

ORIGINAL ARTICLE

## 갯메꽃의 수분스트레스에 대한 물질분배 특성

박용목\*

청주대학교 이공대학 생명과학과

### Characteristic of Matter Allocation of *Calystegia soldanella* under Water Stress

Yong Mok Park\*

Department of Life Science College of Natural Science and Engineering Cheongju University, Chungju 360-764, Korea

#### Abstract

Dry matter allocation characteristics of *Calystegia soldanella*, grown in pots, was analysed to assess its plasticity in response to water-stressed conditions. As water was withheld leaf water potential between the two watering treatments was similar during the first 6 days, followed by a rapid decrease in water-stressed plants. The minimum leaf water potential was -1.50 MPa on day 15 and the maximum leaf water potential was about -0.5 MPa on day 0 in water-stressed plants. In well-watered plants leaf water potential was maintained almost consistently throughout the experiment. There was no significant difference in plant dry weight between the two watering treatments for 9 days after the start of experiment and that was remarkably increased thereafter, compared with that remained without any increase in water-stressed plants. In dry mass partitioning, however, the water-stressed plants showed a great plasticity, showing that there were 1.81, 1.35 and 0.81 times increase in root, stem and leaf, respectively. Dry mass partitioning in well-watered plants varied from 2% to 5%. The difference of dry mass partitioning between the two watering treatments was reflected in leaf mass per unit area (LMA) and root/shoot (R/S) ratio. LMA in water-stressed plants was lower than that in well-watered plants, while R/S ratio in water-stressed plants was higher in well-watered plants. This means that the water-stressed plants reduced its leaf area and increased dry mass partitioning into root and stem during the progress of soil drying.

These results indicate that *Calystegia soldanella* inhabiting in sand dune cope with water stress with high plasticity which can adjust its dry mass partitioning according to soil water conditions.

**Key words** : *Calystegia soldanella*, Dry mass partitioning, Leaf water potential, Sand dune, Water stress

#### 1. 서론

산림토양이나 농지토양에 비하여 보수력이 낮은 사구에 서식하는 식물들은 수분스트레스에 의한 영향을 받기 쉽다. 실제, 해안선에 가까운 전방사구에 분포

하는 식물들은 종종 수분스트레스를 받고 있으며, 이러한 수분스트레스에 대하여 사구식물들은 종 고유의 적응기작을 발달시키고 있다(Park, 2005, 1990).

식물은 광합성으로 고정하는 이산화탄소의 수습, 수백배에 이르는 물을 증산에 의해 대기 중으로 방출

Received 10 October, 2012; Revised 10 December, 2012;

Accepted 5 February, 2013

\*Corresponding author: Yong Mok Park, Department of Life Science College of Natural Science and Engineering Cheongju University, Cheongju 360-764, Korea  
Phone: +82-43229-8531  
E-mail: ecopark@cju.ac.kr

© The Korean Environmental Sciences Society. All rights reserved.

© This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

한다. 증산에 의한 수분방출은 잎의 함수량을 감소시켜 팽압과 삼투포텐셜을 저하시키고, 그 결과, 잎의 수분포텐셜 저하로 인하여 식물에 수분스트레스가 발생한다(Kramer, 1983). 수분스트레스에 의해 잎의 수분포텐셜이 저하하면, 식물의 생리적 작용에 다양한 영향을 미친다. 즉, 세포의 생장이 저하되고, 세포벽과 단백질 합성이 저하되며, 기공전도도가 감소할 뿐만 아니라 광합성 과정의 전자전달과 광인산화에도 영향을 미쳐 광합성을 감소시킨다(Hsiao, 1973; Ortis-Lopez 등, 1991). 광합성 능력이 저하하면, 식물의 물질생산력이 떨어져 번식성공률이 저하하게 되고, 그 결과, 다른 종이나 개체에 대한 경쟁력을 잃게 되므로 수분스트레스는 어떤 지역에서의 종의 생존과 분포를 결정짓는 중요한 환경요인으로 작용한다(Larcher, 1995; Van der Valk, 1974). 수분스트레스에 대한 종들의 다양한 반응의 결과는 어떤 서식지에서 종의 생존 차를 야기시켜 종 분포나 분포범위의 차이를 초래하는 중요한 생태적 현상으로 나타난다(Park, 1990; Tyndall 등, 1986).

수분스트레스에 대한 식물의 적응전략은 다양하게 나타나지만 두 가지 유형의 반응으로 나눌 수 있다. 하나는 건조탈출형(drought escape)으로, 이 범주에 속하는 식물들은 심한 수분스트레스가 시작되기 전에 그들의 생활사를 완성시킴으로써 수분스트레스를 피할 수 있다(Bazzaz, 1979; Heschel과 Riginos, 2005; Heschel 등, 2004; Wu 등, 2010). 또 다른 하나는 건조저항형(drought resistance)으로, 여기에는 건조회피형(drought avoidance)과 건조내성형(drought tolerance)이 이 범주에 속한다(Levitt, 1972). 건조회피형에 속하는 식물들은 수분스트레스 하에서 기공을 민감하게 닫거나, 잎의 면적을 감소시킴으로써 잎으로부터의 증산 감소를 유도하여 잎의 수분조건을 개선하는 식물들과 잎의 각도를 조절하여 잎으로의 열에너지 흡수를 감소시킴으로써, 엽온상승을 방지하고 증산을 감소시키는 식물들이다(Jones와 Corlett, 1992; Morgan, 1984; Zlatev, 2005). 반면, 건조내성형 식물은 잎에서의 삼투조절이나 세포벽의 탄성적 특성에 의존하여 적정 팽압을 유지하는 식물을 일컫는다(Ludlow, 1989; Munns, 1988; Save 등, 1993; Touchette, 2006; Touchette 등, 2007). 그러나 이들 범주 간에도 식물들

사이에 변동되는 부분이 잠재되어 있다. 즉, 표현형의 경우에도, 수분스트레스를 받지 않는 식물에 비하여 수분스트레스 하의 식물이 상대적으로 건조회피성을 강화시킨다든지 혹은 건조탈출성을 증가시키는 방향으로 조절을 행할 경우, 표현형의 변화를 초래할 수도 있다는 것이다. 그러므로 이들 전략 간에는 어떤 거래(trade-off)가 존재하는 것 같다(Caruso, 2006; Mal and Lovett-Doust, 2005).

최근 지구온난화와 기후변화에 의한 자연생태계 변화가 사회적 문제로 대두되고 있다. 그 중에서도 특히, 습지생태계나 사구생태계와 같이 기후변화에 취약한 생태계의 경우, 집중적인 연구를 통하여 종합보전대책을 수립할 필요가 있다. 특히, 사구는 낮은 토양 보수력과 빈영양, 그리고 강한 바람과 잦은 모래의 이동으로 환경변화가 빠르게 일어나는 곳이므로(Park, 1985), 사구식물의 적응형태와 기작에 관한 연구는 사막화를 방지할 수 있는 중요한 실마리를 제공해 줄 수 있을 것이다. 그러므로 사구식물에 관한 다양한 관점에서의 생태학적 연구가 절실히 요구되고 있다.

따라서 본 연구에서는 우리나라 해안사구의 전방 사구에 출현하여 집중적으로 분포하고 있는 갯메꽃을 재료로 수분스트레스의 진행에 따른 물질분배 특성을 연구함으로써 사구식물 보전을 위한 기초적 정보를 얻고자 한다.

## 2. 재료 및 방법

### 2.1. 실험재료

실험에 사용된 갯메꽃(*Calystegia soldanella* (L.) Roem. & Schultb) 종자는 2009년 9월 경상북도 영덕군 영덕읍 고래불 사구에서 채취하여 냉장 보관한 것을 사용하였다. 갯메꽃 종자는 종피에 발아저해물질이 존재하므로 빠른 발아를 위해서는 농황산 처리에 의한 종피의 발아저해물질 제거가 필요하다(Ko 등, 2004). 따라서 본 연구에서도 갯메꽃 종자를 30분간 농황산 처리한 후, 젖은 하천모래에 파종하여 25°C, 40  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 의 조건에서 발아시켜 재료로 이용하였다. 발아된 식물체는 플라스틱 화분(직경 10.2 cm, 높이 9.5 cm)에 이식하여 250  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  광조건(Light 14hr, Dark 10hr)의 식물생장실(25±2°C, 65±5%)에서 생장시켜 실험재료로 사용하였다. 이식 후

물은 3일에 1회씩 충분히 공급하였으며, 성장촉진을 위하여 실험시작 1주일 전까지 5회에 걸쳐 N, P, K가 6-8-5로 구성된 액비(에버그린, 2012)를 1,000배 희석하여 물 대신 공급하였다.

2.2. 수분스트레스 처리 및 생리적 특성 측정

잎의 면적이 약 6 cm<sup>2</sup> 전, 후인 잎이 4-5장 이상이 되고, 개체 당 잎이 10 여장에 달하였을 때 수분스트레스 처리를 실시하였다. 전체 76 개의 화분을 반으로 나누어 수분스트레스 처리구는 물공급을 중단하고, 나머지는 계속 물을 공급하여 대조구로 사용하였다. 식물체의 수분스트레스 정도와 생리적 반응을 파악하기 위하여 잎의 수분포텐셜을 측정하였다. 잎의 수분포텐셜은 압력통(Soil Moisture Corp., USA)을 이용하여 측정하였다. 각 측정은 임의의 개체를 이용하여 5-6회 반복하여 측정되었으며, 식물의 성장해석 및 물질분배 특성을 파악하기 위하여 잎의 수분 특성을 측정할 식물체를 잎, 줄기, 뿌리로 나누어 채취하였다. 채취된 잎은 자동엽면적계(AAM-8, Haysshi Denkoh, Japan)를 이용하여 엽면적을 측정한 후 80℃ 건조기에서 48시간 건조시킨 후 건조중량을 측정하였으며, 줄기와 뿌리도 잎과 같은 방법으로 건조시켜 성장해석에 사용하였다.

3. 결과 및 고찰

수분스트레스 처리 후 대조구의 수분포텐셜은 거의 -0.5 MPa의 수준을 유지하였다. 이에 반하여 처리

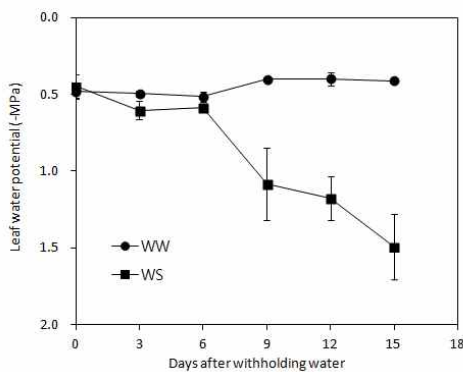
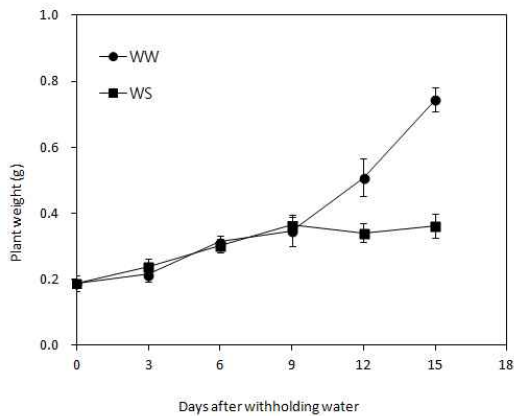


Fig. 1. Changes in leaf water potential of *C. soldanella* plants. Well-watered (WW) and water-stressed (WS) plants. Points are means with SE of 5 observations.

구에서는 처리 6일까지는 대조구와 유사한 값을 보였지만 이후에는 현저한 수분포텐셜 저하를 나타내어 처리 9일째에 -1.1 MPa를 나타내고, 처리 15일째는 -1.5 MPa까지 저하하였다(Fig. 1).

잎의 수분포텐셜 저하는 식물세포의 성장과 효소 활성을 감소시키고 기공을 닫게 하여 광합성 속도를 저하시킨다. 일반적으로 -1.0 MPa 이하의 수분포텐셜 저하에도 세포의 성장, 세포벽, 단백질 합성이 저하되고, 기공개도의 감소로 인하여 광합성이 감소된다(Kramer, 1983). 그러나 수분포텐셜 저하에 대한 생리작용에 대한 민감도는 생리기능에 따라 달라진다(Hsiao, 1973). 또한, 식물의 수분포텐셜 저하 정도도 식물이 처해 있는 환경과 토양으로부터의 수분 흡수와 증산속도와의 균형의 정도, 식물 종 특유의 구조적, 기능적 특성에 따라 달라지며, 온대에 서식하는 중성 식물의 경우, 낮 동안 대략 -1.5 MPa 전, 후의 수분포텐셜 저하가 나타났다(Kramer, 1983). 그러나 수분스트레스가 발생하기 쉬운 환경인 전방 해안사구에 서식하는 식물의 경우, 한 낮에는 -2.5 MPa 이하로 낮은 수분포텐셜을 나타내기도 한다(Park, 1885). 갯메꽃의 경우, 대조구 식물체는 실험기간을 통하여 약 -0.5 MPa의 수분포텐셜을 유지하였지만 수분스트레스 처리구에서는 처리 9일째부터 잎의 수분포텐셜이 현저하게 저하하기 시작하여 12일째 -1.18 MPa, 15일째는 -1.49MPa까지 저하하였다(Fig. 1). 식물이 광조건 아래서 기공을 열고 광합성을 시작하면, 기공을 통하여 많은 물을 증산으로 잃게 되므로 세포의 함수량이 감소하여 잎의 수분포텐셜을 저하시켜 수분스트레스를 발생시킨다. 이것은 다시 기공전도도 감소를 가져오고 그 결과, 광합성의 저하를 초래한다(Larcher, 1995; Price 등, 2002). 식물의 수분스트레스는 토양수분이 충분할 때에도 증산속도에 흡수속도가 미치지 못하면 세포의 함수량이 감소하여 수분스트레스가 발생한다. 토양수분이 충분한 상태에서 낮 동안 일시적으로 발생하는 약한 수분스트레스는 일시적으로 기공을 닫거나 밤이 되어 증산이 멈추면 점차적으로 회복된다. 그러나 장기간의 무강우로 인하여 토양함수량이 감소하여 발생하는 심한 수분스트레스는 시간이 경과함에 따라 회복의 정도도 더욱 낮아지게 되어 식물이 시들게 되고, 더 나아가서는 식물이 고사하게 된다(Kramer,

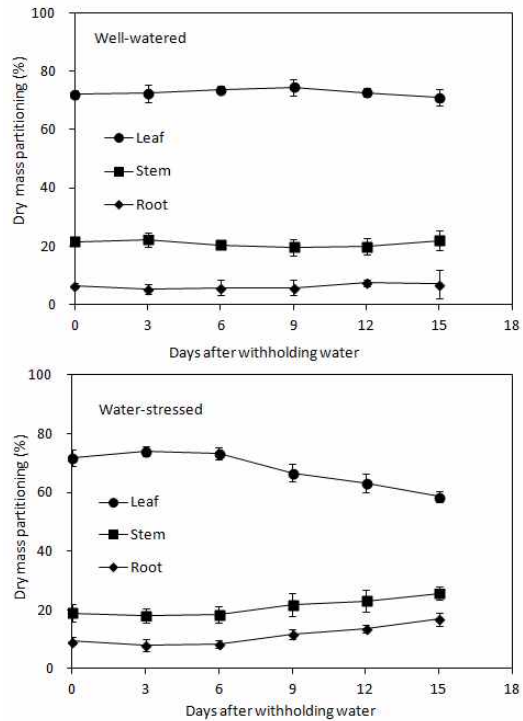
1983). 본 연구에서의 수분스트레스 처리에 따른 잎의 수분포텐셜 저하는 식물체의 건물량 변화의 차이를 초래하였다(Fig. 2). 실험 9일째까지는 처리에 따른 건물량의 차이가 나타나지 않았으나 12일 이후 수분스트레스 처리구 식물에서는 9일째부터 건물량이 증가하지 않은 데 비하여 대조구는 건물량이 크게 증가하였다(Fig. 2).



**Fig. 2.** Changes in plant dry weight of *C. soldanella* plants. Well-watered (WW) and water-stressed (WS) plants. Points are means with SE of 5 observations.

광합성에 의해 고정된 탄소는 식물체의 각 기관으로 전류되어 호흡으로 소비되며, 잉여의 물질은 식물의 건물량 증가로 나타나 성장과 저장에 사용된다(Larcher, 1995). 그러므로 건물량 증가의 차이는 크게 식물의 광합성 양과 호흡 양과의 차이로도 설명할 수 있다. 수분스트레스(수분포텐셜 감소)가 식물의 건물량 변화에 미치는 영향은 이들 두 개의 생리적 과정에 미치는 영향을 통해서 행하여지며, 일반적으로 건물량의 증가는 광합성량과 강한 상관관계를 나타내고 있다. 광합성 과정에는 물이 기질로써 사용되지만 이것은 식물의 광합성의 제한요인으로 작용하지 않는다. 광합성의 제한요인으로 작용하는 물은 물 손실에 따라 세포의 함수량을 높게 가지고 원형질 상태를 높게 유지하도록 하는 데 필요한 물이다(Krammer, 1983). 즉, 수분부족으로 인하여 세포의 체적과 팽압이 감소하면 광합성은 급격하게 저하한다. 또한, 잎의 수분포텐셜 감소는 광합성 과정의 전자전달과 광인산

화에 영향을 줌으로써 광합성을 감소시킨다(Ortiz-Lopez 등, 1991). 반면, 호흡과정은 광합성 과정에 비하여 수분스트레스에 대한 감수성이 낮고, 수분스트레스에 의하여 호흡량이 감소하는 것은 세포의 탈수가 심각하게 발생하였을 때이다. 따라서 Fig. 2에서 대조구에 비하여 수분스트레스 처리구에서 건물량 생산이 저하된 것은 수분스트레스 처리에 의한 광합성 과정이 영향을 받은 것으로 사료된다. 수분스트레스 처리에 따른 갯메꽃의 물질분배 특성을 나타낸 것이 Fig. 3이다.



**Fig. 3.** Changes in dry matter allocation of *C. soldanella* plants. Well-watered and water-stressed plants. Points are means with SE of 5 observations.

각 기관으로의 물질분배 패턴을 보면, 대조구에서는 실험기간 동안 각 기관에 대하여 거의 변하지 않는 일정한 물질의 분배를 보이고 있다. 잎으로는 전체적으로 70% 이상의 높은 물질분배를 나타내는 반면, 줄기와 뿌리로는 각각 최고 22.3, 7.45%의 물질분배를 나타내었다. 이것에 비하여 수분스트레스 처리구에서

는 수분스트레스 진행에 따라 각 기관으로의 물질분배가 다르게 나타났다(Fig. 3). 이것은 갯메꽃의 수분스트레스에 대한 반응의 일환으로 수분스트레스의 진행에 따라 각 기관에 대한 물질분배를 다르게 하는 가소성을 나타내는 것이다. 즉, 토양의 수분조건이 충분한 경우, 잎, 줄기, 뿌리로 전류하는 물질의 양을 거의 일정 비율로 행할 뿐만 아니라 더 많은 물질생산을 위하여 대부분의 물질을 잎에 투자하는 특성을 보여주고 있다. 그러나 수분스트레스 하에서는 수분스트레스가 진행됨에 따라 잎에 대한 물질분배를 줄이고, 줄기와 뿌리로의 물질분배를 상당부분 늘리는 가소적 특성을 나타내고 있다(Fig. 3). 토양수분이 적절할 때 잎으로의 많은 물질분배는 식물의 물질생산에 많은 이점이 있다(Ledig, 1969; Dickmann, 1979). 또한, 수분스트레스 조건하에서는 뿌리로의 많은 물질분배가 뿌리의 왕성한 성장을 보장하여 지상부로의 수분공급을 보장함으로써 수분스트레스에 대한 저항성을 높인다. 수분스트레스 하에서의 이러한 물질분배 특성은 수분스트레스가 발생하기 쉬운 사구와 같은 서식지에서의 종분포를 결정짓기도 한다(Park, 1990; Tschaplinski와 Blake, 1989). 갯메꽃의 수분스트레스 처리에 따른 대조구와 처리구에서의 이러한 분배특성은 전체 물질량에 비하여 어느 정도 엽면적을 생산하는가를 나타내는 LAR의 차이를 가져왔다(Fig. 4).

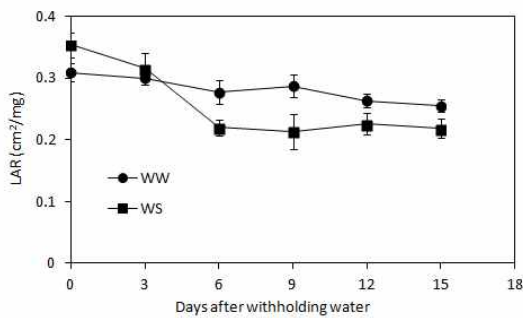


Fig. 4. Changes in leaf area ratio (LAR) of *C. soldanella* plants. Well-watered (WW) and water-stressed (WS) plants. Points are means with SE of 5 observations.

대조구의 경우, 실험기간을 통하여 LAR의 값이 거의 변화하지 않았으나 수분스트레스 처리구의 경우, 처리 초기에 leaf area ratio (LAR)가 현저하게 감소하

였다. 이것은 수분스트레스 처리구에서는 증산 면적을 줄이기 위하여 잎으로의 물질분배를 줄인 것으로 판단된다(Figs. 4, 5). 수분스트레스 처리구에서 보여진 물질분배의 차이는 지상부 발달에 대한 뿌리의 비율을 나타내는 R/S ratio에 반영되어 나타났다(Fig. 5). 그러나 잎으로의 물질분배 감소가 R/S ratio에 바로 반영되어 나타나지는 않았다(Figs. 4, 5). 이것은 수분스트레스 처리구에서 수분스트레스가 진행됨에 따라 뿌리뿐만 아니라 줄기로의 물질분배를 증가시켰기 때문으로 사료된다.

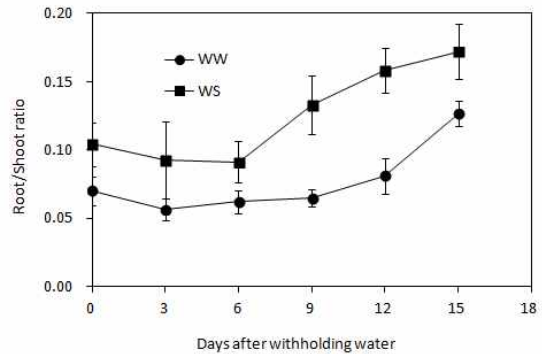


Fig. 5. Changes in root-shoot ratio of *C. soldanella* plants. Well-watered(WW) and water-stressed(WS) plants. Points are means with SE of 5 observations.

수분스트레스가 진행됨에 따라 줄기로의 물질분배가 증가한 것은 갯메꽃의 경우, 냉쿨식물이므로 수분공급이 원활하지 않는 조건에서 이미 출현한 잎을 지지하기 위해서는 줄기의 기계적인 강도를 높이는 것이 필요로 되기 때문으로 사료된다. 따라서 수분스트레스가 진행되면서 보여진 전체 물질량 대비 잎의 면적 감소가 LAR의 감소와는 바로 연결되었지만 R/S ratio의 경우, 줄기로의 물질투자 증가로 인하여 바로 반영되지 못한 것으로 판단된다. 일반적으로 사구와 같이 수분스트레스가 발생하기 쉬운 곳에 분포하는 식물들은 다양한 적응형태를 나타내고 있으며 (Park, 1985), 수분스트레스 하에서 기관별 물질분배가 가소적으로 변화하는 것은 제한되지 않는 자원을 이용하는 조직의 발달을 희생시키고, 제한되는 자원을 더 흡수할 수 있도록 하는 거래(trade-off)로 보여진다(Poorter와 Nagel, 2000; Tilman 1988). 또한, 식물

들은 이와 같은 물질분배 양상의 변화 이외에도 단위 물질당의 엽면적 변화와 같이 조직의 형태를 변경시키기도 한다(Ryser와 Eek, 2000). 실제 갯메꽃의 경우에도, 수분스트레스 처리구에서 전체물질에 대한 잎의 면적을 감소시켜 LAR의 변화를 가져 왔으며, 이것은 R/S ratio의 변화에 반영되어 나타났다(Figs. 4, 5). 따라서 갯메꽃의 경우, 수분스트레스에 대한 높은 가소성과 조직의 형태를 변화시키는 적응의 형태로써 건조하기 쉬운 사구의 환경에 적응하고 있는 것으로 사료된다.

#### 4. 결론

본 연구에서는 해안사구의 전방사구에 주로 생육하고 있는 갯메꽃을 재료로 사구식물의 수분스트레스에 대한 물질분배 특성을 조사하였다. 갯메꽃의 경우, 두꺼운 종피에 발아 저해물질을 가지고 있으므로 진한 황산에 30분간 처리하여 발아시켰다. 사구의 갯메꽃은 6월부터 종자를 산포하기 시작하여 8월말까지 종자를 생산한다. 이때 떨어진 종자는 모래에 묻혀 있다가 이듬해 봄에 기온과 토양수분이 적절하면 발아한다. 그러나 발아한 유식물은 보통 5월부터 수분스트레스 환경에 놓이게 된다. 그러므로 본 연구에서는 갯메꽃이 처음 발아하여 정착과정에 경험하게 되는 수분스트레스에 대한 반응을 모사하여 실험을 진행시켰다. 왜냐하면 갯메꽃은 다년생이므로 일단 한번 정착을 하면 지하부로 연결된 genet를 형성하여 ningul로 분포를 넓혀가는 성질을 가지고 있기 때문에 genet 전체가 사망하는 일은 거의 없을 것이기 때문이다. 그러므로 처음 사구에 정착하는 과정에서 일어날 수 있는 특성을 파악하는 것이 갯메꽃의 적응기작을 이해하는데 가장 중요할 것이다. 본 연구에서는 그러한 목적에 따라 수분스트레스에 대한 갯메꽃의 반응을 추적하였다. 그 결과, 심한 수분스트레스가 발생했을 때 갯메꽃은 잎으로의 물질 분배를 줄이는 반면, 뿌리로의 물질 분배를 증가시키는 것을 나타내었다. 즉 잎으로의 물질분배는 최대 20%까지 감소시켰으며, 뿌리로의 물질분배는 초기 값의 약 30% 이상의 증가를 나타내었다. 이것은 갯메꽃이 토양수분 조건에 따라 폭넓은 가소성을 가지고 수분스트레스에 적응하고 있을 뿐만

아니라 LAR의 감소와 R/S ratio의 증가와 같이 조직의 형태를 변경함으로써 수분스트레스가 발생하기 쉬운 사구에 적응하고 있다는 것을 나타낸다. 이것은 모래의 이동이 잦은 전사구에 적응하고 있는 식물이 어떻게 불안정한 전사구에 정착해서 사는가를 나타내는 것으로 이러한 정보의 축적은 사구의 복원이나 사막화의 진행 등을 막는 연구 등의 기초자료로서 이용될 것이다.

#### 감사의 글

이 논문은 2011-2012학년도 청주대학교 산업과학 연구소가 지원한 학술연구조성비(특별연구과제)에 의하여 연구되었습니다.

#### 참고 문헌

- Bazzaz, F. A., 1979, Physiological ecology of plant succession, *Ann. Rev. Ecol. Sys.*, 10, 351-371.
- Caruso, C. M., 2006, Plasticity of inflorescence traits in *Lobelia siphilitica* (Lobeliaceae) in response to soil water availability, *Amer. J. Bot.*, 93, 531 - 538.
- Dickmann, D. I., 1979, Physiological determinants of popular growth under intensive culture. in: Fayle, D. D. F. and Anderson, H. W. (eds.), *Popular Research, Management and Utilization in Canada*, Ont. Minist. Nat. Resour. For. InF., Ontario, 98-102.
- Heschel, S. M., Riginos, C., 2005, Mechanisms of selection for drought stress tolerance and avoidance in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae), *Amer. J. Bot.*, 92, 37-44.
- Heschel, S. M., Sultan, S. E., Glover, S., Sloan, D., 2004, Population differentiation and plastic responses to drought stress in the generalist annual *Polygonum persicaria*, *Int. J. Plant Sci.*, 165, 817-824.
- Hsiao, T. C., 1973, Plant responses to water stress, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24, 519-570.
- Jones, H. G., Corlett, J. E., 1992, Current topics in drought physiology, *J. Agr. Sci.*, 119, 291-96.
- Ko, J. M., Park, H. H., Min B. M., Cha, H. C., 2004, Effects of various pretreatments on seed germination

- of *Calystegia soldanella* (Convolvulaceae), a coastal sand dune plant, *J. Plant Biol.*, 47, 396-400.
- Kramer, J. L., 1983, Water relations of plants, Academic Press, New York, 450-462.
- Larcher, W., *Physiological Plant Physiology*, 1995, Springer, New York, 97-105.
- Ledig, F. T., 1969, A growth model for tree seedlings based on the rate of photosynthesis and the distribution of photosynthate, *Photosynthetica*, 3, 263-275.
- Levitt, J., 1972, Responses of plants to environmental stresses, 1st ed., Academic Press, New York, 25-38.
- Ludlow, M. M., 1989, Strategies of response to water stress, in: Kreeb, K. H., Richter, H. and Hinckley, T. M. (eds.), Structural and functional responses to environmental stress, SPB Academic, Hague, 269-281.
- Mal, T. K., Lovett-Doust, J., 2005, Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive traits in an invasive weed *Lythrum salicaria* (Lythraceae), in response to soil moisture, *Amer. J. Bot.*, 92, 819-825.
- Morgan, J. M., 1984, Osmoregulation and water stress in higher plants, *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35, 299-319.
- Munns, R., 1988, Why measure osmotic adjustment? *Aust. J. Plant Physiol.*, 15, 717-26.
- Ortis-Lopez A., Ort, D. R., Boyer, J. S., 1991, Photophorylation in attached leaves of *Helianthus annuus* at low water potentials, *Plant Physiol.*, 96, 1018-1025.
- Park, Y. M., 1985, A study of the mechanism of adaptation to water stress on sand dune plants, *Wedelia prostrata* and *Carex kobomugi*, M. S. thesis, University of Tokyo, Tokyo (in Japanese).
- Park, Y. M., 1990, Effects of drought on two grass species with different distribution around coastal sand-dunes, *Func. Ecol.*, 4, 735-741.
- Price, A. H., Caims, J. E., Horton, P., Jones, H. G., Griffiths, H., 2002, Linking drought-resistance mechanisms to drought avoidance in upland rice using a QTL approach: progress and new opportunities to integrate stomatal and mesophyll responses, *J. Exp. Bot.*, 53, 989-1004.
- Poorter, H., Nagel, O., 2000, the role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: A quantitative review. *Aust. J. Plant Physiology*, 27, 595-607.
- Ryser, P., Eek, L., 2000, Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *Am. J. Bot.*, 87, 402-411.
- Save, R., Pen, J. U., Marfa, O., Serrano, L., 1993, Changes in leaf osmotic and elastic properties and canopy structure of strawberries under mild water stress, *Hort. Sci.*, 28, 925-927.
- Tillman, D., 1988, Plant strategies and dynamics and structure of plant communities, Princeton University Press, Princeton, 255-298.
- Touchette, B. W., 2006, Salt tolerance in a *Juncus roemerianus* brackish marsh: spatial variations in plant water relations, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 337, 1-12.
- Touchette, B. W., Iannacone, L. R., Turner, G. E., Frank, A. R., 2007, Drought tolerance versus drought avoidance: A comparison of plant-water relations in herbaceous wetland plants subjected to water withdrawal and repletion, *Wetlands*, 27, 656-667.
- Tschaplinski, T. J. and Blake, T. J., 1989, Water relations, photosynthetic capacity, and root/shoot partitioning of photosynthate as determinants of productivity in hybrid poplar, *Can. J. Bot.*, 67, 1689-1697.
- Tyndall, R. W., Teramura, A., Douglass, L. W., 1986, Potential role of soil moisture deficit in the distribution of *Cakile edentula*, *Can. J. Bot.*, 64, 2789-2791.
- Van der Valk, A. G., 1974, Environmental factors controlling the distribution of forbs on coastal foredunes in Cape Hatteras National Seashore, *Can. J. Bot.*, 52, 1057-1073.
- Wu, C. A., Lowry, D. B., Nutter, L. I., Willis, J. H., 2010, Natural variation for drought-response traits in the *Mimulus guttatus* species complex, *Oecologia*, 162, 23-33.
- Zlatev, Z. S., 2005, Effects of water stress on leaf water relations of young bean plants, *J. Cent. Eur. Agr.*, 6, 5-14.