

植物의 物質生産과 水分스트레스

金 俊 鎬
서울대 自然大 植物學科

서 론

全地域 면적의 약 1/3의 植物은 降水量의 不均等分布로 말미암아 水分스트레스를 받으며 생활하고 있다. 한국에서도 강수량이 여름에 집중되고 植物의 生育初期인 봄에 蒸發量보다 적어서 水分스트레스를 받는 해가 많다.

식물체내의 물상태 (water status)에 대하여 Slatyer and Tayler (1960)가 물의 자유에너지 개념을 도입하여 熱力學的으로 표현한 이래, 종전에 사용하였던 擴散壓缺差 (DPD), 삼투압 (OP), 팽압 (TP)과 같은 用語는 水分포텐셜 (water potential, Ψ_w), 삼투포텐셜 (Ψ_π), 압력포텐셜 (또는 팽압포텐셜, Ψ_p)로 바뀌고, 이들의 단위도 기압 (atm)에서 bar (1 atm = 0.987 bars) 또는 pascal (1 bar = 10^5 Pa)로 표현하게 되었다.

이 장에서는 植物의 水分스트레스를 받는 과정 또는 脫水된 植物에 再給水 되는 과정의 水分狀態, 水分스트레스下의 葉의 生長, 光合成, 呼吸 및 物質生産 등을 다루기로 한다.

植物細胞의 水分狀態

植物細胞 내의 水分狀態는 다음 式으로 표시된다.

$$\Psi_w = \Psi_\pi + \Psi_p + \Psi_m$$

여기에서 Ψ_w 는 全水分포텐셜, Ψ_π 는 삼투포텐셜, Ψ_p 는 압력 (팽압) 포텐셜, Ψ_m 는 매트릭포텐셜이다. Ψ_m 는 세포벽이나 콜로이드 표면에 吸着된 물의 水分포텐셜이므로 脫水된 細胞에서는 Ψ_m 과 Ψ_π 를 구분하기 어려울 뿐 아니라 그 값이

적기 때문에 보통 무시한다 (ψ_m 값은 보통 0.1 bar). 따라서 $\psi_w = \psi_\pi + \psi_p$ 로 간략하게 표시한다.

한편 식물세포 또는 조직의 水分狀態는 相對水分含量 (RWC) 으로 나타낸다.

$$RWC = \frac{\text{현장에서의 무게} - \text{건조한 무게}}{\text{팽윤된 무게} - \text{건조한 무게}}$$

그래서 ψ_π 과 RWC 사이에는 다음과 같은 단순한 관계가 성립된다.

$$\psi_\pi = \psi_\pi^\circ / RWC$$

여기에서 ψ_π° 는 팽압이 충분히 높은 세포의 삼투포텐셜이다. 실험적으로 水分스트레스를 받은 葉에서 RWC는 $\log \psi_\pi$ 와 直線관계가 나타난다 (그림 1). RWC = 1.0 일 때 ψ_w 는 0 이고, $\psi_\pi = \psi_p$ 이다. 그림 1 에서 ψ_π° 는 cotton, sunflower,

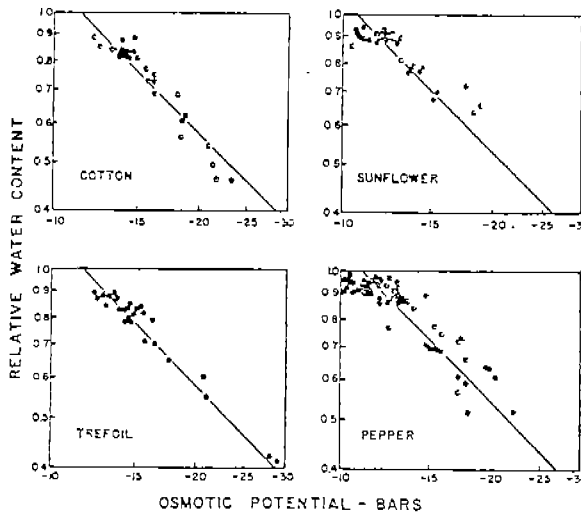


Fig. 1 Relative water content as a function of the average osmotic potential in the plant leaf. The straight lines represent the relation expected if the solutes behave ideally and there is no bound water.

trefoil 및 pepper 가 각각 -11.5 , -10.5 , -11.5 및 -11.0 bar 이다.

Ψ_{π}° 는 세포의 용질농도나 토양용액농도에 의하여 영향받는다.

Ψ_w 와 Ψ_{π} 의 관계를 보면 식물이 水分스트레스를 받아서 Ψ_w 가 낮아짐에 따라 Ψ_{π} 는 처음에는 급작히 저하하지만 나중에는 완만하게 낮아져서 直線에 수렴한다 (그림 2). 그림 2 에서 점선과 곡선 (실선) 이 교차되는 點은 팽압포텐셜, Ψ_p

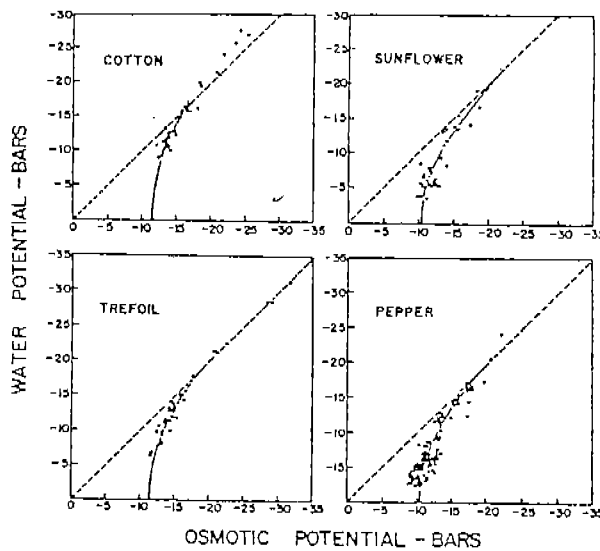


Fig. 2 Average water potential plotted as a function of average osmotic potential in the plant leaf. The difference between the smooth curves through the data and the dashed lines with a slope of unity gives the pressure (turgor) potential.

가 0 이 되고 $\Psi_w = \Psi_{\pi}$ 이 되는 수분상태를 나타낸다. 실제로 그림 2 에서 cotton, sunflower, trefoil 및 pepper 의 $\Psi_w = \Psi_{\pi}$ 의 값은 각각 -19.0 , -22.4 , -20.3 및 -22.0 bar 이다.

한편 RWC와 Ψ_p 의 관계를 보면 기울기가 다른 2 直線으로 표시된다 (그림 3). 즉 완만한 직선은 낮은 RWC와 높은 Ψ_p 의, 급한 직선은 높은 RWC와 낮은 Ψ_p 의 수분상태를 나타내는데, 두 선의 交叉點은 세포의 bulk elasticity modulus(ϵ)

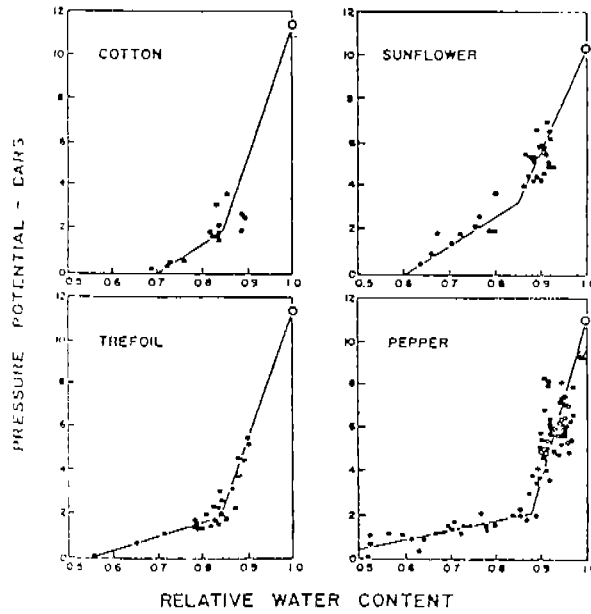


Fig. 3 Pressure potential of leaf as a function of the relative water content. See explanation in text.

(부피의 변화를 일으키는 Ψ_p 을 말함) 를 나타낸다. 실제로 cotton, trefoil 및 pepper 의 ϵ 값은 -2.0 bar 이고 sunflower 는 -3.5 bar 이다.

水分스트레스에 따른 水分狀態의 변화

식물중에서 乾性植物은 乾燥抵抗이 크고 中性植物은 작다는 사실은 잘 알려져 있다. 예를 들면, 건조식물인 brigalow (*Acacia*) 는 중성식물인 토마토보다 건조 저항이 커서 RWC가 70%일 때 Ψ_w 는 전자는 -140 bar 로, 후자는 -20 bar 로 떨어진다 (그림 4). 한국에도 바위표면에 붙어사는 녀줄고사리 (*Davallia mariesii*) 처럼 건조저항이 대단히 큰 식물이 있다 (李, 1982).

純水의 Ψ_w 는 0 bar 이지만 식물체 내의 물은 溶質을 포함하기 때문에 팽압이 충분히 높은 상태라도 Ψ_w 가 0 bar 이하로 된다. 실제로 물을 충분히 함유한 강낭콩 잎의 경우 RWC는 97%, Ψ_w 는 -4.6 bar 를 유지한다 (Suh and Kim,

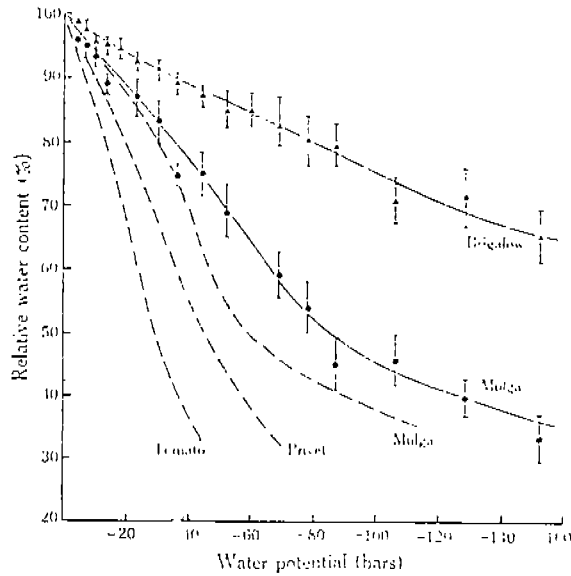


Fig. 4 The relationship between relative water content and water potential for brigalow(▲) and mulga (●) (with confidence limits $P < 0.01$) compared with similar relationships (---) for tomato, privet, and mulga from Slatyer (1962).

1981). 이러한 식물의 ψ_p 는 0 bar 이고 (팽압이 충분히 높음) ψ_w 와 ψ_π 는 똑같은 값을 갖는다. 그러나 식물에 水分供給을 중단하면 1~2일 후부터 RWC와 ψ_w 가 낮아지는데 pot 재배한 강낭콩의 한 실험체를 보면, RWC와 ψ_w 가 매일 2%와 -1 bar 씩 낮아져서 8일 후에는 66%와 -12.7 bar로 된다. 그리고 氣孔蒸散의 尺度가 되는 氣孔擴散抵抗 (stomatal diffusive resistance, R)은 2일 후에 11 sec/cm에서 8일 후에 70 sec/cm로 높아진다. ψ_π 는 水分공급 중단 후의 數日間(4일)은 급히 낮아지고 다음의 8일까지는 9.8 bar로 유지된다.

이처럼 水分스트레스를 받은 강낭콩식물에 再給水하면 RWC와 ψ_w 는 2~3시간 내에 對照植物 수준 또는 그 이상으로 회복되고, 확산저항은 6시간 후에 회복된다(그림 5). 이러한 식물체내의 수분상태의 시간적 변화는 식물의 크기, 스트레스의 정도 기타 환경조건에 따라 달라진다(Kim and Lee-Stadelman, 1984).

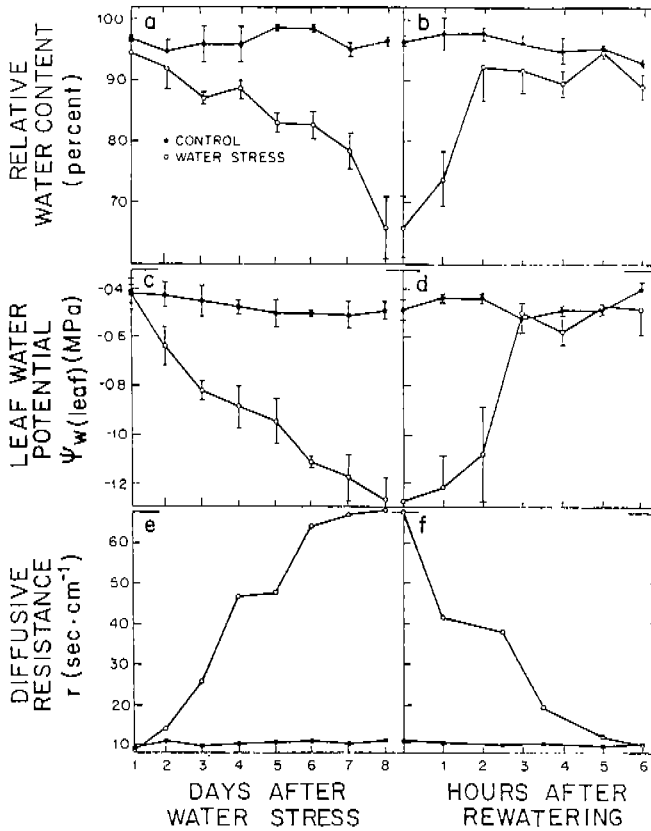


Fig. 5 Relative water content (a,b), leaf water potential (e, d) and total leaf diffusive resistance (e,f) in leaves of *Phaseolus vulgaris* after withholding of water (left) and subsequent rewatering (right). These data are average of both primary and first trifoliolate leaves. Individual points are an average of six measurements.

光合成과 呼吸

植物의 物質生産은 光合成과 呼吸量으로 결정되는데, 水分스트레스에 의하여 전자는 감소되고 후자는 증가 또는 감소한다 (Brix, 1962). 식물이 水分스트레스를 받는 과정에서 光合成은 葉의 生長抑制만큼 예민하지 않지만 잎의 Ψ_w 가 일정한 閾値로 감소하면 光合成率은 저하된다. Ψ_w 의 역치는 식물의 종류에 따라 $-5 \sim -25$ bar 사이에서 나타난다 (Boyer, 1976). 실제로 강낭콩葉에서 光合成의 閾値는 $\Psi_w - 11$ bar, RWC 81%, 확산저항 16 sec/cm 에서 나타난다 (Suh

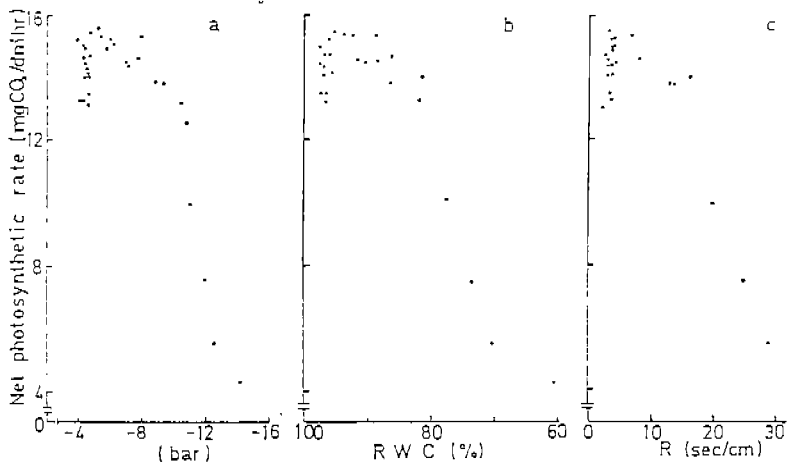


Fig. 6 Relationship of net photosynthetic rate to leaf water potential (Ψ_{leaf} : a), relative water content (RWC : b) or leaf diffusive resistance (R : c) of the first trifoliolate leaves of snapbean.

and Kim, 1981) (그림 6). 水分스트레스와 관련된 光合成은 氣孔開閉를 생각할 수 있는데, 植物이 水分스트레스를 받으면 abscisic acid가 생성되고 이 호르몬은 기공을 닫아서 광합성을 억제하는 사실이 밝혀졌다 (Dörffling et al., 1977).

暗呼吸에 미치는 水分스트레스는 약한 스트레스에서 呼吸率이 일반적으로 작아진다. 그러나 소나무幼植物의 呼吸率은 강한 스트레스하에서 커진다 (Brix, 1962) (그림 7). 水分스트레스에 의하여 呼吸이 감소되는 까닭은 Ψ_p 가 낮아짐으로써 삼투스트레스를 받기 때문이지만 (Greenway and Leahy, 1970), Ψ_p 와 호흡 사이에 定量的 關係는 발견하지 못하였다 (Pheloung and Barlow, 1981). 水分스트레스를 받은 葉에서 추출한 미토콘드리아의 호흡도 역시 억제된다 (Bell et al., 1971).

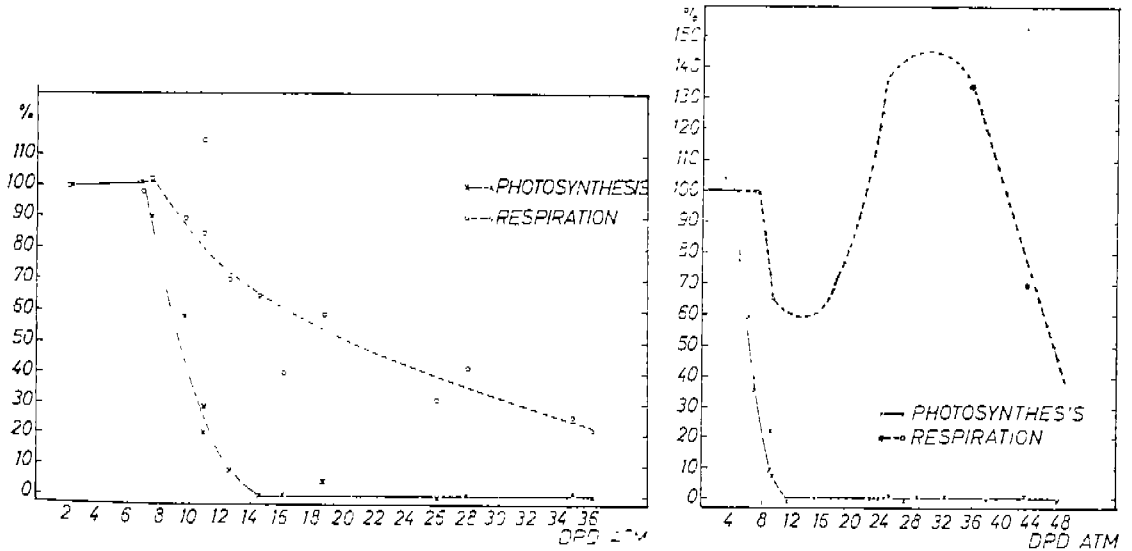


Fig. 7 The effects of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato (left) and loblolly pine seedlings (right) (Brix, 1962).

葉의 生長

잎의 生長은 水分스트레스에 의하여 光合成이나 呼吸보다 예민하게 반응한다(그림 8). 그림 8처럼 soybean, sunflower 및 corn 잎의 伸長低下는 光合成의 저하보다 높은 ψ_w 에서 일어난다(Boyer, 1970). 水分스트레스의 정도를 달리 한 강낭콩 잎의 生長은 무거운 스트레스(-12 bar, 표 1의 S-3)에서 가벼운 스트레스(-8 bar, S-1)보다 크게 억제된다(표 1). 이번에는 水分스트레스를 받은 식물에 再給水하면, 6~24 시간 사이에 자라기 시작하고 3일 후에 완전히 회복된다(Kim and Lee-Stadelman, 1984). 재급수 후의 葉生長은 가벼운 스트레스에서 對照植物 수준으로 회복되지만 무거운 스트레스에서는 77%에 그친다.

細胞의 팽창은 ψ_w 가 감소되고 ψ_p 가 감소됨으로써 일어나는 物理的 現象이라고

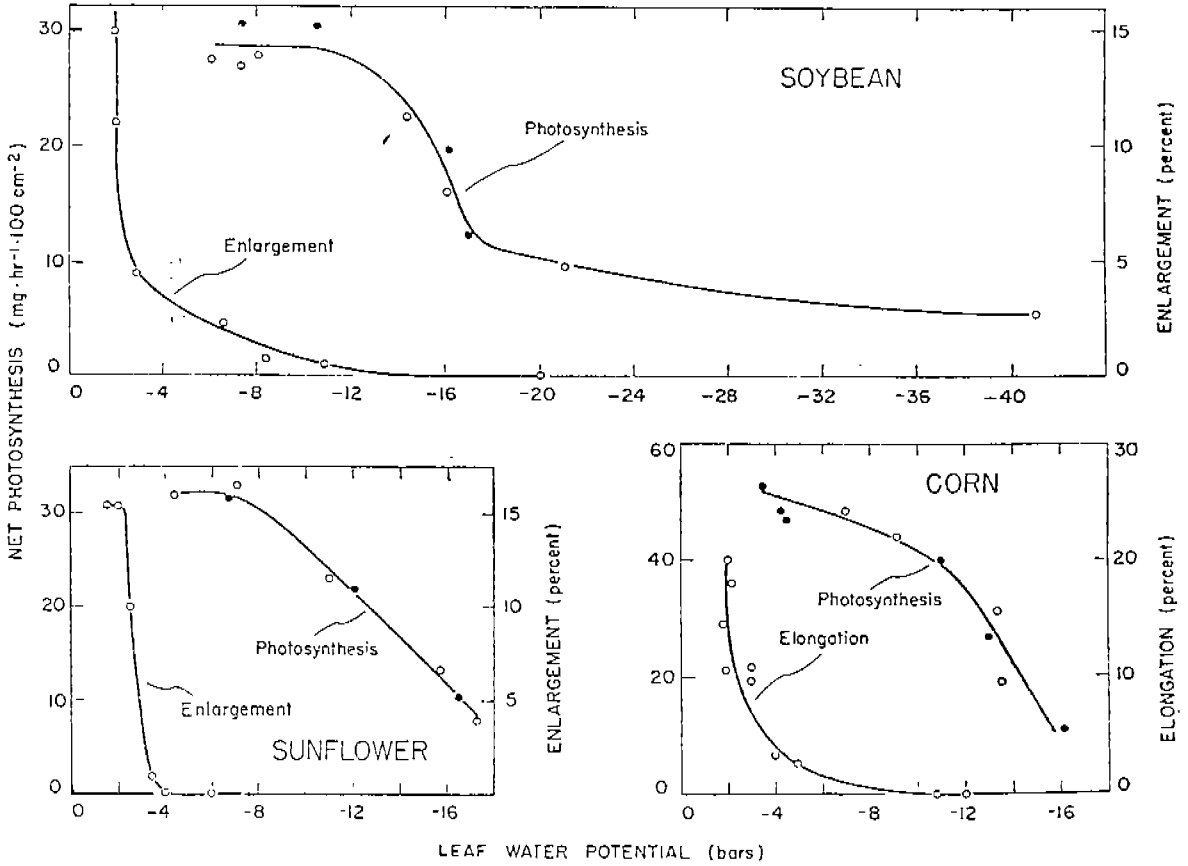


Fig. 8 Rates of leaf enlargement and net photosynthesis in corn, soybean, and sunflower plants at various leaf water potentials.

Table 1. The leaf growth in elongation and area, reaching time to a given water potential (bar), recovering time to maximum growth of the snapbean. Values are given as means±standard error

	Plot(bar)	Reaching time(day)	Leaf growth			Recovering time(day)	Maximum growth	%
			Control	Stress	%			
Elongation(cm)	S-1(-7)	5	8.18±0.84	6.83±0.73**	83.6	7.5	10.29±1.04	101.2
	S-2(-10)	8	9.59±1.05	7.56±0.78**	78.8	9.5	9.58±0.92	94.1
	S-3(-14)	12	10.00±1.05	6.98±0.75**	69.8	7.0	9.15±0.73*	89.9
Area(cm ²)	S-1(-7)	5	21.62±4.07	14.90±3.16**	68.9	10.0	38.26±6.21	106.1
	S-2(-10)	8	30.06±6.02	19.21±4.55**	63.9	13.5	30.49±5.99*	84.6
	S-3(-14)	12	35.51±6.19	15.38±3.92**	43.3	9.5	27.89±4.80**	77.3

*, P<0.05; **, P<0.01

알려져 있다 (Hsiao, 1973). 再給水에 의하여 生長의 회복속도가 빠른 까닭은 Ψ_w 의 증가가 다른 中間代謝와 관계없이 物理的으로 細胞를 팽창시키기 때문이라고 해석되는 것이다.

細胞의 伸長은 細胞壁物質의 합성과 관계가 있는데, 水分스트레스에 의하여 葉伸長이 억제되는 동안에도 壁物質의 合成은 계속되는 까닭에 벽이 두껍고 작은 세포가 형성된다 (Cutler et al., 1977). 細胞가 伸長할 때 蛋白質의 合成이 일어나는데 水分스트레스를 받으면 오히려 단백질이 분해되거나 그 합성이 감소되고 proline이나 betaine과 같은 amino 산이 축적된다 (Stewart et al., 1977). 옥수수잎에 水分스트레스가 가해져서 Ψ_w 가 $-2 \sim -3$ bar로 되면 ribonuclease 活性이 높아지고 polyribosome이 극적으로 감소된다. 그 이유는 ribonuclease가 polyribosome을 monoribosome으로 분해한다고 해석되고, 스트레스가 계속하는 동안 mRNA로부터 polyribosome이 분리되지만 再結合은 못한다고 해석되고 있다 (Dhindsa and Bewley, 1976). 그러나 水分스트레스를 받은 식물에 再給水하면 2시간 후에 polyribosome량이 대조구 수준으로 회복됨으로써 단백질합성은 다시 일어나는 것이다 (Bewley and Krochko, 1982).

植物의 生長과 관계있는 IAA는 해바라기에 있어서 水分스트레스를 받았을 때 감소된다. 토마토 잎에서 Ψ_w 가 $-2 \sim -15$ bar 사이에서 IAA oxidase 活性이 반비례적으로 증가하는 것으로 水分스트레스가 IAA를 감소시키는 것을 설명하고 있다 (Darbyshire, 1971).

水分스트레스와 物質生産

耐乾性植物로 알려진 수수 (sorghum)와 中性植物인 옥수수의 生産은 水分스트레스의 입장에서 비교되어 왔다. 수분스트레스 하의 수수는 옥수수에 비하여 生産이 감소되지 않는다 (표 2). 두 植物의 生産이 다른 까닭은 수수가 옥수수보다 뿌리가 많고 (Sullivan and Blum, 1970), 건조상태에서 기공이 닫히지 않으며 (Turner, 1974), 저장기관(이삭)이 크고, 수분스트레스 하에서 장시간 높은

Table 2. Grain yields of maize and sorghum with and without irrigation

	Frequently irrigated		Unirrigated	
	Yield (kg ha ⁻¹)	Harvest index	Yield (kg ha ⁻¹)	Harvest index
Maize	11300	0.47	5200	0.43
Sorghum	8780	0.48	8000	0.55

光合成率을 유지하며 (Beadle et al., 1973), 잎의 Ψ_w 가 보다 낮아야 광합성이 저하된다. 그런데 식물은 생육기간중의 수분스트레스를 받는 시기에 따라 생산에 차이가 있다. 예를 들면, 벼는 發穗期 전 약 20일간에 스트레스를 받으면 植物體와 穀粒 수가 대단히 감소된다 (Matsushima, 1968). 生育初期에 水分스트레스에 봉착하면 오히려 生産量이 증가하는 예도 있는데 그 원인은 Ψ_{π} 의 저하가 시간이 경과한 후까지 남아 있어 가벼운 水分스트레스를 극복하는 것으로 알려져 있다 (Jones, 1979).

한 지역의 강수량은 그 지역의 식물의 순생산을 결정한다. Lieth (1975)는 육상의 연평균 강수량 (P, mm)과 1차 생산성 (y, g/m²/년)과의 관계를

$$y = 3000 (1 - e^{-0.000649 P})$$

로 나타내었다. 이 식은 강수량이 많아서 수분스트레스를 받지 않으면 생산이 증가한다는 것을 뜻한다. 식물의 물질생산과 水分소비량과의 관계를 나타내는 水分利用效率 (water use efficiency), 물질생산량 (mg) / 증발산량 (mg) 또는 순광합성량 / 증산량은 100 ~ 1000 사이에서 변동한다. 강수량이 적은 지역에서 식물의 수분이용효율을 높여서 높은 생산성을 유지하려는 品種改良을 진행하고 있다. 여기에는 수분스트레스에 대한 氣孔開閉의 효율을 높이는 연구나 잎의 높은 Ψ_w 을 유지시키는 연구 등이 포함된다. 한국과 같이 강수량의 불균등분포에 의하여 수분스트레스를 일시적으로 받게 되는 지역에서는 生育期の 조절에 의하여 乾燥逃避 (drought escape)나 乾燥忌避 (drought avoidance)가 이루어지도록 하는 것이 좋을 것이다.

인 용 문 헌

- Beadle, C. L., K. R. Stevenson, H. H. Newman, G. W. Thartell, K. M. King. 1973 . Diffusive resistance, transpiration and photosynthesis in single leaves of corn and sorghum in relation to leaf water potential. *Can. J. Plant Sci.* 53:537-544.
- Bell, D. T., D. E. Koeppel, and R. J. Miller. 1971 . The effects of drought stress on respiration of isolated corn mitochondria. *Plant Physiol.* 48:413-415.
- Bewley, J. D. and J. E. Krochko. 1982 . Desiccation tolerance. In "Physiological plant ecology II." Lange et al. (ed). Springer-Verlag. p. 325-378.
- Boyer, J. S. 1970 . Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiol.* 46:233-235.
- Boyer, J. S. 1976 . Water deficits and photosynthesis In "Water deficits and plant growth, Vol. IV." Kozlowski (ed). Academic press. p. 153-190.
- Brix, H. 1962 . The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. *Physiol. Plant.* 15:10-20.
- Connor, D. J. and B. R. Tunstall. 1968 . Tissue water relations for brigalow and mulga. *Aust. J. Bot.* 16:487-490.
- Cutler, J. M., D. W. Rains, and R. S. Loomis. 1977 . The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiol. Plant.* 40:255-260.
- Darbyshire, B. 1971 . Changes in indoleacetic acid oxidase activity associated with plant water potential. *Physiol. Plant.* 25:80-84.
- Dhindsa, R. S. and J. D. Bewley. 1976 . Water stress and protein synthesis. *J. Exp. Bot.* 27: 513-523.
- Dörffling, K., J. Streid, W. Kruse and B. Muxfeldt. 1977 . Abscisic acid and the after-effect of water stress on stomatal opening potential. *Z. Pflanzenphysiol. Bd.* 81:43-56.
- Gardner, W. R. and C. F. Ehlig. 1965 . Physiological aspects of the internal water relations of plant leaves. *Plant Physiol.* 40: 705-710.
- Greenway, H. and M. Leahy. 1970 . Effects of rapidly and slowly permeating osmotica in metabolism. *Plant Physiol.* 46:259-262.

- Hsiao, T. C. 1973 . Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 24:519-570.
- Jones, H. G. 1979 . Stomatal behavior and breeding for drought resistance. In "Stress physiology in crop plants." Mussell and Staples (ed). John Willy and Sons. p. 408-428.
- Kim, J. H. and O. Y. Lee-Stadelman. 1984 . Water relations and cell wall elasticity quantities in *Phaseolus vulgaris* leaves. *J. Exp. Bot.* 35:841-858.
- 李點淑, 1980. 녁줄고사리 지하경의 건조저항에 대한 생태학적 연구. 서울대 대학원, 석사과정. p.63.
- Lieth, H. 1975 . Modeling the primary productivity of the world. In. "Primary productivity of the biosphere" Lieth and Whittaker(ed). Springer-Verlag. p. 237-263.
- Matsushima, S. 1968 . Rice cultivation in Sotheast Asia. p. 102-109.
- Pheloung, P. and E. W. R. Barlow, 1981 . Respiration and carbohydrate accumulation in the water stressed wheat apex. *J. Exp. Bot.* 32:921-931.
- Slatyer, R. O. and S. A. Taylor, 1960 . Terminology in plant-soil-water relations. *Nature (London)*. 187:922-924.
- Suh, K. H. and J. H. Kim, 1981 . Effects of water stress on leaf growth. Leaf diffusive resistance and net photosynthetic rate in snapbean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Korean J. Bot.* 24:61-72.
- Sullivan, C. Y. and A. Blum. 1970 . Drought and heat resistance of sorghum and corn. In 25th A. R. corn and sorghum res. p. 55-66.
- Stewart, C. R., S. F. Boggess, D. Aspinall, L. G. Paleg. 1977 . Inhibition of proline oxidation by water stress. *Plant Physiol.* 59:930-932.
- Turner, N. C. 1974 . Stomatal behavior and water status of maize, sorghum and tomato under field condition. *Plant Physiol.* 53:360-365.