

旱魃이 담배 잎의 生長과 水分 포텐셜에 미치는 影響

이상각* · 강병화* · 신주식** · 변주섭**

Influence of Drought on Leaf Growth and Water Potential in Tobacco

Sang Gak Lee*, Byeung Hoa Kang*, Ju Sik Shin** and Ju Sob Bion**

ABSTRACT: The experiment which imposed the water stress to tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) plant was carried at the late of maximum growth period. In order to know the influence of drought stress on the growth and development of tobacco leaves of different position and to elucidate the physiological response of plant to various soil water content, stomatal conductance, and leaf water potential were measured. The drought stress at the maximum growth period negatively affected to the overall growth characteristics of shoot. The response of the growth was small at the middle and the lower leaves, and great at the upper leaves. The relative water content of upper, middle, and lower leaves at the fifth day after treatment were 74, 64, and 59%, respectively, as soil water content was reduced by 4.3%. This suggested that the wilting point of tobacco leaf was about 75%. The leaf water potential was -0.58 MPa in control and dropped to -1.20 MPa at the fifth day after treatment. This indicated that wilting of leaf may occur at the condition in which the difference of water potential between treatment and control, well watered, was greater than about 20%. Stomatal conductance at the fifth day after treatment dropped from $12 \text{ mol/m}^2 \text{ sec}^{-1}$ to $0.8 \text{ mol/m}^2 \text{ sec}^{-1}$ in the middle and the upper leaves. Stomatal conductance of lower leaves already matured were not affected highly by drought stress at the maximum growth period, but maturing leaves, middle and upper leaves, were highly affected by limitation of soil water.

Key words: Drought stress, Relative water content, Leaf water potential, Stomatal conductance, *Nicotiana, tabacum* L.

植物에 있어서 스트레스는 不良한 環境條件에서 代謝, 生長 및 發育에 影響을 미치고 沮害하는 現象을 말한다^{13,15}. 그러나 오랜 기간 植物은 環境變化에 馴化되어 細胞代謝作用과 生理的인 活性에 柔軟하게 適應하여 왔다^{2,13,14}. 環境 스트레스

중 水分스트레스에 대한 植物의 反應은 各 器官의 物質分配比의 變動, 分化 및 發達抑制를 통해 生産活動을 현저히 低下시켜 줄기와 뿌리의 生長, 形態 및 代謝生理에 影響한다^{7,9,15}.

담배는 Hurvitz¹⁰의 의하면 水分스트레스에 있

* 고려대학교 자연자원대학 식량자원학과(Dept. of Agronomy, College of Natural Resources, Korea Univ., Seoul 136-075, Korea)

** 충북대학교 농과대학 연초학과 (Dept. of Tobacco, College of Agriculture, Chungbuk National University, Chongju 361-240, Korea) <96. 7. 21 接受>

어서 낮은 旱魃抵抗性을 갖는 作物로 分類되고 있다. 水分스트레스에 따라 담배는 光合成能, 이온의 吸收 및 移動率 등이 減少함에 따라 正常的인 機能이 低下되는 것으로 研究되었다^{3,4,5,6,8,12}). Lee et al.¹²⁾은 담배의 生育過程에서 가벼운 水分스트레스는 體內 活性을 增進시켜 뿌리 生長을 促進한다고 하였다. 그러나 스트레스의 強度가 耐性의 限界를 超過하여 適應力을 喪失하게 되면 極甚한 害를 주고 深할 경우 枯死에 이르게 된다. 담배는 收穫對象部位가 대부분의 作物種과는 달리 營養 生長器官이고, 葉面積이 큰 作物로서 地上部의 最大 生長이 이루어지는 移植 後 30일부터 60日 사이에는 잎의 生長과 뿌리發達이 旺盛하여 蒸散量도 많다^{4,11)}. 그러므로 이 時期가 담배의 生育段階에 葉內의 水分狀態가 生理代謝에 크게 影響을 준다고 볼 수 있다. 그러나 葉位에 따라 葉의 發達 程度가 다르므로, 葉位의 差異에 의한 葉齡의 差異도 各各의 葉에 있어서 水分要求量의 差異를 나타낼 것으로 보여진다.

本 實驗은 담배의 最大生長期에 일어나는 旱魃 스트레스가 각 葉位別 잎의 生長과 發達 및 잎 水分狀態가 氣孔컨덕턴스에 미치는 影響을 알아보고자 實施하였다.

材料 및 方法

本 實驗은 美國 조지아大學校 附屬溫室에서 1995년 4월부터 8월까지 North Carolina 州立大學에서 分讓받은 黃色種담배 NC2326과 버리종담배 Burley21×Ky11의 交雜種을 供試하여 實施하였다. 7枚葉의 均一한 苗를 1/3,000 a 포트에 移植하였으며 포트栽培에 사용한 土壤은 原野土에 完熟堆肥 800g, 窒素 9g, 磷酸 9g, 加里 14g을 全量基肥로 施用하여 栽培하였다. 土壤水分處理는 移植 後 45日째에 水分供給을 充分히 한 후 移植 後 46일부터 5日동안 斷水處理하였고 處理 6日째에 水分을 再供給하였다. 生育調査는 處理時期에 따라 生育形質을 把握하기 위하여 處理 後 1일부터 2日 間隔으로 3回, 斷水處理 後 水分再供給에 따른 回復能을 調査하기 위하여 水分再供給 後

3日째에 調査하였다. 土壤水分含量은 TDR(Timedomain Reflectometry, Tektronix 1502C)^{1,16)}을 이용하였고, TDR probe은 15cm(직경 3.2mm)의 stainless steel welding rod를 각 포트에 한쌍을 50mm間隔으로 平行하게 포트에 꽂은 후 測定하였다. 氣孔컨덕턴스測定은 porometer(LiCor. 1600)로, 葉面積은 leaf area meter(LiCor. 3100)로, 葉수분포텐셜은 pressure chamber를 이용하여 上位葉(15매제엽), 中位葉(10매제엽), 下位葉(5매제엽)을 區分하여 測定하였다. 葉位에 따라 比葉重(specific leaf weight)은 生葉重/葉面積 比率로, 相對水分含量(RWC ; relative water content)은 아래식을 이용하여 구하였다.

$$RWC = 100 (M_f - M_d) / (M_f - M_d)$$

여기서 M_f 은 生葉重, M_d 은 乾物重(70℃의 乾燥機에서 48時間 乾燥), M_i 은 飽和水分重으로 生葉(25cm²)을 15℃ 常溫의 暗條件에서 수돗물에 24時間 담근 후 吸濕紙로 水分을 除去한 후 稱量하였다.

結果 및 考察

土壤水分含量은 TDR을 利用하여 測定하였으며 土壤水分含量과 TDR 數值間의 標準曲線(그림 1)을 利用하여 각 포트의 水分含量 變化를 測定하였다. 實驗에 利用된 土壤은 圃場容水量 狀態의 土壤水分含量은 25.1%였다. 處理期間의 土壤水分含量은 그림 1과 같이 斷水處理 1日 後 21.1%, 處理 2日 後 10.8%, 處理 3日 後 10.0%, 處理 4日 後 7.2%, 處理 5日 後에 4.3%였다. 旱魃處理에 따른 生育狀態는 處理 後 3일에 土壤水分含量이 圃場容水量의 40% 程度로 낮아짐에 따라 下位葉에서 萎凋現象이 나타났고, 處理 4일에 土壤水分含量이 30%일 때 中位葉에서, 處理 5일에 20% 程度로 떨어짐에 따라 上位葉까지 萎凋現象이 나타났다.

旱魃처리에 따른 地上部의 生育狀況을 나타내

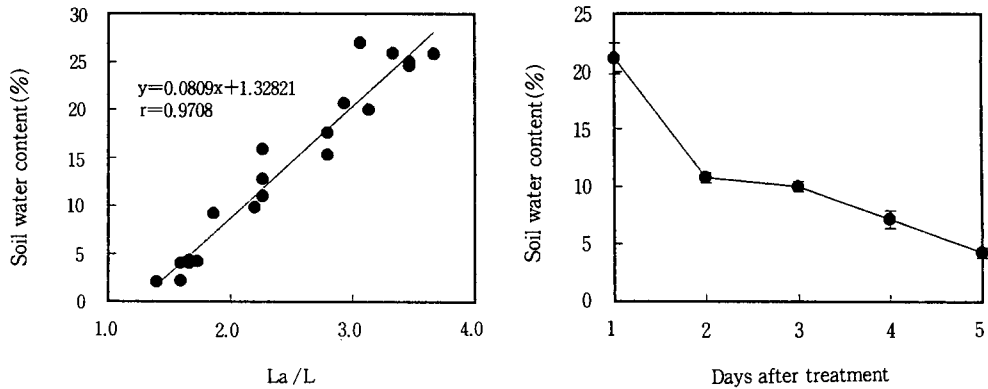


Fig. 1. Time-domain reflectometry calibration curve for determining water content of soil used in the experiment(left). Changes of soil water content under water stress treatment (right).

Table 1. Leaf area affected by drought stress during maximum growth period in tobacco plant

Cultivar	Treatment	Leaf area (cm ²)											
		1**			3			5			8(Rewatering)		
		U***	M	L	U	M	L	U	M	L	U	M	L
NC2326	Control	313 ^{ns*}	1,000 ^{ns}	609 ^a	411 ^{ns}	1,269 ^{ns}	615 ^{ns}	549 ^a	1,269 ^{ns}	581 ^{ns}	658 ^{bc}	1,235 ^{ns}	567 ^{ns}
	Stressed	360 ^{ns}	1,077 ^{ns}	590 ^{ab}	308 ^{ns}	1,188 ^{ns}	564 ^{ns}	420 ^b	1,067 ^{ns}	463 ^{ns}	535 ^c	1,257 ^{ns}	592 ^{ns}
Burley21 × Ky 11	Control	233 ^{ns}	1,051 ^{ns}	445 ^c	371 ^{ns}	1,184 ^{ns}	683 ^{ns}	538 ^a	1,087 ^{ns}	563 ^{ns}	822 ^a	1,309 ^{ns}	633 ^{ns}
	Stressed	242 ^{ns}	1,084 ^{ns}	500 ^{bc}	345 ^{ns}	1,265 ^{ns}	551 ^{ns}	448 ^b	1,073 ^{ns}	508 ^{ns}	683 ^{ab}	1,313 ^{ns}	598 ^{ns}

* : The same letters in a column are not significantly different with Duncan's multiple range test (P=0.05).

** : Days after treatment.

*** : Leaf position(U : Upper, M : Middle, L : Lower)

Table 2. Specific leaf weight affected by drought stress during maximum growth period in tobacco plant

Cultivar	Treatment	Specific leaf weight (mg /cm ²)											
		1**			3			5			8(Rewatering)		
		U***	M	L	U	M	L	U	M	L	U	M	L
NC2326	Control	3.04 ^{b*}	4.83 ^{ns}	4.51 ^{ab}	3.72 ^{ab}	4.00 ^{ns}	4.27 ^{ab}	3.70 ^b	3.58 ^{ns}	3.56 ^{ab}	3.95 ^{ns}	4.02 ^a	4.48 ^{ns}
	Stressed	5.24 ^a	4.29 ^{ns}	2.83 ^b	4.22 ^a	3.32 ^{ns}	4.88 ^{ab}	5.21 ^a	3.94 ^{ns}	2.77 ^b	4.36 ^{ns}	3.70 ^{ab}	3.84 ^{ns}
Burley21 × Ky 11	Control	3.76 ^b	4.63 ^{ns}	6.08 ^a	3.55 ^{ab}	4.02 ^{ns}	3.74 ^b	3.91 ^b	4.26 ^{ns}	4.41 ^a	3.41 ^{ns}	3.86 ^{ab}	3.94 ^{ns}
	Stressed	2.80 ^b	4.07 ^{ns}	4.23 ^{ab}	3.44 ^b	3.86 ^{ns}	5.01 ^a	4.08 ^b	3.94 ^{ns}	3.17 ^b	3.39 ^{ns}	3.57 ^b	3.77 ^{ns}

* : The same letters in a column are not significantly different with Duncan's multiple range test (P=0.05).

** : Days after treatment.

*** : Leaf position(U : Upper, M : Middle, L : Lower)

는 葉面積과 比葉重의 結果는 表 1과 表 2와 같다. 移植 後 45日에 旱魃條件下에서 葉面積(表 1)은 交雜種(Burley21×Ky11)이 NC2326보다 後半期

의 生育이 좋았다. 處理時期 앞의 發達 程度는 中 · 下位葉은 完全展開狀態이고 上位葉은 生長이 進行 중인 時期였다. 旱魃처리는 移植 後 45日

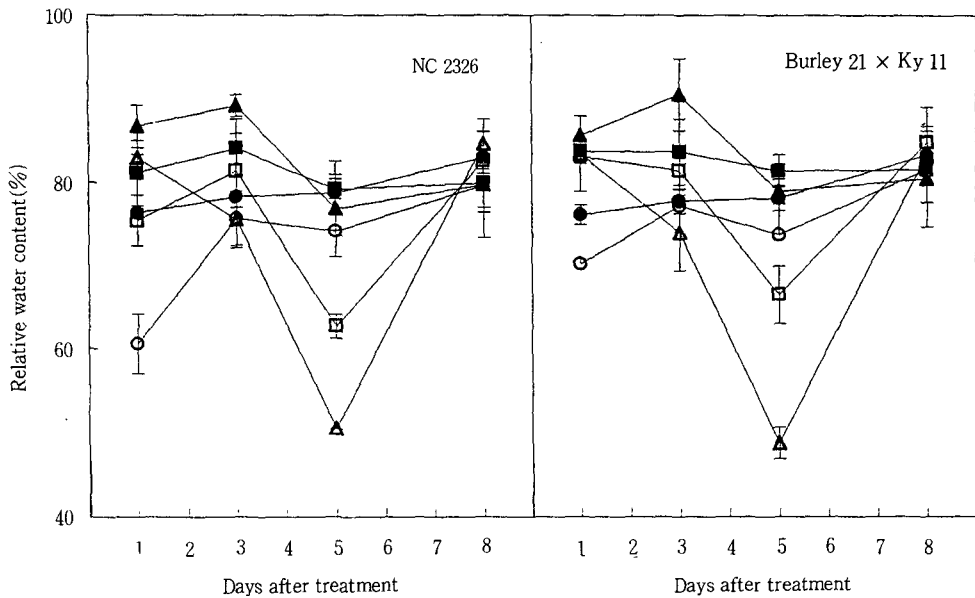


Fig. 2. Changes of relative water content of leaves different in leaf position during maximum growth period under drought stress. Rewatering was conducted at 6 days after treatment. The filled and empty symbols indicate the control (well watered) and treatment (drought stressed) respectively. The shape of each symbols indicates leaf position : circle; upper leaf, square; middle leaf, triangle; lower leaf.

되는 時期에 葉位에 따라 葉의 生長에 대한 影響이 多少 相異하였는데, 中·下位葉의 경우 被害程度는 그다지 深하지 않았으나, 上位葉의 경우 旱魃의 強度에 따라 下部葉에 비해 生長이 크게 抑制되었다. 葉位別 被害를 보면, 上位葉은 對照區에 비해서 葉面積을 基準으로 볼 때 約 20%의 生長減少를 나타냈다.

乾物重(數值 提示 안됨)의 境遇는 統計적으로 有意性은 없었으나 葉面積과 마찬가지로 旱魃處理에 의해 다소 줄어드는 傾向을 나타냈다. 比葉重(表 2)의 結果는 NC2326과 交雜種에서 旱魃처리에 대한 反應의 差異로 多少 相異한 結果를 보이고 있는데, 이는 두 品種間의 耐旱性의 差異와 關聯이 있는 것으로 旱魃에 의해 NC2326은 葉厚가 두꺼워져 比葉重이 커졌으며, 交雜種은 葉厚의 變化가 적어 NC2326보다 작았다. 이러한 特性은 NC2326이 旱魃에 敏感한 反應을 보여 葉의 形態의 變化에 의해 旱魃 條件에 適應하기 위한 反應

인 것으로 보여진다. 葉位別 比葉重의 反應을 보면, NC2326에서 上·中位葉에서 比葉重이 큰 것은 旱魃처리에 의한 被害가 다른 形質의 경우와 마찬가지로 下位葉에 비해 上部로 갈수록 스트레스에 대한 反應 程度가 커지기 때문인 것으로 보인다. 이러한 傾向은 比葉重 뿐만 아니라 相對水分含量(그림 2), 葉面積(表 1) 등에서도 같게 나타났다. 旱魃스트레스기간에 따른 葉位別 葉의 形態의 變化를 보면, 葉位가 올라 갈수록 旱魃에 대한 影響이 커졌는데, 이러한 程度는 上位葉일수록 모든 代謝作用이 下位葉보다 活潑하여 水分要求量도 많아 旱魃에 대한 被害 程度가 深한 것 같다. 담배의 最大生長期에 短期間의 旱魃은 植物體의 乾物重에는 影響이 적었으나 植物體의 葉 形態의 變化를 가져와 旱魃처리 이후에 담배의 正常의 生育에 影響을 주는 것으로 나타났다. 이러한 短期間의 旱魃은 다른 研究에서 보고^{2,9,12,15)}된 것처럼 植物體內의 生化學的 活性 低下도 同伴하는 것

으로 알려져 있는데, 生理·生化學的인 變化는 形態的 變化보다 빨리 일어나므로 葉의 形態的 變化가 일어날 정도로 旱魃이 持續되면 表 1과 表 2에서 처럼 植物體가 正常的인 生育을 回復하는 것이 어렵고, 形態的 變化가 일어난 植物體는 水分 條件이 改善되더라도 窮極的으로 收量 減少가 일어날 것이다.

旱魃처리에 의한 葉內 相對水分含量的 變化는 그림 2와 같다. 葉位에 따라 被害樣相이 多少 差異가 있는데, 旱魃이 深해짐에 따라 下位葉이 上位葉에 비해 相對水分含量이 큰 폭으로 變化하였다. 旱魃處理 1日째의 水分含量은 上位葉의 경우 對照區에 비해 낮았으나, 中·下位葉에서는 差異가 없었고, 旱魃이 持續된 5日째는 中位葉과 下位葉에서 相對水分含量의 變化가 크게 일어났다. 上位葉의 경우 處理 1日째 相對水分含量이 낮은 것은 旱魃初期 滲透調節이 미쳐 일어나지 못하여 蒸散量이 吸水量보다 커서 나타나는 一時的인 生理的 現象으로 사료된다. 旱魃이 持續된 處理 3日째는 滲透調節의 結果로 上部葉은 相對水分含量의 差異가 나타나지 않았으나 中位葉과 下位葉에서

는 相對水分含量이 떨어지고 水分이 再供給되기 전까지 回復되지 못하였다. 處理 5日째는 土壤水分含量이 4.3%로 크게 減少되면서 葉內 相對水分含量은 上位葉 約 74%, 中位葉 約 64%, 下位葉 約 59%로 外觀上 葉齡이 많아지고 葉位가 낮을수록 深한 萎凋現象이 나타났다. 이상의 結果에 의하면 담배에서는 約 75%의 相對水分含量에서 萎凋가 始作되는 것으로 사료된다. 한 植物體에서 上位葉과 下位葉의 旱魃에 따른 反應差異가 나는 것은 全般的인 活性이 높은 어린 上位葉은 滲透調節 등으로 旱魃에 대한 適應이 잘 일어나지만 葉齡이 오래된 下部葉으로 갈수록 旱魃에 대한 適應力이 떨어지기 때문인 것으로 사료된다.

旱魃처리에 따른 葉內의 水分포텐셜은 그림 3과 같다. 잎수분포텐셜은 旱魃처리에 따라 크게 낮아졌고, 對照區에서도 葉齡이 增加함에 따라 낮아졌다. 處理初期에 下位葉에서 水分포텐셜은 높았으나 處理期間이 길어짐에 따라 下位葉의 水分포텐셜은 급격하게 低下되었다. 이러한 結果는 下位葉의 경우 組織內 溶質의 含量이 낮아 수분포텐셜이 높고, 旱魃이 進行됨에 따라 下位葉의 水分

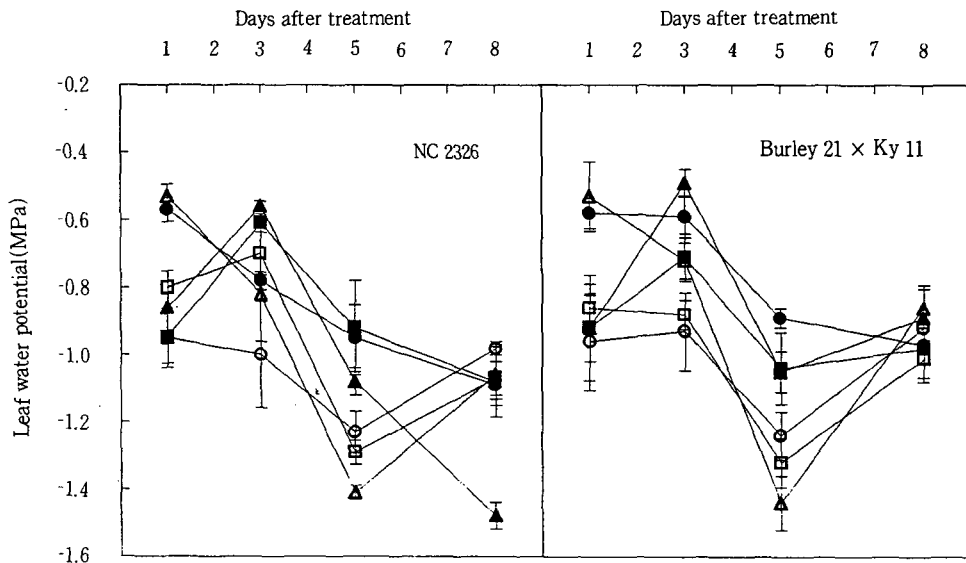


Fig. 3. Changes of leaf water potential of leaves different in leaf position during maximum growth period under drought stress. Rewatering was conducted at 6 days after treatment. The symbols are the same as Fig. 2.

Table 3. Stomatal conductance affected by drought stress during maximum growth period in tobacco plant

Cultivar	Treatment	Stomatal conductance (mol /m ² sec ⁻¹)											
		1**			3			5			8(Rewatering)		
		U***	M	L	U	M	L	U	M	L	U	M	L
NC2326	Control	5.3 ^{bc}	5.1 ^{ns}	4.7 ^a	11.1 ^b	10.1 ^a	6.8 ^a	13.3 ^a	3.5 ^b	1.8 ^a	12.2 ^b	5.9 ^{ab}	0.2 ^b
	Stressed	12.1 ^a	5.0 ^{ns}	2.0 ^b	16.0 ^a	2.7 ^c	1.8 ^b	0.7 ^b	0.9 ^c	1.4 ^{ab}	6.9 ^c	2.0 ^b	0.1 ^b
Burley21 × Ky 11	Control	4.6 ^b	5.3 ^{ns}	5.7 ^a	11.0 ^b	9.4 ^a	2.0 ^b	12.7 ^a	8.8 ^a	0.8 ^b	12.4 ^b	5.7 ^{ab}	0.1 ^b
	Stressed	11.3 ^a	6.5 ^{ns}	2.3 ^b	16.3 ^a	5.7 ^b	2.1 ^b	0.7 ^b	0.7 ^c	0.6 ^b	17.2 ^a	6.7 ^a	1.8 ^a

* : The same letters in a column are not significantly different with Duncan's multiple range test (P=0.05).

** : Days after treatment.

*** : Leaf position (U : Upper, M : Middle, L : Lower)

Table 4. Correlation coefficients between soil water content and some physiological characteristics of tobacco plant

Leaf position	Specific leaf weight	Leaf area	Relative water content	Leaf dry weight	Stomatal conductance	Leaf water potential
Upper	-0.2843	0.2587	0.2639	0.1909	0.2724	0.5679**
Middle	0.0373	0.1723	0.6360**	0.3421*	0.5531**	0.3368*
Lower	0.1504	0.3335*	0.8027**	0.1159	0.2162	0.3046*

*, ** : Significant at 5% and 1% probability levels, respectively.

이 水分포텐셜이 낮아진 葉齡이 어린 上部葉으로 移動되어 水分포텐셜이 낮아진 것으로 사료된다. 旱魃處理에 따른 畝수분포텐셜은 上位葉에서 對照區의 -0.58 MPa에서, 處理 3日째에 -0.97 MPa, 處理 5日째에 -1.20 MPa로 떨어졌다. 中·下位葉에서도 處理期間이 持續됨에 따라 畝수분포텐셜은 낮아졌고 處理 5日째에 中位葉 -1.27 MPa, 下位葉 -1.43 MPa로 떨어져 深한 萎凋現象을 보였다. 결국 處理時期에 따라 다소 差異는 있지만 處理 5日째에 對照區보다 處理區에서 畝수분포텐셜이 上位葉에서 對照區보다 約 20%가 낮은 狀態를 보였는데, 上位葉의 경우 對照區와 이 程度의 水分포텐셜 差異가 일어날 때 可視的인 萎凋現象이 나타났다. 두 品種 중 NC 2326에서 對照區의 下位葉이 8日째에 다른 處理보다 水分포텐셜이 急激히 낮아진 것은 處理區의 경우 一時的인 旱魃에 의해 老化가 短期間 동안 遲延되었으나 對照區의 경우 正常的인 老化過程이 일어나 水分이 減少하였기 때문으로 사료된다.

氣孔컨덕턴스는 擴散抵抗을 調節하는 重要한 要素로서 旱魃처리에 따른 氣孔컨덕턴스는 그림

4와 같다. 氣孔컨덕턴스는 잎이 生長하면서 增加하다가 잎의 完全展開가 끝난 후 減少하였다. 특히 葉齡의 오래된 下位葉의 경우 8日째 老化에 따라 氣孔컨덕턴스가 減少하였으며, 旱魃처리를 받은 葉에서는 水分이 再供給된 8日째에 氣孔컨덕턴스가 增加하는 傾向이 었다. 葉位에 따라서는 上位葉은 處理 1日 12 mol /m² sec⁻¹에서 處理 5日에는 0.7 mol /m² sec⁻¹로 減少의 幅이 컸고, 中位葉에서는 處理 3日부터 減少하여 處理 5日에 0.8 mol /m² sec⁻¹로 크게 떨어졌고, 下位葉에서는 旱魃處理에 따라 處理 5日째에는 上位葉에 비해 減少 程度가 크지 않았다. 이러한 結果는 下部葉으로 갈수록 體內 水分減少가 심해져 氣孔이 단혀 擴散抵抗이 커져 蒸散이 거의 이루어지지 않는 것으로 나타났다.

旱魃처리에 따른 잎의 生理的 形質들간의 相關을 보면 表 4와 같이 土壤內 水分含量과 잎의 相對水分含量, 畝수분포텐셜이 密接한 關係가 있었다. 그러나 葉水分포텐셜의 경우 上位葉으로 갈수록 相關係數가 컸으며, 相對水分含量은 下位葉으로 갈수록 相關이 크게 나타났다. 이러한 結果는

能動的인 滲透調節은 上位葉에서 活潑히 일어나고 下位葉의 경우 水分狀態에 있어서 上位葉에 비해 受動的인 調節을 하기 때문으로 사료된다.

摘 要

本 實驗은 담배의 最大生長 後半期에 水分制限 處理를 하여, 旱魃이 葉位에 따라 生長과 發達에 미치는 影響을 分析하고, 葉齡에 따른 葉內 水分 狀態가 氣孔컨덕턴스, 잎수분포텐셜과 土壤水分 關係에 影響을 미치는 生理的 反應을 究明하고자 실시하였다. 담배의 最大生長期 旱魃영향은 地上 部の 諸形質을 減少시켰고, 葉位에 따른 生長反應은 中·下位葉에서 작았고 上位葉에서 컸다. 處理 5日째에 잎의 相對水分含量은 土壤水分含量이 4.3%로 減少될 때 上位葉 74%, 中位葉 64%, 下位葉 59%로 담배잎의 萎凋點은 相對水分含量이 約 75%이었다. 旱魃에 따른 잎수분포텐셜은 對照區의 -0.58 MPa에서 處理區의 處理5日째에 -1.20 MPa로 떨어졌고, 對照區와 비교하여 約 20%의 水分포텐셜차이가 萎凋點이 되었다. 氣孔컨덕턴스는 中·上位葉에서 $12 \text{ mol/m}^2 \text{ sec}^{-1}$ 에서 $0.8 \text{ mol/m}^2 \text{ sec}^{-1}$ 로 떨어져, 旱魃處理에 따른 담배의 最大生長後半期의 葉位에 따른 生長反應은 中·上位葉까지 영향을 미쳤다.

LITERATURE CITED

1. Anisko T, NeSmith D.S and Lindstrom O.M. 1994. Time-domain reflectometry for measuring water content of organic growing media in containers. Hortsci. 29 (12):1511-1513.
2. Bray E. 1993. Molecular responses to water deficit. Plant Physiol. 103:1035-1040.
3. Clough B.F and Milthorpe F.L. 1975. Effects of water deficit on leaf development in tobacco. Aust. J. Plant Physiol. 2:291-

- 300.
4. Collins W.K and Hawks Jr, S.N. 1993. Principles of flue cured tobacco production. N. C. State Univ. p.23-254.
5. Delgado E, Parry M.A.J, Vadell J, Lawlor D.W, Keys A.J and Medrano. H. 1992. Effect of water stress on photosynthesis, leaf characteristics and productivity of field-grown *Nicotiana tabacum* L. genotypes selected for survival at low CO₂. J. Exp. Bot. 43(253):1001-1008.
6. Farquham G.D and Sharkey. T.D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. Ann Rev. Plant Physiol. 33:317-345.
7. Grace J. 1997. Plant water relations. pp. 28-50. In M. J Crawley(ed.) Plant ecology. Blackwell Sci. London.
8. Hopkinson J.M. 1968. Effects of early drought and transplanting on the subsequent development of tobacco plant. Aust. J Agric. Res. 19:47-57.
9. Hsiao T.C. 1973. Plant responses to water stress. Ann Rev. Plant Physiol. 24:519-570.
10. Hurvitz S. 1958. The field crop and its environment. Part I. pp. 44-61. Hakibutz Hameuchad Pub. Tel Aviv.
11. Lee S.K, Kang B.H, Seok Y.S, Bae K.K and Roh. J.Y. 1996. Changes of physico-chemical properties during the leaf development and senescence of tobacco plant. J. Kor. Soci. Tob. Sci. 18(2) :138-144.
12. _____ Seo, Y.W, Johnson J. W and Kang B.H. 1997. Effects of water stress on leaf water potential, photosynthesis and root development in tobacco plant. Kor. J. Crop Sci. 42(2):146-152.
13. Lichtenthaler H.K. 1996. Vegetation : An introduction to the stress concept in

- plants. *J. Plant Physiol.* 148:4-14.
14. Matsuda K and Rayan A. 1990. Anatomy : A Key factor regulating plant tissue response to water stress. pp. 63-87. In F. Katterma(ed.) *Environmental injury to plants*. Academic Press, Inc. San Diego, California.
15. Pugnaire F.I, Endolz L.S and Pardos J. 1993. Constraints by water stress on plant growth. pp. 247-260. In M. Pessarakli (ed.) *Handbook of plant and crop stress*. Marcel Dekker, Inc. New York.
16. Richardson M.D, Meisner C.A, Hoveland C.S and Karnok K.J. 1992. Time domain reflectometry in closed container studies. *Agron. J.* 84:1061-1063.