

主要經濟樹種의 耐陰性 및 光線要求度와 水分特性에 관한 研究(Ⅲ)^{1*}

- 人工被陰處理下에서 자라는 闊葉樹 5樹種의
水分特性 變化에 대한 P-V曲線 分析 -
崔正鎭² · 權琦遠²

Studies on the Shade Tolerance, Light Requirement, and Water Relations of Economic Tree Species(Ⅲ)^{1*}

- Analysis of Pressure-Volume Curves on the Changes of Tissue Water Relations of
Five Deciduous Hardwood Species Subjected to Artificial Shading Treatments -

Jeong Ho Choi² and Ki Won Kwon²

要 約

자작나무, 박달나무, 느티나무, 산벚나무, 고로쇠나무 1년생 유묘에 5수준의 인공피음처리를 실시하면서 이들의 수분특성에 미치는 피음의 영향을 조사하기 위하여 P-V curve에 의한 분석을 실시하였다. 최대 팽압 하에서의 osmotic potential($\psi_{\pi o}$)은 전광처리구에서 6월, 7월, 9월에 각각 -1.04~-1.27MPa, -1.03~-1.48MPa, -0.94~-1.44MPa(1차 연도), -0.90~-1.37MPa, -1.05~-1.79MPa, -0.99~-1.30 MPa(2차 연도)의 범위에서 수종이나 계절에 따라 변화를 보였다. 최대 팽압 하에서의 osmotic potential($\psi_{\pi o}$)은 전기간을 통해 조사된 모든 수종에서 전광 처리구(A)는 -0.90~-1.79MPa, 강피음구(E)는 -0.58~-1.23MPa의 범위 내에서 피음수준이 높아지면서 증가하는 모습을 보였다. 초기위조점에서 측정된 수분 potential($\psi_{\pi p}$)은 전광 처리구(A)에서 6월, 7월, 9월에 각각 -1.64~-2.11MPa, -1.67~-2.15MPa, -1.47~-2.11MPa(1차 연도)과 -1.45~-2.04MPa, -1.30~-2.00MPa, -1.28~-2.33MPa(2차 연도)의 범위 내에서 변화를 보였다. $\psi_{\pi p}$ 측정치 대부분은 $\psi_{\pi o}$ 측정치에 비해서 약 0.5MPa 정도의 낮은 값을 보였다. $\psi_{\pi p}$ 측정치 또한 피음처리를 강하게 할수록 증가하는 경향을 보였으며 피음처리에 따른 $\psi_{\pi p}$ 측정치의 차이는 수종이나 생육시기에 따라 일부 예외는 있지만 일반적으로 $\psi_{\pi o}$ 측정치에서의 차이보다는 더 큰 것으로 나타났다. 최대팽압에서의 마찬가지로 초기위조점에서의 osmotic potential 측정치 대부분은 6월이나 9월에 비해 7월에 측정된 값이 다소 낮은 값을 보였다. 초기위조점에서의 상대수분함량(RWCp)은 전광조건에서 1차 연도 6월, 7월, 9월에 각각 81~88%, 71~86%, 75~84%, 2차연도에는 82~87%, 72~84%, 76~86%로 연도별 차이가 별로 크지 않은 비슷한 범위 내에 있었다. 고로쇠나무, 산벚나무에서의 상대수분함량은 자작나무, 박달나무, 느티나무에 비해 다소 높은 값을 보였다. RWCp 또한 전광 조건(A)에서는 71~88%, 강피음구(E)에서는 48~77%까지로 대부분 피음처리 수준이 강할수록 감소하는 변화를 나타냈다. 비록 수종이나 계절에 따라 일부 예외는 있지만 몇 가지 P-V 모수들의 변화에 미치는 피음효과는 본 연구에서 분명하게 확인할 수 있었다. 피음처리에 따른 P-V 모수들의 변화는 전해질의 축적, 세포막의 탄성, 세포액 등에서의 변화 등과 관련지어 추론될 수 있다. 그러나 P-V 모수들의 변화에 미치는 피음효과에 대한 생리적인 기작에 대하여 상세한 정보를 얻기 위해서는 반드시 더 많은 실험이 계속되어야만 할 것이다.

¹ 接受 2001年 5月 30日 Received on May 30, 2001.

審査完了 2001年 6月 21日 Accepted on June 21, 2001.

² 충남대학교 산림자원학과 Dept. of Forest Resources, Chungnam Nat'l Univ., Daejeon 305-764, Korea.

* 본 연구는 한국과학재단 핵심전문연구(KOSEF 971-0607-051-2)지원으로 수행되었음.

* 연락처자 E-mail : uptake@gaebyok.wonkwang.ac.kr, kiwon@hanbat.chungnam.ac.kr

ABSTRACT

The pressure-volume curve parameters were investigated to elucidate the effects of shading treatment on the water relations of the one year old seedlings of *Betula platyphylla* var. *japonica*, *Betula schmidtii*, *Zelkova serrata*, *Acer mono* and *Prunus sargentii* subjected to five levels of artificial shading treatments. The osmotic potentials at full turgor(ψ_{π_0}) measured under full sunlight changed with species and growing season in the ranges of -1.04~-1.27MPa, -1.03~-1.48MPa, -0.94~-1.44MPa in first year treatment, and -0.90~-1.37MPa, -1.05~-1.79MPa, -0.99~-1.30MPa in second year treatment in June, July, and September, respectively. The osmotic potentials at full turgor increased with increment of shading level in the ranges of -0.90~-1.79MPa in full sunlight and -0.58~-1.23MPa in nearly full shading level(E) through the growing seasons in all the species studied. The osmotic potentials at turgor loss point(ψ_{π_p}) measured in full sunlight changed in the ranges of -1.64~-2.11MPa, -1.67~-2.15MPa, -1.47~-2.11MPa, and -1.45~-2.04MPa, -1.30~-2.00MPa, -1.28~-2.33MPa in June, July, and September of first and second years, respectively. Most of ψ_{π_p} measurements were lower within about 0.5MPa in comparison with those of ψ_{π_0} . The measurements of ψ_{π_p} also increased with increment of shading level, and the differences in ψ_{π_p} among shading levels were generally greater than those in ψ_{π_0} by species and by growing season. Most of the osmotic potentials at turgor loss point as like as at full turgor were lowered in July than in June and September.

The measurements of relative water content at turgor loss point(RWCp) in full sunlight were in the similar ranges of 81~88%, 71~86%, 75~84%, and 82~87%, 72~84%, 76~86% in June, July, and September of first and second years, respectively. The RWCp were a little higher in *A. mono* and *P. sargentii* than in *B. platyphylla* var. *japonica*, *B. schmidtii*, and *Z. serrata*. The RWCp also decreased from 71-88% in full sunlight to 48-77% in nearly full shading treatment with increment of shading level. Even if there were some exceptions by species or by growing season, the shading effects on the changes in some P-V parameters were distinctly observed in the present study. The change in P-V parameters following shading treatment may be presumably inferred on the changes in solute accumulation, membrane elasticity, symplasmic water volume, and so on. But much more experiments should be necessarily continued for getting detailed informations on the physiological mechanism of shading effects relating to the changes in P-V parameters

Key words: shade tolerance, light requirement, water relations, osmotic potential, relative water contents, pressure-volume curve, artificial shading treatment, *Betula platyphylla* var. *japonica*, *B. schmidtii*, *Zelkova serrata*, *Acer mono*, *Prunus sargentii*

緒論

산림 내에서 성장하는 수목은 각종 생태환경 인자의 영향을 받지만 그 중에서도 광선과 수분 조건은 이들의 성장에 결정적인 요인으로 작용하면서 모든 식물의 대사작용과 성장에 필요한 양료의 흡수와 이동을 유도하는 주요 동기를 제공한다. 수목의 세포 내에서 수분 결핍은 토양수분이나 대기수분의 부족, 그리고 광합성에 의한 증산 손실 등에 의해 발생하며, 특히 광합성 과정에서 수체 내 수분 손실의 대부분은 잎에서 일어나기 때문에 광 환경과 관련된 수목의 내건성과 수분특성을 밝

히기 위해서는 잎의 세포나 조직이 지니고 있는 수분특성을 이해할 필요가 있다.

식물의 수분특성과 수분 stress에 따른 반응을 추적하는데 있어서 잎이 지니고 있는 수분특성을 측정하는 주요 장비의 하나로 pressure chamber를 사용하면서(Scholander 등, 1964), 이 pressure chamber를 이용한 pressure-volume curve analysis는 잎이 지니고 있는 다양한 수분특성 관련인자를 파악하는데 유용한 방법으로 이용되고 있다. 이를 통해 분석할 수 있는 주요 수분특성 관련인자로 엽세포가 최대의 팽압을 보이는 시기와 최초로 팽압을 잃는 시기의 삼투포텐셜과 세포막의 탄성계

수, 상대수분함량 등은 잎의 조직이나 세포가 지니고 있는 내건성 등과 관련하여 중요한 정보를 제공해줄 수 있다(Cheung 등, 1975; Tyree and Hammel, 1972; Tyree 등, 1978).

P-V curve 분석이론은 $P \cdot V = \text{Constant}$ 로 표현되는 Boyle의 법칙과 $-\pi_o = m_iRT$ 라는 일반식으로 나타난 van't Hoff의 경험식을 조합하여 $-\pi_o \cdot V = nRT$ 라는 일반식으로 표현하고, 이를 식물세포의 수분특성 해석에 응용하고자 한 것으로 다음식(1)과 같은 상호관계를 설정할 수 있다. 즉 식(1)의 P-V curve 관련 공식은 엽세포가 지니고 있는 수액의 함량(V), 세포 내의 수액 중에 전해되어 있는 용질의 전체 osmole수(Ns), 그리고 이 세포의 원형질막 등이 지니고 있는 막압(P)의 상호관계를 설명해 주고 있다(Tyree and Hammel, 1972).

$$\frac{1}{P} = \frac{V}{RTNs-F(V)} = \frac{V_o - V_e}{RTNs - F(V)} \dots\dots(1)$$

(1)의 식에서 R은 기체상수, T는 절대온도를 나타낸다. 이상과 같은 식에 따라 분석된 P-V curve를 이용하면 식물의 수분특성과 관련된 여러 가지 모수를 찾아낼 수 있다. 특히 세포가 수분을 최대로 흡수했을 때와 수분을 잃어 최초 원형질 분리를 일으킬 때의 osmotic potential(ψ_{π_o} , $\psi_{\pi p}$) 및 상대수분함수량(RWCp) 등은 식물의 엽세포가 지니고 있는 수분특성을 설명하는 주요 인자로 파악되고 있다. 이와 같은 분석을 통해 여러 가지 수목이 지니고 있는 고유의 수분특성과 내건성 기작을 설명하는 다양한 연구가 국, 내외에서 이루어져 왔다(권기원과 이정호, 1994; 한상섭, 1991; 한상섭과 김광륜, 1980; 한상섭과 심주석, 1982; Doi 등, 1986; Hinckley 등, 1975; Hiroshi and Boyer, 1987; Kikuta 등 1985; Kwon and Pallardy, 1989; Roberts 등, 1980).

이상과 같이 수목이 지니는 수분 특성 그 자체에 대한 생리·생태학적 연구는 다양하게 수행되어 오고 있지만 이를 광선과 결부지어 피음조건이 수목의 수분특성에 어떻게 영향을 미치는가 하는 연구는 흔하지 않은 편이다. 광선조건은 잎내 수분조건과 수목의 체내 수분 상태 및 세포학적인 수분특성에 많은 영향을 줄 수 있으며 이와 같은 내용은 잎분의 조성 및 무육관리와 관련된 생리·생태학적 정보를 확보하는 차원에서 중요한 자료로 이용될 수 있다. 이 때문에 본 연구에서는 상

이한 수준의 인공 피음 하에 자라는 5가지 수종의 묘목을 대상으로 P-V curve 관련 모수의 변화를 생육시기별로 추적하고 아울러 피음처리에 따른 차이 등도 밝힘으로서 이들 주요 경제수종의 내구성 및 광선요구도와 수분 특성의 상호관계를 구명하는 기초 자료로 활용하고자 하였다.

材料 및 方法

1. 試驗 材料

주요 경제수종 중에서 자작나무, 박달나무, 느티나무, 산벚나무, 고로쇠나무 1년생 유묘를 연구 대상으로 하였다. 1997년 4월 초순에 충남대학교 농과대학 묘포장에 피음처리와 관련한 여러 가지 실험을 종합적으로 수행하기 위한 시험포장을 조성한 후, 이들 수종의 유묘를 15cm × 15cm 간격으로 식재하였다. 묘목이 식재된 시험포장의 토양 수분은 처리수준의 구분이 없이, 건조한 기상조건이 계속될 경우에 전체적으로 주기적인 관수를 실시하여 약 -0.1MPa 전후에서 비슷한 수준의 수분potential이 유지되도록 하였다. 이 때문에 피음수준의 차이에도 불구하고 피음처리에 따른 토양 수분 조건의 영향은 비슷한 수준을 유지할 것으로 판단되었다. 식재 묘목은 수종별, 처리별로 각각 3개 plot에 12~15주씩 총 36~45주의 묘목을 반복 식재하였다. 이들 식재 묘목은 6월 초순까지 2개월간 피음을 하지 않은 상태 하에서 정상적인 생리상태를 회복할 때까지 활착시킨 후, 5 수준의 서로 다른 피음도를 유지하도록 차광율이 서로 다른 차광막을 1 또는 2점으로 조합하여 인위적인 피음처리를 실시하였다(권기원, 2000). 본 논문 내용의 연구를 수행하기 위하여 이들 처리 묘목 중에서 그 일부를 선정하여 시험분석 재료로 이용하였다. 이들 각각의 피음처리 시험구에 대한 광환경을 조사하기 위해서 각각의 피음처리구에 설치된 피음망을 통과하여 들어오는 광량을 6, 7, 9월에 맑은 날을 택하여 일일 시간대 별로 지면과 평행한 방향으로 10-20회씩 반복 측정하였다. 피음망이 설치되지 않은 전광처리구의 상대광량을 100%로 설정한 후에 각 피음구에서 측정된 광량을 전광처리구의 광량과 비교하여 상대투광율로 환산하였다. 각 피음처리구 별로 반복 측정하여 환산한 상대투광량은 약피음구(B)는 38-62%, 중간피음구(C)는 22-28%, 강피음구(D)는 7-20%, 최강피음구(E)는 2-6%의 상대투광율을 유지하였

다. 이들 상대투광량에 대한 세부자료는 본 연구와 관련하여 이미 발표된 논문(권기원 등, 2000)과 동일하여 이를 참고할 수 있다.

2. Pressure-volume curve를 이용한 엽내 수분 특성 분석

수종별로 인공피음 처리수준에 따른 개체묘목의 수분 특성을 측정하기 위하여 1997년 6월에서 1998년 9월까지 2년간 인위적인 피음처리 실시 전(6월 10일 전후)과 피음처리 실시 후 수목의 생리적인 대사활동이 왕성하면서도 안정된 상태를 보이는 하절기(7월 23일 전후), 그리고 수목의 생리적인 대사활동이 둔화되고 잎이 노화되기 시작하는 시기(9월 8일 전후)에 각 수종별 그리고 인공피음 처리구 별로 측정 대상 묘목에서 줄기 높이의 2/3 지점에 달린 가지를 채취하여 이 가지에 달린 건전하고 성숙한 잎 3개씩을 분석하였다. 분석하고자 하는 잎이 달린 가지를 이른 새벽에 채취한 직후 곧바로 물통에 가지의 끝을 꽂아 넣어 밀폐된 상태로 약 15-25℃의 실온이 유지되는 암실에서 24시간 동안 full turgor 상태에 도달하도록 수분을 흡수시켰다. Full turgor까지 수분이 포화된 잎의 엽병 기부를 예리한 면도칼로 매끈하게 절단한 후 신속하게 그 fresh weight 값을 1mg 단위까지 평량하였다. 그 후 엽병을 pressure chamber(Skye Instrument Co.)의 specimen holder용 silicon rubber에 끼운 후, 즉시 pressure chamber에 넣고 서서히 질소가스 압력을 높이면서 수액이 엽병의 절단면으로 분비되기 시작할 때의 압력을 측정하였다. Pressure chamber 내의 압력은 초당 2-3psi씩 서서히 높여 줌으로서 급작스런 압력 상승에 따른 시료엽의 세포 손상과 측정 오차를 최소화하였다. Pressure chamber 내에는 젖은 filter paper를 깔아 측정 시 chamber 내에서 일어날 수 있는 엽내 수분 손실에 따른 수분 potential의 저하를 최대한 억제하였다. 각 시료엽 별로 측정이 실시된 후에는 매번 실내에 일정 시간씩 거치하여 약간씩의 증산이 일어나도록 유도하는 free transpiration method(Richter, 1978)를 이용하여 엽세포의 수분potential을 낮추면서 chamber 내 최대 압력이 약 2.7-3.0MPa에 도달할 때까지 압력단계 별로 분석을 위한 P-V 평형압과 침출 수액의 volume를 구하였다.

각 시료별로 평형압의 역수를 Y축, 매 평형압에서 침출된 수액의 양을 X축으로 하여 Figure 1과

같은 곡선-직선의 그래프를 얻었다. 측정값으로 작성된 P-V curve 분석용 그래프를 가지고 full turgor에서의 osmotic potential($\psi_{\pi 0}$)과 초기위조점에서의 osmotic potential($\psi_{\pi D}$), RWCp [(Vt-Ve*)/Vt] 등을 구하였다(Cheung 등, 1975; Tyree와 Hammel, 1972).

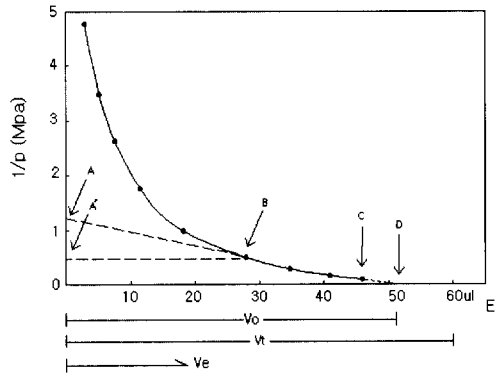


Figure 1. Diagram of pressure-volume curve analysis.

- 1/P : the reciprocal of applied pressure,
- Vo : the symplasmic water volume
- Vt : the total volume of water present in the sample at full saturation,
- Ve : the volume of sap expressed
- A : the reciprocal of osmotic potential at full turgor
- A' : the reciprocal of osmotic potential at turgor loss point
- BD : the volume of symplasmic water remaining in the sample at incipient plasmolysis ($Vp^* = V_0 - V_e^*$)
- DE : the apoplastic water ($V_t - V_0$)

結 果

1. 계절별 피음처리 수준에 따른 광량 및 상대습도의 변화

계절별 광량의 변화를 정오 12시를 기준으로 살펴보면 6월에 전광에서 최고 광량이 1,500~1,800 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 7월에는 1,600~1,900 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 9월에는 1,700~2,100 $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 안팎으로 측정 당일의 기상조건과 계절에 따라 측정치에서 다소 차이를 보였다. 일일중에서 측정 시간에 따른 피음처리 별 광량 변화에서는 오전에서 한낮까지 광량의 증가가 계절별로 비슷한 변화를 보였지만, 일조 시간이 짧아진 9월에는 오후 2시 이후 일몰이 가까워질수록 전광처리구(A)의 광량이 급

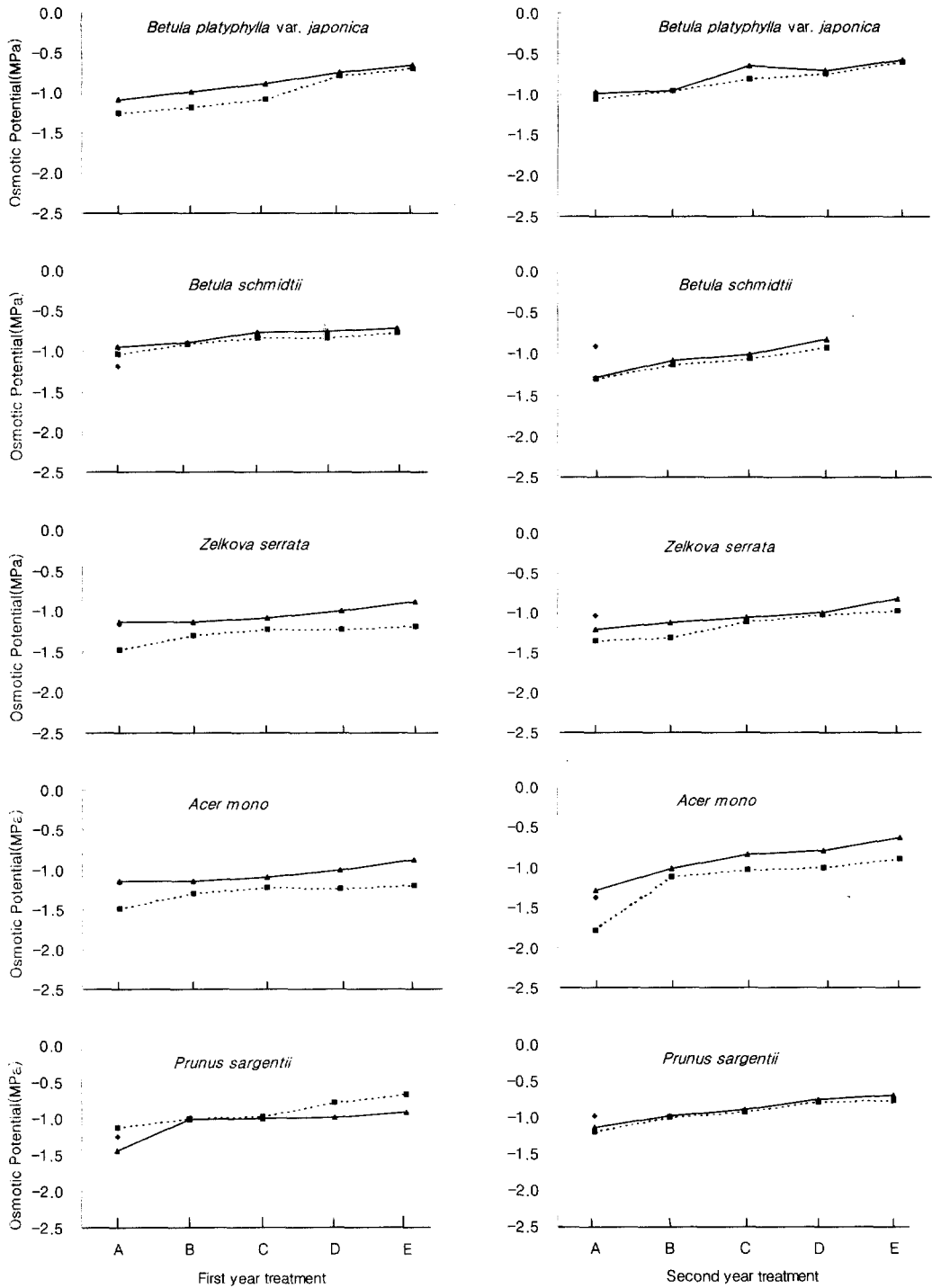


Figure 2. The changes of osmotic potentials at full turgor point($\psi_{\pi 0}$) in several deciduous hardwood species subjected to artificial shading treatments.
 ◆: June, - - ■ - -: July, —▲—: Sept. Light transmittances; A: 100%, B: 38~62%, C: 22~28%, D: 7~20%, E: 2~6%

격히 감소하여 전체적으로 피음 처리구간의 상대 투광율이 비수해졌다.

광량과 함께 측정된 상대습도도 맑은 날 오후 12시에 전광처리구(A) 기준으로 살펴보면 6월에 31~47%, 7월에 47~78%, 9월에는 31~52%로 계절별로 다소 차이를 보이면서 피음 처리가 강할 수록 상대습도가 높아졌으며 오전에서 한낮까지 광량의 증가에 따라 상대습도는 떨어지다 오후 5 시에는 다시 올라가는 경향을 보였다. 한낮에 측정된 인공피음 처리구별 상대습도는 전광처리구(A)를 100%로 보았을 때 중피음구(C)는 103~108%, 최강피음구(E)는 106~115%로 피음강도가 강해지면서 전광처리구에 비해 상대습도가 다소 높아졌다.

이상에 기술된 광량과 상대습도의 변화에 대한 세부 자료는 이미 발표된 논문(권기원등, 2000)과 동일하여 이를 참고할 수 있다.

2. 주요 경제 수종의 엽내 수분 특성

Figure 2에서는 엽세포 내에 수분이 포화되어 팽압이 최대 되었을 때 나타날 수 있는 osmotic potential($\psi_{\pi 0}$)이 생육시기와 피음처리 수준에 따라 변화하는 경향을 보여주고 있다. 일부 예외는 있지만 수종이나 피음처리수준 또는 계절을 포함하여 전체적으로 $\psi_{\pi 0}$ 의 값은 -0.5~-1.5MPa 범위 내에서 변화를 보이고 있었다. 전광처리구(A)의 $\psi_{\pi 0}$ 값은 인공피음처리 1차 연도 측정에서 6월, 7월, 9월에 각각 -1.04~-1.27MPa, -1.03~-1.48MPa, -0.94~-1.44MPa, 2차 연도 측정에서는 -0.90~-1.37MPa, -1.05~-1.79MPa, -0.99~-1.30MPa의 범위에서 수종이나 계절에 따라 변이를 보이고 있었다. 전광처리구에서 이식당년인 1차 연도 측정시, 자작나무와 박달나무가 6월에 -1.18~-1.27MPa, 느티나무와 고로쇠나무가 7월에 -1.35~-1.48MPa로 다른 계절에 비해 낮은 측정치를 보이는데 반해 산벚나무는 9월에 -1.44MPa의 낮은 값을 나타냈다. 그러나 이식 다음해인 2차 연도 측정에서는 전체 수종 다같이 7월에 -1.05~-1.79MPa의 측정치를 보이면서 6월이나 9월보다 낮은 값을 보이고 있었다. 이는 수종별 생리적 특성의 차이와 함께 이식에 따른 생리적인 교란을 회복하는데 수종별로 차이를 보이기 때문으로 판단된다. 인공피음 처리 수준 별로는 1, 2차 연도를 포함하여 전광 처리구(A)에서 자작나무 -0.98~-1.27MPa, 박달나무 -0.90~-1.30MPa, 느티나무 -1.04~-1.35MPa,

고로쇠나무 -1.14~-1.79MPa, 산벚나무 -0.98~-1.44MPa로 강피음 처리구인 D, E처리구의 -0.58~-1.23MPa보다 약 0.3~0.5MPa씩 더 낮은 값을 유지하면서 피음처리가 강해질수록 full turgor에서의 osmotic potential은 높아지는 경향을 보이고 있었다. 박달나무의 경우는 2차 연도에 최강피음 처리구(E)에서 광량부족에 의한 수목의 생리 활동 위축으로 고사되어 측정을 할 수 없었다.

Figure 3에서는 초기위조점에서 측정된 수분 potential($\psi_{\pi p}$)의 변화를 보여주고 있다. $\psi_{\pi p}$ 에 대한 생육시기별 변화에서도 1차 연도 측정 시에 전광 처리구(A)의 값은 6월, 7월, 9월에 각각 -1.64~-2.11MPa, -1.67~-2.15MPa, -1.47~-2.11MPa로 2차 연도 측정치인 -1.45~-2.04MPa, -1.30~-2.00MPa, -1.28~-2.33MPa보다 다소 낮은 값을 보일 경우가 많지만 수종이나 계절에 따라 그와 같은 경향이 일정하지는 않았다. 전광조건에서의 $\psi_{\pi p}$ 값은 6월이나 9월에 비해 7월에 다소 낮은 경향을 보일 때가 많지만 수종에 따라서는 그 반대의 경향을 보이는 경우도 있어 일정하지는 않았다. Full turgor에서의 수분potential과 마찬가지로 turgor loss point에서의 수분potential 또한 피음처리를 강하게 할수록 높아지는 경향을 보이고 있는데 전광처리구(A)와 강피음처리구(E) 간의 $\psi_{\pi p}$ 값 차이는 수종과 측정시기에 따라 상당한 차이를 나타내고 있다. 예를 들어 자작나무의 경우에는 처리 2년 차 7월의 경우에 처리간에 약 0.2~0.3MPa의 차이를 보이는 반면에 처리 1년 차에는 약 0.5~0.8MPa의 차이를 보이고 있으며 고로쇠나무는 처리 1년 차 7월에 약 1MPa의 커다란 차이를 나타내고 있었다. 전체적으로 판단할 때 피음처리에 따른 수분potential의 차이는 $\psi_{\pi 0}$ 값에서보다는 $\psi_{\pi p}$ 값에서 다소 더 크게 벌어지는 것으로 보이지만 수종이나 계절 등에 따른 변화 또한 $\psi_{\pi p}$ 값에서 더 심한 것으로 보여 일정하게 그 경향을 설명하기는 쉽지 않다. 그러나 피음 하에서 자라는 묘목이 보다 양호한 수분환경에 적응 하면서 수분stress 또한 작게 받는 현상은 전체 조사 대상 수종에서 분명하게 인정될 수 있다.

Figure 4에서는 피음처리 연도 및 계절 그리고 피음처리 수준별로 초기위조점에서의 상대수분함량(RWCp)을 비교하였다. 생육시기별 RWCp의 값은 전광조건에서 1차 연도 6월, 7월, 9월에 각각 81~88%, 71~86%, 75~84%, 2차 연도에는 82~87%, 72~84%, 76~86%의 범위 내에서 수

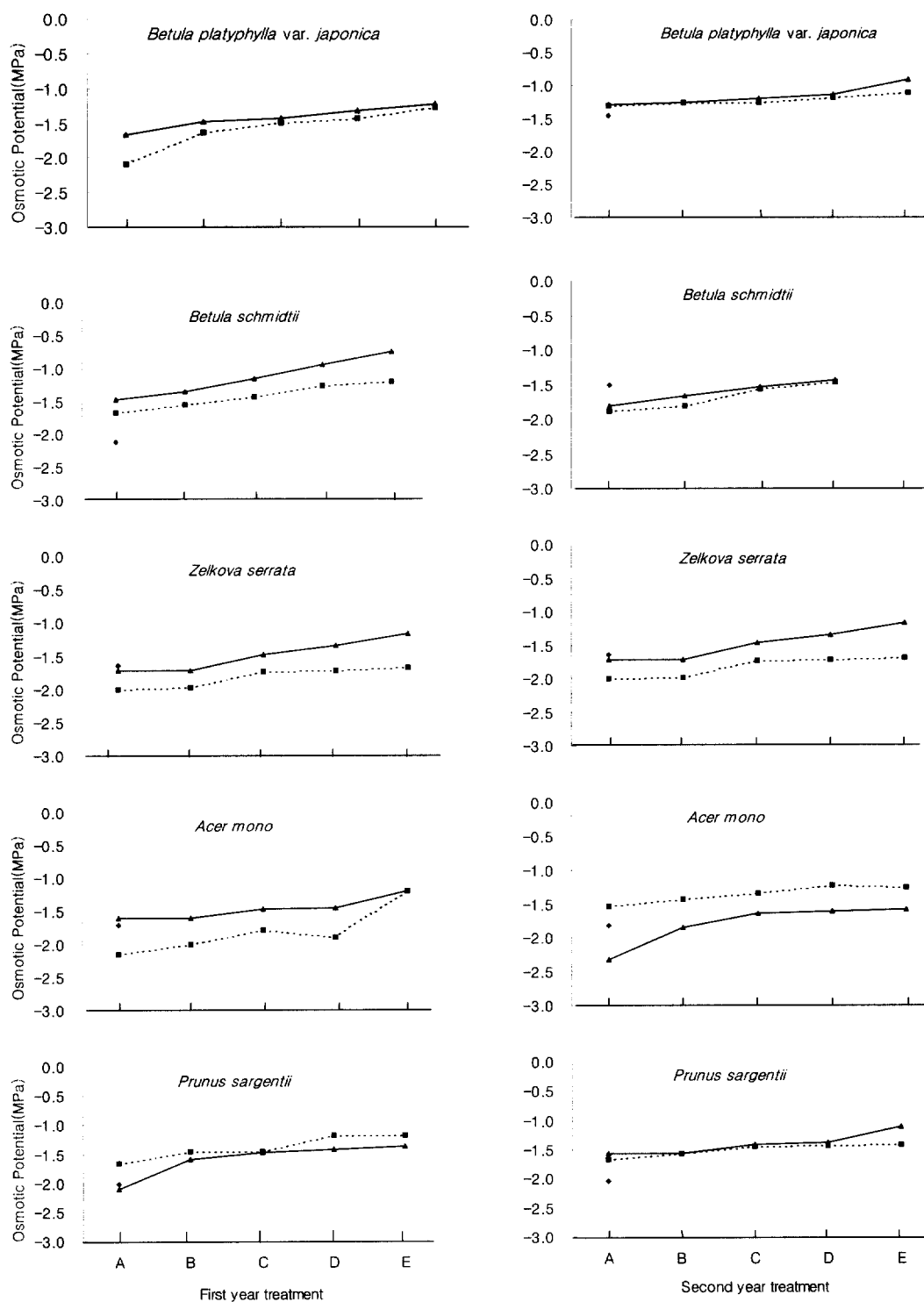


Figure 3. The changes of osmotic potentials at turgor loss point ($\psi_{\pi p}$) in several deciduous hardwood species subjected to artificial shading treatments.

◆ : June, -■- : July, -▲- : Sept. Light transmittances; A : 100%, B : 38~62%, C : 22~28%, D : 7~20%, E : 2~6%

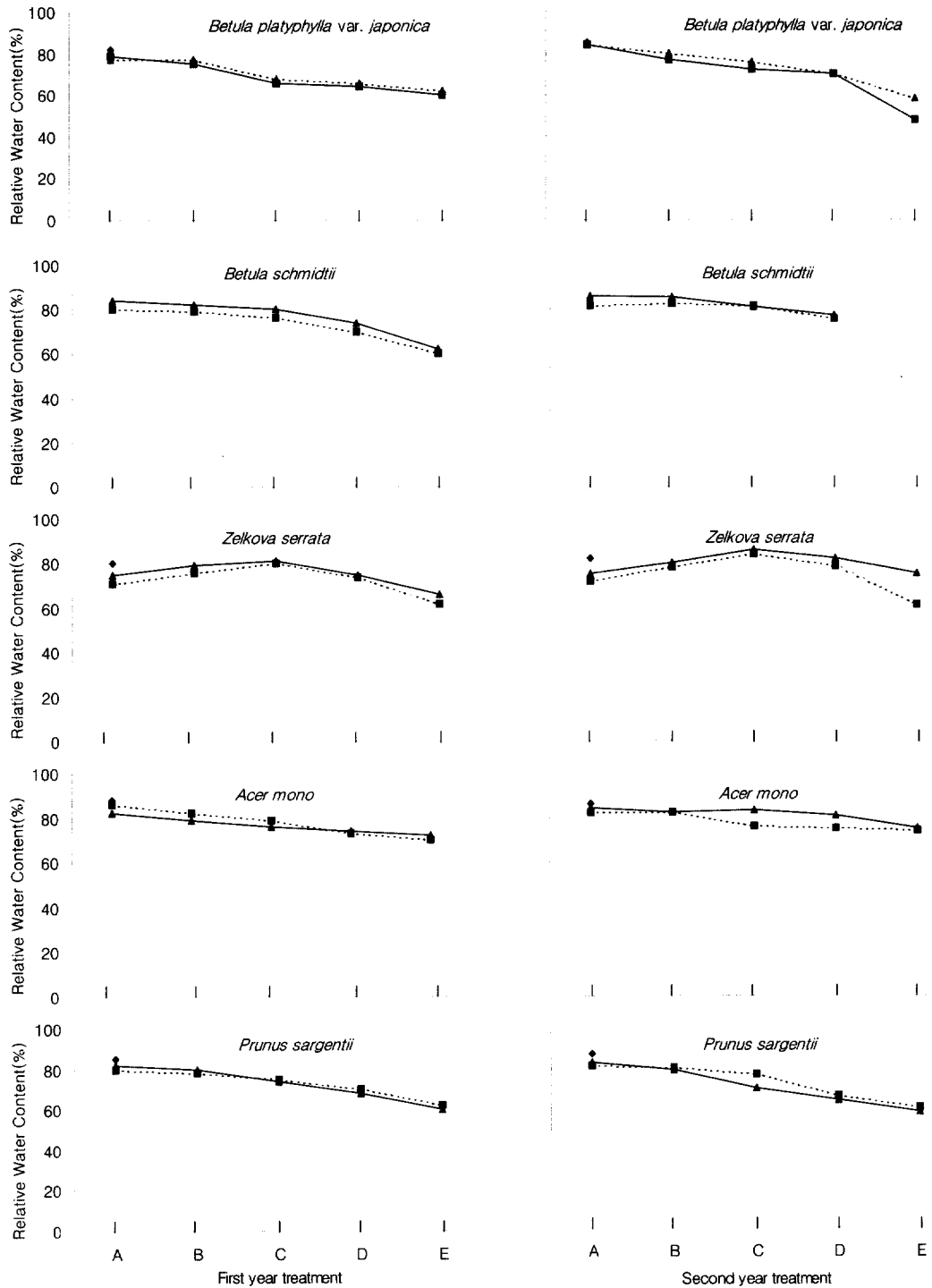


Figure 4. The changes of relative water content at turgor loss point(RWCp) in several deciduous hardwood species subjected to artificial shading treatments.

◆: June, - - ■ - - : July, -▲- : Sept. Light transmittances; A: 100%, B: 38~62%, C: 22~28%, D: 7~20%, E: 2~6%

중별로 차이를 보였지만 1차 연도와 2차 연도의 RWCp값은 전체적으로 비슷한 범위 내에서 일부 수종을 제외하고 약간 증가하는 경향을 보였다. 전체적으로 고로쇠나무, 산벚나무가 자작나무, 박달나무, 느티나무에 비해 다소 높은 RWCp 값을 보였다. 계절에 따른 변화를 보면 대부분의 수종이나 피음처리 수준에서 생육이 왕성한 6월에 RWCp값이 높았다가 7월에 낮아지고 9월에 다시 높아지는 경향을 보였다. 인공피음 처리수준에 따른 RWCp의 측정치 차이를 보면 대부분의 수종이 전광 처리구(A)가 71~88%, 중간피음 처리구(C) 66~86%, 최강피음 처리구(E)는 48~77%로 느티나무의 일부 측정치를 제외하고는 대부분 피음처리 수준이 강할수록 초기위조점에서의 상대수분함량은 감소하는 변화를 나타냈다. 느티나무에서는 피음 강도에 따라 전광처리구(A)에서 보통 피음처리구(C)까지 RWCp값이 올라가다 강피음 처리구인 D, E처리구에서는 떨어지는 경향을 보였는데 이는 RWCp값에 미치는 광환경의 영향이 수종에 따라 다르기 때문인 것으로 사료되며 이에 대해서는 특히 세포학적인 측면에서 별도로 세부적인 분석이 요구된다.

考察 및 結論

Pressure-volume curve analysis를 통해 얻어지는 수분특성의 모수들은 대체로 drought tolerance 형태의 내건성 진단에 관여되는 정보를 제공해 줄 수 있으며 이들 모수들은 수종, 생육시기, 생육에 영향을 주는 각종 환경 요인 등에 따라 각기 다양하게 변화를 보일 수 있다(권기원과 이정호, 1994; Kwon and Pallardy, 1989; Monson and Smith, 1982; Parker 등, 1982; Parker and Pallardy, 1987).

피음처리가 강해질수록 full turgor에서의 osmotic potential이 높아지는 현상은 피음처리 수준이 강해짐에 따라 수목의 생리활동에 미치는 주변의 수분환경은 보다 유리한 상태로 변하고 엽세포 내에서의 수분stress도 상대적으로 감소되는데 따른 반응으로 볼 수 있다. 이와 같이 피음 하의 수분환경에서 내건성이 약해진 나무를 강한 광선에 노출시키면 수분stress에 따른 생리활동의 교란이 상대적으로 심해지면서 고사하거나 심한 생장저해 현상을 보일 수 있다. 이 같은 점은 임분 내 광환경의 급격한 변화를 초래하는 풀베기작업이나 제벌 또는 간벌 등의 산림무육작업에서 관심을 가져

야 할 사항이다.

초기위조점에서의 수분potential은 그 나무가 나타낼 수 있는 진성내건성의 한계를 제시하는 기준이 될 수 있으며 이 같은 관점에서 볼 때 피음 하에서 자라는 나무들의 내건성은 전광조건에서 자라는 나무들의 내건성에 비교하여 상대적으로 불리한 상태라고 할 수 있으며 임분의 무육관리 과정에서 이와 같은 임분 내 광선과 수분의 상호관계와 나무들의 내건성과 내음성 등은 주의 깊게 다루어질 필요가 있는 사항이다.

$\psi_{\pi p}$ 값은 엽세포의 elasticity와 이에 밀접한 관련을 지닌 초기위조점에서의 상대수분함량에 의해 크게 영향을 받을 수 있다. 일반적으로 식물은 조직내 세포의 elasticity가 떨어지면서 RWCp는 줄어들고 $\psi_{\pi p}$ 는 낮아져 식물이 생장하는 지역의 생육환경 및 수분stress에 따른 위조에 적응하려는 기작을 보인다(Bahari 등, 1985; Kwon and Pallardy, 1989; Morgan, 1984; Parker and Pallardy, 1987; Parker 등, 1982). 이와 같이 내건성과 밀접한 관련이 있는 $\psi_{\pi o}$, $\psi_{\pi p}$ 와 RWCp 등의 계절적인 변화와 함께 이들의 변화기작을 설명하는 여러 가지 연구결과가 보고되고 있지만 삼투압 조절기능과 관련된 전해질의 축적, symplasmic water의 양, 세포막의 탄성 등에 대해서는 아직까지도 충분히 설명되지 않고 있다(한상섭, 1991; 한상섭과 김광륜, 1980; Calkin and Percy, 1984; Cheung 등, 1975; Kramer, 1983; Kwon and Pallardy, 1989; Monson and Smith, 1982; 矢幡久, 1978; 丸山溫와 森川靖, 1983). 이는 수분특성의 변화에 미치는 요인이 수분stress 그 자체 이외에도 식물체의 세포나 조직이 지니고 있는 고유 특성, 광선을 포함한 각종 생태환경 조건 등 대단히 다양한 인자에 의해서 영향을 받을 수 있기 때문이다.

본 연구에서는 인공피음처리를 실시한 활엽수 5 수종을 대상으로 P-V곡선법을 이용하여 세포학적인 측면에서의 수분 특성을 분석한 결과, 각 조사 대상 수종은 수종에 따라 상이한 경향을 보일 때가 많아 위에 언급된 여러 사람들의 연구결과와 부분적으로 유사한 경향을 보이기도 하였지만 정확히 일치하는 일정한 경향을 찾을 수는 없었다. 전체적으로 종합할 때, 세포 내 수분을 최대로 함유했을 때와 초기위조점에서의 osmotic potential인 $\psi_{\pi o}$ 와 $\psi_{\pi p}$ 의 계절에 따른 변화에서는 전반적으로 생리적인 활동이 활발하고 온도에 따른 stress가 강한 7월의 측정치가 6월이나 9월에 비해

낮은 값을 보일 때가 많았다(Calkin and Pearcy, 1984; Kwon and Pallardy, 1989).

인공피음 처리수준 별로는 피음의 강도가 강할 수록 ψ_{π_o} 와 ψ_{π_p} 의 값은 증가하는 경향이 뚜렷한 반면에 초기위조점에서의 상대수분함량(RWCp)은 감소하고 있었다. 이와 같이 인위적인 피음처리를 통해 광환경이 변화하면 잎이나 각종 엽세포 특히 세포막이나 원형질막 등의 생성, 발달, 성숙, 노화 등 세포학적인 측면에서의 변화를 유도하고 생리적인 측면에서도 광합성이나 증산작용 등에 영향을 미치면서 세포 내 전해질의 농도나 액포의 발달 등에도 상당한 영향을 미칠 수 있다. 특히 광환경의 변화에 따라 서로 다른 상태를 보이는 세포막의 elasticity 및 세포내 삼투압에 영향을 미칠 수 있는 전해질의 농도 등은 엽세포의 osmotic potential이나 세포 내의 상대수분함량에 변화를 유도하여 이들 묘목의 수분특성이나 내건성 그리고 광합성이나 내음성에도 변화를 초래할 수 있다 (Bahari 등, 1985; Berkowitz and Gibbs, 1983; Kramer, 1983).

본 연구에서는 인위적인 피음처리를 통해 full turgor 또는 turgor loss point에서 osmotic potential이 변화하고 상대수분함량(RWCp) 또한 영향을 받는 모습을 전체 조사대상 수종에서 관찰할 수 있었으며 대부분의 수종에서 그와 같은 경향이 비슷한 방향으로 전개되는 현상을 확인할 수 있었다. 그러나 본 연구결과를 만을 가지고 일반적으로 분류되고 있는 이들 수종의 내음성이나 내건성 정도의 차이를 명확하게 구명할 수는 없는데 이는 앞에서 언급한 바와 같이 수분특성에 미치는 다양한 인자들의 영향과 함께 이들 시험 대상 수종이 어린 유묘로 양수와 음수를 불문하고 본질적으로 생리적인 측면에서 비교적 내음성이 강한 반면에 내건성은 다소 약한 상태를 지니고 있어 제한된 조건하에서만 설명이 될 수밖에 없기 때문이다. 이 때문에 이들의 내음성과 내건성을 보다 정확하게 분석하기 위해서는 다양한 영급을 지닌 나무를 대상으로 각종 환경조건을 달리하면서 장기간의 처리와 분석을 계속하는 시험을 실시하고 세포학적인 측면의 관찰이나 생리, 생화학적인 분석을 함께 병행하여 실시할 필요가 있다.

引用 文 獻

1. 권기원·이정호, 1994. 수분 및 양료처리에

다른 참나무류와 물푸레나무의 생장 및 생리 반응. 한국임학회지 83(2) : 164-175.
 2. 권기원·최정호·정진철, 2000. 주요 경제수종의 내음성 및 광선요구도와 수분특성에 관한 연구(II). -인공피음이 활엽수 4종의 수분포텐셜 및 기공증산저항에 미치는 영향-. 한국임학회지 89(2) : 198-207.
 3. 한상섭·김광륜, 1980. 수목의 수분특성에 관한 생리·생태학적 해석(I). 한국임학회지 50 : 25-28.
 4. 한상섭, 1991. 수목의 수분특성에 관한 생리·생리생태학적 해석(IV). -P-V곡선법에 의한 활엽수 20종의 내건성 진단 -. 한국임학회지 80(2) : 210-219.
 5. 한상섭·심주석, 1982. P-V곡선법에 의한 잣나무엽의 수분 특성에 관한 연구. 한국생태학회지 15(1) : 47-58.
 6. 矢幡久, 1978. スギ在來品種の水分特性(I). -プレツシヤ-チャンバーによる葉の水分特性の測定法の検討-. 日林九支論 31 : 115-116.
 7. 丸山温, 森川靖, 1983. 葉の水分特性の檢定. -P-V 曲線法-. 日本林學會誌 65 : 23-28.
 8. Bahari, Z. A., S. G. Pallardy and W. C. Parker, 1985. Photosynthesis, water relations and drought adaptation in six woody species of oak-hickory forests in central Missouri. Forest Science 31 : 557-569.
 9. Berkowitz, G. A. and M. Gibbs, 1983. Reduced osmotic potential inhibition of photosynthesis. Plant Physiology 72 : 1100-1109.
 10. Calkin, H. W. and R. W. Pearcy, 1984. Seasonal progression of tissue and cell water relations parameters in evergreen and deciduous perennials. Plant and Cell Environment 7 : 347-352.
 11. 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. Canadian Journal of Botany 53 : 1342-1346.
 12. Doi, K., Y. Morikawa and T. M. Hinckley, 1986. Seasonal trends of several water relation parameters in *Cryptomeria japonica* seedlings. Canadian Journal of Forest Research 16 : 74-77.
 13. Kikuta, S. B., E. Kyriakopoulos and H.

- Richter, 1985. Leaf hygrometer *v.* pressure chamber: A comparison of pressure-volume curve data obtained on single leaves by alternating measurements. *Plant and Cell Environment* 8: 363-367.
14. Kramer, P. J. 1983. *Water Relations of Plants*. Acad. Press, N.Y., 489pp.
 15. Hinckley T. M., M. O. Schroeder, J. E. Roberts and D. N. Bruckerhoff. 1975. Effect of several environmental variables and xylem pressure potential on leaf surface resistance in white oak. *Forest Science* 21: 201-211.
 16. Hiroshi N. and J. S. Boyer. 1987. Origin of growth-induced water potential. *Plant Physiology* 83: 596-601.
 17. Kwon, K. W. and S. G. Pallardy. 1989. Temporal changes in tissue water relations of seedlings of *Quercus acutissima*, *Q. alba*, and *Q. stellata* subjected to chronic water stress. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 622-626.
 18. Monson, R. K. and S. D. Smith. 1982. Seasonal water potential components of Sonoran Desert plants. *Ecology* 63: 113-123.
 19. Morgan, J. M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 35: 299-319.
 20. Parker W. C. and S. G. Pallardy. 1987. The influence of resaturation method and tissue type on pressure-volume analysis of *Quercus alba* L. seedlings. *Journal of Experimental Botany* 38(188): 535-549.
 21. Parker, W. C., S. G. Pallardy, T. M. Hinckley and R. O. Teskey. 1982. Seasonal changes in tissue water relations of three woody species of the *Quercus-Carya* forest type. *Ecology* 63: 1259-1267.
 22. Richter, H. 1978. A diagram for the description of water relations of plant cells and organs. *Journal of Experimental Botany* 29: 1197-1203.
 23. Roberts, S. W., B. R. Strain and K. R. Knoerr. 1980. Seasonal patterns of leaf water relations in four co-occurring forest tree species. -parameters from pressure-volume curves-. *Oecologia* 46: 330-337.
 24. Scholander, P. F., H. T. Hammel, E. A. Hemmingsen and E. D. Bradstreet. 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proceedings of National Academy Science, U.S.A.* 52: 119-125.
 25. 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. *Journal of Experimental Botany* 23: 267-282.
 26. Tyree, M. T., Y. N. S. Cheung, M. E. MacGregor and A. J. B. Talbot. 1978. The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue-water relations of *Acer*, *Populus*, *Tsuga*, and *Picea*. *Canadian Journal of Botany* 56: 635-647.