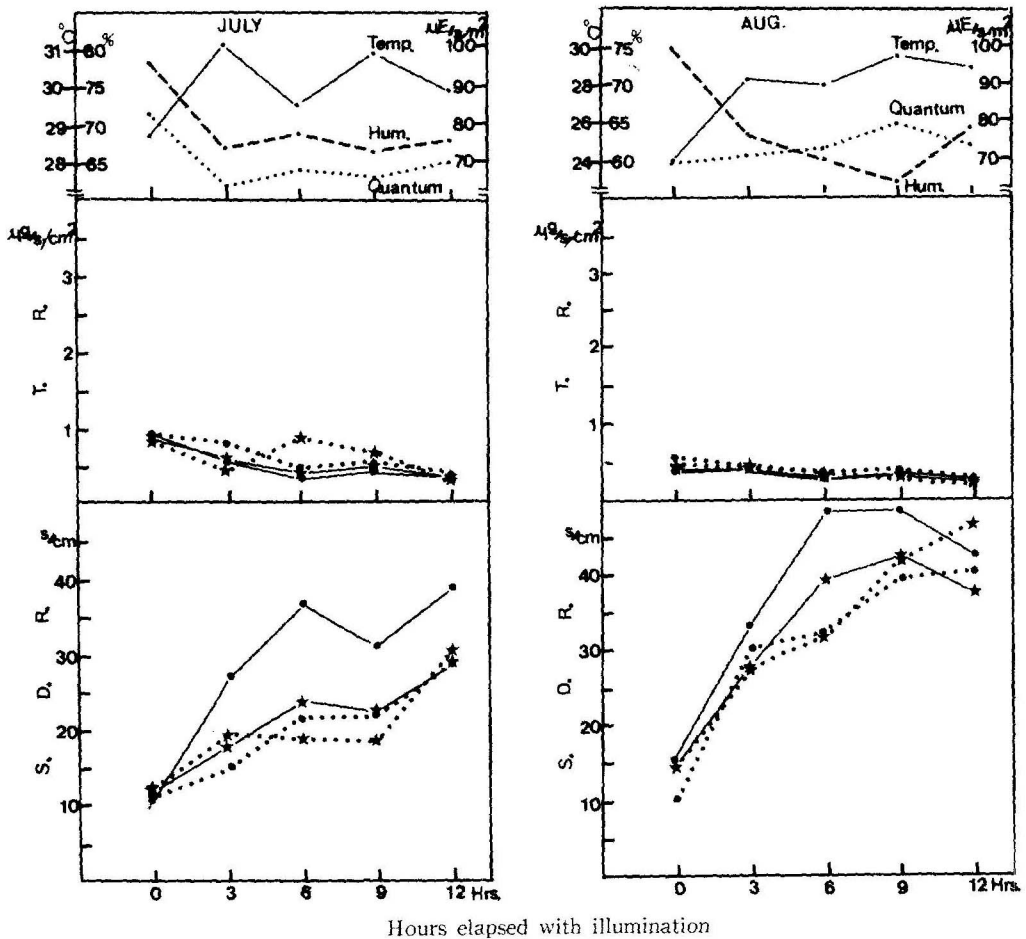


Fig. 5. Effects of exogenous abscisic acid on the stomatal diffusive resistance (S.D.R.) and transpiration rate (T.R.) of shoots cut from containerized seedlings of *Fraxinus rhynchophylla*. (The stars and dots represent wet and dry soil moisture regimes, and also solid and dotted lines represent ABA treatment and control, respectively.)

보고하고 있는데 이는 본 연구의 대상 수종인 참나무류와 물푸레나무 간에 보이는 차이와 비교하여 설명할 수 있는 내용이다.

### 결론

Soil-Plant-Atmosphere-Continuum (SPAC)으로 표현되는 수분 이동 체계의 중간에 위치한 식물체 내에서 기공을 통한 수분 증산의 조절 기능은 불리한 수분 환경 하에 놓인 식물체가 나타내는 drought avoidance 형태의 내건성에 중요한 몫을 차지하고 있다.

본 연구에서는 다소 상이한 수분 특성을 지니

고 있는 몇가지 참나무류 및 물푸레나무의 실생 유묘를 대상으로 수분 조건을 달리한 상태에서 기공증산저항의 변화 양상을 생육시기 및 측정 시간대 별로 조사하였다.

여러가지 관련 인자와 함께 기공증산의 동태는 대단히 복잡한 경향을 보였지만 주야 간의 차이는 명확히 구분되었으며 주간에는 측정 시기보다 측정일의 기상 조건에 따른 영향이 크게 나타났다. 건, 습처리구 간의 비교에 있어서 건조구는 습윤구에 비해 기공증산저항의 변화가 크고 불안정하였다. 즉 수분 상태가 양호한 오전 중에는 건, 습 처리 구분에 관계없이 대부분의 수종에서 약 5s/cm 낮은 저항을 보인 반면에 수분 stress가 심

해지는 주간 이후에는 처리구 간에 차이가 커지고 수중에 따른 반응도 달라지면서 건조구의 경우 20s/cm 또는 그 이상까지 저항이 커지고 있었다. 수중간 비교에 있어서 일반적으로 내건성이 다소 강하다고 알려진 굴참나무가 졸참나무나 상수리나무에 비해 처리, 측정 시기 또는 측정 시간대에 따른 증산저항 차이가 다소 작은 안정된 경향을 나타냈다. 반면에 물푸레나무에서의 증산저항은 참나무류에 비해 불규칙하고 불안정한 경향을 보였다.

절단지에 대한 ABA 용액의 흡수 처리는 강한 증산 억제 효과를 나타냈다. 특히 7월에는 굴참나무 또는 상수리나무에 비해 졸참나무에서 그 효과가 더욱 분명하였지만, 8월에는 상수리나무에서의 ABA 처리 유무 효과가 더욱 현저한 차이를 나타냈다. 이는 ABA에 대한 반응에 있어서 수종 고유의 특성보다 측정 당시, 수목의 생리적인 상태가 많은 영향을 줄 수 있음을 나타내는 사실이다. 물푸레나무는 참나무류와는 달리고와 같은 영향이 불분명할 때가 많으며 측정 시간별로 변해 가는 경향 또한 참나무류와는 상이하게 표현되었다.

### 인 용 문 헌

1. 權琦遠. 1982. 土壤水分 stress에 따른 雜種 poplar의 水分生理 및 生育反應. 서울대학교 대학원 박사학위 논문. 78pp.
2. 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). 韓林誌. 63 : 21-27.
3. Aston, M.J. 1976. Variations of stomatal diffusion resistance with ambient humidity in sunflower (*Helianthus annuus*). Aust. J. Plant Physiol. 3 : 489-502.
4. Aylor, D.E., J.Y. Parlange, and A.D. Krikorian. 1973. Stomatal mechanics. Amer. J. Bot. 60(2) : 163-171.
5. Davies, W.J. 1977. Stomatal responses to water stress and light in plants grown in controlled environments and in the field. Crop Sci. 17 : 735-740.
6. Davies, W.J. and T.T. Kozlowski. 1975a. Effects of applied abscisic acid and plant water stress on transpiration of woody angiosperms. For. Sci. 21 : 191-195.
7. Davies, W.J. and T.T. Kozlowski. 1975b. Effect of applied abscisic acid and silicon on water relations and photosynthesis of woody plants. Can. J. For. Res. 5 : 90-96.
8. Davies, W.J. and T.T. Kozlowski. 1975c. Stomatal responses to changes in light intensity as influenced by plant water stress. For. Sci. 21 : 129-133.
9. Davies, W.J., T.T. Kozlowski, and J. Pereira. 1974. Effect of wind on transpiration and stomatal aperture of woody plants. Bull. R. Soc. N.Z. 12 : 433-438.
10. Eamus, D. 1986. The responses of leaf water potential and leaf diffusive resistance to abscisic acid, water stress and low temperature in *Hibiscus esculentus*; The effect of water stress and ABA pre-treatments. J. Exp. Bot. 37 : 1854-1862.
11. Federer, C.A. 1976. Differing diffusive resistance and leaf development may cause differing transpiration among hardwoods in spring. For. Sci. 22 : 359-364.
12. Han, S.S. and H.S. Choi. 1986. Eco-physiological interpretations on the water relations parameters of trees(V). J. Kor. For. Soc. 72 : 37-44.
13. 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.
14. Horton, R.F. 1971. Stomatal opening : the role of abscisic acid. Can. J. Bot. 49 : 583-585.
15. Jarvis, P.G. and T.A. Mansfield, eds. 1981. Stomatal Physiology. Cambridge Univ. Press, London. 286pp.
16. Jones, R.J. and T.A. Mansfield. 1972. Effects of abscisic acid and its esters on stomatal aperture and the transpiration ratio. Physiol. Plant. 26 : 321-327.
17. Kanemasu, E.T., G.W. Thurtell, and C. B. Tanner. 1969. Design, calibration and

- field use of a stomatal diffusion porometer. *Plant Physiol.* 44 : 881-885.
18. Ketellapper, H.J. 1959. The mechanism of stomatal movement. *Amer. J. Bot.* 46 : 225-231.
  19. Kramer, P.J. 1983. *Water Relations of Plants*. Academic Press, N.Y. 489pp.
  20. Lange, O.L., L. Kappen, and E.D. Schulze, eds. 1976. *Water and Plant Life*. Springer-Verlag, Berlin. 536pp.
  21. Li-Cor, Inc. 1989. LI-1600 Steady State Porometer Instruction Manual. Li-Cor, Inc. : Pub. No. 8210-0030, Lincoln, Nebraska.
  22. Livingston, N.J., T.A. Black, D. Beames, and B.G. Dunsworth. 1984. An instrument for measuring the average stomatal conductance of conifer seedlings. *Can. J. For. Res.* 14 : 512-517.
  23. Meidner, H. 1985. Cuticular conductance and the humidity response of stomata. *J. Exp. Bot.* 37 : 517-525.
  24. Meidner, H. and T.A. Mansfield. 1968. *Physiology of Stomata*. McGraw-Hill Pub. Co. Ltd., Bombay. 179pp.
  25. Penman, H.L. 1942. Theory of porometers used in the study of stomatal movements in leaves. *Proc. Roy. Soc. London B* 130 : 416-434.
  26. Pereira, J.S. and T.T. Kozlowski. 1977. Influence of light intensity, temperature, and leaf area on stomatal aperture and water potential of woody plants. *Can. J. For. Res.* 7 : 145-153.
  27. Radin, J.W. 1984. Stomatal responses to water stress and to abscisic acid in phosphorus-deficient cotton plants. *Plant Physiol.* 76 : 392-394.
  28. Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26 : 309-340.
  29. Salisbury, F.B. and C.W. Ross. 1985. *Plant Physiology*. Wadsworth Pub. Co., Belmont, Calif.. 540pp.
  30. Sionit, N. and P.J. Kramer. 1976. Water potential and stomatal resistance of sunflower and soybean subjected to water stress during various growth stages. *Plant Physiol.* 58 : 537-540.
  31. Slatyer, R.O. and P.G. Jarvis. 1966. Gaseous-diffusion porometer for continuous measurement of diffusive resistance of leaves. *Science* 151 : 574-576.
  32. Slavik, B. 1974. *Methods of Studying Plant Water Relations*. Springer-Verlag, Berlin. 449pp.