

樹木의 水分特性에 관한 生理·生態學的 解析(VI).
P-V 曲線法에 의한 闊葉樹 20種의 耐乾性 診斷^{1*}
韓 相 燮²

**Ecophysiological Interpretations on the Water Relations
Parameters of Trees(VI). Diagnosis of Drought Tolerance by
the P-V Curves of Twenty Broad-Leaved Species^{1*}**

Sang Sup Han²

要 約

P-V 曲線法을 適用하여 20種의 落葉闊葉樹에 대한 耐乾性 診斷을 하였다. 葉의 水分特性因子 중 耐乾性 判別에 適合한 因子는 最大飽水時의 滲透포텐셜(Ψ_0^{sat}), 初期原形質分離點의 滲透포텐셜(Ψ_0^{ip}), 細胞膜의 最大彈性係數(E_{max}), 初期原形質分離點의 相對含水率(RWC^{ip})였으며, 그 밖에 相對含水率(FWC)와 워터포텐셜(Ψ_L)과의 관계, 膨壓(P_{vat})과 Ψ_L 과의 관계, Höfler diagram 등의 그림을 耐乾性 診斷에 사용하였다.

이와같은 水分特性因子로 考察할 때 물푸레나무, 상수리나무, 졸참나무, 갈참나무, 현사시등은 비교적 耐乾性이 높은 樹種으로, 들메나무, 자작나무, 이태리포플러, 음나무, 서어나무, 까치박달, 산뽕나무, 개뽕나무, 층층나무등은 비교적 耐乾性이 弱한 樹種으로, 그리고 신갈나무, 고로쇠, 복자기, 당단풍, 느릅나무, 느티나무등은 中間 樹種으로 判別되었다.

ABSTRACT

This study is to diagnose the drought tolerance of twenty broad-leaved tree species by the pressure-volume (P-V) curves. As for the diagnosis of drought tolerance, the valuable water relations parameters obtained from P-V curves are the osmotic potential at full turgor, Ψ_0^{sat} , osmotic potential at incipient plasmolysis, Ψ_0^{ip} , maximum bulk modulus of elasticity, E_{max} , and relative water content at incipient plasmolysis, RWC^{ip}. Also, the figures related to the diagnosis of drought tolerance are the free water content (FWC) versus leaf water potential (Ψ_L), volume-averaged turgor pressure (P_{vat}) versus leaf water potential (Ψ_L), and Höfler diagram. In this study, the relatively high drought tolerant species are *Fraxinus rhynchophylla*, *Quercus acutissima*, *Quercus serrata*, *Quercus aliena*, and *Populus alba* × *glandulosa*; the relatively low drought tolerant species are *Fraxinus mandshurica*, *Betula platyphylla* var. *japonica*, *Populus euramericana*, *Kalopanax pictum*, *Carpinus laxiflora*, *Carpinus cordata*, *Prunus sargentii*, *Prunus leveilleana*, and *Cornus controversa*; medium species are *Quercus mongolica*, *Acer mono*, *Acer triflorum*, *Acer pseudo-sieboldianum*, *Ulmus davidiana*, and *Zelkova serrata*.

Key words : Drought tolerance, P-V curves, water relations parameter.

¹ 接受 1991年 3月 12日 Received on March 12, 1991.

² 江原大學校 林科大學 林學科 College of Forestry, Kangweon National University, Chuncheon 200-701, Korea.

* 韓國科學財團 研究費 支援에 의해 이루어진 것임.

緒 論

수목의 생장은 乾燥의 정도에 따라 상당한 차이가 발생할 뿐만 아니라 枯死率도 다르다. 또 1g의 乾物重을 생산하는데 수백g의 水分이 필요하며, 이때 소비되는 水分量은 樹種에 따라 현저하게 다르다(Hinckley 등, 1978; Kramer와 Kozlowski, 1979).

耐乾性樹種이라 함은 동일한 乾燥條件下에서 枯死率이 낮고 生存率이 높을 뿐만 아니라 보다 적은량의 水分을 소비하여 보다 높은 生長을 할 때 그 종을 耐乾性樹種이라고 할 수 있다. 보통 수목은 乾燥에 適應하는 乾燥回避性이 있지만 先天的으로 갖고 있는 眞性耐乾性이 있기 때문에 耐乾性的 診斷이 매우 어렵다.

중래 耐乾性樹種의 診斷에 있어서는 여러가지 乾燥環境下에서 枯死率과 生存率의 차이, 또는 物質生産에 대한 水分消費效率의 차이 등을 측정하여 耐乾性的 크기를 판단하여 왔으나, Scholander 등 (1964, 1965)이 pressure chamber를 만들어 植物의 워터포텐셜을 용이하게 측정할 이후 이들에 관한 연구는 심도 있게 급진전되어 왔다. 특히 Tyree와 Hammel(1972)의 P-V곡선법에 의한 葉組織의 水分特性因子 測定法의 開發은 중래 측정이 매우 어려웠던 葉細胞의 壓포텐셜(=膨壓), 滲透포텐셜, 워터포텐셜, 細胞膜의 彈性係數 등을 용이하게 측정할 수 있을 뿐만 아니라 樹種間 및 品種間의 耐乾性檢定(Cheung 등, 1975; 韓 和 金, 1980; 韓 등, 1985; Han & Choi, 1986; Parker 등, 1982; 矢幡, 1986; 水永, 1988), 그리고 耐凍性 檢定(丸山 등 1988; 丸山와 森川, 1989; 池田와 紺野, 1990)등에 널리 이용되고 있다.

수목에 있어서 水分損失의 대부분은 엽에서 일어나기 때문에 葉의 生細胞群의 耐乾성에 관계하는 水分因子의 特性을 밝힐 필요가 있다.

P-V 곡선법에 의한 耐乾性樹種의 診斷에 있어서는 葉의 生細胞群의 워터포텐셜이 저하하여도 높은 膨壓(turgor pressure)을 유지하여 原形質分離가 잘 일어나지 않고, 細胞膜의 彈性係數(Elastic modulus, E) 및 細胞溶質의 Osmole數가 크며, 原形質分離點의 滲透포텐셜이 낮고 相

對含水率이 높은 것이 耐乾性樹種이라 한다(矢幡, 1986; 水永, 1988; Parker 등, 1982).

본 연구에서는 우리나라 主要 落葉闊葉樹 20種의 耐乾性的 크기를 診斷하기 위하여 P-V 曲線法을 적용하여 각각의 수종별 葉細胞群의 水分特性因子인 壓포텐셜(Ψ_p), 最大飽水時의 滲透포텐셜(Ψ_o^{sat}) 및 原形質分離點에 있어서의 滲透포텐셜(Ψ_o^{tp}), 細胞膜의 最大彈性係數(E_{max}), Osmole數(N_s/DW), 原形質分離點에 있어서 Symplastic water(RWC^{tp})와 相對含水率(RWC^*), 워터포텐셜(Ψ^L)과 相對自由水分과의 관계, 워터포텐셜과 膨壓과의 관계, 그리고 葉의 여러가지 相對含水率 등을 測定하여 樹種間의 耐乾性的 크기를 比較 考察하였다.

材料 및 方法

1. 水分特性因子의 測定理論

Scholander 등(1964, 1965)이 고안한 pressure chamber 법에 의해 葉 또는 枝葉(shoot)의 워터포텐셜 측정이 매우 간단해 졌으며, 그후 Tyree와 Hammel(1972)은 理論과 實驗을 통해 더욱 발전시킨 P-V 曲線法(Pressure-volume curve technique)을 提案했다. P-V 曲線法은 葉이나 枝葉의 生細胞群內의 含水率, 워터포텐셜, 滲透포텐셜, 壓포텐셜등의 상호관계 등 水分特性因子의 計測을 용이하게 할 수 있는 方法이며, 그 理論의 概要는 다음과 같다.

최대로 吸收시킨 葉의 切斷部分 만을 밖에 내놓고 pressure chamber속에 넣어 서서히 加壓하면서 切斷部로부터 나오는 浸出水量(V_o)과 그때의 가스壓力(P)은 平衡狀態에서 다음(1)식이 성립함을 Tyree와 Hammel(1972)은 證明하였다.

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

여기서 $V = V_o - V_e$ 이고 $V_o =$ 最大飽水時의 總浸出量(total symplastic water volume), $V_e =$ 어떤 壓力段階에서의 浸出水量, $R =$ 가스定數, $T =$ 絶對溫度, $N_s = V_o$ 중의 Osmole數, $F(V)/V =$ 體積平均膨壓(이하 膨壓이라 한다, Volume-averaged turgor pressure, P_{vat})을 각각 의미한다.

(1)식은 다시 (2)식으로 고쳐 쓸 수 있다(丸山와 森川, 1983).

$$P = \frac{PTN_s}{V} + \frac{F(V)}{V} = \Psi_0 + \Psi_p = \Psi_L \quad \dots\dots (2)$$

여기서 Ψ_0 = 滲透포텐셜 (Osmotic pressure potential), Ψ_p = 壓포텐셜 (Pressure potential)로 膨壓을 의미, Ψ_L 葉은 워터포텐셜을 의미한다. 따라서 (1)식은 (3)식으로 고쳐 쓸 수 있다.

$$\frac{1}{\Psi_L} = \frac{V}{RTN_s - F(V)} = \frac{V_0 - V_e}{RTN_s - F(V)} \quad \dots\dots (3)$$

이들 식은 어떤 壓力(P)과 그 壓力에 있어서 浸出水量(V_e)은 一定時間이 경과하면 상호 平衡狀態를 유지하게 된다는 것을 의미하고, 壓力의 逆數(1/P)와 浸出水量(V_e)과의 관계를 P-V曲線이라 한다(Tyree와 Hammel, 1972).

P-V曲線에서 曲線部는 細胞의 原形質分離가 일어나는 전까지, 즉 膨壓이 0가 되기 전까지의 葉으로 부터의 脫水過程을 나타내며, (1)식과 (3)식의 관계를 의미한다. 直線部는 生細胞群이 膨壓을 잃고 原形質分離가 일어난 후, 점차 壓力이 커짐에 따라 機械的浸出로 인해 直線的浸出水量을 나타내는 (4)식의 관계를 의미한다.

$$\frac{1}{P} = \frac{V}{RTN_s} = \frac{V_0 - V_e}{RTN_s} = \frac{1}{\Psi_L} \quad \dots\dots (4)$$

(4)식의 관계는 膨壓이 작용하지 않는 直線部分으로 初期原形質分離點 以後에서는 워터포텐셜과 浸透포텐셜의 값이 一致한다는 것을 意味한다. 따라서 直線을 연장하여 浸出水量이 0일 때, 즉 最大飽水時의 滲透포텐셜(Osmotic potential at full turgor, Ψ_0^{sat})을 구할 수 있으며, 또 壓力이 무한히 커졌을 경우 橫軸과 交點이 最大飽水時의 總浸出水量(Osmotic water volume at full turgor, V_0)이다.

한편, 曲線과 直線의 交點은 膨壓이 0으로 되는 時點으로 初期原形質分離點(incipient plasmolysis point)이라고 한다. 이때의 壓力 P는 初期原形質分離點의 滲透포텐셜(Osmotic potential at incipient plasmolysis, Ψ_0^{tp})을 의미하므로 쉽게 구할 수 있고, 또 이때의 浸出水量(Osmotic water volume at incipient plasmolysis, V_p)과 相對含水率(Relative water content at incipient plasmolysis, $RWC^{tp} = V_p/V_0$)도 쉽게 구할 수 있다.

그리고 曲線部分의 壓포텐셜(Ψ_p), 즉 膨壓 $P_{vat} = F(V)/(V)$ 은 (1)식으로부터 유도된 (5)식에 의해 구할 수 있다.

$$\Psi_p = P_{vat} = \frac{F(V)}{V} = \frac{RTN_s}{V_0 - V_e} P \quad \dots\dots (5)$$

葉의 生細胞群에 膨壓이 존재할 때에는 細胞膜에 體積彈性係數(이하 彈性係數라 한다. bulk elastic modulus of the cell wall, E)가 滲透水量的 크기를 조절한다. 따라서 彈性係數 E는 膨壓의 크기에 따라 변화하기 때문에 最大膨壓일 때의 最大彈性係數 E_{max} 값을 가지고 水分特性을 比較하는 것이 보다 타당하다고 한다(Cheung 등, 1976; Tyree 등, 1978). 細胞膜의 彈性係數 E를 구하는 식은 다음 (6)식과 같으며, 실제적으로는 (7)식에 의해 계산한다. 본 보고에서는 最大膨壓일 때의 最大彈性係數 E_{max} 값을 구해 사용했다.

$$E = \frac{dP_{vat}}{dF} = \frac{d\Psi_p}{dF}, F = (V_0 - V_e - V_p)/V_p \quad (6)$$

$$E = \frac{(\Psi_{p.a} - \Psi_{p.b})}{F_1 - F_2} \quad \dots\dots (7)$$

그 밖에 細胞內液 즉 V_0 중에 녹아 있는 全溶質의 Osmole數 N_s 는 (4)식에서 浸出量 $V_e = 0$ 일 때 이므로 다음 (8)식에 의해 쉽게 구할 수 있다(Tyree 등, 1978).

$$N_s = \Psi_0^{sat} V_0 / RT \quad \dots\dots (8)$$

(4)에서 直線과 橫軸과의 交點, 즉 壓力이 무한히 커졌을 때 細胞內에는 浸透포텐셜에 관계하는 水分량이 0으로 되나 葉內에는 總水分量(V_t)에서 V_0 를 뺀 량 즉 $V_t - V_0$ 에 해당하는 수분이 남아 있다. 이와 같은 수분은 細胞膜을 자유로이 移動할 수 없는 殘存水分량으로 Apoplastic water (V_a)라고 하며 이값은 $V_a = V_t - V_0$ 로 쉽게 구할 수 있다.

2. 試料 및 測定方法

試料는 江原大學校 構內林에 植栽되어 있는 10-20년생의 물푸레나무, 들메나무, 신갈나무, 상수리나무, 졸참나무, 갈참나무, 자작나무, 이태리포플러, 현사시, 음나무, 서어나무, 까치박달, 산뽕나무, 개뽕나무, 층층나무, 고로쇠, 북자기, 당단풍, 느릅나무, 느티나무 등 20종의 落葉闊葉樹의 葉을 사용했다. 試料葉은 光을 받고 있는 南東方向의 가지를 약 30-50cm 되게 切斷한 후 이것을 실험실의 暗室에 옮겨 10時間 정도 충분히 飽水시킨 후, 물속에서 葉柄을 再切斷하여 pressure chamber의 試料로 사용하였다.

pressure chamber의 各 壓力段階에 있어서 葉으로 부터의 浸出水量을 측정하기 위하여 吸濕紙를 vinyl tube(內徑 3mm, 길이 6cm) 속에 넣어 이것을 試料의 切斷面에 접촉시켜 吸收시킨 후 그 무게의 증가를 浸出이 끝날때까지 10분 간격으로 측정하였다. Pressure chamber 內의 壓力은 O₂가스를 사용하였으며, 浸出量의 측정은 최초 3bar에서 시작하여 3bar씩 增壓하면서 最大 35bar까지 各 壓力段階別로 측정하였다.

各試料의 測定은 切斷後 24時間 以內에 完了하였으며, 측정후 80°C로 48時間 건조 후 乾物重을 측정하였다.

測定은 水分特性因子값의 變化를 最小로 하기 위해 1989년 7월 3일부터 8월 18일까지, 그리고 1990년 7월 3일부터 8월 4일까지 되도록 같은 달에 반복 측정을 행하였다. P-V曲線法은 비교적 再現性이 높기 때문에 반복측정은 1-3회만 실시하였다. 즉 2회 이상 측정된 경우 P-V曲線이 一致하는 가를 확인하고 첫번째 측정치를 사용하였다.

葉의 生細胞群內의 壓포텐셜(=膨壓), 浸透포텐셜, 初期原形質分離點의 滲透포텐셜과 相對含水率, 細胞膜의 彈性係數, 溶質의 Osmole數, 相對含水率과 壓포텐셜 및 滲透포텐셜과의 關係, 그리고 相對含水率과 워터포텐셜과의 關係 등 耐乾性에 關係되는 水分特性因子의 測定은 주로 Tyree와 Hammel(1972)의 P-V 曲線理論을 適用시켜 求했으며, 그밖의 實驗方法의 問題點은 Cheung 등(1975), Tyree 등(1978), 韓과 金(1980), Han과 Choi(1986), 矢幡(1986), 丸山과 森川(1983) 등의 方法을 참고로하여 측정 계산하였다.

結果 및 考察

各 平衡壓 段階別로 浸出水量(V_e)과 平衡壓의 逆數(1/P)와의 關係의 一例를 Fig. 1에 나타냈다. 이 그림은 (1)식의 關係를 잘 나타내 주며, 특히 初期原形質分離가 일어난 이후에는 V_e와 1/P은 (4)식의 直線關係로 이는 0.98이상의 높은 相關係數를 나타내 주고 있다. 이 直線과 從軸의 交點은 最大飽水時의 滲透포텐셜(Ψ₀^{sat}), 橫軸과의 交點은 Symplastic water의 總量, 曲線과의 交點은 初期原形質分離點, 즉 壓포텐셜

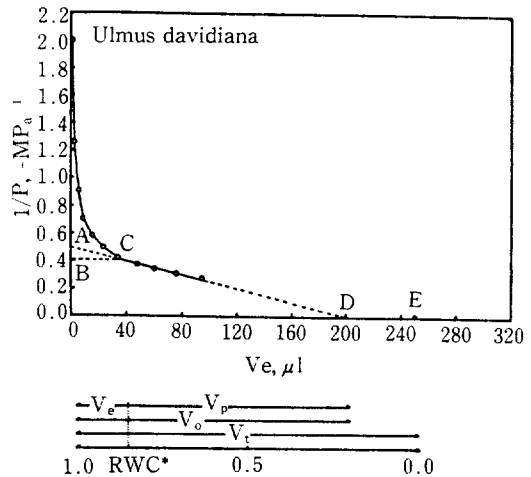


Fig. 1. The pressure-volume curve of *Ulmus davidiana* leaves in July, 1989. Ve is the expressed water volume from leaf tissues. 1/P is the inverse balance pressure in chamber.

(Ψ_p)이 0인 點을 각각 의미한다. 또한 이 直線으로 얻은 水分特性因子의 값은 反復實驗에서 再現性이 매우 높게 나타난다(矢幡, 1986; 丸山·森川, 1981).

Fig. 1에서 A는 最大飽水時의 滲透壓의 逆數(1/Ψ₀^{sat}), B는 初期原形質分離點의 滲透壓의 逆數(1/Ψ₀^{sat}), C는 初期原形質分離點(膨壓이 0인 點), D는 Symplastic water의 總量, 즉 生細胞膜을 자유로이 移動할 수 있는 滲透水의 總量 V₀이다. E는 葉의 總含水量 V_i로, 이 水分量으로 부터 細胞膜을 자유로이 移動할 수 없는 水分, 즉 壓力을 무한대로 크게 하여도 浸出되지 않는 水分인 Apoplastic water의 量 V_a는 V_i-V₀=V_a로 求할 수 있다. 즉 初期原形質分離點에 있어서 相對含水率은 두가지로 나타낼 수 있다. 즉 葉의 總含水量 V_i에 대한 相對含水率 RWC* = V_p/V_i과 總滲透水量 V₀에 대한 相對含水率 RWC^{up} = V_p/V₀이다.

그리고 P-V 曲線法의 表現방법은 Fig. 1과 같은 方法 이외에, 橫軸에 相對含水率 RWC = (V_i - V_e)/V_i 또는 FWC = (V₀ - V_e)/V₀를 취하고 從軸에 워터포텐셜 Ψ_L을 취하면 P-V曲線에 相應하는 그림을 얻을 수 있다(丸山과 森川, 1983). Fig. 2에 FWC와 Ψ_L과의 關係를 나타냈다.

이 그림은 P-V 曲線의 特徵을 결정짓는 浸出

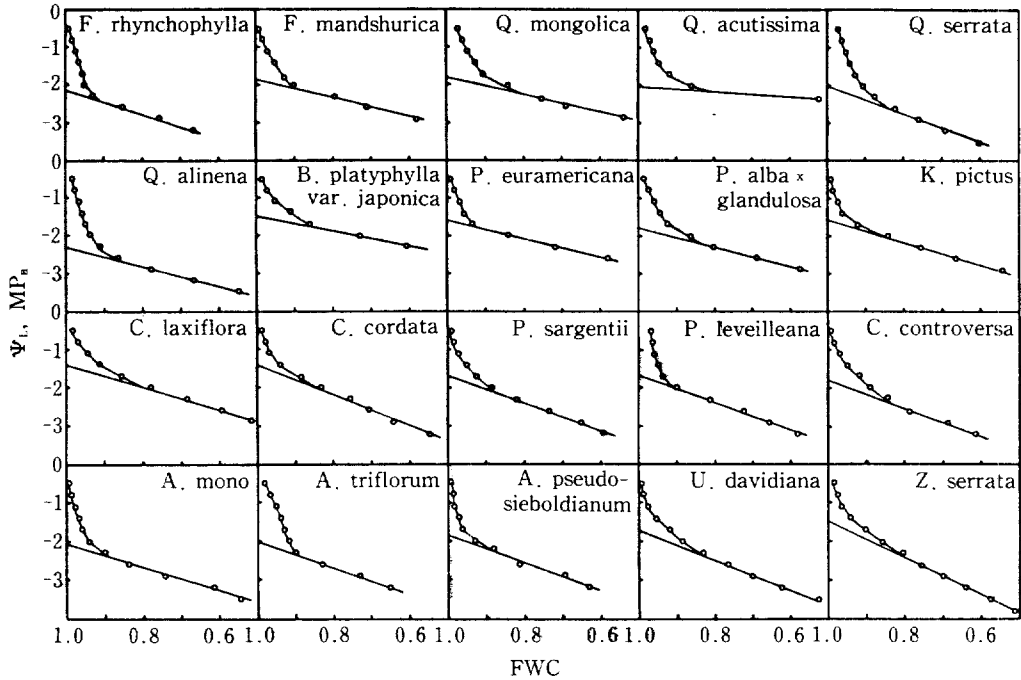


Fig. 2. Relation between leaf water potential (Ψ_L) and free water content (FWC).

水 V_0 가 細胞膜을 자유로이 통과 할 수 있는 自由水分이기 때문에 相對自由水分量{free water content, $FWC = (V_0 - V_e) / V_0$ }으로 나타낸 것이다. Fig. 2에 의해서도 Fig. 1과 同一한 값의 浸透포텐셜 Ψ_0^{sat} , Ψ_0^{IP} , 그리고 初期原形質分離點의 相對含水率 $RWC^{IP} = V_p / V_0$ 등도 쉽게 구할 수 있다.

P-V 曲線法에 의한 耐乾性 診斷에 있어서 耐乾性 樹種이란 葉이 낮은 浸透포텐셜(浸透壓은 +값으로 表現하는데 반해 浸透포텐셜은 -값으로 表現함)을 갖고 있어 吸水力이 크고, 매우 낮은 浸透포텐셜에서 原形質分離가 일어나고, 水分減少에 따른 急速한 워터포텐셜의 감소가 일어나 相對含水率이 비교적 높을때 初期原形質分離가 발생되는 種이어야 한다고 한다(Parker 등, 1982; 矢幡, 1986; 韓 등, 1985; 水永, 1986; 丸山·森川, 1983, 1984). 이에 반해 耐乾性이 弱한 樹種은 浸透포텐셜이 높고, 높은 浸透포텐셜에서 原形質分離가 발생하며, 水分含量的 低下에 따른 워터포텐셜의 減少가 천천히 일어난다.

Fig. 2에서 물푸레나무, 상수리나무, 줄참, 감참, 현사시, 고로쇠, 복자기등은 浸透포텐셜 Ψ_0^{sat} 와 Ψ_0^{IP} 가 낮고, 相對自由水分量 FWC의

감소에 따른 워터포텐셜의 急速한 低下가 일어나므로 비교적 耐乾이 강한 種이라 할 수 있는데 반하여, 들메, 자작, 이태리포플러, 음나무, 서어나무, 까치박달, 산벗나무, 층층나무 등은 浸透포텐셜 Ψ_0^{sat} 와 Ψ_0^{IP} 값이 높고, FWC의 低下에 따른 워터포텐셜의 低下가 서서히 일어나기 때문에 耐乾性이 비교적 弱한 種이라 할 수 있다. 그 밖의 신갈, 개벗, 당단풍, 느릅, 느티등은 中間 정도의 耐乾性을 갖는다고 볼 수 있으며, 특히 느릅과 느티나무는 Ψ_0^{sat} 값은 비교적 높아 吸水能力은 낮으나 Ψ_0^{IP} 값이 작고, FWC의 감소에 따른 워터포텐셜이 急速한 減少하는 水分特性을 가진 種임을 알수 있다(Fig. 2).

또한 Fig. 1, 2에서 曲線部는 膨壓이 작용하기 때문에 生細胞膜에 彈性係數가 작용한다. 이 彈性係數를 Tyree와 Hammel(1972)은 細胞의 體積彈性係數(bulk modulus of elasticity, E)라 하였다. E는 膨壓變化和 溶質의 體積變化인 (6), (7)식의 관계로 부터 算出한다. 보통 E값은 膨壓과 細胞溶質의 量, 즉 浸出量에 따라 변화하기 때문에 樹種間的 E값에 대한 特性을 비교하기 위해서는 最大膨壓 일때의 最大彈性係數 E_{max} 값을 구하여 사용한다(Tyree 등, 1976,

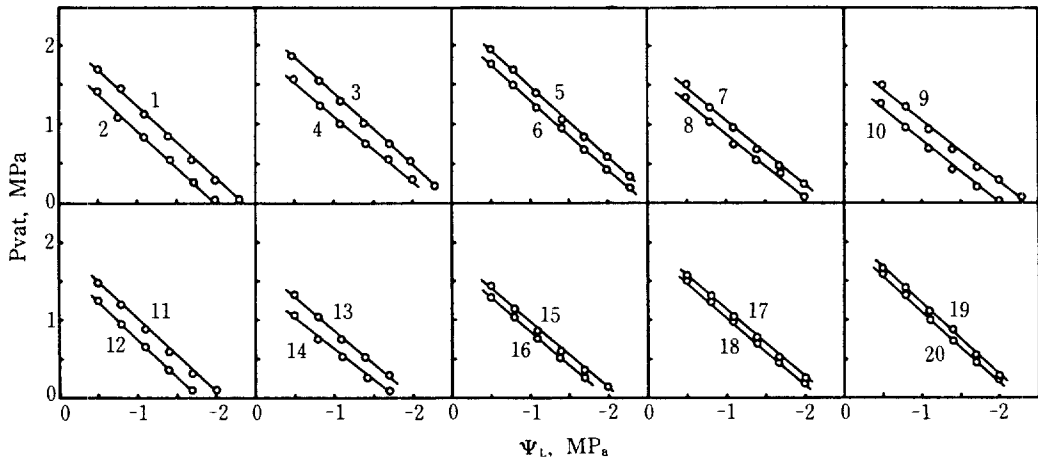


Fig. 3. Relationships between leaf water potential(Ψ_L) and volume-averaged turgor pressure(P_{vat}). 1, *F. rhynchophylla*; 2, *F. mandshurica*; 3, *Q. acutissima*; 4, *Q. mongolica*; 5, *Q. aliena*; 6, *Q. serrata*; 7, *U. davidiana*; 8, *B. platyphylla* var. *japonica*; 9, *Z. serrata*; 10, *K. pictus*; 11, *P. alba* \times *glandulosa*; 12, *P. euramerica*; 13, *C. cordata*; 14, *C. laxiflora*; 15, *P. sargentii*; 16, *P. leveilleana*; 17, *A. mono*; 18, *C. controversa*; 19, *A. triflorum*; 20, *A. pseudo-sieboldianum*.

1978).

(6)식에 의해 구한 팽압 P_{vat} 와 워터포텐셜 Ψ_L 과의 관계를 Fig. 3에 나타냈다. 모든 樹種에서 P_{vat} 와 Ψ_L 과의 관계는 直線으로 나타내며 이 直線과 從軸과의 交點이 最大 팽압 E_{max} 이고, 橫軸과의 交點이 팽압이 0가 되는 點, 즉 初期原形質分離가 일어나는 點이다. Fig. 3에서 물푸레, 상수리, 갈참, 졸참 등은 워터포텐셜의 低下에 따른 팽압이 높고, 낮은 워터포텐셜에서 팽압이 0로 된다. 따라서 이들은 最大 팽압도 他 樹種에 비해 높다. 들메, 자작, 음나무, 이태리포플러, 서어나무, 까치박달, 산벗, 개벗, 층층나무 등은 팽압이 비교적 낮다.

葉의 워터포텐셜 低下時 높은 팽압을 維持하는 種과 높은 워터포텐셜에서 팽압이 0에 달하는 種이 耐乾性 樹種이라 한다. 同一한 워터포텐셜 低下時 해송 葉은 벗나무 葉에 비해 팽압이 현저히 크고(丸山·森川, 1983), 물참나무 葉은 사스레나무 葉보다 크다고 한다(丸山·森川, 1984). 이러한 意味에서 볼때 물푸레, 상수리, 갈참, 졸참 등은 비교적 耐乾性이 강한 樹種이고, 들메, 자작, 음나무, 이태리 포플러, 서어나무, 까치박달, 산벗, 개벗, 층층나무 등은 비교적 耐乾性이 약한 樹種이라 할 수 있다.

한편 P-V 曲線法으로 구한 滲透포텐셜, 壓포텐셜(=팽압), 워터포텐셜의 相互關係를 Höfler

diagram으로 표현하면 Fig. 4의 例와 같다. 일반적으로 P-V 曲線法을 작성할 때 橫軸에 V_e , V_0 , V_t (Fig. 1) 등의 絕對水分량을 취하면, 試料의 크기와 種에 따라 變動幅이 크기 때문에 相對含水率 $RWC = (V_t - V_e) / V_t$, 또는 $RWC^{up} = (V_0 - V_e) / V_0$ 값으로 표현하면, 樹種間의 耐乾性 診斷의 主要 水分特性因子인 滲透포텐셜, 壓포텐셜, 워터포텐셜 등과 相對含水率과의 關係를 쉽게 비교할 수 있는 長點이 있다(丸山·森川, 1983; 矢幡, 1986).

Fig. 4에서 $\Psi_L = \Psi_0 + \Psi_p$, 즉 (2)식의 關係가 성립하고, 팽압이 0이하인 相對含水率에서는 $\Psi_L = \Psi_0$, 즉 滲透포텐셜과 워터포텐셜은 일치한다.

耐乾性이 높은 樹種에서는 葉의 相對含水率의 低下에 따라 급속히 워터포텐셜이 低下하여 줄기, 가지, 뿌리로 부터의 吸水能이 높아지며, 상당히 낮은 워터포텐셜까지 팽압을 維持한다. 이에 반해 耐乾性이 낮은 樹種에서는 相對含水率의 低下에 따라 워터포텐셜 값에서 壓포텐셜, 즉 팽압이 0로 된다(丸山·森川, 1983).

이와같은 意味에서 볼때 물푸레나무, 졸참나무, 현사나무 등의 葉은 相對含水率의 減少에 따라 滲透포텐셜이 높고, 워터포텐셜이 급격히 감소하는데 비하여, 음나무, 이태리포플러, 서어나무, 층층나무 등은 滲透포텐셜이 낮고, 相對含水率의 減少에 따라 워터포텐셜이 천천히 감소하

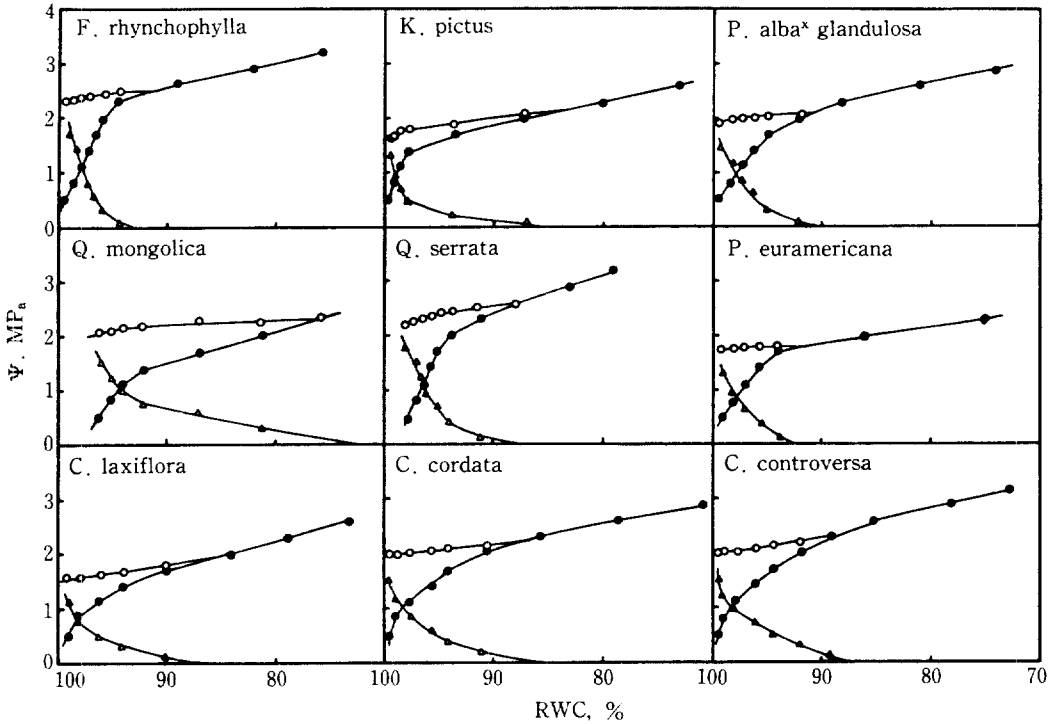


Fig. 4. The Höfler diagrams of various deciduous broad-leaved species. Turgor potential (Δ) is positive. Osmotic potential (\circ) and leaf water potential (\bullet) are negative.

고, 壓포텐셜도 천천히 減少하고 있다(Fig. 4). 이러한 의미에서 신갈나무는 졸참나무보다 耐乾性이 弱한 樹種이라 할 수 있다.

P-V 曲線法에 의해 얻은 水分特性因子중 耐乾性 診斷과 크게 관련된 것으로 알려진 最大飽水時의 滲透포텐셜 Ψ_0^{sat} , 初期原形質 分離點에 있어서 滲透포텐셜 Ψ_0^{up} , 그리고 生細胞膜의 彈性係數중 最大膨壓일때의 最大彈性係數 E_{max} 등의 값을 Table 1에 나타냈다.

일반적으로 Ψ_0^{sat} 가 낮은 값을 가질수록 耐乾性이 강한 樹種이라고 한다(丸山·森川, 1983, 1984; 水永, 1983; Parker 등, 1982; 韓, 1985, 1986). 왜냐하면 葉이 光合成 등에 의한 蒸散으로 水缺差를 받았을 때 滲透포텐셜이 強하게 작용하여 吸水力이 커져 토양→줄기→가지→엽으로의 水分移動을 빠르게 할 수 있기 때문이다. Table 1에서 물푸레, 상수리, 졸참, 갈참, 고로쇠, 복자기 등은 Ψ_0^{sat} 가 $-2.0 MP_a$ 이하로 낮은 滲透포텐셜을 나타내는데 반하여, 자작, 이태리포플러, 음나무, 서어나무, 까치박달, 산벚, 개벚, 느티 등은 $-1.7 MP_a$ 이상의 높은 滲透포텐셜을 나타냈

다.

또 初期原形質 分離點의 滲透포텐셜 Ψ_0^{up} 가 낮은 값을 나타낼수록 耐乾性이 강한 樹種이라 한다(丸山·森川, 1983, 1984; Parker 등, 1982; 水永, 1988). Table 1에서 물푸레, 상수리, 졸참, 갈참, 고로쇠, 복자기, 당단풍, 느릅, 느티 등은 Ψ_0^{up} 가 $-2.3 MP_a$ 이하였으며, 이태리포플러, 서어나무, 까치박달, 개벚나무 등은 $-2.0 MP_a$ 이상이였다.

또 細胞膜의 最大彈性係數 E_{max} 의 값이 작은 葉, 즉 柔軟하고 彈性이 풍부한 細胞膜을 갖는 細胞에서는 水分低下에 대해 細胞膜을 갖는 細胞壁이 急速히 收縮하기 때문에 膨壓의 低下比率이 작고, 逆으로 E_{max} 가 큰 葉, 즉 硬性이고 彈性이 결여된 細胞膜을 갖는 細胞는 水分低下에 대하여 細胞의 收縮이 작고 急速히 膨壓이 低下된다(丸山·森川, 1983). 또 식물의 水分調節機能에서 볼 때 E_{max} 가 작은 葉보다 水分損失이 더 빨라 워터포텐셜의 감소가 빠르다고 한다(Cheung 등, 1976). 물참나무와 사스레나무의 경우 新葉에는 E_{max} 가 작고, 成熟葉에서는 E_{max} 가 크며(丸山·

Table 1. Water relations parameters obtained from P-V curves. Ψ_0^{sat} is the osmotic potential at full turgor ; Ψ_0^{IP} is osmotic potential at incipient plasmolysis ; E_{max} is the bulk modulus of elasticity.

species	Ψ_0^{sat} (MP _a)	Ψ_0^{IP} (MP _a)	E_{max} (MP _a)
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	-2.19	-2.41	23.68
<i>Fraxinus mandshurica</i>	-1.88	-2.08	16.82
<i>Quercus mongolica</i>	-1.83	-2.25	14.47
<i>Quercus acutissima</i>	-2.05	-2.32	21.24
<i>Quercus serrata</i>	-2.04	-2.63	22.50
<i>Quercus aliena</i>	-2.36	-2.66	24.55
<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>	-1.51	-2.14	13.05
<i>Populus euramericana</i>	-1.60	-1.80	16.67
<i>Populus alba</i> × <i>glandulosa</i>	-1.80	-2.19	24.17
<i>Kalopanax pictum</i>	-1.60	-2.10	16.57
<i>Carpinus laxiflora</i>	-1.43	-1.83	10.34
<i>Carpinus cordata</i>	-1.42	-2.00	14.50
<i>Prunus sargentii</i>	-1.70	-2.24	18.63
<i>Prunus leveilleana</i>	-1.69	-2.00	16.85
<i>Cornus controversa</i>	-1.80	-2.28	17.22
<i>Acer mono</i>	-2.05	-2.35	17.98
<i>Acer triflorum</i>	-2.03	-2.30	18.09
<i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	-1.85	-2.30	24.46
<i>Ulmus davidiana</i>	-1.72	-2.34	23.93
<i>Zelkova serrata</i>	-1.52	-2.53	18.36

森川, 1984), 耐乾성이 비교적 강한 White oak 는 E_{max} 가 큰 값을 갖는데 비하여 耐乾성이 약한 Mocknut hickory에서는 E_{max} 가 낮은 값을 나타 내었다고 한다(Parker 등, 1982). 最大膨壓 E_{max} 가 크고(Fig. 3), 水分低下에 대하여 급속히 膨 壓이 저하되는 葉은 耐乾성이 강하다고 할 수 있 다. Table 1에서는 물푸레, 상수리, 졸참, 갈 참, 현사시, 고로쇠, 당단풍, 느릅등의 E_{max} 가 20.0 MP_a 이상으로 他種에 비해 비교적 큰 값을 나타냈다. 그러나 신갈, 자작, 서어나무, 까치박 달 등은 15.0 MP_a이하로 비교적 낮은 값을 나타 냈다.

한편, P-V 曲線法에 의해 구한 相對含水率을 Table 2에 나타냈다. $RWC^{IP} = V_p/V_0$. 큰 값을 갖는 種이 耐乾성이 크다고 한다(Parker 등, 1982; 水永, 1983).

Table 2에서 신갈, 자작, 서어나무, 까치박 달, 느티나무 등 비교적 耐乾성이 弱한 나무의 RWC^{IP} 값이 80%이하였다. RWC^{IP} 가 80%이상 인 葉은 비교적 水分保存機能이 좋다고 한다 (Cheung 등, 1975).

RWC^* 는 初期原形質分離가 일어날 때의 全水 分含量에 대한 相對含水率로, 물푸레, 들메, 이

태리포플러, 현사시, 고로쇠, 복자기 등은 90% 이상의 값은 나타냈다. 또 V_0/V_t 는 symplastic water의 總量이며, $1 - (V_0/V_t)$ 가 Apoplastic water의 含量이다. 들메나무, 졸참나무, 현사 시, 서어나무, 까치박달, 총총나무, 복자기 등이 Apoplastic water의 量이 비교적 적었다. V_0/DW 는 乾物重에 대하여 細胞膜을 자유로이 移動 할 수 있는 滲透水量의 크기를 意味하고, V_t/DW 와 N_s/DW 값은 單位重量當 葉細胞가 갖을 수 있는 水分으로 작은 값일수록 水分을 적게 갖 는 乾性葉을 나타낸다. V_0/DW , V_t/DW , N_s/DW 등의 값은 季節變動이 심하며, 葉齡이 증가 하면 이들 값은 減少한다고 한다(Parker 등, 1982). 특히 細胞膜을 자유로이 移動할 수 있는 symplastic water인 V_0/DW 와 V_0/V_t 의 量의 減 少는 葉의 細胞膜의 老化로 완전하지 못하여 半 透性的의 기능이 감소되는 반면 浸透성이 증가하 는 데 따른 것이라 한다(Parker 등, 1982).

현재까지 보고된 바에 의하면 P-V 曲線法에서 얻은 相對含水率因子중 耐乾성에 관계되는 因子 는 RWC^{IP} 뿐이며, 그 밖에 因子는 葉 固有의 相 對含水率의 특성만을 意味할 뿐이다.

이상의 結果를 綜合해 볼 때 P-V 曲線法에 의

Table 2. Relative water contents obtained from P-V curves.

Species	RWC ^{1P}	RWC*	V _p /V _t	V _o /V _t	V _o /DW	V _o /DW	N _s DW
	%	%	%	%	gH ₂ O g DW	gH ₂ O g DW	gH O g DW
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	91.0	93.5	66.5	73.0	1.14	1.56	1.02
<i>Fraxinus mandshurica</i>	90.6	93.9	58.7	64.8	0.89	1.89	0.68
<i>Quercus mongolica</i>	71.8	75.9	61.3	85.5	1.39	1.63	1.12
<i>Quercus acutissima</i>	84.5	78.7	62.1	83.3	1.18	1.41	0.99
<i>Quercus serrata</i>	82.2	87.9	55.8	67.9	0.78	1.15	0.66
<i>Quercus aliena</i>	86.1	87.1	79.8	92.7	1.49	1.49	1.30
<i>Betula platyphylla var. japonica</i>	67.2	70.9	59.4	88.5	1.92	2.17	1.18
<i>Populus euramerica</i>	90.9	92.2	78.9	86.8	1.67	1.92	1.09
<i>Populus alba × glandulosa</i>	90.1	94.2	54.3	60.1	0.77	1.68	0.57
<i>Kalopanax pictum</i>	84.6	86.2	75.5	98.2	1.07	1.75	0.70
<i>Carpinus laxiflora</i>	80.0	86.7	53.3	66.7	1.10	1.64	0.63
<i>Carpinus cordata</i>	78.9	88.9	41.7	25.8	0.75	1.43	0.44
<i>Prunus sargentii</i>	85.9	88.4	70.3	81.8	1.45	1.77	1.02
<i>Prunus leveilleana</i>	90.1	89.5	76.9	85.4	1.81	1.93	1.53
<i>Cornus controversa</i>	84.2	89.3	57.1	67.8	1.13	1.66	0.83
<i>Acer mono</i>	90.3	91.6	77.8	86.2	1.35	1.57	1.13
<i>Acer triflorum</i>	90.1	95.5	41.6	46.1	0.52	1.12	0.42
<i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	88.5	91.0	69.0	78.0	1.41	1.81	1.06
<i>Ulmus davidiana</i>	83.1	85.6	66.2	80.7	1.39	1.72	0.96
<i>Zelkova serrata</i>	78.2	83.2	60.0	76.8	0.98	1.27	0.59

해 얻은 水分特性因子중 耐乾性判別에 사용할 수 있는 가장 適合한 因子는 Ψ_0^{sat} , Ψ_0^{1P} , E_{max} , RWC^{1P}였으며, 그 밖에 FWC와 Ψ_L 과의 關係, P_{vat}와 Ψ_L 과의 關係, Höfler diagram 등의 그림이 耐乾性診斷에 有效했다. 본 20種의 落葉闊葉樹의 測定에서는 물푸레나무, 상수리나무, 졸참나무, 갈참나무, 현사시나무 등은 비교적 耐乾성이 높은 樹種으로, 들메나무, 자작나무, 이태리포플러, 음나무, 서어나무, 까치박달, 산벗나무, 개벗나무, 층층나무 등은 비교적 耐乾성이 弱한 樹種으로, 그리고, 신갈나무, 고로쇠, 복자기, 당단풍, 느릅나무, 느티나무 등은 中間 樹種으로 判別되었다.

引用 文 獻

- 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. Can. J. Bot. 53 : 1342-1346.
- Cheung, Y.N.S., M.T. Tyree, and J. Dainty. 1976. Some possible sources of error in determining bulk elastic moduli and other parameters from pressure-volume curves of shoots and leaves. Can. J. Bot. 54 : 758-765.
- 韓相燮·金光崙. 1980. 樹木의 水分特性에 관한 生理·生態學的 解釋 (I)-Pressure Chamber Technique에 의한 耐乾性樹種의 診斷-韓林誌 50 : 25-28.
- 韓相燮·全斗植·崔興善. 1985. 樹木의 耐乾性에 관한 研究. 江原大 演習林報告 5 : 3-7.
- Han, S.S. and H.S. Choi. 1986. Ecophysiological interpretations on the *Quercus grosserrata* and *Quercus acutissima* leaves. J. Kor. For. Soc. 72 : 37-44.
- Hinckley, T.M., J.P. Lassoie, and S.W. Running. 1978. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. For. Sci. Monograph 20 : 1-72.
- 池田武文·紺野廉夫. 1990. 北海道の嚴冬期におけるニオイヒバの葉の水分特性と生育環境の關係. 日林誌. 72 : 154-157.
- Kramer, P.J. and T.T. Kozlowski. 1979. Physiology of woody plants. Academic Press, New York, 811PP.

9. 丸山温・森川靖. 1983. 葉の水分特性の測定—P-V 曲線法—. 日林誌. 65: 23-28.
10. 丸山温・森川靖. 1984. ミズナラ, ダケカンバ, ウラジロモミの葉の水分特性の季節變化. 日林誌. 66: 499-505.
11. 丸山温・森川. 1989. スギの耐凍性の早期検定法の開發. 森林の育種. 151: 1-4.
12. 丸山温・森川靖・細具浩・金川・堀内孝雄. 1988. 初冬におけるスギ耐凍性選抜木の葉の水分特性. 日林誌. 70: 518-524.
13. 水永博己. 1988. P-V 曲線法を用いたヒノキの耐乾性検定. 日林誌. 70: 362-366.
14. Parker, W.C., S.G. Pallardy, T.M. Hinckley, and R.O. Tesky. 1982. Seasonal changes in tissue water relations of three woody species of the *Quercus-Carya* forest type. *Ecol.* 63: 1259-1267.
15. Scholander, P.F., H.T. Hammel, E.A. Hemmingsen, E.A., and E.D. Bradstreet. 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. *Proc. National Acad. Sci.* 52: 119-125.
16. Scholander, P.F., H.T. Hammel, E.D. Bradstreet and E.A. Hemmingsen., 1965. Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148: 339-346.
17. 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. *J. Exp. Bot.* 23: 267-282.
18. 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*. *Can. J. Bot.* 56: 635-647.
19. 矢幡久. 1979. スギ在來品種の水分特性(II). —氣孔閉鎖と水ポテンシャル, 相對含水率の關係—日林誌. 90: 269-270.
20. 矢幡久. 1986. 樹木における水の吸収, 移動, 排出に関する研究. 九州大學. 博士學位論文. 134PP.