

## 건조스트레스가 수리취의 광합성 및 수분관련 특성에 미치는 영향

이경철<sup>1\*</sup> · 이학봉<sup>2</sup>

<sup>1</sup>국립생태원 식물관리연구실, <sup>2</sup>성신여자대학 생물학과

### Drought Stress Influences Photosynthesis and Water Relations Parameters of *Synurus deltooides*

Kyeong-Cheol Lee<sup>1\*</sup> and Hak Bong Lee<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Division of Botanic Research & Management, National Institute of Ecology, Seocheon 33657, Korea

<sup>2</sup>School of Biological Sciences and Chemistry, Sungshin Women's University, Seoul 01133, Korea

**요약:** 이 연구는 건조스트레스가 수리취의 생리적 반응에 미치는 영향을 알아보기 위하여 수행하였으며, 건조스트레스는 25일 간의 단수처리를 통해 유도하였다. 건조스트레스가 진행됨에 따라 새벽 녘 수분포텐셜( $\Psi_{pd}$ )과 정오의 수분포텐셜( $\Psi_{mid}$ )이 모두 감소하였으며, 수분불포화도(WSD)는 약 7배 증가하였다. 특히 일중 수분포텐셜차( $\Psi_{pd}-\Psi_{mid}$ )는 처리 후 10일까지 0.22~0.18 MPa 범위로 큰 차이를 나타냈으나 이후에는 차이가 크게 줄어드는 경향을 보였다. 수리취는 건조스트레스 처리 후 15일부터 기공전도도와 기공증산속도의 감소가 두드러졌고, 처리 20일 이후에는 최대광합성 속도와 순양자수율 역시 큰 폭으로 감소한 반면 수분이용효율은 반대의 경향을 보였다. 이것은 기공을 통한  $CO_2$ 와 수분의 조절이 원활하지 못해 광합성량의 감소가 일어난 것을 의미한다. JIP 분석을 통해 단수처리 15일 이후에 기능지수( $PI_{ABS}$ ) 및 에너지전달 효율의 감소가 두드러진 것으로 나타났으며, 광계 2의 활성이 감소한 것을 보여준다. 엽의 원형질 분리시 삼투포텐셜  $\Psi_0^{mp}$ 은 -0.4 MPa, 최대포수시의 삼투포텐셜  $\Psi_0^{sat}$ 은 -0.35 MPa의 삼투적 적응 반응을 나타냈으며, 최대탄성계수( $E_{max}$ )의 탄성적 적응은 9.4 MPa로 나타나 수리취는 건조스트레스에 따라 삼투적 적응과 탄성적 적응이 모두 나타나는 것을 알 수 있었다.  $V_0/DW$ ,  $V_t/DW$ 와 같은 수분특성인자는 건조스트레스에 따라 증가되는 것으로 나타났다. 결과적으로 수리취는 새벽녘 엽 수분포텐셜이 -0.93 MPa 이하로 저하되면 광합성 활성의 감소가 크게 나타나고, 건조스트레스에 따라 삼투적 적응과 탄성적 적응이 나타나 이것이 이 식물의 중요한 적응방법임을 알 수 있었다.

**Abstract:** This study was conducted to find out the influence of drought stress on physiological responses of *Synurus deltooides*. Drought stress was induced by withholding water for 25 days. Leaf water potentials were decreased of both predawn ( $\Psi_{pd}$ ) and mid-day ( $\Psi_{mid}$ ) with increasing drought stress, but water saturation deficit (WSD) was 7 times increased.  $\Psi_{pd}-\Psi_{mid}$  showed the significant difference of 0.22~0.18 MPa in stressed before 10 days, and non-significant as treatment time became longer. A strong reduction of stomatal conductance ( $g_{H_2O}$ ) and stomatal transpiration rate ( $E$ ) were observed after 15 days of drought stress. Significant reductions of net apparent quantum yield ( $\Phi$ ) and maximum photosynthesis rate ( $Pn_{max}$ ) were observed after 20 days of drought stress; However, water use efficiency (WUE) was shown the opposite trend. This implies that decrease of photosynthesis rate may be due to an inability to regulate water and  $CO_2$  exchanged through the stomata. From JIP analysis, flux ratios ( $\Psi_0$  and  $\Phi_{EO}$ ) and performance index on absorption basis ( $PI_{ABS}$ ) were dramatically decreased withholding water after 15 days, which reflects the relative reduction of photosystem II activity. The leaf of *S. deltooides* showed osmotic adjustment of -0.35 MPa at full turgor and -0.40 MPa at zero turgor, and also cell-wall elastic adjustment of 9.4 MPa, indicating that *S. deltooides* tolerate drought stress through osmotic adjustment and cell-wall elastic adjustment. The degree of change in water relations parameters such as  $V_0/DW$ ,  $V_t/DW$  decreased with increasing drought stress. This result showed that *S. deltooides* was exhibited a strong reduction of photosynthetic activity to approximately -0.93 MPa of predawn leaf water potential, and both of osmotic adjustment and cell-wall elastic adjustment in drought stress condition appears to be an important adaptation for restoration in this species.

**Key words:** drought stress, JIP analysis, maximum photosynthesis rate, osmotic adjustment, photosynthetic activity, *Synurus deltooides*, water relations.

\* Corresponding author  
E-mail: dlrud112@naver.com

## 서론

최근 우리나라 전역에서 가뭄으로 인한 농작물 피해가 빈번히 발생되고 있다. 특히 올해 초부터 이어진 극심한 가뭄은 2017년 1월 1일부터 6월 30일까지 전국 누적강수량 224.4mm로 평년대비 약 48.5% 수준이고, 이는 지난 1973년 이후 최악의 가뭄으로 평가받고 있다(Korea Meteorological Administration, 2017). 이처럼 기상조건에 따른 물부족 현상은 매년 정확한 예측과 대응이 어려운 실정이며, 식물의 생육에 필요한 수분 부족은 식물의 건전한 생육을 저해하고 결과적으로 수확량 감소까지 이어질 수 있다.

건조 스트레스는 세포의 팽압 감소에 따라 세포의 성장과 분화 등에 악영향을 끼칠 수 있으며(Taiz and Zeiger, 2006), 수분 부족이 심해지면 고등 식물의 세포신장과 관련하여 목부 주위에서 세포로의 물 흐름까지 차단시킬 수 있다(Nonami, 1998). 이러한 건조 스트레스에 대응하여 식물은 일시적으로 기공을 닫고 수분이용효율을 증가시키지만, 극심한 건조스트레스는 광합성 활성의 저해, 엽육 세포의 탈수, 대사장애, 동화산물의 이동 저해 등을 유발하여 생장에 직접적인 영향을 주게 된다(Kwon et al., 2003; Taiz and Zeiger, 2006). 특히 잎의 수분포텐셜 저하에 따른 팽압의 감소는 물질생산능력의 감소와 더불어 원형질분리에서 비롯된 영구위조의 단계에 도달하게 되어 종래에는 고사에 이르게 된다. 따라서 건조스트레스의 증가에 따라 팽압을 유지할 수 있는 능력은 내건성의 중요한 기작으로 여겨지고 있으며, 팽압을 유지하는 주요한 요인인 세포내 용질의 축적을 통한 삼투적 적응(osmotic adjustment)과 세포벽의 탄성을 증가시키는 탄성적 적응(cell-wall elastic adjustment) 역시 식물에 따라 적응기작에 차이를 보일 수 있다(Davies and Lakso, 1979; Fan et al., 1994). 식물의 건조 스트레스에 따른 생리적 반응과 관련하여 해외에서는 주요 작물을 비롯하여 사막과 같은 건조한 지역에서 생육하는 식물에 관한 연구가 많이 이루어져 왔으며(Bargali and Tewari, 2004; Bowman and Roberts, 1985), 우리나라에서도 토마토, 고추 등 주로 일반 발작물에 대해서는 비교적 많이 이루어져 왔으나(Kim et al., 2000; Yu and Bae, 2004), 곱취나 수리취 등 원래 산에서 자생하였으나 최근 많은 농가에서 경작지 재배를 시도하고 있는 산채를 대상으로 한 연구결과는 거의 없는 실정이다.

수리취(*Synurus deltooides*)는 국화과에 속하는 다년생 초본으로 전국 각처의 산야에 자생하고 있고, 최근에 강원도 지역을 중심으로 재배가 급증하기 시작한 산채이다. 예로부터 한방에서는 종창, 부종, 토혈, 이뇨 및 방광

염 등의 치료에 이용되어 왔으며, 체내 영양에 필수적인 일반성분과 무기성분이 풍부하여 식품으로서 활용가치가 높고(Park et al., 2011), 항산화 및 항염 활성을 가진다고(Park et al., 2004; Jung et al., 2008) 알려져 있다.

이 연구에서는 최근 청정성과 여러 가지 약리적 효과로 인해 주목받고 있는 수리취를 대상으로 지속적인 건조 스트레스에 따른 생리적 반응을 살펴봄으로서, 적정 수분환경 조건 및 내건성 기작을 밝히는 기초자료를 얻고자 수행하였다.

## 재료 및 방법

### 1. 공시식물 및 건조스트레스 처리

실험에 사용된 재료는 강원도 홍천군 내촌면의 재배 농가에서 수리취(*Synurus deltooides*) 1년생 묘를 분양받아 2010년 3월초 마사토와 펄라이트(1:1)를 이용한 길이 50 cm, 폭 20 cm 포트에 3본씩 이식하여 강원대학교 구내 온실에서 1년간 생육시킨 것 중 생육이 양호한 개체를 사용하였다.

강원대학교 구내 온실에서 2011년 4월 23일부터 5월 18일까지 인위적인 단수처리를 통한 건조스트레스를 유발하였으며, 5일 간격으로 단수처리 후 1일(DS 1), 5일(DS 5), 10일(DS 10), 15일(DS 15), 20일(DS 20) 그리고 25일(DS 25)에 엽의 수분불포화도, 새벽 녘(am 5시, predawn water potential)과 정오(pm 1시, mid-day water potential)의 엽수분포텐셜, 광합성과 기공개폐 반응, 엽록소 형광 반응, 수분특성 인자 조사 등을 수행하였다. 실험기간 중 온도, 상대습도, 대기수증기압 등 주요 환경인자의 변화를 조사하기 위해 2011년 4월 22일부터 5월 20일까지 온습도 측정기(HOBO H08-004-02, ONSET, USA)를 지상으로부터 2 m 높이에 설치하였으며, 토양수분함량은 실험당일 오후 2시경 중량법(gravimetric method)을 이용하여 토양시료 채취 후 무게와 완전 건조시킨 뒤의 무게를 통해 3반복하여 조사하였다.

### 2. 새벽녘과 정오의 엽 수분포텐셜, 수분불포화도 측정

잎의 수분포텐셜은 Pressure Chamber(Model 3100 SAPS Console, Soil Moisture Corp. USA)를 이용하여 새벽녘 해뜨기 직전의 오전 5시와 일중 건조스트레스가 심한 오후 1시에 3반복씩 측정하였으며, 수분불포화도(WSD= $\frac{TW-DW}{FW-DW}$ )는 오후 1시에 잎의 생중(fresh weight; FW)을 측정된 뒤 엽 수분포텐셜을 측정하고, 20~25°C의 실온에서 빛을 차단시킨 상태로 최대 포수상태에 도달하도록 12시간 이상 수분을 흡수시킨 후 포화중량(turgid weight; TW)을 측정하였다. 포화중량을 측정된 잎을 80°C

에서 48시간 건조 후 건중량(dry weight; DW)을 측정하였다(Lee et al., 1996).

### 3. 광합성, 기공개폐 반응 측정

건조스트레스에 따른 순광합성속도(net photosynthetic rate; Pn), 기공증산속도(stomatal transpiration rate; E), 기공전도도(stomatal conductance;  $g_{H_2O}$ )를 조사하기 위하여 휴대용 광합성 측정장치(Portable Photosynthesis system, Li-6400, Li-Cor Inc., USA)를 이용해 측정하였으며, 이때 공통된 측정 조건은 챔버로의 유입 공기유량을  $500 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$  농도는  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ , 습도는 60-70 %, 온도를  $20\pm 2^\circ\text{C}$ 로 유지하여 오전 10시부터 오후 1시까지 3반복으로 광합성을 측정하였다. 측정된 자료를 이용하여 Kume and Ino(1993)식에 의해 광-광합성곡선을 나타내고 광보상점, 광포화점, 암호흡, 최대광합성량을 구하였다.

### 4. JIP분석 및 엽록소 함량 측정

JIP 분석(polyphasic rise of Chlorophyll a fluorescence transients)은 엽록소 형광반응 측정기(chlorophyll fluorometer, OSI 30P, ADC, UK)를 이용하여 20분간 암적응 시킨 엽에  $1,500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광량을 1초간 조사하고, 50  $\mu\text{s}$  (O 단계), 2 ms(J단계), 30 ms(I단계), 300 ms(P단계)에서 엽록소 형광밀도를 6반복으로 측정하였다(Oh and Koh, 2004). JIP 분석 결과를 통해 생물리학적 변수(biophysical parameters;  $\Phi_{PO}$ ,  $\Psi_O$ ,  $\Phi_{EO}$ , ABS/CS, TRo/CS, ET<sub>O</sub>/CS, DI<sub>O</sub>/CS, RC/CS<sub>O</sub>, PI<sub>ABS</sub>)를 산출하여 제시하였다(Strasser et al., 2000).

### 5. P-V 곡선법에 따른 수분특성 인자 측정

건조스트레스에 따른 수분특성인자의 측정을 위해 Tyree and Hammel(1972)의 P-V 곡선법(pressure-volume technique)을 적용하여 관찰하였으며, 원형질분리가 일어난 이후 침출수량(Ve)과 압력의 역수 1/P의 직선관계는 모두 상관계수 0.99 이상의 높은 값으로 1%의 유의성을 나타냈다. 이 직선의 연장선과 종축의 교점은 최대포수시의 삼투포텐셜  $\Psi_o^{sat}$ , 횡축과의 교점은 symplastic water의 총량 VO, 곡선과의 교점은 초기원형질분리점의 삼투포텐셜  $\Psi_o^{dp}$ , 즉 압포텐셜( $\Psi_p$ )이 0인 점을 각각 의미한다(Neil, 1988; Park, 2009).

측정시 시료의 지상부를 절단하고  $20\sim 25^\circ\text{C}$ 의 실온에서 빛을 차단시킨 상태로 최대 포수상태에 도달하도록 12시간 이상 수분을 흡수시켰다. 실험을 시작하기 전에 시료의 생체중을 측정하고 Pressure Chamber (Model 3100 SAPS Console, Soil Moisture Corp., USA)에 넣은 후 질소가스를 이용하여 최초 0.3 MPa에서 0.3 MPa씩 증압하

면서 각 압력단계별로 잎의 수분 침출량을 측정하였다. 수분 침출량 측정을 위해서 tissue paper를 넣은 silicon tube(내경 5 mm, 길이 6 cm)를 시료의 절단부에 접촉시켜 침출수를 흡수시킨 후 무게의 증가를 침출이 끝날 때까지 10분 간격으로 측정하였다. 최대 1.8 MPa까지 침출량을 측정하였으며, 각 시료의 측정은 절단 후 24시간 이내에 완료하였다. 측정이 끝난 시료는  $80^\circ\text{C}$ 에서 48시간 건조 후 건중량을 측정하여 총수분량(Vt)을 산출하였다. 잎의 생세포내의 압포텐셜(=팽압;  $\Psi_p$ ), 최대포수시의 삼투포텐셜( $\Psi_o^{sat}$ ), 초기원형질분리점의 삼투포텐셜( $\Psi_o^{dp}$ ), 세포내 용질의 Osmole 수(Ns/DW), 세포막의 최대탄성계수( $E_{max}$ ), 세포막을 자유롭게 이동할 수 있는 삼투수의 총량에 대한 초기원형질분리점의 상대함수율(RWC<sup>dp</sup>), 잎의 총함수량에 대한 초기원형질분리점의 상대함수율(RWC\*) 등 내건성에 관계되는 수분특성인자는 Tyree and Hammel(1972)의 P-V 곡선이론을 적용하여 구하였다.

### 6. 통계 분석

측정된 자료는 SPSS Statistics Program (Version 19.0)을 이용하여 분석하였으며, 건조스트레스 처리전과 처리 후 각각의 조사일에 대한 생리적 반응은 대응표본 t-검정(paired t-test), 기타 실험에 대한 분석은 일원분산분석(one-way analysis of variance)를 이용하였고, 각 처리간의 유의성은 DMRT(duncan's multiple range test) 5% 수준에서 실시하였다.

## 결과 및 고찰

### 1. 실험 중 기상변화

실험을 진행한 4월 22일부터 5월 20일까지 평균기온은  $16.7^\circ\text{C}$ , 상대습도는 71.6% 이고, 수증기압차(VPD)은 1.7 kPa로 나타났다. 4월에서 5월로 시간이 지남에 따라 일 평균기온은 증가하고, 상대습도는 감소하는 경향이 나타나 수증기압이 증가하였으며, 건조스트레스가 더욱 증가하였을 것으로 생각된다. 실험기간 중 온실외부에 나타난 강우나 흐린날로 인해 온실내 환경이 영향을 받음으로 나타났으며, 특히 건조스트레스 처리 후 15일에서 20일 사이에 비교적 낮은 대기 수증기압이 형성되었다(Figure 1).

### 2. 건조스트레스에 따른 엽수분포텐셜 및 수분불포화도 변화

건조스트레스가 진행됨에 따라 토양함수율과 엽의 수분포텐셜은 감소하였고, 수분불포화도는 증가하는 경향을 나타냈다. 식물체는 밤에 기공이 닫히고 공중습도는 최대한 상태에서 잎과 토양간의 수분포텐셜 차이가 점차

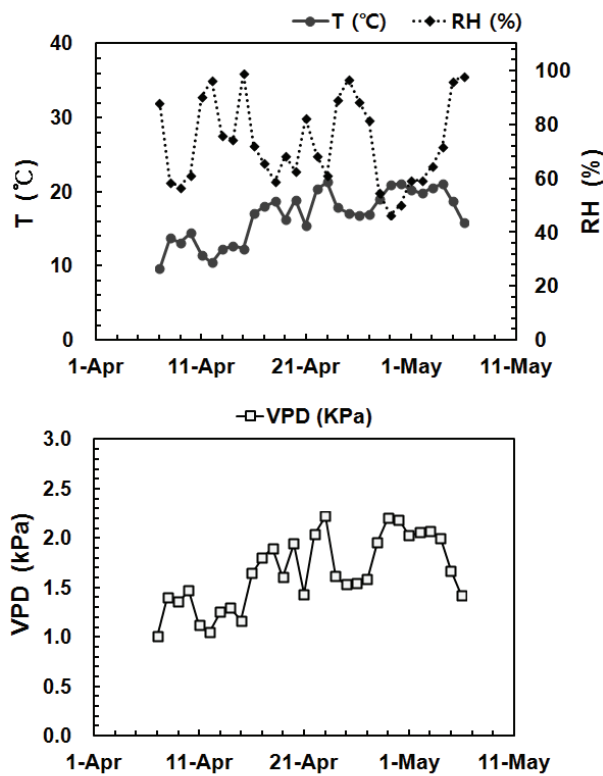


Figure 1. Changes of temperature (T), relative humidity (RH) and vapor pressure deficit (VPD) during the experimental period. Data were represented as the daily averages.

줄어들고 새벽녘 해뜨기 직전에 거의 평형을 이루게 되므로 이때 잎의 수분포텐셜은 근권부 토양의 수분포텐셜을 나타내는 지표로 이용된다(Hinckley et al., 1983). 건조스트레스 처리 후 1일(DS 1) 토양함수량은 26.1%, 새벽녘 수분포텐셜은 -0.15 MPa 였으나, 실험이 완료된 25일(DS 25)에는 토양함수량 3.6%, 새벽녘 수분포텐셜 -1.24 MPa로 처리 후 1일(DS 1)에 비해 토양함수량은 약 14% 수준이고, 새벽녘 수분포텐셜은 약 8배 낮아졌다 (Table 1).

일중 수분포텐셜의 변화는 식물의 내건성 및 체내 수분저장을 위한 기공닫힘 경향과 관련이 있다고 하며 (Hinckley et al., 1983), 새벽 녘 수분포텐셜(predawn water potential;  $\Psi_{pd}$ )과 일중 스트레스가 가장 심한 오후 1시경 수분포텐셜(mid-day water potential;  $\Psi_{mid}$ )을 측정 한 결과 토양수분함량이 감소할수록 큰 폭으로 감소하는 경향을 나타냈다. 특히 일중 수분포텐셜차( $\Psi_{pd}-\Psi_{mid}$ )는 처리 후 10일(SWC 18 %)까지 0.22~0.18 MPa 범위로 큰 차이를 나타내다가, 이후 차이가 크게 줄어드는 경향을 보였다. 수분불포화도는 엽의 수분상태를 표시하는 유효한 지표의 하나이고 엽의 수분포텐셜과 높은 상관관계를 가진다고 하며(Lee et al., 1996), 수리취의 경우 토양함수율이 감소함에 따라 수분불포화도는 거의 직선적으로 증가하여 부(-)의 관계( $R^2=0.963$ )를 나타내었고, 처리 후 1일(DS 1)에 3.82 %인 것에 비해 고사에 이르는 25일(DS 25)에는 26.86 %로 약 7배 증가하는 경향을 보였다(Table 1).

### 3. 건조스트레스에 따른 광합성 반응

건조스트레스 처리가 진행됨에 따라 전반적으로 광합성 반응은 저하되는 경향을 나타냈으며(Figure 2), 대응 표본 T 검정(paired t-test)을 통해 건조스트레스 처리 전과 처리 후의 광보상점( $L_{comp}$ ), 암호흡( $D_{resp}$ ), 최대광합성 속도( $P_{n\ max}$ ), 순양자수율( $\Phi$ ) 등 광합성 반응의 차이를 비교하였다(Table 2). 건조스트레스에 따른 광보상점의 변화는 일정한 경향을 나타내지 않았으나, 건조스트레스 처리 전에 비해 처리 후 20일(DS 20) 비교적 큰 차이로 감소된 것을 알 수 있었다. 암호흡, 최대광합성 속도 및 순양자수율 모두 건조스트레스 처리 후 5일(DS 5)과 10일(DS 10)은 유의적인 차이가 나타나지 않았으며, 15일(DS 15) 이후 유의적으로 차이가 크게 나타나는 것을 확인할 수 있었다. 암호흡 경우 스트레스 처리 전과 비교해

Table 1. Changes of soil water contents (SWC), leaf water potential and water saturation deficits (WSD) of *S. deltooides* by drought stress.

Treatment	SWC (%)	Leaf water potential (MPa)		$\Psi_{pd} - \Psi_{mid}$	WSD (%)
		predawn ( $\Psi_{pd}$ )	mid-day ( $\Psi_{mid}$ )		
DS 1	26.1f (0.9)	-0.15f (0.01)	-0.36f (0.03)	0.22	3.82a (0.23)
DS 5	21.7e (1.2)	-0.24e (0.02)	-0.44e (0.02)	0.20	7.49b (0.70)
DS 10	17.7d (0.3)	-0.50d (0.01)	-0.67d (0.02)	0.18	12.00c (0.58)
DS 15	15.2c (0.5)	-0.67c (0.02)	-0.76c (0.03)	0.08	17.64d (0.46)
DS 20	7.3b (0.7)	-0.93b (0.02)	-0.99b (0.04)	0.06	25.05e (1.61)
DS 25	3.4a (0.4)	-1.24a (0.03)	-1.30a (0.04)	0.07	26.86f (0.45)

Each value is expressed as the mean( $\pm$ SD). Different letters indicate values significantly different by Duncan's multiple range test ( $P \leq 0.05$ ).

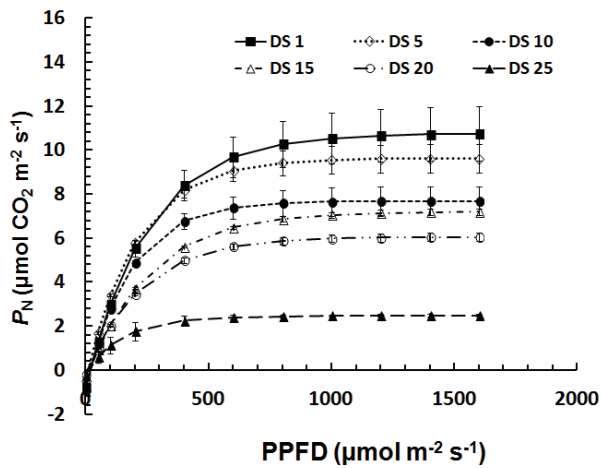


Figure 2. Changes of light response curves of *S. deltooides* by drought stress. Each value is expressed as the mean  $\pm$  SD (n=3).

스트레스 처리 후 20일(DS 20)과 25일(DS 25)에는 약  $0.60 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 차이가 있는 것으로 나타났으며, 최대광합성 속도는 처리 후 20일(DS 20)  $6.0 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 유지되었으나, 처리 후 25일(DS 25)에는  $2.5 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 스트레스 처리 전에 비해  $8.25$

$\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 차이가 나타나 이 시기 최대광합성 속도가 크게 감소한 것을 알 수 있었다. 순양자수율의 경우에도 처리 후 20일(DS 20)에  $27.6 \text{ mmol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$ 으로 유지되었으나, 25일(DS 25)경  $19.5 \text{ mmol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$ 로  $26.3 \text{ mmol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$ 의 차이를 나타내어 광화학계의 활성이 크게 저하된 것을 알 수 있었다. 팻두릅나무의 경우에도 토양수분함량의 감소에 따라 광합성량이 점진적으로 감소하다가 토양수분함량이 매우 적은 환경에서는 감소 폭이 크다고 하였는데(Lee et al., 2014) 이와 유사한 경향을 보였다.

대기로의 수분확산 속도크기를 의미하는 기공전도도(stomatal conductance;  $\text{gH}_2\text{O}$ )는 여러 가지 환경인자들의 영향을 받으며, 기공전도도의 감소에 따라 기공증산속도(stomatal transpiration rate; E)가 감소되고 광합성 능력에 영향을 미치게 된다. 특히 고등식물의 광합성은 유효수분에 의해 크게 제한받게 되며 수분공급이 제한되면 식물은 스트레스를 받게 되어 체내에 ABA(abscisic acid) 함량이 증가하게 된다. 이후 체내 ABA 함량 변화에 따라 기공이 닫히기 시작하고,  $\text{CO}_2$  흡수에 영향을 미치게 되어 광합성에 부정적인 영향을 미치게 된다(Salisbury and Ross, 1992; Yu and Bae, 2004).

Table 2. The effects of water stress on photosynthetic parameters in *S. deltooides*. Mean values (standard error) and paired t-test results are shown.

Variable (days)	$L_{\text{comp}}(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$			$D_{\text{resp}}(\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$			$Pn_{\text{max}}(\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$			$\Phi(\text{mmol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1})$		
	mean	$D_1-D_2$	T-value	mean	$D_1-D_2$	T-value	mean	$D_1-D_2$	T-value	mean	$D_1-D_2$	T-value
$D_1$ DS 1	17.6 (0.4)			0.81 (0.03)			10.7 (0.7)			46.0 (1.7)		
$D_2$ DS 5	10.0 (1.1)	7.60 (1.42)	5.35*	0.50 (0.06)	0.32 (0.09)	3.46 <sup>ns</sup>	9.6 (0.4)	1.12 (0.63)	1.76 <sup>ns</sup>	49.3 (0.8)	-3.30 (2.47)	-1.34 <sup>ns</sup>
$D_1$ DS 1	17.6 (0.4)			0.81 (0.03)			10.7 (0.7)			46.0 (1.7)		
$D_2$ DS 10	18.7 (0.5)	-1.04 (0.85)	-1.23 <sup>ns</sup>	0.91 (0.04)	-0.10 (0.06)	-1.51 <sup>ns</sup>	7.7 (0.4)	3.05 (1.01)	3.01 <sup>ns</sup>	48.5 (1.3)	-2.53 (1.28)	-1.98 <sup>ns</sup>
$D_1$ DS 1	17.6 (0.4)			0.81 (0.03)			10.7 (0.7)			46.0 (1.7)		
$D_2$ DS 15	14.6 (1.0)	2.99 (0.67)	4.46*	0.44 (0.04)	0.37 (0.05)	7.81*	7.2 (0.1)	3.55 (0.70)	5.07*	30.0 (0.7)	-16.00 (1.72)	-9.28*
$D_1$ DS 1	17.6 (0.4)			0.81 (0.03)			10.7 (0.7)			46.0 (1.7)		
$D_2$ DS 20	7.5 (0.3)	10.17 (0.24)	42.08***	0.21 (0.01)	0.61 (0.03)	22.33**	6.0 (0.1)	4.69 (0.60)	7.77*	27.6 (0.3)	-18.40 (1.97)	-9.33*
$D_1$ DS 1	17.6 (0.4)			0.81 (0.03)			10.7 (0.7)			46.0 (1.7)		
$D_2$ DS 25	12.6 (2.7)	5.05 (2.66)	1.90 <sup>ns</sup>	0.22 (0.03)	0.59 (0.06)	10.63**	2.5 (0.0)	8.25 (0.69)	12.02**	19.5 (4.5)	-26.53 (5.99)	-4.43*

Each value is expressed as the mean  $\pm$  S.E(n=3). Significant differences are indicated by asterisks: \*= $P\leq 0.05$ , \*\*= $P\leq 0.01$ , \*\*\*= $P\leq 0.001$ , and ns is non-significant.  $L_{\text{comp}}$  : light compensation point,  $D_{\text{resp}}$  : dark respiration,  $Pn_{\text{max}}$  : maximum photosynthesis rate, and  $\Phi$  : net apparent quantum yield.

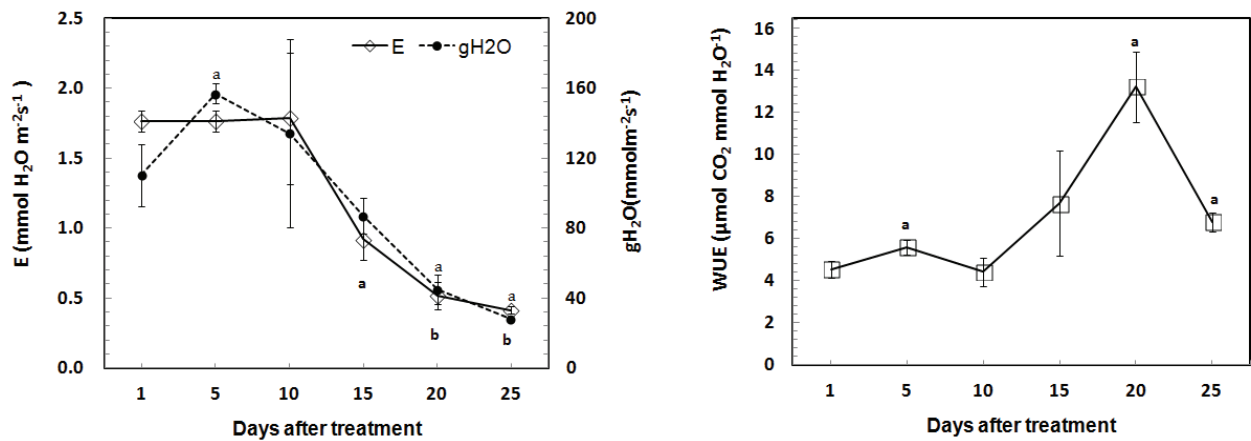


Figure 3. Changes of stomatal transpiration rate (E), stomatal conductance (gH<sub>2</sub>O) and water use efficiency (WUE) of *S. deltooides* by drought stress (on PPFD 1,000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>). Each point is expressed as the mean ± SD (n=6). Different letters indicated significantly different from DS 1 and P values were calculated by using paired t-test (a is P≤0.05 and b is P≤0.01).

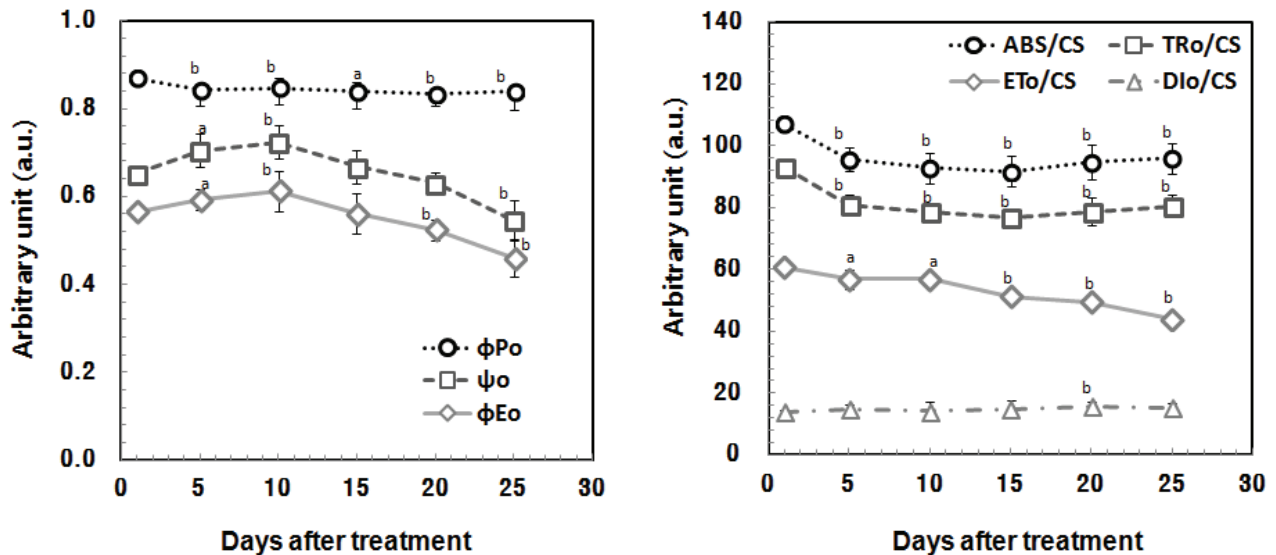
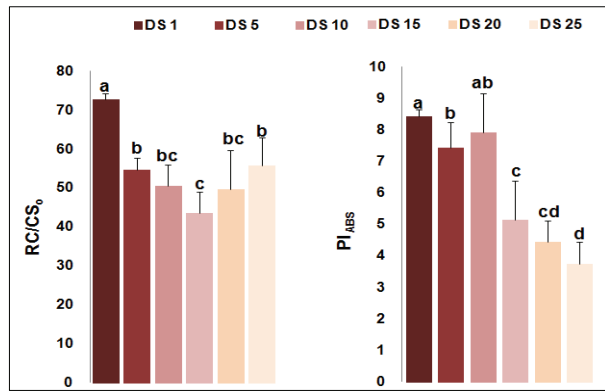


Figure 4. Changes of fluxes ratios (Φ<sub>PO</sub>, Ψ<sub>O</sub>, Φ<sub>EO</sub>) and relative activities per cross section (ABS/CS, TRo/CS, ETo/CS, Dlo/CS; D) of *S. deltooides* by drought stress. Each point is expressed as the mean ± S.E. (n=6). Different letters indicated significantly different from DS 1 and P values were calculated by using paired t-test (a is P≤0.05 and b is P≤0.01).

건조스트레스 처리 후 1일부터 10일까지 기공증산속도는 거의 변화가 없었으며, 기공전도도는 오히려 약간 증가하는 경향을 보였다. 그러나 처리 후 15일(DS 15) 이후에는 기공증산속도와 기공전도도 모두 유의적으로 감소하는 경향을 보였으며, 스트레스가 가장 극심한 처리 후 25일(DS 25)에는 기공증산속도가 0.41 mmolH<sub>2</sub>O·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 기공전도도는 27.8 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>로 DS 1에서 나타난 1.76 mmolH<sub>2</sub>O·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 110 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>에 비해 각각 23%와 25% 수준으로 크게 감소하였다(Figure 3). 수리취의 경우 건조스트레스 처리에 따라 최대광합성속도 보다 기공증산속도와 기공전도도의 급격한 감소가 먼저 나타나는 경향을 보여 지속적인 건조스트레스로 인한 체내의 수분손

실을 줄이기 위해 기공전도도와 기공증산속도가 감소가 나타났고, 이로 인해 광합성을 위한 CO<sub>2</sub>와 수분 교환이 원활히 일어나지 못하게 되어 결과적으로 광합성 능력을 저하시킨 것으로 생각된다.

식물이 건조스트레스를 받게 되면, 내부의 수분손실을 막기 위해 기공을 닫아 증산율을 낮추면서 광합성 동화산물에 대한 수분손실률인 수분이용효율을 증대시킨다고 한다(Je et al., 2006). 수리취의 경우 건조스트레스 처리 후 10일(DS 10)까지 큰 변화를 보이지 않았으나, 처리 후 15일(DS 15)은 DS 1에 비해 1.7배, 20일은 2.9배로 급격하게 증가하였다. 그러나 엽이 고사하기 직전인 스트레스 처리 후 25일(DS 25)의 경우 다시 비교적 낮은 수



**Figure 5. Changes of density of reaction (RC/CS) center and performance index (PI<sub>ABS</sub>) of *S. deltoides* by drought stress. Each bars is expressed as the mean±S.E. (n=6). Different letters indicate values significantly different by Duncan's multiple range test (P≤0.05).**

분이용효율을 나타냈는데(Figure 5), 이는 건조스트레스가 유발되면서 수분손실을 막기 위해 기공을 닫게 되어 수분이용효율이 일시적으로 증가하였으나, 스트레스가 극심한 상태에서 기공닫힘으로 인한 엽육내 CO<sub>2</sub> 함량 감소(Je et al., 2006)와 엽육세포의 탈수 및 대사장애(Taiz and Zeiger, 2006)가 동반되어 현저한 광합성 속도의 감소로 나타났으며, 그 감소율이 증산속도 감소에 비해 더 크기 때문으로 생각된다(Figure 3).

**4. 엽록소 형광반응**

광계 2의 안테나 엽록소에 의해 흡수된 빛에너지(ABS)는 반응중심으로 에너지 전이(energy transfer)가 이루어진 후 전하분리, 전하안정화 과정을 거치고 초기 전자 수용체인 QA를 환원시키게 된다(TRo). 이후 전자전달 과정에서 일부에너지는 열로 소산되고(DIo), 나머지는 일련의 전자전달계를 거쳐(ETo) 최종적으로 NADP+를 NADPH로 환원시킨다. JIP 테스트는 이러한 광계 2의 에너지 흐름과 전자수용체들의 환원 및 재산화에 관한 정

보를 잘 보여준다(Strasser et al., 2000).

Figure 4에 나타난 Φ<sub>PO</sub>, Ψ<sub>O</sub>, 그리고 Φ<sub>EO</sub>는 광화학반응의 각 단계에 대한 에너지전이 비율 및 형광수율을 의미하는 것으로(Strasser et al., 2000), 초기광화학반응에서 최대양자수율을 의미하는 Φ<sub>PO</sub>는 단수처리 후 5일(DS 5)부터 다소 감소된 경향을 나타냈으며, Q<sub>A</sub><sup>-</sup> 이후 전자전달 효율인 Φ<sub>EO</sub> 및 Ψ<sub>O</sub>는 단수처리 후 10일경(DS 10) 가장 높은 경향을 보이다가 이후 점진적으로 감소해 가는 경향을 나타냈다. 또한 엽면적 당 에너지 흐름의 변화를 나타내는 ABS/CS, TRo/CS, ETo/CS, DIo/CS의 경우 ABS/CS와 TRo/CS가 Φ<sub>PO</sub>와 유사하게 단수처리 후 5일(DS 5)에 약 12%정도 감소를 나타낸 경향을 보인 반면, ETo/CS는 계속 감소되고 있는 경향을 보였다. 이를 통해 수리취가 건조스트레스 초기에는 엽면적당 흡수된 빛에너지와 광계 2에 포획되는 에너지가 감소되지만, 지속적인 건조스트레스에 따라 단수 처리후 15일(DS 15)부터는 Q<sub>A</sub><sup>-</sup>가 환원된 후 전자의 이동이 제한받고 있어 광계 1의 반응중심(P700)을 환원시키기 위한 전자전달이 저해되고 있음을 알 수 있다.

RC/CS는 엽면적 당 활성상태의 반응중심의 밀도를 나타내는 것으로 Rathod et al.(2011)에 따르면 반응중심의 밀도는 광합성 반응의 강도를 조절하여 광저해와 같은 손상에 대응하는 것으로 알려져 있다. 수리취는 DS 5부터 RC/CS가 감소된 경향을 보여 건조스트레스 초기부터 비활성상태의 반응중심이 많아지는 것을 알 수 있었다(Figure 5).

PI<sub>ABS</sub>는 전자 운반자들(electron carriers)이 환원되는 과정에서 나타나는 에너지 보존효율로(Holland et al., 2013), 광계 2의 반응중심에서 광합성 활성을 조절하는 주요한 단계인 활성 반응중심의 전체밀도, 흡수된 에너지가 광화학과정으로 포획되는 비율, Q<sub>A</sub>의 환원 후 전자 이동 등을 모두 반영한다. 이는 광계 2의 최대양자수율(Φ<sub>PO</sub>=Fv/Fm)보다 더욱 민감한 환경스트레스 지표로 알

**Table 3. Summary of chlorophyll fluorescence parameters from JIP test.**

Parameters	Description
Φ <sub>PO</sub> (=TRo/ABS)	Probability that an absorbed photon leads to reduction further than Q <sub>A</sub> <sup>-</sup>
Φ <sub>EO</sub> (=ETo/ABS)	Probability that an absorbed photon leads to electron transport further than Q <sub>A</sub> <sup>-</sup>
Ψ <sub>O</sub> (=ETo/TRo)	probability that an absorbed photon leads to reduction of Q <sub>A</sub> <sup>-</sup>
ABS/CS	Absorption flux per excited cross section
TRo/CS	Trapping of electrons per excited cross section
ETo/CS	Electron flux per excited cross section beyond Q <sub>A</sub> <sup>-</sup>
DIo/CS	Energy dissipation flux per excited cross section
RC/CS	Density of reaction per excited cross section
PI <sub>ABS</sub>	Performance index on absorption basis.

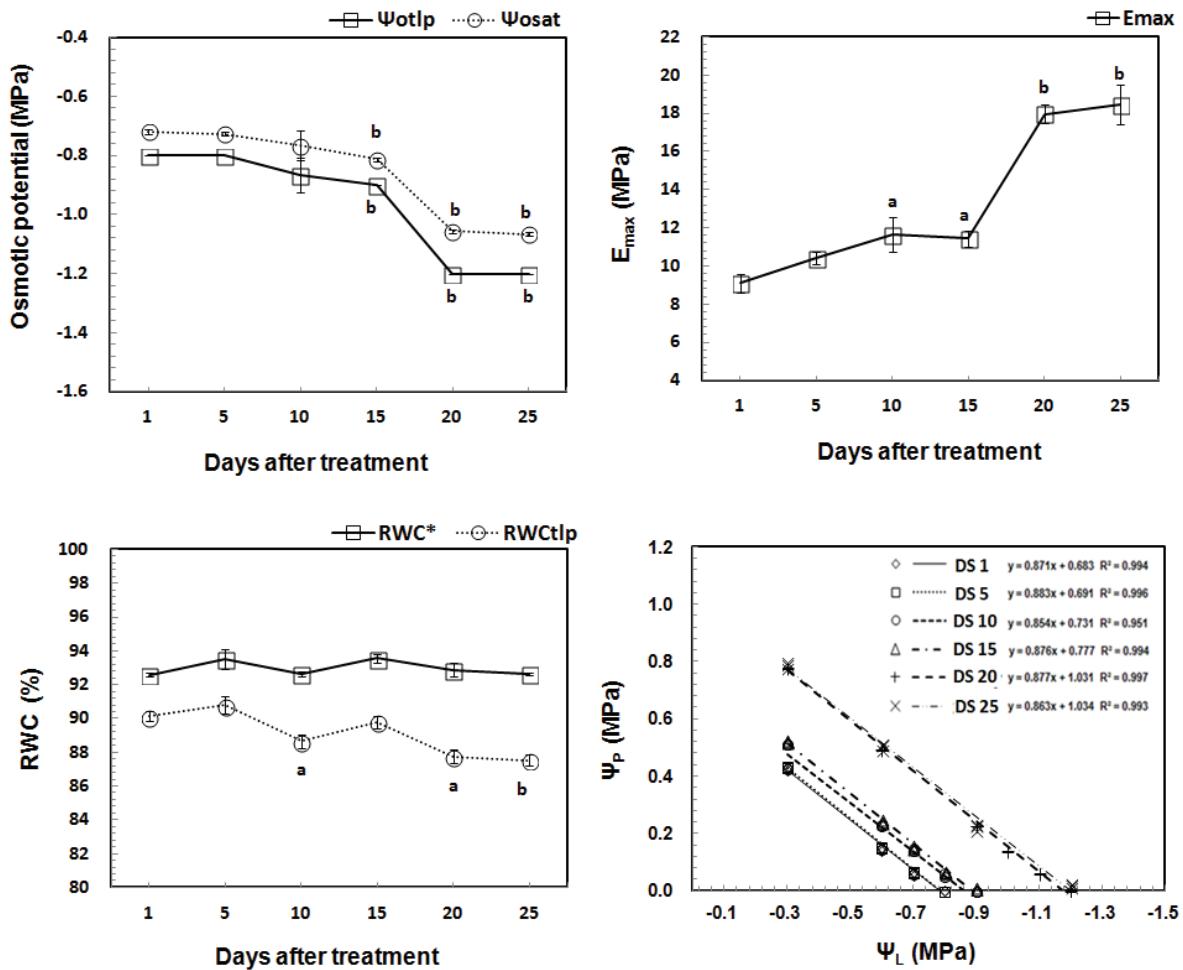


Figure 6. Changes of osmotic potentials, maximum elastic modulus of the cell wall ( $E_{max}$ ), relative water content (RWC), relationships between water potential ( $\Psi_L$ ) and pressure potential ( $\Psi_P$ ) of *S. deltooides* by drought stress. Each point is expressed as the mean  $\pm$  SD (n=3). Different letters indicated significantly different from DS 1 and P values were calculated by using paired t-test (a is  $P \leq 0.05$  and b is  $P \leq 0.01$ ).

려져 있으며(Strasser et al., 2000; Wang et al., 2012), 일반적으로 건조스트레스에 따라  $PI_{ABS}$ 는 감소되는 것으로 알려져 있다(Rathod et al., 2011; Wang et al., 2012). 수리취의 경우  $PI_{ABS}$ 가 DS 15부터 유의적으로 감소하여 DS 25에는 DS 1에 비해 약 44% 수준까지 감소된 것을 알 수 있었다.

이를 통해 수리취는 건조스트레스 초기에는 엽면적당 흡수되는 에너지와 광화학과정으로 포획되는 에너지가 감소하다가 DS 15이후 전자전달 과정에서 전자의 이동이 제한 받으면서 전반적으로 광합성 활성이 감소하는 것을 알 수 있었다(Figure 5).

### 5. 건조스트레스에 따른 삼투포텐셜 및 최대탄성계수 변화 초기원형질 분리시의 삼투포텐셜( $\Psi_o^{tp}$ )과 최대포수시의 삼투포텐셜( $\Psi_o^{sat}$ )은 진성내건성의 한계를 제시하는 기

준이 될 수 있으며(Choi and Kwon, 2001),  $\Psi_o^{tp}$ 과  $\Psi_o^{sat}$  모두 처리 후 5일까지 큰 변화가 없다가 처리 후 10일(DS 10)경 다소 감소하였고, 처리 후 20일(DS 20)에는 큰 폭으로 감소하였다. 처리 후 20일(DS 20)과, 25일(DS 25)은 큰 변화가 없는 것으로 나타났다. 이를 통해 수리취는 지속적인 건조스트레스에 대응하기 위해 삼투포텐셜을 낮추는 적응을 보였지만 토양함수량이 7.3%, 새벽녘의 엽 수분포텐셜이  $-0.93\text{MPa}$  이하로 저하되면서 삼투적 적응의 한계에 도달한 것으로 생각된다. 처리를 시작한 1일(DS 1)에 비해 DS 20은  $\Psi_o^{tp}$ 은  $-0.4\text{MPa}$ ,  $\Psi_o^{sat}$ 은  $-0.35\text{MPa}$  차이를 나타내며 감소하였고, 토양함수율이 3.6%로 엽이 고사하는 시점인 처리 후 25일(DS 25) 수리취 엽의  $\Psi_o^{tp}$ 은  $-1.20\text{MPa}$ ,  $\Psi_o^{sat}$ 은  $-1.07\text{MPa}$ 를 나타내었다(Figure 6).

잎의 생세포군에 팽압이 존재할 때에는 세포벽의 체적



탄성계수(bulk elastic modulus of the cell wall, E)가 삼투수량의 크기를 조절하며, 탄성계수 E는 팽압의 크기에 따라 변화하기 때문에 수종간의 E 값에 대한 특성을 비교할 때는 최대 팽압일때 최대탄성계수  $E_{max}$  값을 이용해 수분특성 값을 비교한다(Tyree et al., 1978).  $E_{max}$  값이 크고 수분저하에 대하여 급속히 팽압이 저하되는 것은 내건성과 내한성이 강하다고 하며(Han, 1991), 높은  $E_{max}$  값은 건조한 토양에서 수분흡수율을 증가시킨다(Marta et al., 2005). 건조스트레스가 지속됨에 따라  $E_{max}$  값은 처리 후 10일(DS 10)까지 점진적으로 증가하다가, 처리 후 15일(DS 15) 이후 큰 폭으로 증가하여 엽의 삼투포텐셜 변화( $\Psi_o^{up}$ ,  $\Psi_o^{sat}$ )와 유사한 경향을 보였다. 결과적으로 수리취의 최대탄성계수( $E_{max}$ )는 처리 후 1일(DS 1)의 9.1 MPa에 비해 스트레스가 극심한 20일경(DS 20)에서 18.5 MPa로 나타나 건조스트레스에 대응하기 위해 세포벽의 탄성을 약 2배 정도 증가시키는 것을 알 수 있었다(Figure 6).

초기원형질분리점에서의 상대함수율은 두 가지로 나타낼 수 있는데 최대포수시의 잎의 무게(turgid mass)에서 건물중량(dry mass)을 뺀 값인 총 함수량  $V_t$ 에 대한 상대함수율  $RWC^* = (V_t - V_e) / V_t$ 과 총삼투수량(symplastic water)  $V_o$ 에 대한 상대함수율  $RWC^{up} = V_p / V_o$  ( $V_p = V_o - V_e$ )이다(Han, 1991; Neil, 1988). 초기원형질분리점에서 총삼투수량에 대한 상대함수율  $RWC^{up}$ 은 큰 값을 갖는 식물이 내건성이 크고,  $RWC^{up}$ 이 80% 이상인 것은 프롤린이나 베타타인과 같은 세포내의 삼투조절기능을 가진 용질을 축적해서 삼투포텐셜의 감소를 상쇄하여 수분포텐셜을 유지하는(Kwon et al., 2003; Taiz and Zeiger, 2006) 삼투조절기능(osmoregulation)이 비교적 좋다고 한다(Cheung et al., 1975; Han, 1991). 건조스트레스에 따른 상대함수율의 변화를 살펴보면  $RWC^*$ 는 큰 차이가 없었으나,  $RWC^{up}$ 은 처리 후 20일(DS 20)에 다소 감소한 것으로 나타났다(Figure 6).

건조스트레스의 증가에 따라 팽압을 유지할 수 있는 능력은 내건성의 중요한 기작으로 볼 수 있으며, 팽압을 유지하는 요인으로 세포내 용질의 축적을 통한 삼투포텐셜의 저하를 유발하는 삼투적 적응(osmotic adjustment)과 세포벽의 탄성이 증가하는 탄성적 적응(cell-wall elastic adjustment)이 있다. 이러한 삼투적 적응과 탄성적 적응은 수분 이외에 엽분스트레스에 따라서도 나타나며, hexoses, amino acids 등이 식물조직에 축적되어 삼투적 적응이 높아진다고 보고된 바 있다(Wang et al., 1995).

삼투적 적응과 탄성적 적응은 서로 독립적이며, 나타나는 시기도 차이가 있다(Fan et al., 1994; Marshall and Dumbroff, 1999; Lemcoff et al., 2002). Farris(1987)에 의하면 *Cleome serrulata*는 건조스트레스에 따라 삼투적 적응

없이 탄성적 적응만을 나타낸다고 하였으며, Bargali and Tewari(2004)는 건조스트레스에 따라 *Coriaria nepalensis* 유묘에서 삼투적 적응을 나타냈고, 상록성 관목이나 교목성인 Douglas-fir에서도 삼투적 적응으로 팽압을 유지한다고 보고된 바 있다(Ritchie and Schula, 1984; Bowman and Roberts, 1985).

Turner(1986)에 따르면 *Lupinus*속 4종의 식물에서 *Lupinus angustifolius*를 제외하고, *Lupinus atlanticus* 등 다른 3종의 식물은 뿌리의 삼투적 적응은 거의 없었으나, 엽에서 -0.14 ~ -0.48 MPa의 삼투적 적응을 보인다고 하였는데, 수리취의 경우 건조스트레스에 따라 엽에서 최대  $\Psi_o^{up}$ 은 -0.4 MPa,  $\Psi_o^{sat}$ 은 -0.35 MPa의 삼투적 적응을 나타냈다. 이러한 엽의 삼투포텐셜 저하를 설명하는 다른 원인인 개체발생학적 변화(ontogenetic change)는 잎이 전개, 발달되는 단계에서 체내의 수분상태와는 무관하게 세포내 용질의 축적이 일어나 삼투포텐셜이 낮아지는 것으로(Abrams, 1988), 본 실험처럼 단기간내 스트레스 제공으로 인한 뚜렷한 삼투포텐셜 저하는 개체발생학적 변화로 보기는 힘들 것으로 생각된다. 따라서 수리취의 엽은 건조스트레스에 대한 반응으로 용질축적에 의한 삼투적 적응과 탄성적 적응이 공통적으로 나타나는 식물임을 알 수 있다.

압포텐셜  $\Psi_p$ 과 수분포텐셜  $\Psi_w$  관계에서, 직선과 종축과의 교점이 최대팽압  $\Psi_p, max$ 이고 횡축과의 교점이 팽압이 0인 초기원형질분리가 일어나는 점이다(Lee et al., 2011). 잎의 수분포텐셜 저하에도 높은 팽압을 유지하는 것은 건조스트레스에 대한 중요한 적응방법이며(Tyree et al., 1978; Han, 1991), 식물의 압포텐셜의 저하는 세포의 성장을 저하시키고, 기공의 폐쇄를 가져오며 광합성 속도를 저하시킨다(Park, 1996). 수리취의 경우 건조스트레스가 지속됨에 따라  $\Psi_p, max$ 가 처리 후 1일(DS 1) 0.68 MPa인데 비해 20일(DS 20)과 25일(DS 25)에는 1.03 MPa으로 유의적으로 증가하는 경향을 보였으며, 특히 처리 후 15일(DS 15) 0.77 MPa에서 처리 후 20일(DS 20) 큰 폭으로 증가하였다(Figure 6). 식물에서 잎의 수분포텐셜이 저하할 때 압력포텐셜을 높게 유지시키는 것은  $\Psi_o^{up}$  및  $\Psi_o^{sat}$ 과 관련이 있으며, 특히  $\Psi_o^{up}$ 이 중요한 역할을 한다고 알려져 있다(Tyree et al., 1978; Park, 1996).

## 6. 건조스트레스에 따른 수분특성 인자 변화

P-V 곡선법을 통해 알 수 있는 엽 고유의 수분특성인자( $V_o/DW$ ,  $V_t/DW$ ,  $N_s/DW$ ,  $V_a/V_t$ )에 대해 paired t-test를 이용하여 건조스트레스 처리 전후 차이로 비교해 보았다(Table 4).  $V_o/DW$ 는 세포막을 자유로이 이동할 수 있는 삼투수량의 크기이며,  $V_a/V_t$ 는 세포내의 수분총량

**Table 4. The effects of water stress on water relations parameters in *S. deltooides*. Mean values and paired t-test results are shown.**

Variable (days)	Vo/DW (gH <sub>2</sub> O/gDW)			Vt/DW (gH <sub>2</sub> O/gDW)			Ns/DW (gH <sub>2</sub> O/gDW)			Va/Vt (%)		
	mean	D <sub>1</sub> -D <sub>2</sub>	T-value	mean	D <sub>1</sub> -D <sub>2</sub>	T-value	mean	D <sub>1</sub> -D <sub>2</sub>	T-value	mean	D <sub>1</sub> -D <sub>2</sub>	T-value
D <sub>1</sub> DS 1	5.69 (0.34)	0.01 (0.41)	0.02 <sup>ns</sup>	7.60 (0.52)	-0.47 (0.75)	-0.62 <sup>ns</sup>	0.17 (0.01)	0.00 (0.02)	0.00 <sup>ns</sup>	25.04 (1.25)	-4.46 (2.97)	-1.50 <sup>ns</sup>
D <sub>2</sub> DS 5	5.68 (0.12)			8.07 (0.36)			0.17 (0.01)			29.50 (1.75)		
D <sub>1</sub> DS 1	5.69 (0.34)	2.64 (0.19)	14.27 <sup>**</sup>	7.60 (0.52)	2.91 (0.28)	10.31 <sup>**</sup>	0.17 (0.01)	0.07 (0.01)	5.50 <sup>*</sup>	25.04 (1.25)	-11.80 (1.58)	-8.25 <sup>*</sup>
D <sub>2</sub> DS 10	3.05 (0.18)			4.69 (0.26)			0.10 (0.01)			34.92 (0.77)		
D <sub>1</sub> DS 1	5.69 (0.34)	2.74 (0.12)	22.54 <sup>**</sup>	7.60 (0.52)	2.94 (0.21)	13.70 <sup>**</sup>	0.17 (0.01)	0.07 (0.00)	22.00 <sup>**</sup>	25.04 (1.25)	-15.92 (1.48)	-7.48 <sup>*</sup>
D <sub>2</sub> DS 15	2.94 (0.22)			4.66 (0.34)			0.10 (0.01)			36.84 (0.33)		
D <sub>1</sub> DS 1	5.69 (0.34)	3.46 (0.40)	8.61 <sup>*</sup>	7.60 (0.52)	3.77 (0.58)	6.44 <sup>*</sup>	0.17 (0.01)	0.07 (0.01)	6.10 <sup>**</sup>	25.04 (1.25)	-18.40 (3.42)	-10.95 <sup>**</sup>
D <sub>2</sub> DS 20	2.23 (0.06)			3.83 (0.08)			0.10 (0.00)			41.86 (0.86)		
D <sub>1</sub> DS 1	5.69 (0.34)	3.69 (0.54)	6.78 <sup>*</sup>	7.60 (0.52)	4.20 (0.87)	4.85 <sup>*</sup>	0.17 (0.01)	0.08 (0.02)	4.11 <sup>ns</sup>	25.04 (1.25)	-26.53 (10.37)	-10.72 <sup>**</sup>
D <sub>2</sub> DS 25	2.00 (0.22)			3.40 (0.42)			0.09 (0.01)			40.95 (0.84)		

Each value is expressed as the mean ±S.E(n=3). Significant differences are indicated by asterisks: \* = P ≤ 0.05, \*\* = P ≤ 0.01, \*\*\* = P ≤ 0.001, and ns is non-significant.

(Vt)에 대한 세포막을 통과 할 수 없는 apoplastic water (Va=Vt-Vo)의 비율을 의미한다(Neil, 1988). Vt/DW과 최대포수시의 삼투수량에 녹아있는 용질의 osmole 수 (Ns/DW)는 단위중량당 잎세포가 가지는 수분으로 작은 값일수록 수분을 적게 갖는 건성잎을 의미한다(Han, 1991). Vo/DW, Vt/DW와 Ns/DW의 값은 계절변화가 심하며, 엽령이 증가하면 잎 세포막의 노화로 세포막의 반투성 기능이 감소하는 반면 침투성이 증가하여 이들 값은 감소한다고 한다(Parker et al., 1982; Han, 1991). Vo/DW의 변화는  $\Psi_o^{dp}$ ,  $\Psi_o^{sat}$ 와 더불어 삼투적 적응을 나타내는 지표라고 하며(Miki et al., 2003), Deligöz(2012)에 따르면 스트레스가 심한 계절에서 Vo/DW의 값이 낮아지는 경향을 보인다고 하였는데, 수리취의 경우에도 스트레스 처리 후 5일(DS 5)까지는 유의적인 차이가 없었으나 이후 건조스트레스가 증가할수록 낮아지는 경향을 보였으며, 스트레스가 극심한 25일(DS 25)에는 DS 1(5.96)에 비해 약 35% 수준인 2.00으로 나타나 삼투적 적응을 나타내는 것으로 생각된다. 그러나 Va/Vt는 Vo/DW와 반대의 경향을 보여 스트레스에 따라 증가되는 것을 알 수 있었다. 건조스트레스에 따른 Ns/DW는 처리 후 5일(DS 5)과 20일(DS 20)은 유의적인 차이가 없었으나, DS 10, DS 15, DS 20은 비슷한 수준으로 감소된 것을 알 수 있

었고, 건조당 수분총량(Vt/DW)은 스트레스에 따라 점진적으로 감소하였다.

## 결론

건조스트레스가 지속됨에 따라 새벽 녁 수분포텐셜( $\Psi_{pd}$ )과 일중 스트레스가 가장 심한 오후 1시경 수분포텐셜( $\Psi_{mid}$ )이 모두 감소하였으며, 엽의 수분불포화도(WSD)는 약 7배 증가하였다. 특히 일중 수분포텐셜차( $\Psi_{pa}-\Psi_{mid}$ )는 처리 후 10일까지 0.22 MPa~0.18 MPa 범위로 큰 차이를 나타냈으나, 이후 차이가 크게 줄어드는 경향을 보였다. 수리취는 건조스트레스 처리 후 15일경, 새벽녘 엽 수분포텐셜이 -0.67 MPa 일때 기공전도도와 기공증산속도의 감소가 두드러졌으며, 처리 20일 이후, 새벽녘 엽 수분포텐셜이 -0.93 MPa 일때 최대광합성 속도와 순양자수율 역시 큰 폭으로 감소한 반면, 수분이용효율은 일시적으로 증가하였다. 엽록소 형광분석 결과, 건조스트레스 초기에는 엽면적당 흡수되는 에너지와 광화학과정으로 포획되는 에너지의 감소가 먼저 나타났으며, 처리 후 15일, 새벽녘 수분포텐셜이 -0.67 MPa 보다 낮아지는 시기부터 전자전달 과정에서 전자 이동의 제한이 두드러지게 되어 전반적으로 광합성 활성의 감소가 나타난 것을 알

수 있었다. 또한 원형질 분리 시 삼투포텐셜  $\Psi_0^{up}$ 은 -0.4 MPa, 최대포수시의 삼투포텐셜  $\Psi_0^{sat}$ 은 -0.35 MPa의 삼투적 적응 반응을 나타냈으며, 최대탄성계수인  $E_{max}$ 가 2배 이상 증가하여 수리취는 건조 스트레스에 대응하기 위해 삼투적 적응과 탄성적 적응을 동시에 나타내는 식물임을 알 수 있었다.

위 결과를 통해 수리취는 건조스트레스에 대응하여 초기에는 기공 닫힘을 통해 증산량을 감소시켜 수분이용효율의 증가와 수분손실을 줄이려는 반응을 보였으며, 세포의 팽압을 유지하기 위해 삼투적 적응과 탄성적 적응을 동시에 증가시켰다. 그러나 새벽녘 엽 수분포텐셜이 -0.93 MPa 수준까지 낮아지면서 삼투포텐셜의 감소 및 세포벽 탄성의 증가를 통한 스트레스 대응이 한계에 달하였고, 광계 2에서 광계 1로 전자를 전달하는 과정에서 손실이 많아져 전반적인 광합성 활성이 크게 떨어졌다. 이후 토양수분함량이 3.6%, 새벽녘 엽 수분포텐셜이 -1.24 MPa에 도달하게 되면서 엽조직의 영구적인 손상으로 고사에 이르는 것을 알 수 있었다.

## References

- Abrams, M.D. 1988. Sources of Variation in Osmotic Potentials with Special Reference to North American Tree Species. *Forest Science* 34: 1030-1046.
- Bargali, K. and Tewari, A. 2004. Growth and Water Relation Parameters in Drought-stressed *Coriaria nepalensis* Seedlings. *Journal of Arid Environments* 58: 505-12.
- Bowman, W.D. and Roberts, S.W. 1985. Seasonal and Diurnal Water Relations Adjustments in Three Evergreen Chaparral Shrubs. *Ecology* 66: 738-42.
- Cheung, Y.N.S., Tyree, M.T. and Dainty, J. 1975. Water Relation Parameters on Single Leaves Obtained in a Pressure Bomb and Some Ecological Interpretations. *Canadian Journal of Botany* 53: 1342-1346.
- Choi, J.H. and Kwon, K.W. 2001. Studies on the Shade Tolerance, Light Requirement, and Water Relations of Economic Tree Species(3). *Journal of Korean Forest Society* 90: 524-534.
- Deligöz, A. 2012. Morphological and Physiological Differences Between Bareroot and Container *Juniperus excelsa* Seedlings. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 36: 619-628.
- Fan, S., Blake, T.J. and Blumwald, E. 1994. The Relative Contribution of Elastic and Osmotic Adjustment to Turgor Maintenance of Woody Plants. *Physiologia Plantarum* 90: 414-19.
- Han, S.S. 1991. Ecophysiological Interpretations on the Water Relations Parameters of Trees(VI)-diagnosis of Drought Tolerance by the p-v Curves of Twenty Broad Leaved Species-. *Journal of Korean Forest Society* 80: 210-219.
- Hinckley, T.M., Teskey, R.O., Duhme, F. and Richter, H. 1983. Temperate Hardwood Forests. pp. 154-208. In : Kozlowski, T.T. (ed.). *Water Deficits and Plant Growth, Vol II*, Academic Press. New York, U.S.A.
- Holland, V., Koller, S. and Brüggemann, W. 2013. Insight into the Photosynthetic Apparatus in Evergreen and Deciduous European Oaks During Autumn Senescence using OJIP Fluorescence Transient Analysis. *Plant Biology* 1-8.
- Je, S.M., Son, S.G., Woo, S.Y., Byun, K.O. and Kim, C.S. 2006. Photosynthesis and Chlorophyll Contents of *Chloranthus glaber* under Different Shading Treatments. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* 8: 54-60.
- Jung, M.J., Heo, S.I. and Wang, M.H. 2008. Antioxidant Activities of Different Parts of *Synurus deltoideus* Nakai Extracts in Vitro. *Korean Journal of Food Science and Technology* 17: 1156-1159.
- Kim, Y.B., An, C.G. and Lee, Y.H. 2000. Effect of Soil Moisture on Quality and Yield in Tomatoes. *Journal of the Korean Society for Horticultural Science* 41: 139-142.
- Korea Meteorological Administration. 2017. Integrated Drought Information System. [https://drought.kma.go.kr/\(2017.07.11\)](https://drought.kma.go.kr/(2017.07.11)).
- Kume, A. and Ino, Y. 1993. Comparison of Ecophysiological Response to Heavy Snow in Two Varieties of *Acuba japonica* with Different Areas of Distribution. *Ecological Research* 8: 111-121.
- Kwon, Y.M., Ko, S.C., Kim, J.C., Moon, B.Y., Park, M.C., Park, H.B., Park, I.H., Lee, Y.S., Lee, I.H., Lee, J.S., Lee, J.B., Lee, C.H., Jeon, B.U., Jo, S.H. and Hong, J.B. 2003. *Plant Physiology*. Academybook. Seoul, pp. 429.
- Lee, K.C., Jeon, S.R. and Han, S.S. 2011. Comparison of Water Potential Parameters in *Aster scaber* and *Synurus deltoideus* Leaves Obtained from p-v Curves. *Korean Journal of Plant Resources* 24: 413-418.
- Lee, K.C., Kim, S.H., Park, W.G., and Kim, Y.S. 2014. Effects of Drought Stress on Photosynthetic Capacity and Photosystem II Activity in *Oplopanax elatus*. *Korean Journal of Medicinal Crop Science* 22: 38-45.
- Lee, W.S., Kim, B.S., Kang, S.K., Jeong, S.D. and Hwang, J.M. 1996. Drought Tolerance of Pepper and Correlations Among WSD, leaf Water Potential and Stomatal Density. *Journal of Horticulture, Environment, and Biotechnology* 37: 1-4.
- Marshall, J.G. and Dumbroff, E.B. 1999. Turgor Regulation Via Cell Wall Adjustment in White Spruce. *Plant Physiology* 119: 313-19.

- Marta, P., Dolores, J., Ismael, A., Jaime, P. and José, A.P. 2005. Water Relations of Cork Oak (*Quercus suber* L.) Seedlings in Response to Shading and Moderate Drought. *Annals of Forest Science* 62: 377-384.
- Miki, N., Otsuki, K., Nishimoto, K.S.T. and Yoshikawa, K. 2003. Leaf Water Relations in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. on Different Soil Moisture Conditions. *Journal of Forest Research* 8: 153-161.
- Neil, C.T. 1988. Measurement of Plant Water Status by the Pressure Chamber Technique. *Irrigation Science* 9: 289-308.
- Nonami, H. 1998. Plant Water Relations and Control of Cell Elongation at Low Water Potentials. *Journal of Plant Research* 111: 373-382.
- Oh, S.J. and Koh, S.C. 2004. Chlorophyll Fluorescence and Antioxidative Enzyme Activity of *Crinum* Leaves Exposed to Natural Environmental Stress in Winter. *Korean Journal of Environmental Biology* 22: 233-241.
- Parker, W.C., Pallardy, S.G., Hinckley, T.M. and Tesky, R.O. 1982. Seasonal Changes in Tissue Water Relations of Three Woody Species of the *Quercus-Carya* Forest Type. *Ecology* 63: 1259-1267.
- Park, H.J., Son, K.H., Kim, S.W., Chang, H.W., Bae, K.H., Kang, S.S. and Kim, H.P. 2004. Antiinflammatory Activity of *Synurus deltoides*. *Phytotherapy Research* 18: 930-933.
- Park, M.H., Choi, B.G., Lim, S.H., Kim, K.H., Heo, N.K., Yu, S.H., Kim, J.D. and Lee, K.J. 2011. Analysis of General Components, Mineral Contents, and Dietary Fiber Contents of *Synurus deltoides*. *Journal of Food Science and Nutrition* 40: 1631-1634.
- Park, S.N. 2009. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. 4th ed. Academic Press. California, U.S.A. pp. 604.
- Park, Y.M. 1996. Diurnal Changes of Tissue Water Relations in Two Allopatric Tree Species. *Korean Journal of Ecology* 19: 453-463.
- Rathod, D., Brestic, M. and Shao, H. 2011. Chlorophyll a Fluorescence Determines the Drought Resistance Capabilities in Two Varieties of Mycorrhized and Non-mycorrhized *Glycine max* Linn. *African Journal of Microbiology Research* 5: 4197-4206.
- Ritchie, G.A. and Schula, R.G. 1984. Seasonal Changes of Tissue-water Relations in Shoots and Root Systems of Douglas-fir Seedlings. *Forest Science* 30: 75-71.
- Salisbury, F.B. and Ross, C.W. 1992. *Plant Physiology*, 4th ed. Wadsworth Publishing Company. Belmont, U.S.A. pp. 257.
- Strasser, R.J., Srivastava, A. and Tsimilli-Michael, M. 2000. The Fluorescence Transient as a Tool to Characterize and Screen Photosynthetic Samples. pp. 445-483. In : Yunus, M. Pathre, U. and Mohanty, P.(eds.). *Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation*. Taylor and Francis. London and New York, U.S.A.
- Taiz, L. and Zeiger, E. 2006. *Plant Physiology*. 4th ed. Sinauer Associates. Sunderland. Massachusetts. U.S.A. p. 672-705.
- Turner, N.C. 1986. Adaptation to water stress : a changing perspective. *Functional Plant Biology* 13: 175-90.
- Tyree, M.T. and Hammel, H.T. 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.
- Tyree, M.T., Cheung, Y.N.S., Macgregor, M.E. and Talbit, A.J.B. 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.
- Wang, Z., Quebedeaux, B. and Stutte, G.W. 1995. Osmotic Adjustment: Effect of Water Stress on Carbohydrates in Leaves, Stems and Roots of Apple. *Functional Plant Biology* 22: 747-754.
- Wang, Z.X., Chen, L., Ai, J., Qin, H.Y., Liu, Y.X., Xu, P.L., Jiao, Z.Q., Zhao, Y. and Zhang, Q.T. 2012. Photosynthesis and Activity of Photosystem II in Response to Drought Stress in Amur Grape (*Vitis Amurensis* Rupr.). *Photosynthetica* 50: 189-196.
- Yu, S.O. and Bae, J.H. 2004. The Effect of Fertigation Setting Point on the Growth and Fruit Quality of Sweet pepper(*Capsicum annuum* L.). *Journal of Bio-Environment Control* 13: 102-106.