붉가시나무(*Quercus acuta*)와 구실잣밤나무(*Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii*)의 초겨울 비교 수분 관계

박범진 · 박용삼 · 박용목*
청주대학교 생명유전통계학부 생명과학전공

Comparative Water Relations of *Quercus acuta* and *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii* in Early Winter

Park, Bum-Jin, Yong-Sam Park and Yong-Mok Park*
Department of Life Science, Cheongju University, Cheongju 360-764, Korea

ABSTRACT: Comparative water relations of *Quercus acuta* and *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii* were analyzed to assess their resistance to drought and low temperature stresses from early November to early December. As air temperature decreased both species showed an increased content of osmotically active solute concentraton per unit of dry weight (Ns/DW), leading to lower osmotic potential of both species at both full turgid state (OP_{sat}) and turgor loss point (OP_{tlp}) in December than November. No major difference in the ability to adjust osmotically was noticed between the two. This finding suggests that both species must respond adaptively under water and low temperature stresses to maintain turgor pressure in winter season. In addition to osmotic adjustment, a low bulk modulus of elasticity (E_{max}) shown in *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii* must also play an important role in turgor maintenance during winter season being apt to happen water and low temperature stresses in plants.

Key words: *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii*, Drought resistance, Low temperature stress, Osmotic adjustment, *Quercus acuta*

서 론

어떤 지역에서의 생물의 분포는 그 지역에서의 환경조건에 의존하고 있으며, 여러 가지 환경요인 중에서도 강수량과 온도는 식물분포를 결정하는 중요한 요인으로 작용한다(Woodward 1987). 한반도는 1,500 mm 이상의 강수량과 계절에 따라 뚜렷한 기온 변화가 존재하는 것이 특징으로, 냉온대성 낙엽활엽수림이 한반도 전체에 걸쳐서 발달하고 있으며, 남해안과 일부 도서지방을 중심으로 제한적으로 상록활엽수림이 발달하고 있다(Kim 1992). 이러한 상록활엽수림의 제한적 분포는 겨울철 기온 분포에 기인하는 바가 크다(Yim and Kira 1975).

식물세포가 물을 많이 함유하고 있을 때 기온이 빙점 이하로 떨어지면, 세포내에서 동결이 일어나 세포가 파괴된다(Sakai and Larcher 1987). 뿐만 아니라 얼음이 세포 바깥에 형성된다 하더라도 주변의 수분포텐셜이 저하하여 세포로부터 물이 빠져 나감으로서 세포는 건조 상태와 같은 영향을 받게 되어(Burke *et al.* 1976), 겨울 동안 기온이 0℃ 이하로 지속되는 지역에서는 잎을 그대로 유지하기가 어렵다(Sakai and Larcher 1987). 따라서 한반도에서의 상록활엽수의 분포는 온도의 계절적 변화와 관련이 있을 수 있다. 뿐만 아니라 최근의 화석연료 과다 소비에 의한 대기 중의 이산화탄소 농도 증가와 지구 온난화의 진행은 식물분포를 변화시키고, 생태계를 변화시키는 또 다른 요인으로 대두되고 있다(Collatz *et al.* 1998, Schwartz *et al.* 2001, Tanja *et al.* 2003, Badeck *et al.* 2004, Scheller and Mladenoff 2005). 그러므로 한반도에서 지구온난화에 따른 생태계 변화를 예측하고, 식물종의 보전전략을 수립하기 위하여 환경변화에 따른 식물들의 반응을 연구하는 것이 절실히 요구되고 있다. 이러한 관점에서 겨울철에도 잎을 유지하고 있는 상록활엽수에 대한 생리생태학적 연구는 지구 온난화에 따른 한반도의 식물 거동을 파악하는 중요한 실마리를 제공해 줄 수 있을 것이다. 그러나 한반도의 상록활엽수에 대한 연구는 식생학적 연구 조사가 일부 행하여졌지만(오 1994, 오와 조 1996), 개개의 식물종의 종 특성에 관한 생리생태학적 연구는 거의 없는 실정이다.

따라서 본 연구에서는 한국의 상록활엽수림을 대표하는 식물종인 붉가시나무(*Quercus acuta*)와 구실잣밤나무(*Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii*)를 재료로 초겨울의 조직 수분 관계 특성

* Corresponding author; Phone: +82-43-229-8531, e-mail: ecopark@cju.ac.kr

을 기온 변화와 함께 해석함으로서 두 종의 겨울철의 저온과 건조에 대한 특성을 파악하고, 환경변화에 대한 식물 종의 거동에 대한 기초 자료를 제공하고자 한다.

재료 및 방법

재 료

식물 종은 한반도의 대표적인 상록활엽수인 붉가시나무와 구실잣밤나무를 선택하였으며, 실험에 사용된 나무는 전라남도 완도군 백운산에 위치한 완도 수목원의 해발 400 m 부근(126° 50′E, 33°23′N)의 남쪽 사면에 분포하는 식물들 중에서 선발하였다. 공시목으로 사용한 나무들은 흉고 직경이 약 20 cm 전, 후의 붉가시나무 그리고 흉고 직경이 약 25 cm 정도의 구실잣밤나무들 중에서 건강한 나무를 골라 실험재료로 사용하였다.

방 법

광에 잘 노출되어 있으며, 성숙한 잎이 많이 달린 가지를 잘라 미리 물을 채운 플라스틱통에 넣고, 물관의 물기둥을 끊어지지 않게 하여 연구실로 옮긴 후, 상온 하의 암소에서 플라스틱 백으로 덮어 12시간 동안 충분히 흡수시켰다. 그 후 가지에 달린 잎 중에서 성숙한 잎의 엽병을 절단하여 압력통(PMS, Oregon, USA)에 넣고, 압력을 가하여 절단 부위로부터 수액이 나올 때의 압력을 그 때의 잎의 수분포텐셜로 하였다. 이와 같은 방법으로 압력을 단계적으로 증가시키며 엽병의 끝에서 나온 수액 삼출량을 측정하여 압력과 삼출량의 관계로부터 Pressure-Volume(P-V) curve를 완성하여 잎의 수분 상태의 해석에 이용하였다(Tyree and Hammel 1972, 한 1991). 측정이 끝난 잎은 80℃에서 48시간 건조시킨 후 건량을 측정하여 잎의 상대함수량을 구하였다. 측정은 3회에서 5회 반복 측정하여 평균값을 구하였으며, 재료의 채취는 1995년 11월에서 12월에 걸쳐서 일주일 단위로 실시하였다.

결과 및 고찰

본 연구가 진행된 기간의 완도측후소의 10년 간의 기상 자료를 보면, 강수량의 약 90% 정도가 3월에서 10월에 집중되어 있으며, 11월부터 2월까지의 4개월간은 극히 적은 양의 강수량만을 기록하고 있다(Fig. 1). 또한 기온이 높게 상승하여 대기의 수증기 요구도가 큰 5월부터 9월까지는 기온 상승에도 불구하고 70% 이상의 비교적 높은 상대습도를 유지하였다. 반면, 10월에서 이듬해 2월까지는 강수량이 적을 뿐만 아니라 70% 이하의 낮은 습도를 나타내어, 이 기간 동안 식물의 수분 스트레스 발생이 예상된다.

또한, 이 기간 동안 일평균기온은 대부분 0℃ 이상이지만, 0℃에서 −3.0℃까지의 최저 기온을 나타낸 날도 20일 정도 되었다(기상청 1995). 이들 결과는 겨울철 동안 상록활엽수에 수분 스트레스가 발생하기 쉬울 뿐만 아니라, 동해는 아니라 하더라도 저온에 의한 상해를 입을 가능성을 나타내고 있다. 따라서 이들 장소에 분포하고 있는 상록활엽수는 겨울철 수분 스트레스와 저온에 대한 어떤 적응기작을 갖고 있는 것으로 판단된다. 토양이 저온 하에 놓이거나, 저온에 민감한 식물이 저온 스트레스 하에 놓이게 되면 수분 스트레스 때와 유사한 생리적 장애현상을 나타낸다(McWilliam *et al.* 1982, Pavel and Fereres 1998, Flexas *et al.* 1999, Vernieri *et al.* 2001). 그러나, 저온 스트레스에 민감한 식물도 적절한 수분 스트레스를 미리 경험하게 하면 저온 스트레스에 대한 저항성을 나타내기도 한다(Kitagawa and Yoshizaki 1998). 수분 스트레스나 저온 스트레스의 저항성에는 식물호르몬인 Abscisic acid(ABA)나 세포의 삼투적 특성이 관여하고 있는 것이 알려지고 있지만(O'Neill 1983, Bravo *et al.* 1998) 저온 스트레스에 있어서 ABA의 작용에 대해서는 이론이 있는 반면(Bravo *et al.* 1998, Vernieri *et al.* 2001), 삼투조절이 수분 스트레스나 저온 스트레스에 대한 저항성을 높인다는 사실에는 이견이 없다.

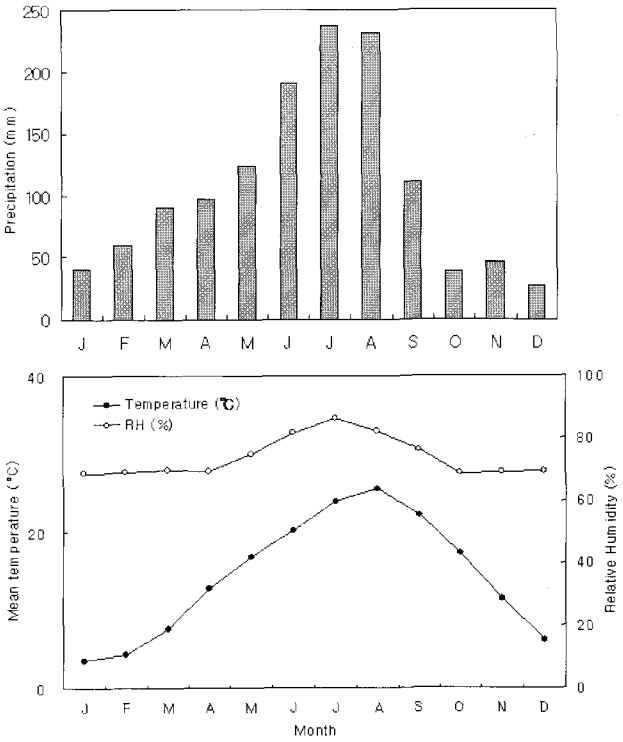

Fig. 1. Seasonal changes in mean precipitation (upper) and mean temperature and relative humidity (lower) measured at Wando meteorological station during 10 years from 1986 to 1995.

11월부터 12월 초순까지의 붉가시나무와 구실잣밤나무의 삼투 포텐셜의 변화를 보면, 두 종 모두 세포가 최대로 팽윤되었을 때(OP_{sat})와 원형질 분리가 시작되는 점(OP_{tlp})에서의 삼투 포텐셜이 기온의 저하와 함께 감소하였다(Fig. 2). OP_{sat}는 세포 내의 수액량과 용질의 osmole 수로 결정되며, 겨울이 가까워질수록 OP_{sat}이 낮아진다. 일반적으로 동해가 발생하기 쉬운 늦가을에서 초겨울에 걸쳐서 발생하는 수분 결핍 시의 팽압의 유지는

내동성이 강할수록 유리하다. 본 연구에서는 붉가시나무의 최대 팽윤시 삼투 포텐셜이 11월보다 12월에 −0.56 MPa 저하하였으며, 구실잣밤나무도 −0.74 MPa 저하하였다. 이러한 삼투 포텐셜의 변화와 함께 잎의 건중량 당의 용질의 양을 나타내는 Ns/DW의 값도 두 종 모두에서 증가하였다(Fig. 3). Ns/DW는 단위 건물량 당 삼투적으로 작용하는 용질의 양으로, 이들 값의 증가는 붉가시나무와 구실잣밤나무가 기온 저하와 함께 삼투조절물질을 적극적으로 흡수하여 삼투조절을 행하고 있다는 것을 시사하고 있다(Figs. 2, 3).

여름철 *Quercus* 속의 낙엽활엽수에서 측정된 Ns/DW의 값은 졸참나무 0.66, 상수리나무 0.99~0.69, 신갈나무 1.12로 종에 따라 다르게 나타나며(Kwon and Pallady 1989, 한 1991), 같은 종에서도 잎이 성숙할수록 감소하는 경향을 보이기도 한다(Parker *et al.* 1982, Han and Choi 1986). 식물이 수분 스트레스나 저온 스트레스 하에 놓이게 되면 일부 식물은 가용성 탄수화물, 아미노산, 저분자 질소화합물 혹은 수용성 단백질을 세포 내에 축적하여 삼투조절을 행한다(Richiter and Kikuta 1989, Xin and Li 1993). 특히, 상록수와 같이 겨울철에 잎을 가지고 있는 식물은 기온이 0℃ 이하로 저하하기 전에 잎의 조직 속에 가용성 탄수화물과 같은 삼투조절 물질을 축적함으로써 저온 스트레스에 의한 수분 스트레스나 내동성에 대한 저항성을 높인다(O'Neill 1983, Pollock and Lloyd 1987, Hincha 1989, Kontunen-Soppela and Laine 2001).

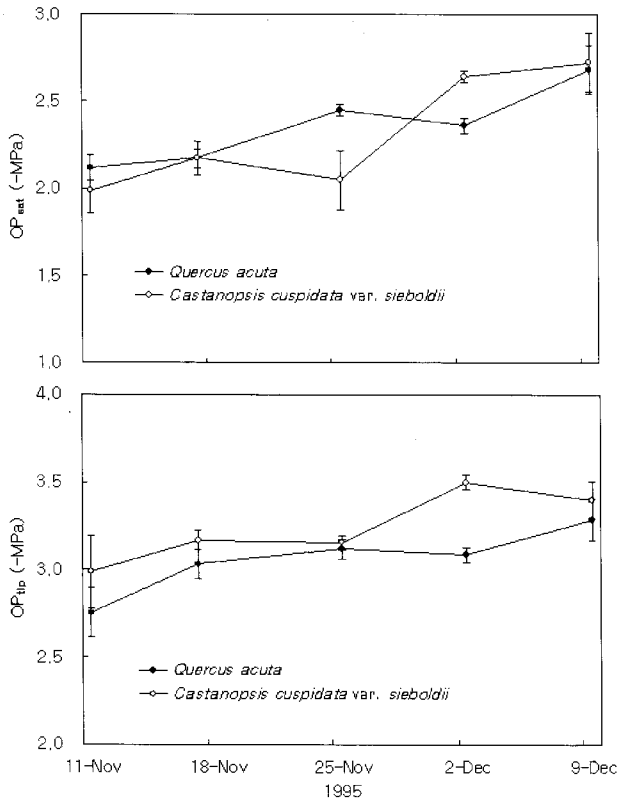

Fig. 2. Changes of leaf osmotic pressure a turgid state (OP_{sat}) and turgor loss point (OP_{tlp}) of *Quercus acuta* and *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii*. Data points represent means ± SE (n=3 to 5).

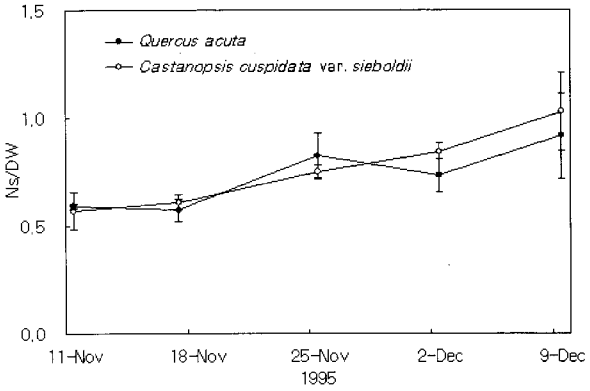

Fig. 3. Changes of osmoles of solute per dry matter (Ns/DW) in *Quercus acuta* and *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii*. Data points represent means ± SE (n=3 to 5).

삼투조절을 통하여 세포의 삼투포텐셜이 낮아지면 빙점이 낮아져 저온 하에서도 상해를 입지 않을 뿐만 아니라 수분 스트레스 하에서도 팽압의 유지가 가능하여 광합성이나 생장과 같은 생리적 작용을 지속시킬 수 있다(Sakai and Larcher 1987). 본 조사지의 서식지 기상 조건으로부터 판단해 볼 때, 붉가시나무와 구실잣밤나무는 저온스트레스와 더불어 겨울 동안 수분 스트레스의 영향을 받을 것으로 판단된다(Fig. 1). 토양수분이 충분히 공급되는 환경에서도 잎의 광합성 동안, 증산속도가 흡수속도를 초과함으로서 식물의 수분 스트레스는 발생한다(Schulze *et al.* 1987). 증산에 의해 잎의 함수량이 감소하면 잎의 수분포텐셜이 저하하고, 수분포텐셜의 저하는 생장의 정지, 기공폐쇄, 광합성 저하 및 식물의 고사에 이르기까지 여러 가지 단계의 생리작용에 영향을 미친다(Hsiao 1973). 그러나 수분 스트레스에 가장 민감하게 반응하는 것은 잎의 생장이다(Boyer 1970). 따라서 식물체가 수분 스트레스 하에서 어떻게 팽압을 유지하는가 하는 것은 식물의 중요한 생존 전략이 된다. 식물체가 수분 스트레스 하에서 팽압을 유지하는 방법은 삼투조절을 행하는 방법과 세포벽의 특성에 의존하는 방법이 있다. 세포벽의 탄성 특성을 나타내는 E_{max}는 붉가시나무에서 보다 구실잣밤나무에서 낮은 값을 나타내었다(Fig. 4). 또한 붉가시나무에서는 E_{max}가 기온의 저하에 따라 감소하였으나 구실잣밤나무는 실험 기간을 통하여 거의 일정한 값을 유지하였다. E_{max}의 값이 작으면 세포벽의 탄성이 높은 것을 나타내며, 이러한 특성을 가진 잎은 수분 포텐셜이 감소할 때 팽압을 유지하기가 쉽다(Doi *et al.* 1986). 그러나 같은 종이라도 잎의 연령, 생육단계에 따라 E_{max}는 달라질 수 있으므로(Roberts *et al.* 1981), 11월에서 12월로 갈수록 수분포텐셜 저하에 대해 압력 포텐셜을 높게 유지한 붉가시나무와 구실잣밤나무에서의 팽압유지 능력에는 두 종의 삼투 조절능력과 세포벽 특성 모두가 반영된 것으로 판단된다(Fig. 5). 따라서, 붉가시나무와 구실잣밤나무는 겨

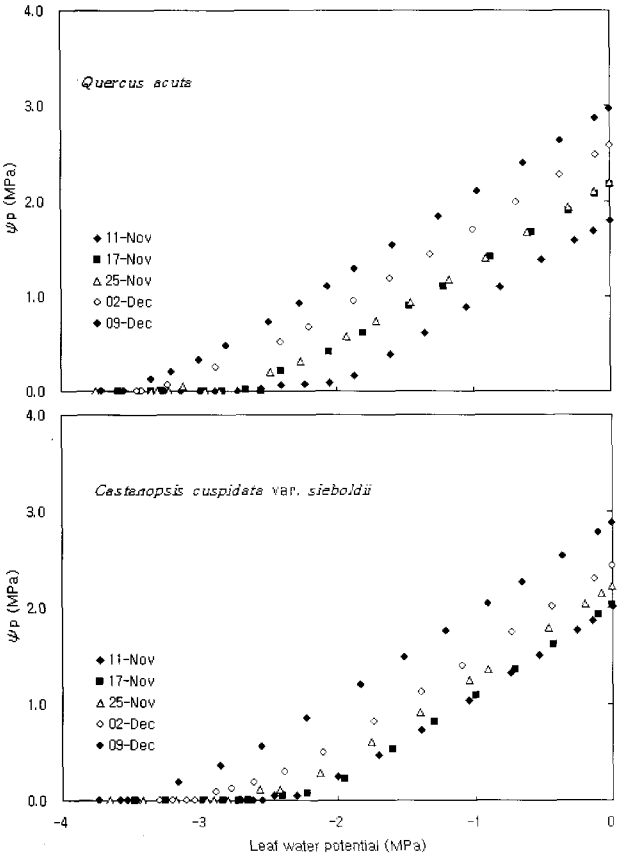

Fig. 4. Changes of bulk modulus of elasticity of *Quercus acuta* and *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii*. Data points represent means ± SE (n=3 to 5).

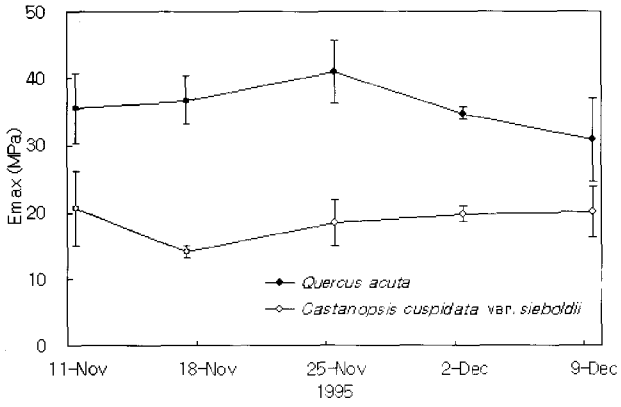

Fig. 5. Relationships between leaf water potential and leaf pressure potential of *Quercus acuta* (upper) and *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii* (lower) during early winter.

울이 시작되는 시점에서 점진적인 삼투조절과 세포벽 특성에 의해 내건성과 내동성을 높이고 있다고 판단된다. 그러나, 이들 상록활엽수의 보전전략을 마련하기 위해서는 겨울동안 서식지에서의 생리기능에 영향을 미치는 저온 스트레스와 수분 스트레스의 상대적인 중요성에 대한 보완적인 연구가 필요하다고 사료된다.

적 요

상록활엽수의 저온스트레스에 대한 저항성과 내건성을 파악하고자 대표적인 상록활엽수인 붉가시나무와 구실잣밤나무의 초겨울 비교 수분 관계 특성을 기온 변화와 함께 해석하였다. 10월 이후 강수량과 기온이 급격하게 감소하였으며, 이러한 감소에 대해 붉가시나무와 구실잣밤나무는 세포 내 용질의 양을 증가시켜 삼투 포텐셜을 저하시키는 삼투조절을 행하였다. 그 결과, 두 종 모두 원형질 분리점과 팽윤 상태에서의 삼투 포텐셜은 11월에서 보다 12월에 더욱 낮은 값을 기록하였으며, 이러한 삼투조절 능력은 같은 수분 포텐셜에서도 11월보다 12월에 더욱 높은 팽압을 유지할 수 있게 하였다. 또한, 구실잣밤나무는 이러한 삼투조절 능력에다 붉가시나무에 비해 세포벽 유연성을 높게 가짐으로서 겨울철의 저온 스트레스와 수분 스트레스 하에서 팽압을 유지하는데 기여하고 있는 것을 나타내었다.

인용문헌

기상청. 1995. 광주지방기상청 기후자료[검색: 2005년 7월 18일], 인터넷주소: http://gwangju.kma.go.kr

오구균. 1994. 두륜산 상록활엽수림의 식물군집구조. 응용생태연구 8: 43.57.

오구균, 조우. 1996. 진도 첨찰산 상록활엽수림의 식생구조. 환경생태학회지 10: 66-75.

한상섭. 1991. 수목의 수분 특성에 관한 생리.생태학적 해석(Ⅵ). P-V 곡선법에 의한 낙엽수 20종의 내건성 진단. 한국임학회지 80: 210-219.

Badeck, F.W., A. Condeau, K. Böttcher, D. Doktor, W. Lucht, J. Schaber and S. Sitch. 2004. Responses of spring phenology to climate change. New Phytol. 162: 295-309.

Boyer, J.S. 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. Plant Physiol. 46: 233-235.

Burke, M.J., L.V. Gusta, H.A. Quamme, C.J. Weiser and P.H. Li. 1976. Freezing and injury in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 27: 507-528.

Bravo, L.A., G.E. Zúñiga, M. Alberdi and L.J. Corcuera. 1998. The role of ABA in freezing tolerance and cold acclimation in barley. Physiol. Plant 103: 17-23.

Collatz, G.J., J.A. Berry and J.S. Clark. 1998. Effects of climate and atmospheric CO_2 partial pressure on the global distribution of C_4 grasses: present, past, and future. Oecologia 114: 441-454.

Doi, K.Y. Morikawa, and T.M. Hinckley. 1986. Seasonal trends of several water relation parameters in *Cryptomeria japonica* seedlings. Can. J. For. Res. 16: 74-77.

Flexas J., M. Badger, W.S. Chow, H. Medrano, and C.B. Osmond. 1999. Analysis of the relative increase in photosynthetic O_2 uptke when photosynthesis in grapevine leaves in inhibited following low night temperatures and/or water stress. Plant Physiol. 121:

675-684.

Han, S.S. and H.S. Choi. 1986. Ecophysiological interpretations on the water relations parameters of trees (V). J. Korean. For. Soc. 72: 37-44.

Hincha, D.K. 1989. Low concentrations of trehalose protect isolated thylakoids against mechanical freeze-thaw damage. Biochem. Biophys. acta. 987: 231-234.

Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. Annu. Rev. Physiol. 24: 519-570.

Kim, J.W. 1992. Vegetation of Northeast Asia. -on the syntaxonomy and syngeography of the oak and beech forests. Dissertation of the University of Vienna. Vienna, 314 p.

Kitagawa, Y. and K. Yoshizaki. 1998. Water stress-induced chilling tolerance in rice; putative relationshipbetween chilling tolerance and Ca^{2+} flux. Plant Sci. 137: 73-85.

Kontunen-Soppela, S. and K. Laine. 2001. Seasonal fluctuation of dehydrin is related to osmotic status in Scots pine needles. Trees 15: 425-430.

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.

McWilliam, J.R., P.J. Kramer and R.L. Musser. 1982. Temperature-induced water stress in chilling-sensitive plants. Aust. J. Plant Physiol. 9: 343-352.

O'Neill, D. 1983. Osmotic adjustment and the development of freezing resistance in *Fragaria virginiana*. Plant Physiol. 72: 938-944.

Parker, W.C., S.G. Pallardy, T.M. Hinckley and R.O. Teskey. 1982. Seasonal changes n tissue water relations of three woody species of the *Quercus-Carya* Forest type. Ecology 63: 1259-1267.

Pavel, E.W. and E. Fereres. 1998. Low soil temperature induce water deficits in olive(*Olea europaea*) trees. Physiol. Plant 104: 525-532.

Pollock, C.J. and E.J., Lloyd. 1987. The effect of low temperature upon starch, sucrose and frutan synthesisin leaves. Ann. Bot. 60: 231-235.

Richiter, H. and S.B. Kikuta. 1989. Osmotic and elastic components of turgor adjustment in leaves under stress. *In* K.H. Kreeb, H. richiter and T.M. Hinkley (eds.), Structural and functional responses to environmental stresses. Academic Publishing, the Hague, pp. 129-137.

Roberts, S.W., B.R. Strain, and K.R. Knoerr. 1981. Seasonal variation of leaf tissue elasticity in four forest tree species. Physiol. Plant 52: 245-250.

Sakai, A. and W. Larcher. 1987. Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress. Springer, New York, 428 p.

Scheller, R.M. and D.J. Mladenoff. 2005. A specially interactive simulation of climate change, harvesting, wind, and tree species migration and projected changes to forest composition and biomass in northern Wisconsin, USA. Global Change Biology 11: 307-321.

Schulze, E.D., R.H. Robichaux, J. Grace, P.W. Rundel, and J.R. Ehleringer. 1987. Plant water balance. BioScience 37: 30-37.

Schwartz, M.W., L.R. Iverson and A.M. Prasad. 2001. Predicting the potential future distribution of four tree species in Ohio using current habitat availability and climatic forcing. Ecosystem 4: 568-581.

Tanja, S., F. Berninger, T. Vesala, T. Markkanen, P. Hari, A. Mäkelä, M. Aurela, A. Grelle, A. Lindroth, A. Arneth, O. Shibistobva and J. Lloyd. 2003. Air temperature triggers the recovery of evergreen boral forest photosynthesis in spring. Global Change Biol. 9: 1410-1426.

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.

Verinieri, P., A. Lenzi, M. Figro, F. Tognoni and A. Pardossi. 2001. How the roots contribute to the ability of *Phaseolus vulgaris* L. to cope with chilling-induced water stress. J. Exp. Bot. 364: 2199-2206.

Woodward, F.I. 1987. Climate and Plant Distribution. Cambridge University Press, Cambridge, 174 p.

Xin, Z. and P.H. Li. 1993. Relationship between proline and abscisic acid in the induction of chilling tolerance in maize suspension-cultured cells. Plant Physiol. 103: 607-613.

Yim, Y.J. and T. Kira. 1975. Distribution of forest vegetation and climate in Korean Peninsular. III. Distribution of tree species along the thermal gradient. Jap. J. Ecol. 27: 177-189.

(2005년 7월 10일 접수; 2005년 8월 25일 채택)