

광, 온도, 수분 변화에 따른 음나무 잎의 생리반응(Ⅱ)

- 광도변화에 따른 기공증산, 수분이용효율, 수증기압결핍 -

한상섭¹⁾ · 전두식²⁾ · 심주석³⁾

Effects of Light, Temperature, Water Changes on Physiological Responses of *Kalopanax pictus* Leaves(Ⅱ)

- Characteristics of Stomatal Transpiration, Water Efficiency, Vapor Pressure Deficit of Leaves by the Light Intensity -

Sang-Sup Han¹⁾, Doo-Sik Jeon²⁾ and Joo-Suk Sim³⁾

요 약

1. 상엽의 기공증산속도는 광도가 증가함에 따라 계속적인 증가를 나타냈지만, 중엽과 하엽은 광도 약 $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이상에서 기공증산의 포화가 나타났다. 포화광도($1,200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)에서 기공증산은 상엽($1.29 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 중엽($0.56 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 하엽($0.31 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 순이었다.
2. 잎의 수분이용효율은 광도 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 까지 빠르게 증가하다가 그 이상의 광도에서는 감소한 반면, 중엽과 하엽은 광도 $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 까지는 증가하였지만 그 이상의 광도에서는 증가를 보이지 않았다.
3. 잎의 광도증가에 따른 수증기압결핍은 직선적으로 감소하는 경향을 나타냈다.

ABSTRACT

This research was carried out to elucidate the characteristics of stomatal transpiration, water efficiency, vapor pressure deficit of leaves by the light intensity *Kalopanax pictus* leaves. The results obtained are summarized as follows:

1. In the upper leaves of *Kalopanax pictus* seedlings, the stomatal transpiration rate increased continuously with increasing light intensity, but in the middle and lower leaves, it was saturated at $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. At the light saturated point, the stomatal transpiration rate was in the following order: the upper ($1.29 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > middle ($0.56 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > lower leaves ($0.31 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

1) 강원대학교 산림과학대학 산림자원학부: Division of Forest Resources, College of Forest Sciences, Kangwon National University, Chunchon 200-701, Korea

2) 강원도산림개발연구원: Forest Research Institute of Gangwon Province, Chunchon 200-140, Korea

3) 강원도 자연연구공원: Research Institute of Gangwon Province Natural Park, Chunchon 200-700

2. In the upper leaves, water use efficiency rapidly increased to $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and then decreased. In the middle and lower leaves, it increased to $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and then showed a constant values.
3. The vapor pressure deficit (VPD) in according to leaf positions was linearly decreased with increasing photosynthetic photon flux density (PPFD).

서론

음나무는 산림청 주요조림수종중 용재수종, 특용수종, 내음수종으로 선정될 만큼 중요한 자원식물로서, 목재는 최고급 용재로서 건축, 무늬단판, 기구, 차량, 가구, 칠기, 조각 등으로 매우 다양하게 이용되고, 어린순(일명, 개두릅)은 기호성 높은 산채로 가지와 껍질은 한약재로 이용된다. 또한, 칼로톡신(Kalotoxin), 칼로사포닌(Kalosaponin) 등의 약리효과 성분이 함유(Kim 등, 1988; 김 등, 1998; 이철호, 2000; 이철호 등, 2000a) 되어 있어 약용식물로서도 각광 받고 있다. 이러한 관계로 음나무의 조성은 확대 되어야 하지만 아직 적지환경 판별에 대한 생리특성에 관한 연구는 미흡한 실정이다.

식물의 적지환경 진단에 가장 많이 사용되는 방법인 광, 온도, 수분 등의 환경인자 변화가 광합성, 증산, 기공전도도에 미치는 영향을 상세히 구명한다는 것은 그 수종의 생리적 특성을 진단할 수 있는 가장 좋은 방법이라 할 수 있다(Larcher, 1995).

따라서, 본 연구에서는 음나무의 생리특성에 대한 일련의 연구로서 포트에 재배된 4년생 음나무

묘목을 사용하여 광도변화에 따른 잎의 순광합성 속도방법을 이용하여 증산속도, 수분이용효율, 수증기압부족 등의 특성을 측정 고찰 하였다.

재료 및 방법

1. 식물재료

이 연구에 사용된 음나무 시료는 강원도 춘천시 신북읍 발산리 강원도산림개발연구원 시험포지에 식재되어 있는 4년생 묘목을 2002년 4월초에 공시배양토 피트모스, 버미큐라이트 그리고 펄라이트 각각 50% : 40% : 10%의 비율로 혼합한 단면적 200 cm^2 , 높이 25 cm의 원형포트에 식재한 후 포트당 유기질비료 300g을 시비하여 강원도 춘천시 사농동 시험포지내 자연조건하에서 생육시킨 포트묘를 대상으로 하였다. 건조에 대한 피해를 막기위하여 2일에 한번씩 포트묘에 충분히 관수를 실시하였다.

이 연구에 사용된 포트묘의 평균 수고와 근원직경은 각각 1.25m와 19.1mm이었고, 산지에 성장하고 있는 음나무의 수고는 2.07m, 그리고 근원직경은 34.1mm이었다(Table 1).

Table 1. Description of studied *Kalopanax pictus* seedlings. Data indicate mean values (n=5), and RCD: Root collar diameter

Species	Classification	Height (m)	RCD (mm)	Age (year)	No. of tree/ha
<i>Kalopanax pictus</i>	potted seedlings	1.25	19.1	4	-
	afforest seedlings	2.07	34.1	6	5,000

2. 광도별 생리특성 측정

포트묘로 생육시킨 음나무 잎에 대한 기공증산 속도(stomatal transpiration rate: E), 그리고 대기와 잎사이의 증기압결핍(vapour pressure deficit: VPD) 등에 대한 측정은 실험실내에서 개방형-휴대용 적외선 가스교환측정기(Leaf chamber analyzer: Type LCA4, Analytical Development Corporatin ADC, Hoddesdon, Herts, 영국)를 사용하여 6.25 cm^2 넓은 잎챔버(PLC4(B))속에서 측정하였다. 측정당시 필요한 광도 및 잎 온도 조절은 미기후조절장치(Leaf Microclimate Control System: Analytical Development Corporatin ADC, Hoddesdon, Herts, 영국)를 사용하였다.

측정방법은 4 m의 높이의 공기 유입안테나를 사용하여 대기로부터 CO_2 를 직접 공급받았으며, 공급받은 CO_2 농도가 대기의 CO_2 농도와 비슷해지면(약 1분 후) 잎챔버로 잎을 찢은 다음 약 1~2분 후 CO_2 농도의 변화가 안정될 때 측정을 완료하였다. 측정은 5개체를 선발한 후 각 개체별 5 ~ 10개의 착생잎에 대하여 실시하였다.

광도별 생리특성 측정은 포트묘의 착엽 위치별(상엽: 정단엽, 중엽: 정단으로부터 50cm, 하엽: 지표면으로부터 15cm)로 고정 잎온도 $25^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$ 에서 측정하였으며, 광도측정은 잎챔버 뒷면에 설치된 quantum 센서로 측정하였으며, 실제 잎표면에 도달한 광도는 윈도우 투과상수(0.93)를 곱함으로써 결정되었다. 측정 광도역은 최초 광도 $0 \sim 1,200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 까지였다.

상대습도별 생리특성 측정은 황산제2철 7수화물($\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$)의 시약을 습도조절용 컬럼에 넣은 다음 25~70%까지 상대습도를 조절하면서 측정하였다.

3. 데이터 분석

단위 잎표면적당 순광합성속도, 기공증산속도, 엽육세포간극의 CO_2 농도는 Caemmerer & Farquhar(1981)의 식에 의해 계산되었으며, 그리고 대기와 잎 사이에 증기압결핍(vapour pressure

deficit: VPD)은 Landsberg(1986)의 식에 의해 계산되었다. 또한 수분이용효율의 계산은 순광합성속도를 증산속도로 나눈 값, 즉 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$ 로 그리고 대기 속의 CO_2 농도(air CO_2 concentration: C_a)에 대한 엽육세포간극의 CO_2 농도(intercellular CO_2 concentration: C_i)의 비율은 $C_i C_a^{-1}$ 로 각각 계산되었다. 광-광합성 곡선은 아래의 Kume & Ino(1993)식에 의해 작성하였다.

$$A = A_{max} \left[1 - \exp\left(-\frac{\theta P}{A_{max}}\right) \right] - R$$

θ : 광양자 이용효율, P : 광도,

A_{max} : 최대광합성속도, R : 호흡속도

결과 및 고찰

1. 기공증산

음나무 상엽, 중엽과 하엽의 광도증가에 따른 기공증산 반응을 Fig. 1에 나타냈다. 상엽의 기공증산속도는 광도 $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 까지는 빠르게 증가하였으며, 광도 $100 \sim 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 사이에서는 완만한 증가를 보인 후 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이후 부터는 다시 빠르게 증가하였다. 중엽과 하엽의 기공증산속도는 광도 $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 까지는 빠르게 증가했지만, 그 이상의 광도에서는 더 이상의 뚜렷한 기공증산속도의 증가는 보이지 않았다. 광도 $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 에서 측정된 기공증산속도는 상엽 $1.29 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 중엽 $0.56 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 하엽 $0.31 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 이었으며, 중엽과 하엽은 상엽 기공증산속도의 각각 43.4%, 24%의 비율을 나타냈다.

현재연구에서 측정된 음나무 상엽의 기공증산속도는 정성호(2002)이 보고한 낙엽성 참나무 5수종의 기공증산속도 보다 매우 낮은 값이었고, 또한 한상섭 등(2000)이 자연환경조건에서 7월 말에 측정된 참나무 맹아목의 기공증산속도 보다 낮은 값이었다.

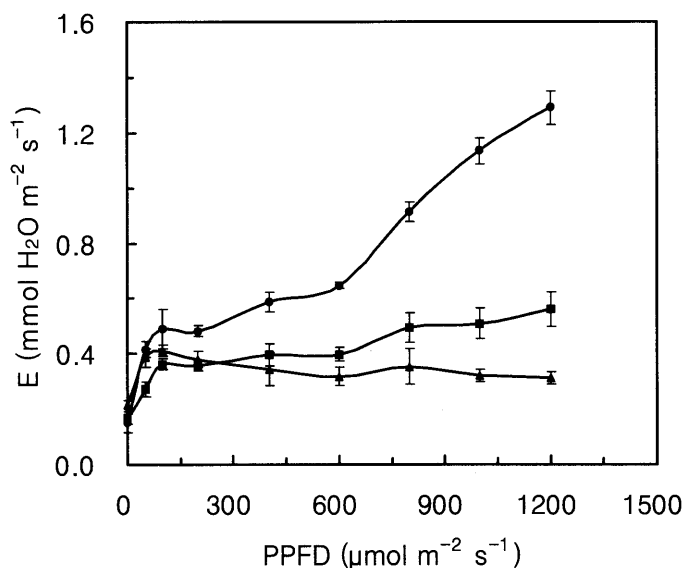


Fig. 1. Effects of photosynthetic photon flux density (PPFD) on stomatal transpiration rates (E) in according to leaf positions of *Kalopanax pictus* seedlings at 25°C leaf temperature (●: Upper leaf; ■: Middle leaf; ▲: Lower leaf). (I: Standard error; n=5)

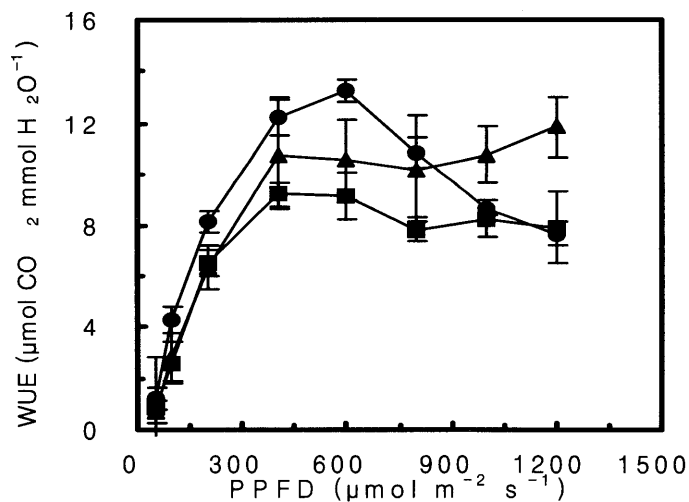


Fig. 2. Effects of photosynthetic photon flux density (PPFD) on water use efficiency (WUE) in according to leaf positions of *Kalopanax pictus* seedlings at 25°C leaf temperature (●: Upper leaf; ■: Middle leaf; ▲: Lower leaf). (I: Standard error; n=5)

2. 수분이용효율

일반적으로 식물은 기공을 통해 CO₂ 흡수와 H₂O 방출이 동시에 일어나며, 이때 식물자체는 CO₂를 더 많이 흡수하려고 하고 H₂O를 더 적게 소비하려고 한다. 이러한 의미에서 최적 기공메카니즘은 증산속도를 최소화하는 반면에 광합성속도는 최대화하려고 하는 것으로 식물이 수분이용효율을 최대화하려고 하는 것이다. 여기서 식물의 수분이용효율(water use efficiency; WUE)이란 단위 엽면적(m²) 당 수분소비량에 대한 CO₂ 흡수량의 비율을 뜻한다.

일반적으로 잎의 수분이용효율의 크기는 순광합성속도의 크기에 정비례 한다(Kozlowski and Pallardy, 1997). 음나무 묘목의 수분이용효율은 광도가 증가함에 따라 지수함수적으로 빠르게 증가했다(Fig. 2). 음나무 상엽은 광도 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 까지 빠르게 증가하다가, 그 이상의 광도에서는 감소하였다. 이에 비해 중엽과 하엽의 수분이용효율은 광도 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 까지 빠르게 증가하였지만 그 이상의 광도에서는 거의 일정한 값을 보였다. 상엽의 광도 600 $\mu\text{mol m}^{-2}$

s⁻¹이상에서 보인 수분이용효율 감소는 높은 광도 하에서 순광합성속도보다 더 빠른 기공증산의 증가로 인한 결과로 결국 상엽의 경우에는 중엽과 하엽에 비하여 높은 순광합성속도를 유지하는 대신 더 많은 수분을 소비한다는 것을 알 수 있었다. 광도 1,200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 음나무의 상엽과 중엽의 수분이용효율은 서로 비슷하였지만, 하엽의 수분이용효율은 더 높은 값을 보였다 (12.9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$).

3. 수증기압결핍

식물의 기공(stomata)은 육상식물의 광합성, 증산, 기공전도도 등과 같은 생리활동을 제어하는 중요한 생리적 메커니즘이다. 식물의 기공단힘은 낮은 토양수분함량에 의해 일어난다고 한다(Hinckley & Braatne, 1994; Larcher, 1995; Kozlowski & Pallardy, 1997, 심주석 등, 2001). 토양수분함량의 감소는 높은 수증기압결핍(VPD)으로 나타나서, 결국은 기공닫음을 초래하여 식물의 생리활동을 저해한다(한상섭 등, 2000, 심주석 등 2001). 한편, 수증기압결핍

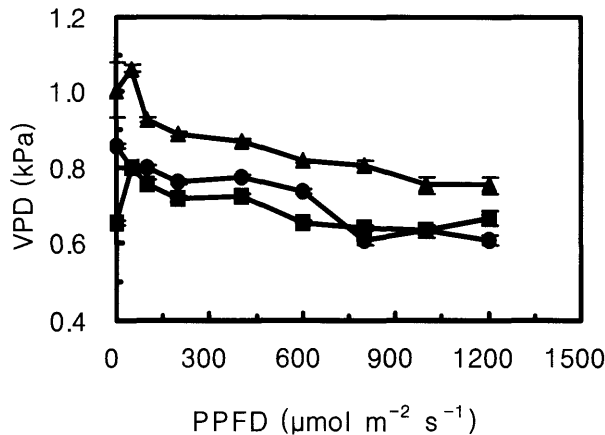


Fig. 3. Effects of photosynthetic photon flux density (PPFD) on vapor pressure deficit (VPD) in according to leaf positions of *Kalopanax pictus* seedlings at 25°C leaf temperature (●: Upper leaf; ■: Middle leaf; ▲: Lower leaf). I: Standard error; n=5)

(VPD)에 대한 식물의 기공반응은 종, 유전형, 생리적 조건, 잎의 발달단계에 따라 다양하게 나타난다고 한다(Johnson & Ferrell, 1983; Sandford & Jarvis, 1986, 심 등 2001).

이 연구에서 측정된 증엽과 하엽의 수증기압결핍(VPD)은 광도가 증가함에 따라 광도 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 까지는 빠른 증가를 나타냈지만, 그 이상의 광도가 증가함에 따라 점차적으로 감소했으며, 상엽의 순광합성속도 광포화점인 약 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 을 기준으로 하여 비교적 안정된 값을 보였다(Fig. 3). 수증기압결핍(VPD)은 높은 광도 1,200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 하엽, 증엽, 상엽 순으로 순광합성속도 크기의 역순으로 나타났다.

인용문헌

1. 심주석, 한상섭, 정성호. 2001. 수증기압결핍이 참나무류 묘목의 광합성, 증산, 기공전도도에 미치는 영향. 강원대학교 학술림연구지 21: 1-8.
2. 정성호. 2002. 낙엽성 참나무류의 광합성, 기공증산, 기공전도도 특성에 관한 연구. 강원대학교 대학원 박사학위논문 100pp.
3. 한상섭, 심주석, 이수만 2000. 낙엽성 참나무 6종의 광합성, 증산, 기공 전도도 특성에 관한 연구. 강원대학교 학술림연구지 20: 1-11.
4. Hinckley, T.M. and Braatne, J.H. 1994. Stomata. In: Wilkinson, R.E (eds) Plant-Environment Interactions. Dekker, New York, pp323-355.
5. Johnson, J.D. and Ferrell, W.K. 1983. Stomatal response to vapour pressure deficit and the effect of water stress. Plant Cell Environ. 6: 451-456.
6. Kozlowski, T.T. and Pallardy. S.G. 1997. Physiology of Woody Plants. Academic Press, New York, pp411.
7. Larcher, W. 1995. Physiological Plant Ecology. Springer, Berlin, pp506.
8. Sandford, A.P. and Jarvis, P.G. 1986. Stomatal response to humidity in selected conifers. Tree Physiol. 2: 89-103.