

水分 및 養料 處理에 따른 참나무류와 물푸레나무의
생장 및 생리 반응^{1*}
權琦遠² · 李廷鎭²

**Growth Performances and Physiological Responses of
Quercus spp. and *Fraxinus rhynchophylla* Subjected to
Different Soil Moisture Regimes and Nutrition Levels^{1*}**

Ki Won Kwon² and Jeoung Ho Lee²

要 約

장기간의 수분 및 양료 stress를 받는 다섯가지 주요 수종의 생리적인 대사 반응을 알아보기 위하여 상이한 토양수분 및 양료 조건의 pot에서 기른 실생묘의 시기적인 생육, 엽록소 함량 및 수분특성의 변화를 조사하였다. 이를 위해 상수리나무, 굴참나무, 신갈나무, 졸참나무 및 물푸레나무 실생묘를 내경 16cm, 깊이 16cm의 플라스틱 용기에 번식시켰다. 이들 묘목은 5월~9월까지 비닐 온실 내에서 건, 습 두가지 토양수분 조건 및 N+P+K 시비, 무시비의 두가지 시비 조건으로 조합 처리하였다. 환경 stress에 대한 반응을 분석하기 위해 5월, 7월, 9월에 묘고, 근원경, 엽록소 함량, P-V curve 모수들을 반복하여 측정했다.

수분 및 양료 부족에 따른 환경 stress는 묘목의 생육에 있어 수종, 생육시기 및 묘고와 근원경 간에 각기 다른 영향을 미쳤다. 상수리나무의 생육은 stress에 보다 예민하게 반응하여 감퇴되었지만 신갈나무는 나머지 수종에 비해 stress에 의한 생육부진 영향이 적었다.

엽록소의 함량은 생육기간 중 일반적으로 물푸레나무에 비해 참나무류에서 더 높은 값을 보였다. 엽록소 중 chlorophyll a의 함량은 0.14~1.96mg/g dry wt., chlorophyll b는 0.16~1.79mg/g dry wt. 내에서 생육기간 중 수종 및 처리 별로 변화했다.

그러나 엽록소 함량은 지속적인 환경 stress와 잎의 노화에 따라 점차 감소되었다. 최대포수상태와 위조점에서의 osmotic potential($\Psi\pi_o$, $\Psi\pi_p$)은 일부 예외는 있지만 각각 5월의 -7.0~-12.4bars에서 9월의 -10.2~-17.5bars로 3~5bars까지, 또한 5월의 -7.6~-14.2bars에서 9월의 -12.9~-20.4bars로 5~6bars까지 시간이 지나면서 감소했다. $\Psi\pi_p$ 의 값은 일반적으로 5월 및 7월에 물푸레나무에서 높았으나 9월에는 졸참나무에서 높은 값을 보였다. 위조점에서의 상대수분함량(RWCp)은 일반적으로 물푸레나무에서 높았지만 그 값의 시기적인 변화는 수종이나 처리 조건에 따라 상당한 차이를 보였다.

¹ 接受 1993年 11月 30日 Received on November 30, 1993.

² 忠南大學校 農科大學 山林資源學科 Dept. of Forest Resources, College of Agriculture, Chungnam National University, Taejŏn 305-764, Korea.

* 本 研究는 1990~1992年度 韓國科學財團의 研究費 支援으로 수행된 研究內容 중 일부임.

ABSTRACT

Temporal changes in growth performances, chlorophyll contents, and tissue water relations for determining their physiological responses of five economic tree species subjected to chronic water and nutrition stresses were investigated with containerized seedlings grown in different soil moisture regimes and nutrition levels.

Seedlings of *Quercus acutissima*, *Q. variabilis*, *Q. mongolica*, *Q. serrata*, and *Fraxinus rhynchophylla* were propagated in plastic pots (I.D. 16cm×Depth 16cm) for the experiments. The seedlings were subjected to two soil moisture regimes of dry and wet soils and two nutrition levels of fertilization with N+P+K and no fertilization through the growing season from May to September in a green house.

For the purpose of analyzing their responses to the environmental stresses, seedling heights and root collar diameters, chlorophyll contents, and P-V curve parameters of the seedlings were measured in May, July, and September. The environmental stresses coming from moisture and nutrient deficits affected the growth performances of seedlings variously among species and among different growing periods, as well as between height and basal diameter growth of seedlings. The growth performances of *Q. acutissima* were influenced sensitively on the stresses, but those of *Q. mongolica* less influenced in comparison with other species. Chlorophyll contents were generally higher in *Quercus* spp. than *F. rhynchophylla* through the growing season. The chlorophyll contents changed by species and by treatment through the season within ranges of 0.14~1.96 mg/g dry wt. of chlorophyll a and within 0.16~1.79mg/g dry wt. of chlorophyll b, respectively. But the contents seemed to be decreased gradually through the chronic environmental stresses and leaf senescence.

The osmotic potential at full turgor ($\Psi\pi_0$) and turgor loss point ($\Psi\pi_p$) had temporarily declined up to 3 to 5bars from -7.0~-12.4bars in May to -10.2~-17.5bars in September and up to 5 to 6bars from -7.6~-14.2 bars in May to -12.9~-20.4bars in September, respectively, with some exceptions. The values of $\Psi\pi_p$ were generally high in *F. rhynchophylla* in May and July, but high in *Q. serrata* in September. Relative water contents at turgor loss point (RWCp) were generally high in *F. rhynchophylla*, but the temporal changes of RWCp were quite and frequently different among species and among treatment.

Key words : growth performance, chlorophyll content, tissue water relations, P-V curve, osmotic potential at full turgor and turgor loss point ($\Psi\pi_0$, $\Psi\pi_p$), relative water content at turgor loss point, nutrition, soil moisture regime, *Quercus spp.*, *Fraxinus rhynchophylla*.

緒 論

기후생태학적으로 우리나라 산림은 대부분 낙엽성 참나무 위주의 온대활엽수림대에 속한다^{30,31} 우리나라에 분포하는 낙엽성 참나무류의 기본종은 6종으로 수종별 생태적소에서 많은 차이를 보이고 있다. 이들의 분포에 영향을 주는 여러가지 생태환경 인자 중 토양 및 대기 중의 수분조건은 특히 중요한 역할을 하는 것으로 해석된다.

우리나라의 년 평균 강우량은 1000~1500mm로 그중 약 50% 또는 그 이상이 여름철에 집중

적으로 내리고 있다. 그러나 수목의 신초생육이나 대사활동이 왕성한 4~6월 중에는 극심한 한발이 주기적 또는 지속적으로 발생되어 수목은 수분 부족에 따른 심한 stress를 받게 된다. 특히 우리나라의 참나무류는 적윤지 또는 건조 척박지에 많이 분포하고 있어 한발에 따른 수분 부족 stress의 영향이 지대한 것으로 추정된다.

수분이나 양료와 같이 식물체 내의 생리 대사 활동에 중요한 역할을 담당하는 요인들의 결핍 하에서는 정상적인 대사작용이 제약을 받을 수밖에 없으며 그 결과는 식물체의 신장생장 또는 비대생장의 부진으로 표현된다^{2,13,15,17,19,20}. 또 광합성이 이루어지는 엽록체 내에서 엽록소의 합량

변화는 수분이나 양료 부족의 stress 정도를 간접적으로 나타내주는 인자가 될 수 있다^{12,15,20,21}. 이와 같은 stress에 관련된 인자를 분석하여 수목의 생육적지 판정이나 무육관리에 필요한 기초 정보를 얻는 일은 중요한 의미가 있으며 오래 전부터 수목의 생육반응이나 엽록소의 함량 변화 분석은 비교적 쉽게 이용할 수 있는 접근 방법이 되어왔다. 그러나 이와같은 분석 만으로는 수목의 조직 또는 세포 내에서 이루어지는 생리학적인 기작의 기초 정보를 깊이 있게 이해할 수 없으며 특히 수분 stress와 관련된 다양한 내용을 파악하기 힘들다.

식물의 생리 생태학적 수분특성과 수분 stress에 따른 반응을 추적하는데 있어서 1960년 대에 그 이론이 확립된 수분potential의 개념은 대단히 유용하게 이용되며 또 참나무류에도 이를 적용한 많은 연구 결과들이 발표되고 있다^{1,7,8,9,10,18,23,24,25}. 특히 Tyree 등 몇 사람들에 의해 그 이론과 방법이 제시된 pressure-volume curve 분석은 식물의 세포 생리학적 수분특성 구명에 있어 보다 정확한 해석을 가능하게 해주고 있다^{4,5,28,29}. P-V curve 분석이론은 P.V=Constant로 표현되는 Boyle의 법칙과 $\pi = -miRT$ 의 식으로 나타난 van't Hoff의 경험식을 조합하여 $\pi \cdot V = -nRT$ 라는 일반식으로 표현하고, 이를 식물세포의 수분특성 해석에 응용하고자 한 것으로 다음식 (1)과 같은 상호관계를 설정할 수 있다¹⁶. 즉 식(1)의 P-V curve 관련 공식은 엽세포가 지니고 있는 수액의 함량, 수액 중에 전해되어있는 용질의 양, 그리고 이 세포의 원형질막 등이 지니고 있는 막압의 상호관계를 설명해주고 있다.

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

(1)의 식에서 R은 이상기체상수, T는 절대온도, N_s는 잎의 살아있는 세포내에 존재하는 용질의 전체 osmole수를 나타낸다.

이상과 같은 식에 따라 분석된 P-V curve를 이용하면 식물의 수분특성과 관련된 여러가지 모수를 찾아낼 수 있다. 특히 세포가 수분을 최대로 흡수했을 때와 수분을 잃어 최초 원형질 분리를 일으킬 때의 osmotic potential ($\Psi\pi_o$, $\Psi\pi_p$) 및 상대수분함량(RWCp) 등은 식물의 수분특성

을 설명하는 주요 인자로 파악되고 있다. 이와 같은 분석을 통해 여러가지 수목이 지니고 있는 고유 수분특성과 내건성 기작을 설명하는 다양한 연구가 이루어져 왔다^{3,4,5,6,18,23,24,27,28,29}.

국내 자생수종 특히 잣나무, 가문비나무, 전나무, 참나무류 등에 대한 몇가지 연구 결과들은^{9,10,18} 이들의 수분특성 및 내건성을 밝히는 중요 연구 내용을 설명하고 있다. 그러나 아직도 이들 현상에 대해서는 더 이상의 많은 연구가 요구되고 있다.

본 연구에서는 우리나라 삼림에서 많은 분포 면적과 중요한 역할 및 용도를 지니고 있는 낙엽성 참나무류 기본종 등을 대상으로 수분특성 및 내건성을 구명하여 참나무의 분포 및 생육 조건과 관련된 기초 정보를 얻고자 하였다.

材料 및 方法

1. 材 料

낙엽성 참나무류 중에서 *Prinus* 節에 속한 *Quercus mongolica*, *Q. serrata*와 *Cerris* 節의 *Q. variabilis*, *Q. acutissima*를 주요 재료로 하고 또 *Fraxinus rhynchophylla*를 함께 처리 분석하여 비교하였다. 이종 참나무류의 시료묘목은 1990년 9월에 채취한 종자를 5°C의 냉장실 내에서 저온 처리시킨 후, 10월 비닐 온실 내에서 저온 처리시킨 후, 10월 비닐 온실 내의 plastic pot(내경 16cm×깊이 16cm)에 파종하여 조기에 발아시켰다. 이와 비교하기 위한 물푸레나무 묘목은 1991년에 1-0묘를 동일 규격의 pot에 이식하였다. pot에 넣은 배양토는 모래 성분을 주로 하는 마사토와 적색중점토를 흙체로 쳐서 2.5:1(v/v)의 비율로 혼합 함으로서 통기 및 보수성을 적절히 유지시켰다.

2. 處理 및 分析 內容

수분 및 양료 부족에 따른 stress의 영향이 묘목의 엽조직 수분특성에 어떻게 반응되는지 알아보기 위해 건조구 및 습윤구의 두가지 수분조건과 N+P+K 시비구 및 무시비구의 두가지 양료 처리 조건을 조합하여 총 4가지 처리 형태로 구분하였다. 습윤구에는 최대 2일 간격으로 충분한 관수를 하여 포장용수량 이상의 토양수분 potential을 유지시켰다.

건조구 pot의 묘목에는 초기위조 현상을 보이

Table 1. The composition of major and minor elements of nutrient solution added to all the pots treated.

Major elements		Minor elements	
	g/l		mg/l
MgSO ₄ · 7H ₂ O	0.5	H ₃ BO ₃	0.6
CaSO ₄	0.5	CuSO ₄ · 5H ₂ O	0.05
FeSO ₄	trace	MnCl ₂ · 4H ₂ O	0.4
		H ₂ MoO ₄ · 4H ₂ O	0.02
		ZnSO ₄	0.05

는 개체가 나타날 때까지 수분 stress를 가한 후 관수하였다. 양료 처리와 관련하여 본 시험에 사용된 배양토는 양료 부족에 따른 결핍증이 예상되는 절개지의 마사토를 기본 재료로 하여 여기에 유기물이 없는 적색중점토를 2.5 : 1(v/v)로 배합하였다. 마사토 내에 존재하는 N, P, K 각각의 함량은 0.02%, 60ppm, 0.36^{me}/100g, 유기물은 0.31%로 낮은 값을 지니고 있었다. N, P, K를 제외한 다른 무기양료의 결핍을 막기 위해 전체 시험 pot에는 별도로 조제한 무기양료 수경액을 주기적으로 살포하였다. 이 용액은 Table 1과 같이 Sachs 용액에 사용된 성분중 N, P, K 화합물을 배제하고 여타 미량원소 화합물을 첨가하여 조제하였다. 또한 N+P+K 시비구에는 요소, 용성인비, 염화가리를 pot 별로 각 1g씩 시비하여 N+P+K 무시비구와 이들 양료 수준에서 차이를 두었다.

수분 및 시비 처리는 최초 1991년 5월 18일 부터 시작되었으며 이 때의 잎은 생육상태로 보아 아직 조직이 경화되지 않은 유엽기에 속하였다. 처리에 따른 잎의 생육 단계별 영향을 분석하기 위해 유엽기인 5월, 성숙엽 상태인 7월, 노숙기인 9월에 각 요인별 묘고 및 근원경 생장, 엽록소 함량 분석과 함께 pressure-volume curve 측정을 반복 실시하였다. 묘고 및 근원경의 생육반응 측정은 P-V curve 측정 시기인 5, 7, 9월에 각기 수중 및 요인 별로 10주 쯤 측정하였으며 5월의 묘고 및 근원경을 각기 100으로 표준화하여 7, 9월의 측정치를 상대적인 비로 %화 하여 동일 수준에서 수중 및 요인에 따른 처리 영향을 비교하였다. 엽록소의 함량 분석에서는 수중 및 처리 요인 별로 각 3주씩 잎의 선정하고 각 주 3반복씩 총 9반복의 시료엽을 채취하였다. 엽록소의 추출은 Hiscox와 Israelstam의 dimethylsulfoxide(DMSO) 방법^{11,14)}을 이용, 캡시험관 내의 10 ml 추출용액과 시료를 65°C ± 1°C의 온수조에 물

푸레나무는 4시간, 참나무류는 6~7시간 거치하여 엽록소를 추출하였다. 추출된 엽록소 용액을 spectrophotometer의 파장 663nm, 645nm에서 그 흡광도를 측정된 후 아래와 같은 공식에 의해 엽록소 함량을 계산하였다¹¹⁾.

$$\text{Chlorophyll a (mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ dry wt.)} = (0.0127 \times \text{OD } 663 - 0.00259 \times \text{OD } 645) \times f$$

$$\text{Chlorophyll b (mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ dry wt.)} = (0.00229 \times \text{OD } 645 - 0.00467 \times \text{OD } 663) \times f$$

상기 식에서 f는 생체량과 DMSO의 양에 따른 희석 배수의 함수이다. P-V 측정 분석에는 수중 및 측정시기 별로 처리를 달리한 묘목 각 3주에서 묘목 별로 3개의 시료엽을 채취하여 총 9반복씩 측정하였다. 측정시 pressure chamber의 조작은 기왕의 분석방법^{4,5,28,29)}을 응용한 free transpiration method²⁴⁾를 이용하였으며 매 측정시 압력 상승 조절은 각 단계마다 5~50psi 안팎에서 가압하고 최대 400~450psi까지 승압시켜 8~15 단계의 P-V 평형압과 침출수액의 volume을 구하였다.

P-V curve 분석방법은 Tyree 등의 기왕의 여러 연구들에서^{28,29)} 제시되는 이론을 바탕으로 승압 단계별 압력의 역수(1/P)를 Y축, 이 때 침출되어 나오는 수액의 누적량(Ve)을 X축으로 하는 curvilinear 형태의 곡선 및 직선이 연결된 그래프를 그렸다. 본 그래프에서 초기위조점을 찾았을 때의 1/P 및 Ve 등을 구한 후에 P-V curve 분석용 software를 이용하여 personal computer 상에서 full turgor 및 turgor loss point 상태의 osmotic potential($\Psi_{\pi 0}$, $\Psi_{\pi p}$), turgor loss point에서의 상대수분함량(RWCp) 등 P-V 측정모수를 산출하였다.

結果 및 考察

Pot에 직접 파종한 참나무류 실생 유묘와 1-0

묘 상태로 pot에 이식한 물푸레나무 묘목 간에는 수종 고유의 차이 및 이식에 따른 영향과 함께 묘목의 연령에 따른 영향의 차이가 예상될 수도 있다. 그러나 이식 후 충분한 기간을 활착시킨 후에 처리를 시작했으며 다같이 어린 유묘 상태라는 점을 생각하여 동일 수준에서 수분 및 양료 처리를 하고 이에 따른 여러가지 생육반응, 엽록소 함량과 수분특성 변화를 수종 및 처리 요인에 따라 잎의 성숙, 노화 단계 별로 비교 분석하였다.

1. 수분 및 시비 처리에 따른 pot 내 유묘의 생육반응 분석

Table 2는 수종 별로 수분 및 양료 처리를 구분하여 pot 유묘의 묘고와 근원경의 생육 상황을 비교한 것이다. 본 결과의 분석에서는 수분 및 양료 처리의 초기인 5월에 측정된 묘고 및 근원경의 절대값이 수종 및 처리요인 별로 동일하지 않아 각기 5월의 묘고 및 근원경을 100으로 표준화하고 7, 9월의 측정치를 이에 대한 상대 성장치로 환산하여 백분율로 나타내었다. 9월의 측정

치는 5월과 비교하였을 때 묘고의 경우, 상수리나무의 199.2%, 근원경의 경우 졸참나무의 162.5%까지 추가적인 성장을 하였다. 전체적으로 습윤 상태에서 시비가 이루어진 묘목의 생육이 양호한 결과를 보여주었지만 신갈나무의 묘고 성장에서와 같이 2~9%만의 추가적인 생육이 이루어진 경우도 있었다. 수분 및 시비 처리에 대한 생육반응은 상수리나무의 묘고에서 두드러지게 나타나 103.5%에서 199.2%까지의 변이를 보이며 신갈나무의 경우 묘고에서 처리요인 간에 10% 미만의 차이만을 보여주고 있다. 전반적으로 처리요인에 따른 반응에서 묘고 생육이 근원경 생육보다 민감한 반응을 보이며 특히 상수리나무, 굴참나무에서 분명한 처리간 차이를 나타내고 있다. 그러나 신갈나무는 처리 효과가 분명치 않으며 졸참나무와 물푸레나무에서도 습윤, 시비구를 제외하고는 그 차이가 크지 않았다. 시기적인 생육상황을 비교할 때 신갈나무 등은 이미 7월 이전 또는 이후 부터 거의 묘고 생육이 진행되지 않았다. 이는 생육 초기의 flushing에 의한 순발성장으로 당해년도 묘고 생장이 완료 상태에 이

Table 2. The seasonal changes of relative rates of the growth performances of *Quercus* spp. and *Fraxinus rhynchophylla* seedlings subjected to different soil moisture and nutrient regimes.

Species	Treatment	Month					
		May		July		September	
		Height (%)	Diameter (%)	Height (%)	Diameter (%)	Height (%)	Diameter (%)
<i>Q. acutissima</i>	W.M. N+P+K	100	100	144.7	114.8	199.2	144.4
	control	100	100	102.7	120.8	105.5	129.2
	D.M. N+P+K	100	100	132.5	130.0	135.5	155.0
	control	100	100	103.5	119.0	103.5	133.3
<i>Q. variabilis</i>	W.M. N+P+K	100	100	141.9	120.0	165.9	132.0
	control	100	100	104.3	118.2	111.3	122.7
	D.M. N+P+K	100	100	117.5	118.2	120.6	150.0
	control	100	100	102.8	114.3	105.6	128.6
<i>Q. mongolica</i>	W.M. N+P+K	100	100	108.9	117.2	108.9	155.2
	control	100	100	106.3	129.2	107.6	133.3
	D.M. N+P+K	100	100	102.0	116.7	102.0	133.3
	control	100	100	101.4	120.3	102.7	129.2
<i>Q. serrata</i>	W.M. N+P+K	100	100	151.4	128.6	169.3	152.4
	control	100	100	102.7	137.5	102.7	162.5
	D.M. N+P+K	100	100	107.4	121.1	109.5	131.6
	control	100	100	102.7	137.5	102.7	162.5
<i>F. rhynchophylla</i>	W.M. N+P+K	100	100	126.1	116.3	132.1	126.5
	control	100	100	108.6	114.5	110.9	125.5
	D.M. N+P+K	100	100	106.2	101.7	106.2	119.0
	control	100	100	101.3	105.7	102.5	109.4

W.M : wet soil moisture regime D.M : dry soil moisture regime

르른 때문에 짐작된다. 수분 및 양료 stress의 영향이 분명히 표시되지 않은 신갈나무 등에서도 그 처리 영향이 익년도 생장에 반영될 가능성은 충분히 예측된다. 근원경의 성장 패턴은 수고와 달리 모든 수종에서 순발생장이 아닌 지속적인 생육 양상을 보이고 있다. 그러나 처리에 따른 효과는 수고와는 달리 분명치 않았다. 상수리나무와 굴참나무의 묘고 성장에서 수분 및 양료 중 양료 처리의 효과가 더 크게 나타나고 있지만 같은 양료 처리에서도 수분 상태가 양호한 경우에도 그 양료 처리 효과는 더욱 현저하게 표현되고 있어 이들 두가지 요인 간에는 상호작용이 있는 것으로 사료된다.

2. 수분 및 시비 처리에 따른 엽내 엽록소 함량의 변화 분석

Table 3은 수종 별, 처리 별 엽록소 함량의 시기적인 변화를 chlorophyll a 및 b, a/b ratio, total chlorophyll 함량 등으로 구분하여 기술하였다. 5, 7, 9월에 chlorophyll a의 함량은 각각 0.69~1.61mg/g dry wt., 0.58~1.96mg/g dry wt., 0.14~1.90mg/g dry wt., chloro-

phyll b는 0.20~1.79mg/g dry wt., 0.38~1.55 mg/g dry wt., 0.16~1.45mg/g dry wt.으로 total chlorophyll 함량은 0.90~3.40mg/g dry wt., 1.04~3.25mg/g dry wt., 0.38~2.62mg/g dry wt. 내에서 수종 및 처리 요인에 따라 다른 변화를 보였다.

수종 간 비교에서 초기에 물푸레나무는 참나무류 보다 엽록소 함량이 적었다. 참나무류 중에서는 5월에 상수리나무와 신갈나무의 엽록소 함량이 각각 3.40, 3.12mg/g dry wt., 7월에 졸참나무가 3.25mg/g dry wt.으로 많은 편이었다. 생육시기 별 함량 변화에 있어서 상수리나무, 신갈나무는 5월 이후 계속해서 엽록소 함량이 감소한 반면 나머지 세 수종은 7월에 전반적으로 엽록소 함량이 높은 편이었다. chlorophyll a와 b 각각의 함량 변화는 수종 및 처리 요인에 따라서 불규칙한 경향을 보였다. chlorophyll a의 경우, 7월 측정치에서는 시비구가 무시비구 보다 많은 편이며, 반면 9월 측정치는 반대로 무시비구가 높은 함량을 보이고 있다. 그러나 chlorophyll b는 상수리나무, 굴참나무 등에서 chlorophyll a와 반대 경향을 나타냈다. 또한 습윤처리구의 엽

Table 3. Seasonal changes of chlorophyll contents of *Quercus* spp. and *Fraxinus rhynchophylla* seedlings subjected to different soil moisture and nutrient regimes. (Unit : mg/g dry wt.)

Species	Treatment	Growing season											
		Chlorophyll a			Chlorophyll b			Chlorophyll a+b			Chlorophyll a/b		
		May	July	Sept.	May	July	Sept.	May	July	Sept.	May	July	Sept.
<i>Q. acutissima</i>	W.M. N+P+K	1.61	1.82	0.96	1.79	0.83	1.11	3.40	2.64	2.07	0.93	2.19	0.87
	control		1.23	1.90		1.13	0.72		2.36	2.62		1.09	2.66
	D.M. N-P+K		1.94	0.84		0.97	0.95		2.89	1.88		2.04	0.80
	control		0.66	1.23		1.55	0.67		2.21	1.90		0.43	1.81
<i>Q. variabilis</i>	W.M. N+P+K	1.34	1.96	0.67	0.88	0.99	1.12	2.21	2.95	1.79	1.52	1.98	0.59
	control		1.30	1.77		1.27	0.69		2.56	2.46		1.48	2.58
	D.M. N+P-K		1.47	0.68		0.76	1.26		2.23	1.95		1.93	0.54
	control		1.07	1.09		1.06	0.62		2.13	1.71		1.03	1.76
<i>Q. mongolica</i>	W.M. N-P+K	1.48	1.27	0.42	1.64	0.61	0.28	3.12	1.89	0.71	0.91	2.07	1.47
	control		1.17	0.84		1.00	0.66		2.17	1.50		1.12	1.32
	D.M. N+P+K		1.23	0.37		0.68	0.37		1.91	0.60		1.85	1.01
	control		0.58	0.89		1.41	0.68		1.99	1.56		0.41	1.37
<i>Q. serrata</i>	W.M. N+P-K	1.19	1.73	0.56	1.18	1.52	1.08	2.37	3.25	1.65	1.06	1.16	0.52
	control		1.53	1.53		0.97	0.63		2.51	2.16		1.58	2.41
	D.M. N-P+K		1.78	0.80		1.39	1.45		3.17	2.25		1.30	0.55
	control		1.68	1.28		1.20	0.64		2.88	1.91		1.41	2.00
<i>F. rhynchophylla</i>	W.M. N+P+K	0.69	1.45	0.43	0.20	0.44	0.38	0.90	1.89	0.81	3.33	3.29	1.21
	control		0.81	0.39		0.69	0.16		1.50	0.55		1.18	2.35
	D.M. N+P+K		1.18	0.14		0.40	0.24		1.58	0.38		2.97	0.61
	control		0.66	0.40		0.38	0.17		1.04	0.57		1.73	2.27

록소 함량이 건조구에 비해 많은 편이며 특히 chlorophyll b 보다는 chlorophyll a의 함량에서 수분처리 효과가 분명히 나타났다. chlorophyll a/b의 비는 5월에 물푸레나무에서 3.33까지 기록했으나 참나무류는 0.91~1.52로 상대적으로 낮은 값을 보였다. 7월 및 9월로 가면서 a/b ratio는 최저 0.41에서 최고 3.29까지 수종 및 처리요인 별로 다른 변화를 보였으며 7월에는 대부분의 수종에서 수분 및 양료 stress를 더 크게 받는 처리구의 a/b ratio가 낮은 반면, 9월에는 그 비율이 수종에 따라 불규칙 하였다. 이를 종합하면 수분 및 양료 stress에 따라 엽록소 함량이 감소하는 것을 분명히 지적할 수 있지만 그 경향은 수종에 따라 다소 다르게 나타나며 또 stress가 오래 지속되고 잎이 노화되는 9월에는 그 결과가 수종 별로 더욱 불규칙한 양상을 보인다고 할 수 있다. 7월의 측정치로 비교할 때 수분 또는 양료의 stress는 chlorophyll b보다는 chlorophyll a의 함량 감소에 더욱 영향을 미치는 것으로 보이지만 이 또한 9월의 측정 결과에서는 모든 수종에서 명확한 경향을 지적하기 어려웠다. 식물체 내에서 엽록소 함량은 잎의 생육시기 및 환경요인에 따라 변화되며 일반적으로 정상적인 생육상황 하에서 그 양이 증가되고 또 a/b ratio도 커진다. 반면에 stress가 지속되고 잎이 노화되어 가면서 그 함량이 줄고 a/b ratio도 낮아지며 엽록소는 xanthophyll 등 다른 색소로 변질되는 것이 보통이다. 본 실험에서도 이와 같은 현상을 분명히 지적할 수 있지만 수종 간에 나타나는 반응이 서로 다를 때가 많았다.

3. P-V curve 측정을 통한 처리 수종별 수분특성의 변화 분석

Fig. 1은 생육 시기에 따라 엽세포 내에서 수분의 osmotic potential이 변화되는 양상을 수종 및 양료 처리 조건과 관련하여 보여주고 있다. 본 그림에서 생육시기의 경과가 지나는 의미는 잎의 정상적인 생육 및 성숙, 노화 과정에서의 변화와 함께 수분 및 양료 stress의 지속 기간에 따른 영향을 포함하고 있다. Fig. 1에서 실선은 엽세포 내에 수분이 포화되어 팽압이 최대로 되었을 때 나타낼 수 있는 osmotic potential($\Psi\pi_0$)이며, 점선은 엽세포 내의 수분이 일실되어 최초 원형질 분리가 일어난 시점에서의 osmotic potential

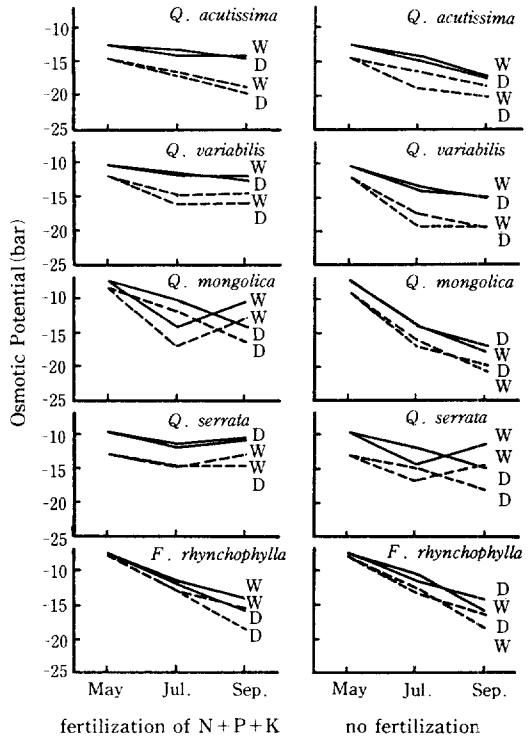


Fig. 1. Seasonal changes of osmotic potentials at full turgor($\Psi\pi_0$) and turgor loss point ($\Psi\pi_p$) in P-V curve analysis of *Quercus* spp. and *Fraxinus rhynchophylla* seedlings subjected to different soil moisture and nutrient regimes. (W : wet moisture regime, D : dry moisture regime) — $\Psi\pi_0$ - - - $\Psi\pi_p$

($\Psi\pi_p$)을 나타낸다.

$\Psi\pi_0$ 의 값은 5월, 7월, 9월에 각각 -7~-12.4 bars, -9.8~-14.9bars, -10.2~-17.5bars로 수종 및 처리요인 간에 다른 경향을 보이고 있다. 유엽상태인 5월보다 잎이 노화되고 stress가 지속된 9월에 $\Psi\pi_0$ 측정치는 전체적으로 3~5bars 안팎의 낮은 값을 보였지만 7월의 성숙엽에 대한 측정치를 중심으로 졸참나무와 신갈나무의 일부 처리구에서는 나머지 수종들과는 다른 경향을 보였다. 즉, 졸참나무의 습윤 및 건조 시비구와 습윤 무시비구, 신갈나무의 습윤 시비구에서는 9월에 성숙엽이 노숙엽으로 변화하면서 $\Psi\pi_0$ 값이 다시 높아지는 경향을 보이고 있다. 이와 같은 결과는 참나무류에 대한 유사한 실험 및 기타 여러가지 연구결과에서도^{8,9,10,18,23,25)} 전반적으로 나타나고

있지만 그 세부 결과는 실험 방법이나 대상 수종에 따라 각기 다른 양상을 보일 때가 많다. 엽세포 내의 osmotic potential에 영향을 주는 주요인자로 세포액 내의 삼투압에 영향을 주는 전해질 등의 농도, 세포막, 원형질막 등의 elasticity 및 이에 따른 최대 포수 상태에서의 symplastic water의 함량 등을 생각할 수 있다. 이와 같은 생리요인과 관련하여 잎이 정상적인 생육과 대사 활동을 하는 5~7월 전후 까지 엽세포 내의 osmotic potential($\Psi\pi_0$)은 전체 시료엽에서 정상적으로 동일한 감소 경향을 보인 것으로 사료된다.

그러나 이후 9월까지 잎이 노숙되고 또 하절기의 강한 온도 및 수분 stress를 받으면서 엽세포 내의 생리 대사 활동은 심하게 교란될 가능성이 있으며 그 결과 $\Psi\pi_0$ 값은 수종에 따라 다른 변화 양상을 보인 것으로 추정된다.

N+P+K 시비구의 7~9월 중 $\Psi\pi_0$ 값은 물푸레나무와 신갈나무 건조구 외에는 대부분 큰 변화가 없거나 일부 상승치를 나타내는 경우를 볼 수 있다. 이에 반해 무시비구에서는 졸참나무 습윤 처리구를 제외하고 $\Psi\pi_0$ 값이 다같이 감소하였다. 이는 일반적으로 시비에 따른 osmotically active solutes의 흡수 증가로 세포액의 삼투압이 커져 $\Psi\pi_0$ 값은 상대적으로 감소할 것이라는 예상과는 반대의 결과이다. 이에 대한 설명으로 세포막의 elasticity의 변화를 중요한 요인으로 고려할 수 있다. 즉, 조직의 노화와 함께 지속적인 stress를 받으면서 세포막의 유연성이 떨어지고 이와 병행하여 osmotic volume이 감소하고 또 $\Psi\pi_0$ 값도 더 낮아질 수 있다는 추정이 가능하다. 그러나 본 연구에서는 수종별, 시기별로 분명하게 일정한 경향을 보이고 있지 않아 이에 대한 단정적인 결론을 도출하기는 힘들다. 다만 처리과정에서 수종별, 측정시기에 따른 stress의 지속기간 별로 수분 및 시비조건의 단독 또는 상호작용이 대단히 불규칙하고 상이한 stress 형태로 표현되고 있음을 짐작하게 한다.

Fig. 1에서 $\Psi\pi_p$ 의 값은 점선으로 나타내었다. 5, 7, 9월의 각 생육 시기 별로 -7.6~-14.2 bars, -11.8~-18.0bars, -12.9~-20.4bars 까지 전반적으로 낮아지는 경향을 나타내나 수종에 따라서는 다른 변화를 보일 때도 있었다. 본 연구에서 얻어진 $\Psi\pi_p$ 의 값은 기왕의 연구¹⁰⁾에서 제

시된 참나무류의 $\Psi\pi_p$ 값이 -20~-25bars 안팎인 것에 비해 전체적으로 높은 경향을 보였다. 이는 본 연구에서 사용된 시료엽이 기왕의 연구와 달리 stress를 받고 있는 포트 내 유묘에서 채취되어 이들 엽세포 또는 조직의 elasticity 등에 차이가 있기 때문으로 생각될 수 있다. 5월에는 물푸레나무와 신갈나무, 7월에는 물푸레나무, 9월에는 졸참나무의 $\Psi\pi_p$ 값이 상대적으로 높게 나타난 바와 같이 이들 값의 수종에 따른 변화는 일정하지 않다. 물푸레나무와 상수리나무에서는 처리 유묘와는 상관없이 꾸준히 감소하는 반면, 굴참나무에서는 7월에서 9월 사이의 $\Psi\pi_p$ 값 변화가 크지 않았다. 습윤구에서의 $\Psi\pi_p$ 값은 건조구 $\Psi\pi_p$ 값보다 다소 높은 경향을 보였으며 무시비구에서는 시비구에 비해 시기적인 $\Psi\pi_p$ 값의 저하 현상이 보다 분명하게 나타났다. $\Psi\pi_p$ 값이 변화되는 경향은 처리 유형 별로 $\Psi\pi_0$ 값의 경향과 유사한 것으로 나타나고 있다. 이는 세포액이 지니고 있는 삼투압이나 세포막의 elasticity 등이 $\Psi\pi_0$ 및 $\Psi\pi_p$ 값에 동일한 방향으로 영향하고 있음을 보여주는 사실이다. $\Psi\pi_p$ 의 값은 엽세포의 elasticity와 이에 밀접한 관련을 지닌 초기위조점에서 상대수분 함량의 영향을 크게 받을 수 있다. 일반적으로 식물은 조직의 elasticity가 떨어지면서 RWCp는 줄어들고 $\Psi\pi_p$ 는 낮아져 수분 stress에 따른 위조에 적응하려는 기작을 보인다. 이 때문에 $\Psi\pi_p$ 와 RWCp는 밀접한 관련을 지닐 것으로 판단된다. 그러나 Fig. 2에 보이는 RWCp의 값은 수종 및 stress 처리 유형에 따라 시간이 지남에 따라 불규칙한 경향을 보일 때가 많았다.

Fig. 2의 RWCp의 값은 5, 7, 9월에 각각 71~92%, 61~87%, 73~88%의 범위 내에서 서로 다른 변화를 보이지만 전체적으로 물푸레나무가 참나무류에 비해 다소 높은 RWCp의 값을 보였다. 동일 수종 내에서 수분 및 시비 처리 유형에 따른 시기적인 변화 패턴은 대체로 유사한 경향을 보이고 있지만 그 변화 양상이 수종 간에 복잡한 차이를 보이는 점이 주목된다. 이는 수종에 따른 잎의 발달, 성숙, 노화 패턴에서의 차이와 함께 세포막의 elasticity 및 세포내 삼투압에 영향을 주는 물질들의 대사 과정이 각기 다르게 나타나기 때문으로 보인다. 굴참나무의 7월 측정치 중 습윤 및 건조 시비구 간에 20% 안팎의 차이

를 보인 것과 상수리나무의 9월 측정치에서 시비구와 무시비구 간에 상당한 차이를 보인 경우를 제외하고는 처리에 따른 차이가 수중에 따른 차이 보다 크지 않고 유사한 경향을 보인 점을 미루어 RWCp의 값은 처리에 따른 영향보다 수중

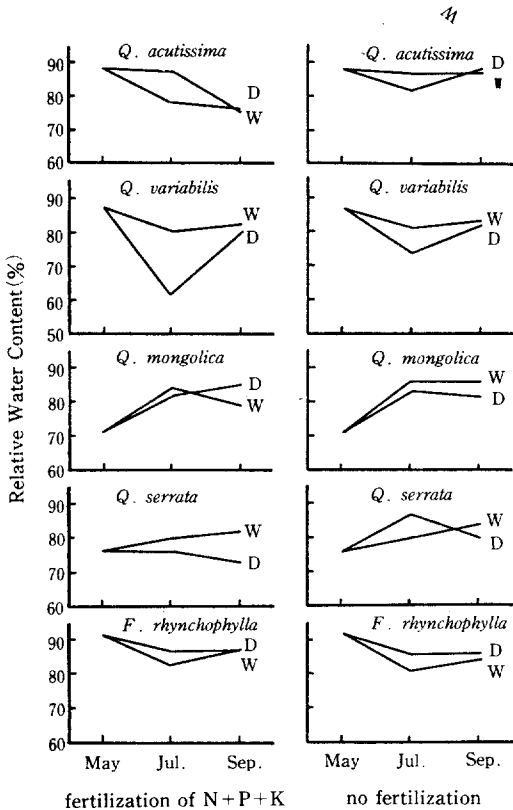


Fig. 2. Seasonal changes of relative water content at turgor loss point(RWCp) in P-V curve analysis of *Quercus* spp. and *Fraxinus rhynchophylla* seedlings subjected to different soil moisture and nutrient regimes. (W : wet moisture regime, D : dry moisture regime)

고유의 생육패턴 차이에 좌우되고 있는 것을 알 수 있다.

結 論

수분 및 시비 처리 효과는 대상 용기묘의 생육, 엽록소 함량, 수분특성 등에 분명히 많은 영향을 보인 것으로 사료되지만 그 결과는 수중에 따라 시기적으로 다양한 경향을 나타내고 있어 단순하고 명확한 결론을 이끌어내는 것이 쉽지 않았다.

이상과 관련하여 본 실험에서 얻어진 결과는 다음과 같이 정리된다.

1. 수분 및 양료 부족에서 오는 stress의 영향이 전반적으로 묘목의 생육에 상당한 영향을 주는 것으로 보이며 그와 같은 영향은 근원경 성장보다는 묘고 성장에서 더욱 분명히 나타나고 있었다. stress의 영향은 2차 측정 시기인 7월의 묘고 측정치를 참고로 할 때 이미 처리 초기인 5월 이후 부터 바로 나타나기 시작한 것으로 추정된다. 묘고에 비해 근원경에 대한 stress의 영향은 서서히 진행되고 있는 것으로 보이지만 일반적으로 나무의 수고 성장 및 직경 성장 패턴¹⁵⁾을 고려할 때 이와 같은 경향이 전부 처리에 따른 영향으로만 평가할 수는 없다. 수중 별로는 상수리나무의 생장이 stress에 대한 감수성을 크게 보이며 신갈나무는 상대적으로 적은 영향을 받는 것으로 표현되었다. 그러나 상수리나무의 묘고 생장은 생육기 중에 지속적으로 이루어지며 신갈나무는 순발생장 형태의 flushing을 보이고 있어 본 결과만으로 상수리나무가 신갈나무에 비해 내건성, 내척박지 적응성이 약하다고 결론지을 수 없다.
2. 엽록소의 함량은 일반적으로 잎이 성숙기를 지나 노화되면서 감소되며 수분 또는 양료 등에서 불리한 환경조건이 주어질 때 그 함량의 감소가 더욱 뚜렷해지는 것으로 알려져 있다. 본 연구에서도 그와 같은 점은 분명히 지적되며 특히 chlorophyll a가 b에 비해 잎의 노화 또는 stress에 대한 감수성이 큰 것으로 판단되었다. 수중 간 비교에서 물푸레나무는 참나무류에 비해 기본적으로 엽록소 함량이 적었으며 생육 초기의 a/b ratio는 물푸레나무가 큰 값을 보였다. 엽록소 함량의 처리 간 차이는 잎이 아직 정상적인 성숙엽 상태인 7월까지의 신갈나무 이외의 수종에서 명확히 구분되지만 9월에 잎이 노화되면서 처리 효과가 역으로 나타나는 경우가 많았다. 이는 조직의 노화와 stress의 상호작용 및 각 수종이 지니고 있는 노화 및 stress에 대한 내성이나 적응성 등에 서로 다른 반응을 보이는 것으로 해석되어 진다.
3. 잎의 수분특성은 토양에서 흡수한 전해질 무기 양료와 광합성 등에 의해 축적된 유기양료

및 세포막이나 원형질막이 지니고 있는 elasticity 등에 의해 결정되며 특히 엽세포가 수분을 최대로 함유하며 팽압이 극대화 되었을 때 및 초기 위조상태에서의 osmotic potentials($\Psi\pi_o$, $\Psi\pi_p$)은 잎이 지니고 있는 수분특성 중에서 중요한 의미를 지니고 있다. 본 연구 실험에서 생육 초기인 5월에 측정된 $\Psi\pi_o$, $\Psi\pi_p$ 의 값은 물푸레나무와 신갈나무에서 -5~-10bars의 비교적 높은 값을 보이고 있었다. 상수리나무, 물푸레나무를 비롯하여 대부분의 수종 및 처리구에서 $\Psi\pi_o$ 및 $\Psi\pi_p$ 의 값은 시간이 지나면서 감소하는 경향을 보였지만 신갈나무 및 졸참나무 등의 일부 처리구에서는 7~9월 사이에 이들의 값이 다시 증가하는 경향을 보였다. $\Psi\pi_o$ 값과 $\Psi\pi_p$ 값의 변화 양상은 서로 유사하지만 그 값은 5월에 비해 7월 또는 9월에 더 큰 차이를 나타내고 있었다. 초기 위조점에서의 엽내 상대수분함량(RWCp)은 수종 및 처리구인 별로 각기 다른 변화를 보이고 있지만 동일 수종 내에서 그 시기적인 변화 방향은 대체로 유사한 경향을 보였다.

이와 같은 수분특성의 변화 및 엽록소의 함량 변화는 엽세포 내의 광합성 등 생리 대사 활동에 영향을 주어 결국 묘목의 생장에 그 효과가 반영될 것이다. 그러나 본 연구에서는 수종 별로 각 처리 요인에 따른 이들 각각의 반응만을 분석하였으며 이들의 상호 관계는 앞으로 다른 요인의 연구와 함께 더 많은 실험을 통해 밝힐 수 있을 것이다.

引用 文 獻

1. Bahari, Z.A., S.G. Pallardy, and W.C. Parker. 1985. Photosynthesis, water relations and drought adaptation in six woody species of oak-hickory forests in central Missouri. For. Sci. 31 : 557-569.
2. Berkowitz, G.A. and M. Gibbs. 1993. Reduced osmotic potential inhibition of photosynthesis. Plant Physiol. 72 : 1100-1109.
3. Calkin, H.W. and R.W. Peary. 1984. Seasonal progression of tissue and cell water relations parameters in evergreen and deciduous perennials. Plant Cell Environ. 7 : 347-352.

4. 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.
5. Cheung, Y.N.S., M.T. Tyree, and J. Dainty. 1976. Some possible sources of error in determining bulk elastic modulus and other parameters from pressure-volume curves of shoots and leaves. Can. J. Bot. 54 : 758-765.
6. Davies, F.S. and A.N. Lakso. 1979. Diurnal and seasonal changes in leaf water potential components and elastic properties in response to water stress in apple trees. Physiol. Plant. 46 : 109-114.
7. Hammel, H.T. 1968. Measurement of turgor pressure and its gradient in the phloem of oak. Plant Physiol. 1042-1048.
8. Han, S.S. and H.S. Choi. 1986. Ecophysiological interpretations on the water relations parameters of trees(V). J. Kor. For. Soc. 72 : 37-44.
9. 韓相變·金光崙. 1980. 樹木의 水分特性에 關한 生理·生態學的 解析(I) -Pressure chamber technique에 의한 耐乾性 樹種의 診斷- 韓國林學會誌 50 : 25-28.
10. 韓相變. 1991. 樹木의 水分特性에 關한 生理·生態學的 解析(II). P-V 曲線法에 의한 闊葉樹 20種의 耐乾性 診斷. 韓國林學會誌 80(2) : 210-219.
11. Hiscox, J.D. and G. F. Israelstam. 1978. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. Can. J. Bot. 57 : 1332-1334.
12. Kato, M. and S. Shimizu. 1987. Chlorophyll metabolism in higher plants. VII. Chlorophyll degradation in senescencing tobacco leaves ; Phenolic dependent peroxidative degradation. Can. J. Bot. 65 : 725-735.
13. 金智文의 3인. 1984. 수분 및 시비처리에 따른 참나무 싹생묘의 생육반응. 충남대 농업기술연구보고 11(2) : 207-217.
14. 金永模·韓相變·李成宰. 1990. 잣나무 採種木의 클론別 針葉의 葉綠素 含量의 年間變動. 林育研報. 26 : 97-103.
15. Kramer, P.J. and T. T. Kozlowski. 1979. Phys-

- iology of Woody Plants. Academic Press, New York. 811pp.
16. Kramer, P.J. 1983. Water Relations of Plants. Academic Press. New York 23-56.
 17. 權琦遠. 1982. 土壤水分 stress에 따른 雜種 poplar의 水分生理 및 生育反應. 서울대학교 대학원 박사학위논문; 1-78.
 18. Kwon, K.W. and S.G. Pallardy. 1989. Temporal changes in tissue water relations of seedlings of *Quercus acutissima*, *Q. alba*, and *Q. stellata* subjected to chronic water stress. Can. J. For. Res. 19 : 622-626.
 19. Lange, O.L., L. Kappen., and E.D. Schulze. 1976. Water and plant life. Springer-Verlag, Berlin. 536pp.
 20. Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stress. Vol 2. -Water, radiation, salt, and other stresses-. Academic Press. New York. 322-445.
 21. Masarovicova, E. and P. Elias. 1981. Chlorophyll content in leaves of plants in an oak-hornbeam forest (2). -Shrub species-. Photosynthetica 15(1) : 16-20.
 22. Morgan, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 35 : 299-319.
 23. Parker, W.C., S.G. Pallardy, T.M. Hinckley, and K.O. Teskey. 1982. Seasonal changes in tissue water relations of three woody species of the *Quercus carya* forest type. Ecology, 63 : 1259-1267.
 24. Parker, W.C., and S.G. Pallardy. 1987. The influence of resaturation method and tissue type on pressure-volume analysis of *Quercus alba* L. seedlings. J. Exp. Bot. 38 : 535-549.
 25. Parker, W.C., and S.G. Pallardy. 1988. Leaf and root osmotic adjustment in drought-stressed *Quercus alba*, *Q. macrocarpa*, and *Q. stellata* seedlings. Can. J. For. Res. 18 : 1-5.
 26. Pavlik, B.M. 1984. Seasonal changes of osmotic pressure, symplasmic water content and tissue elasticity in the blades of dune grasses growing *in situ* along the coast of Oregon. Plant Cell Environ. 7 : 531-539.
 27. Scholander, P.F., H.T. Hammel, E.A. Hemmingsen, and E.D. Bradstreet. 1964. Hydrostatic pressure and osmotic potential in leaves of mangroves and some other plants. Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A. 52 : 119-125.
 28. 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.
 29. 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*, *Tsuga*, and *Picea*. Can. J. Bot. 56 : 635-647.
 30. 任慶彬 등. 1985. 新稿 造林學原論. 鄉文社. 491pp.
 31. Yim, Y.J., and S.D. Kim. 1983. Climate-diagram map of Korea. Korean J. Ecology 6 : 261-272.