

건조 스트레스에 따른 황칠나무 유묘의 광합성과 수분특성인자 변화

이경철[†]

국립생태원 식물관리연구실

Changes in Photosynthetic Performance and Water Relation Parameters in the Seedlings of Korean *Dendropanax* Subjected to Drought Stress

Kyeong Cheol Lee[†]

Division of Botanic Research and Management, NIE, Seochon 33657, Korea.

ABSTRACT

Background: This study aimed to investigate out the influence of drought stress on the physiological responses of *Dendropanax morbifera* seedlings.

Methods and Results: Drought stress was induced by discontinuing water supply for 30 days. Under drought stress, photosynthetic activity was significantly reduced with decreasing soil water content (SWC), as revealed by the parameters such as Fv/Fm, maximum photosynthetic rate ($P_{N\max}$), stomatal conductance (g_s), stomatal transpiration rate (E), and intercellular CO₂ concentration (Ci). However, water use efficiency (WUE) was increased by 2.5 times because of the decrease in g_s to reduce transpiration. Particularly, E and g_s were remarkably decreased when water was withheld for 21 days at 6.2% of SWC. *Dendropanax morbifera* leaves showed osmotic adjustment of -0.30 MPa at full turgor and -0.13 MPa at zero turgor. In contrast, the maximum bulk modulus of elasticity ($E_{\max}$) did not change significantly. Thus, *Dendropanax morbifera* seedlings could tolerate drought stress via osmotic adjustment.

Conclusions: Drought avoidance mechanisms of *D. morbifera* involve reduction in water loss from plants, through the control of stomatal transpiration, and reduction in cellular osmotic potential. Notably photosynthetic activity was remarkably reduced, to approximately 6% of the SWC.

Key Words: *Dendropanax morbifera*, Osmotic Adjustment, Photosynthesis, Soil Water Contents, Stomatal Conductance

서 언

최근 몇 년간 지속된 가뭄으로 전국이 많은 피해를 받고 있으며, 특히 봄철은 식물의 생장이 가장 왕성한 시기로 이때의 가뭄은 식물의 정상적인 생육과 생산성에 큰 피해를 입힐 수 있다. 2017 년의 경우 전남, 경남 및 제주도 등 우리나라 남부지역에서 봄철에 해당하는 2-5 월에 전년도 대비 약 34-48% 수준의 매우 적은 총 강우량을 보여 많은 피해를 겪었다 (KMA, 2018).

가뭄으로 인해 나타나는 토양수분 결핍은 식물의 지속적인 생존을 위협하면서 다양한 형태적, 생리적 변형을 이끌어낸다

(Hopkins, 1999). 건조 스트레스로 인해 나타나는 손상은 광합성 기구의 기능 저하, 엽육세포의 탈수, 건조한 원형질의 대사적 기능장애 등 세포내부의 광범위한 붕괴를 초래시킬 수 있다 (Kwon *et al.*, 2003; Taiz and Zeiger, 2006; Hopkins and Hüner, 2008).

많은 식물들은 삼투조절, 용질의 축적으로 건조 스트레스에 대처하는데 그 결과 더 큰 음의 수분퍼텐셜은 물의 이동을 유지하게 해주고 결국 잎의 팽압을 유지하게 만든다 (Hopkins and Hüner, 2008). 그러나 이러한 건조 스트레스에 대응하는 전략이나 능력은 식물종마다 차이가 있으며, 이들의 적응 기작을 밝히고 영구고사점에 도달하는 기준을 밝히는 것은 건전

[†]Corresponding author: (Phone) +82-41-950-5837 (E-mail) dlrud112@naver.com

Received 2018 February 28 / 1st Revised 2018 March 22 / 2nd Revised 2018 April 4 / 3rd Revised 2018 April 12 / Accepted 2018 April 13

This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

한 생육을 유지시키는데 필수적이다.

두릅나무과의 상록교목으로 완도, 거제도 등 우리나라의 남부 해안 지역과 제주도 등 온화한 기후에 자생하는 황칠나무 (*Dendropanax moribifera* Lev.)는 우리나라 1 속 1 종의 특산 수종이며 흔히 수피에 상처를 내면 나오는 노란색 수지액을 황칠이라고 부른다 (Bae *et al.*, 2009).

이 황칠나무의 수액은 오래전부터 천연도료로 이용되어 왔으며, 생리활성을 증진시키는 각종 유용물질을 함유하고 있어 경제적 가치가 높은 수종으로 평가된다 (Chun *et al.*, 2010). 그동안 황칠나무에 관한 연구는 대부분 황칠나무 추출물을 이용한 항당뇨 (An *et al.*, 2014), 항산화 활성 (Lee *et al.*, 2015), 항암활성 (Hyun *et al.*, 2013), 미백활성 (Park *et al.*, 2013), 고혈압 억제효과 (Jo and Lee, 2016) 등 생리활성이나 기능성 식품소재에 관해 이루어졌으나 다양한 환경요인에 따른 생리적 반응, 성장특성 등 적지생육 조건에 대한 연구는 거의 이루어지지 않은 실정이다.

본 연구는 최근 남부지역에 재배가 늘어나고 있는 황칠나무를 대상으로 인위적인 건조 스트레스에 따른 광합성 반응과 수분 부족에 대응하기 위한 방어기작을 조사하여 건전한 생육을 위한 적절한 수분공급의 기초자료를 제공하고자 수행하였다.

재료 및 방법

1. 시험작물 및 건조 스트레스 처리

시험작물로 황칠나무 (*Dendropanax moribifera* Lev.) 3 년 생 묘목을 길이 50 cm, 폭 30 cm 포트에 토양은 마사토와 상토를 1:1 비율로 배합한 뒤, 강원대학교 온실에서 1 년간 키운 것을 사용하였다.

4월 7일부터 5월 7일까지 약 1 개월간 인위적인 단수처리를 통하여 건조 스트레스를 유발하였으며, 7 일 간격으로 단수처리 후 1 일 (DS 1), 7 일 (DS 7), 14 일 (DS 14), 21 일 (DS 21) 그리고 28 일 (DS 28)에 생리반응을 측정하였다.

실험이 진행되는 기간의 기온 및 상대습도의 변화를 조사하기 위해 온습도 측정기 (HOBO H08-004-02; Onset Computer Co., Bourne, MA, USA)를 지상에서 1 m 높이에 설치하였으며, 토양시료 채취 후 무게와 완전 건조시킨 뒤의 무게를 통해 중량법 (gravimetric method)을 이용하여 토양수분함량 (soil water contents, SWC)을 6 반복으로 조사하였다.

2. 광합성 및 기공반응 측정

건조 스트레스에 따른 최대광합성속도 (maximum photosynthetic rate, $P_{N\max}$), 기공증산속도 (stomatal transpiration rate, E), 기공전도도 (stomatal conductance, g_s), 엽육세포내 CO_2 농도 (intercellular CO_2 concentration, Ci), 주변 공기의 CO_2 (ambient CO_2 , Ca)를 조사하기 위하여 휴

대용 광합성 측정장치 (Li-6400, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)를 이용하였으며, 광합성 측정장치에 부착된 LED 광원을 이용하여 PPFD (photosynthetic photon flux density)를 $1,000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 로 고정하였다.

이때 공통된 측정 조건은 챔버로의 유입 공기유량을 $500 \mu mol \cdot s^{-1}$, 온도를 $20 \pm 2^\circ C$ 로 유지하여 오전 10시부터 12시까지 10 반복으로 측정하였다. 측정된 결과를 통해 수분이용효율 (water use efficiency, WUE) 및 기공제한 (stomatal limitation, L_s)을 산출하였으며, 수분이용효율과 기공제한은 다음의 식을 이용해 산출하였다 (Son *et al.*, 2015; Kim *et al.*, 2017).

$$WUE = P_N / E,$$

$$L_s = (1 - C_i / C_a) \times 100\%$$

3. 엽록소 함량, 엽록소 형광반응 및 수분불포화도 분석

엽록소 함량은 SPAD 측정기 (CCM-200, Opti-Sciences Inc., Hedson, NH, USA)를 이용하여 잎 중앙에서 6 반복으로 조사하였으며 (Jang *et al.*, 2016), 수분불포화도 (water saturation deficits, WSD)는 오후 1 시에 잎의 생중 (fresh weight)을 측정 후 $20 - 25^\circ C$ 의 실온에서 빛을 차단시킨 상태로 최대 포수상태에 도달하도록 12 시간 이상 수분을 흡수시킨 후 포화중량 (turgid weight)을 측정하고, 포화중량을 측정한 잎을 $80^\circ C$ 에서 48 시간 건조 후 건중량 (dry weight)을 측정하여 산출하였다 (Yoon, 2001).

엽록소 형광반응 측정기 (chlorophyll fluorometer, OSI 30P, ADC Bioscientific Inc., Hoddesdon, Herts, England)를 이용하여 광합성 측정과 동일한 잎을 대상으로 sample clip으로 약 20 분간 광을 차단한 뒤, 초기형광반응 (F_0), 최대형광반응 (F_m)을 조사하고 F_0/F_m 및 F_v/F_m 을 산출하였다.

4. 잎의 수분특성인자 조사

건조 스트레스로 인한 수분특성인자의 변화는 단수처리 후 1 일 (DS 1)과 건조 스트레스가 극심한 28 일 (DS 28)에 P-V 곡선법 (pressure-volume technique)을 활용하여 조사하였다 (Tyree and Hammel, 1972).

측정시 시료의 지상부를 절단하고 $20 - 25^\circ C$ 의 실온에서 빛을 차단시킨 상태로 최대 포수상태에 도달하도록 12 시간 이상 수분을 흡수시켰다. 실험을 시작하기 전에 시료의 생체중을 측정하고 pressure chamber (Model 3100 SAPS Console, Soil Moisture Equipment Co., Santa Barbara, CA, USA)에 넣은 후 질소가스를 이용하여 최초 0.3 MPa에서 0.3 MPa씩 증압하면서 각 압력단계별로 잎의 수분 침출량을 측정하였다.

수분 침출량 측정을 위해서 흡습지 (tissue paper)를 넣은 실리콘 튜브 (내경 5 mm, 길이 6 cm)를 시료의 절단부에 접촉

시켜 침출수를 흡수시킨 후 10 분 간격으로 무게의 변화를 측정하였다. 최대 3.0 MPa까지 침출량을 측정하였으며, 각 시료의 측정은 절단 후 24 시간 이내에 완료하였다.

측정이 끝난 시료는 80°C에서 48 시간 건조 후 건조량을 측정하여 총수분함량 (Vt)을 산출하였다. 최대 포수시점과 초기 원형질 분리점에서의 삼투포텐셜 (Ψ_o^{sat} and Ψ_o^{dp}), 세포막의 최대탄성계수 (E_{max}), 세포내 용질의 osmole 수 (Ns/DW), 초기원형질분리점의 상대함수율 (RWC^{dp}) 등 내건성에 관계되는 수분특성인자는 Tyree와 Hammel (1972)의 P-V 곡선이론을 적용하여 구하였다 (Neil, 1988; Park, 2009). 건조 스트레스에 따른 생리반응 통계분석은 SPSS (Statistical Package for the Social Sciences, ver. 19.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 프로그램을 사용하였다.

결과 및 고찰

1. 수분불포화도, 엽록소 함량 및 엽록소 형광반응 변화

건조 스트레스 처리기간의 평균기온은 19.1°C, 상대습도는 57.4%였으며, 실험기간 중 4월 21일부터 25 일 까지 4 일간 온실 외부의 강우로 인해 상대습도가 비교적 높게 나타났다 (Fig. 1).

인위적인 단수처리를 통해 토양수분함량 (SWC)은 점진적으로 감소하였는데, DS 7 부터 DS 14 기간에 비교적 큰 폭으로 감소하였으나 DS 21 이후부터는 유의적인 변화를 보이지 않았다.

Hur (2010)에 따르면 사양토 (sandy loam)의 경우 과습되기 직전의 토양수분장력은 -10 kPa 수준으로 이때 토양수분함량은 22.1%로 나타났으며, 약간 건조한 상태인 -50 kPa에서는 15.6%, 건조한 조건인 -100 kPa에서 12.8%의 토양수분함량을 나타낸다고 보고하였다. 본 실험의 경우 DS 7 에서는 토양수분함량이 26.2%로 비교적 과습한 상태였으나, DS 14 에서는 토양수분함량이 10.2%로 감소되어 토양수분장력의 감소에 따른 건조 스트레스가 크게 증가됨을 알 수 있었다.

수분불포화도 (WSD)는 잎의 수분상태를 나타내는 유효한 지표로서 잎의 수분포텐셜의 감소와 높은 상관관계를 가진다

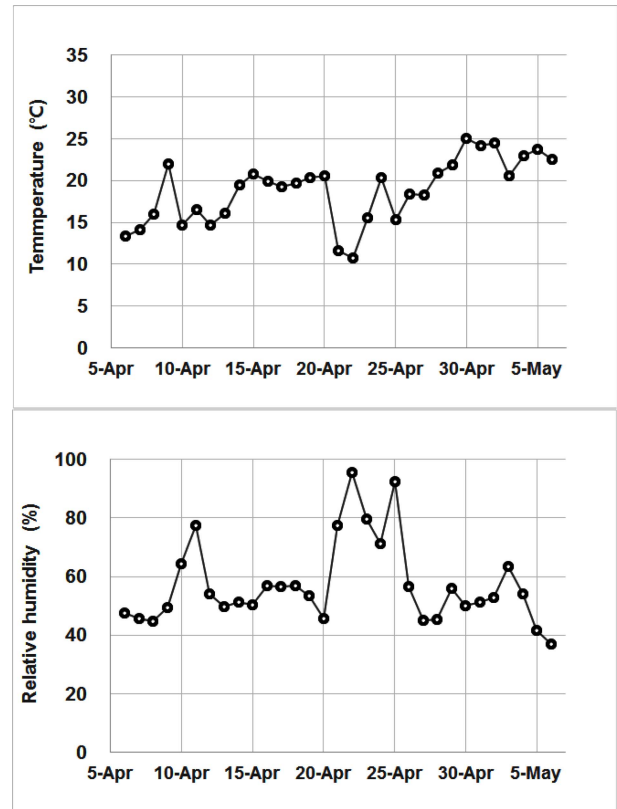


Fig. 1. Changes of air temperature and relative humidity during the experimental period. Data were represented as the daily averages.

고 알려져 있다 (Lee *et al.*, 1996, 2014). 토양수분함량 감소에 따라 황칠나무 (*Dendropanax moribifera* Lev.) 잎의 WSD는 증가하였으며, 단수처리 시작시점인 DS 1 에 비해 DS 28 의 WSD는 약 19.1 배 증가한 것으로 나타났다. 특히 DS 21 이후의 WSD 증가폭이 두드러져 이 시기 토양수분함량 감소에 따른 잎의 수분불균형이 심해지는 것을 알 수 있었다.

일반적으로 식물이 스트레스를 받게 되면 초기형광 Fo는 증가하고 최대형광 Fm은 감소하는 경향을 나타내는데 이를 통해 Fo/Fm비 및 광화합반응효율 (Fv/Fm) 등은 환경스트레스의

Table 1. Changes of soil water contents (SWC), water saturation deficits (WSD), SPAD, Fv/Fm and Fo/Fm of *Dendropanax moribifera* by drought stress.

Treatment	SWC (%)	WSD (%)	Fv/Fm	Fo/Fm	SPAD
DS 1	29.80±1.20 ^a	1.46±0.57 ^c	0.80±0.01 ^a	0.20±0.01 ^c	17.2±2.90 ^{NS*}
DS 7	26.20±2.30 ^a	7.12±0.35 ^b	0.79±0.03 ^a	0.21±0.03 ^c	16.9±2.10 ^{NS}
DS 14	10.20±3.10 ^b	8.48±0.49 ^b	0.74±0.02 ^b	0.26±0.02 ^b	14.6±3.40 ^{NS}
DS 21	6.20±0.60 ^c	24.88±0.85 ^a	0.69±0.06 ^b	0.31±0.06 ^b	14.3±3.20 ^{NS}
DS 28	5.60±0.50 ^c	27.82±0.82 ^a	0.64±0.02 ^c	0.36±0.02 ^a	14.7±3.20 ^{NS}

Each value is expressed as the means ± SD (n = 6). *Different letters indicate values significantly different by Duncan's Multiple Range Test (DMRT) ($p \leq 0.05$). NS; Non-significant.

중요한 지표로 사용되고 있다 (Rascher *et al.*, 2000). 특히 Fv/Fm의 감소는 과도한 들뜬에너지의 처리능력을 저하시켜 산화적 스트레스를 유발하는 것으로 알려져 있다 (Wise and Naylor, 1987).

황칠나무 잎의 경우 단수처리 초기인 DS 7 까지는 큰 변화가 없었으나 토양수분함량이 12.5% 이하로 감소된 DS 14 이후 Fo/Fm의 증가 및 Fv/Fm의 감소가 유의적인 변화로 나타났다. 건조 스트레스 처리에 따른 엽록소 함량 (SPAD) 변화는 편차가 커 통계적인 유의성을 확인하지 못하였다 (Table 1).

2. 광합성 및 기공반응

건조 스트레스의 증가에 따른 황칠나무의 광합성 관련 생리적 변화를 Fig. 3 에 나타냈다. 단수처리 초기인 DS 1 에 비해 DS 7 에서는 최대광합성속도 ($P_{N\max}$), 기공증산속도 (E), 기공전도도 (g_s) 등이 큰 변화를 보이지 않았으며, 오히려 최대광합성속도와 기공증산속도가 약간 증가하는 경향을 보였다.

그러나 가시적으로 잎의 팽압이 저하되는 것으로 관찰되었던 (Fig. 2) DS 14 이후 전반적인 광합성 반응이 감소하는 것으로 나타났으며, DS 28 에서 측정된 최대광합성속도는 $1.0 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 DS 1 의 $3.5 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 에 비해 약 28% 수준이었다. 이후 단수처리 30 일경 재측정하였으나 유의미한 광합성 반응이 나타나지 않아 고사에 이른 것으로 생각되었다.

기공증산속도와 기공의 개폐를 측정하는 수단인 기공전도도 (Hopkins, 1999)의 경우 DS 21 과 DS 28 에 측정된 값이 큰 차이가 없어 DS 21 시점에 건조 스트레스에 대응하는 기공조절이 한계에 이른 것으로 생각된다. 엽육세포내 CO_2 농도 (Ci) 역시 급격히 감소하여 건조 스트레스가 지속됨에 따라 광합성을 수행하는데 필요한 가스교환이 원활히 이루어지지 않

고 있음을 알 수 있다.

이러한 결과는 건조 스트레스 초기인 DS 1 에서 기공제한 (Ls)이 41.5%이었으나 DS 28 에는 78.7%로 증가된 경향을 통해서도 알 수 있는데, 건조 스트레스가 지속됨에 따라 체내의 수분손실을 줄이기 위한 기공전도도 감소가 이루어졌으며, 대기 중 CO_2 를 엽육세포로 확산시키는 가스교환 과정 또한 영향을 받은 것으로 알 수 있다.

수분이용효율 (WUE)의 경우 DS 21 에서 비교적 큰 증가를 보이다가 DS 28 이 되면서 급격히 감소하였는데 체내의 수분손실을 줄이면서 광합성은 효율적으로 유지하기 위해 일시적으로 수분이용효율을 높였으나 토양수분함량이 약 6% 수준으로 (Table 1) 극심한 건조 스트레스가 지속되면서 기공단힘으로 인한 엽육내 CO_2 의 고갈 및 대사장애 등이 나타난 것으로 생각된다 (Hopkins, 1999; Taiz and Zeiger, 2006).

3. 수분특성인자

P-V곡선법을 통해 건조 스트레스 처리 직후인 DS 1 과 극심한 스트레스로 인해 고사 직전인 DS 28 의 수분특성인자를 비교하여 Table 2에 나타냈다.

토양수분부족으로 인한 잎의 수분포텐셜 저하는 초기에 기공조절로 인한 단순한 광합성속도 감소에 그치지만 극심한 스트레스를 지속적으로 받게 되면 팽압을 상실하고 영구위조점에 도달하게 되어 고사하게 된다 (Han and Kim, 1980).

따라서 건조 스트레스 하에서 팽압을 유지할 수 있는 능력은 내건성의 중요한 기작으로, 식물은 세포내 용질 농도의 증가를 통해 삼투포텐셜의 저하를 일으키는 삼투적 적응 (osmotic adjustment)과 세포벽의 탄성을 증가시키는 탄성적 적응 (cell-wall elastic adjustment)으로 팽압을 유지하고 있다 (Davies and Lakso, 1979; Fan *et al.*, 1994).

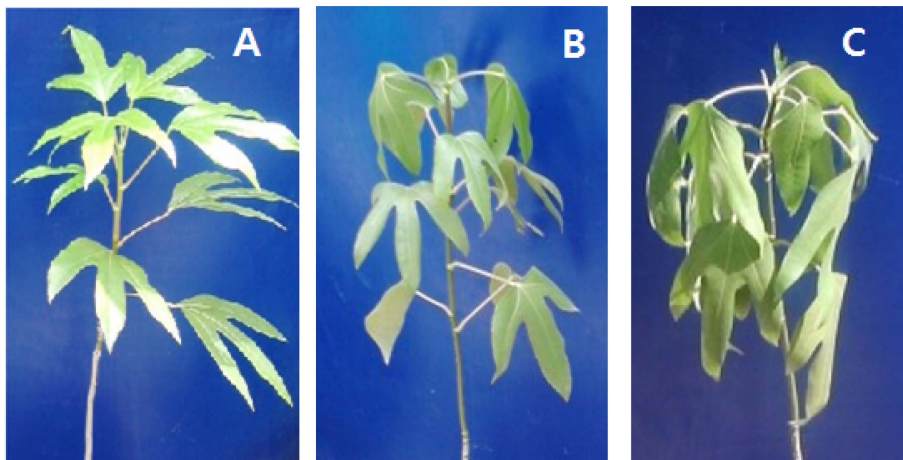


Fig. 2. Comparison of visual damage of *Dendropanax morbifera* as affected by drought stress. (A); before stopping the supply of water, (B); 14 days, (C); 28 days. After stopping the supply of water.

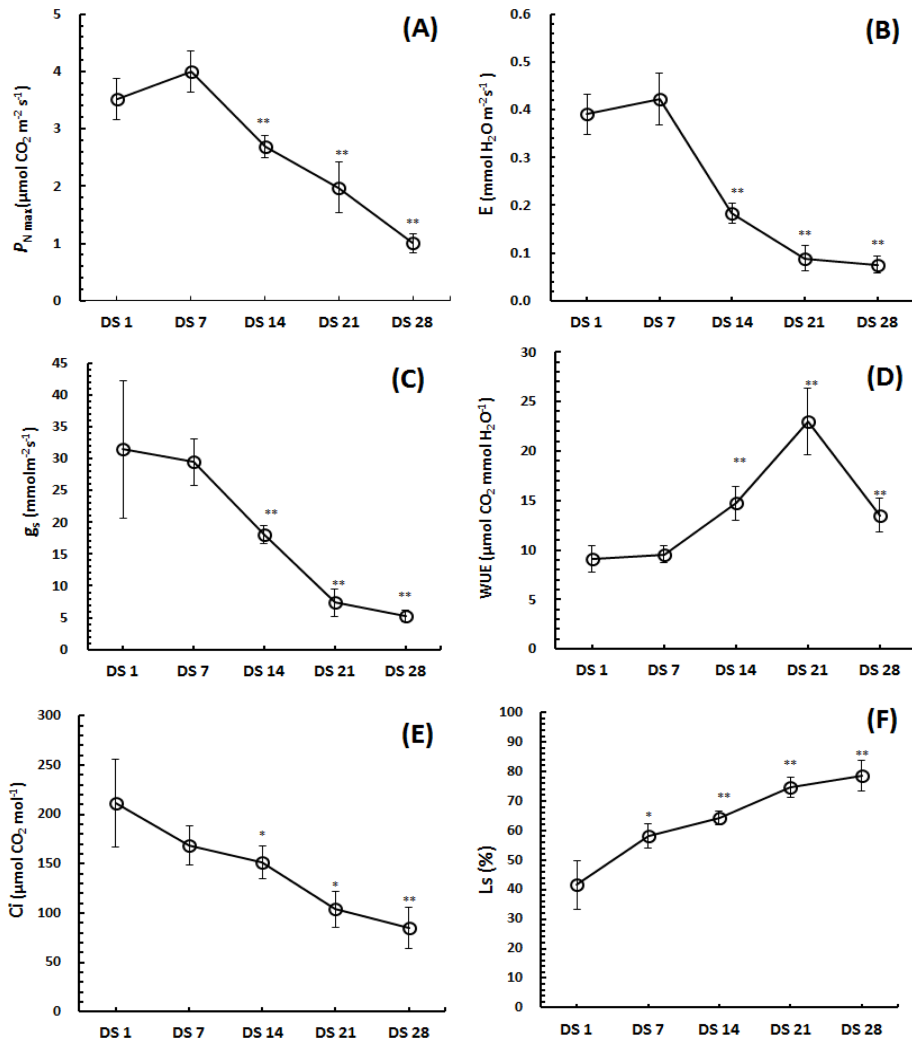


Fig. 3. Changes of photosynthetic parameters of *Dendropanax morbiifera* by drought stress (on PPFD $1,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). (A); maximum photosynthetic rate, (B); stomatal transpiration rate, (C); stomatal conductance, (D); water use efficiency, (E); intercellular CO_2 concentration, (F); and stomatal limitation of *Dendropanax morbiifera* by drought stress (on PPFD $1,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Each point is expressed as the means $\pm$ SD ($n = 10$). Different letters indicated significantly different from WS 1 and P values were calculated by using paired t -test (* is $p \leq 0.05$ and ** is $p \leq 0.01$).

이러한 삼투적 적응과 탄성적 적응은 서로 독립적으로 나타나며, 삼투적 적응만 하거나 탄성적 적응만 수행하는 식물도 있다 (Fan *et al.*, 1994; Marshall and Dumbroff, 1999; Lemcoff *et al.*, 2002).

황칠나무의 경우 초기원형질 분리시의 삼투포텐셜 (Ψ_o^{np})과 최대포수시의 삼투포텐셜 (Ψ_o^{sat}) 모두 건조 스트레스로 인해 감소하였는데 각각 -0.13 MPa , -0.3 MPa 의 삼투적 적응을 보였다. 일반적으로 삼투조절이 이루어지는 동안 용질은 서서히 축적되고, 삼투 조절로 인한 삼투포텐셜의 감소는 -1.0 MPa 이내로 알려져 있는데 (Hopkins, 1999), 황칠나무 역시 삼투포

텐셜의 감소가 -0.3 MPa 를 넘어서지 않았다. 그러나 비교적 낮은 삼투조절이라도 건조 스트레스의 순응에 매우 중요한 역할을 하며, 특히 물의 공급이 재개되면, 팽압이 회복하는데 도움을 줌으로 기공을 열어 광합성에 필요한 CO_2 를 계속 흡수할 수 있도록 한다 (Hopkins, 1999).

삼투적 적응은 건조 스트레스에 대한 일반적인 반응이지만 모든 식물이 용질의 농도를 조절할 수 있는 것은 아니며, *Lupinus atlanticus* 등 *Lupinus*속 3 종의 식물은 뿌리의 삼투적 적응은 거의 없었다 하였고 (Turner, 1986), *Vigna unguiculata* 역시 삼투 조절이 거의 일어나지 않는 것으로 알려져 있다

Table 2. The effects of drought stress on water relations parameters in *Dendropanax moribifera*.

Treatment	Ψ_o^{sat} (MPa) ¹⁾	Ψ_o^{tp} (MPa) ²⁾	E_{max} (MPa) ³⁾	Ψ_m (MPa) ⁴⁾	$Va^{5)}/Vt^{6)}$ (%)
DS 1	1.50±0.00	1.26±0.01	7.32±7.30	0.03±0.00	45.34±2.49
DS 28	1.80±0.00 **	1.39±0.01 **	6.34±0.35 NS	0.02±0.00 NS	67.35±3.15 *
Treatment	RWC ^{sat} (%) ⁷⁾	RWC ^{tp} (%) ⁸⁾	Vo ^{9)/DW¹⁰⁾ (gH₂O/gDW)}	Vt/DW (gH ₂ O/gDW)	Ns ^{11)/DW (gH₂O/gDW)}
DS 1	90.59±0.90	82.78±1.00	1.85±0.05	3.38±0.21	0.10±0.02
DS 28	92.36±0.80 NS	76.60±0.76 **	0.95±0.20 **	2.92±0.12 NS	0.06±0.00 *

¹⁾ Ψ_o^{sat} ; osmotic potentials at full turgor, ²⁾ Ψ_o^{tp} ; osmotic potentials at incipient plasmolysis, ³⁾ E_{max} ; maximum elastic modulus of the cell wall, ⁴⁾ Ψ_m ; matric potential, ⁵⁾Va; total apoplastic water volume, ⁶⁾Vt; volume of symplastic and apoplastic water at maximum turgor, ⁷⁾Vo; total symplastic water volume, ⁸⁾RWC^{sat}; relative water content at full turgor, ⁹⁾RWC^{tp}; relative water content at incipient plasmolysis, ¹⁰⁾DW; dry weight, ¹¹⁾Ns; total number of osmole. NS, *, **Indicate non-significant and significant at $p < 0.05$ or < 0.01 , by t -test. Each value is expressed as the means $\pm$ SD (n = 4).

(Shackel and Hall, 1983).

잎의 최대탄성계수 (E_{max})가 높을수록 건조한 토양에서 수분 흡수율을 증가시켜 건조 스트레스에 높은 대응력을 가지는데 (Pardos *et al.*, 2005), 황칠나무의 경우 유의적인 차이를 보이지 않아 탄성적 적응이 나타나지 않았으며, 주로 삼투적 적응에 의해 건조 스트레스에 대응하는 식물임을 알 수 있었다. 일반적으로 삼투조절에 관여하는 용질은 정상적인 물질 대사 과정을 심하게 방해하지 않는 특징을 가지는데 K^+ 와 같은 무기이온을 비롯하여 프롤린 (proline), 당 알코올 (sugar alcohol) 등이 대표적인 삼투 조절 물질로 알려져 있다 (Hopkins, 1999).

초기원형질분리점에서의 상대함수율은 총 함수량 대비 상대 함수를 RWC^{sat}과 총 삼투수량 대비 상대함수율 RWC^{tp} 두 가지로 나타낼 수 있는데 일반적으로 RWC^{tp}이 높을수록 삼투 조절 기능이 좋다고 여겨진다 (Kwon *et al.*, 2003; Taiz and Zeiger, 2006). 황칠나무의 경우 RWC^{tp}이 다소 감소한 것으로 나타났으며, 이는 수리취와 유사한 결과를 보였다 (Lee and Lee, 2017).

Va/Vt는 세포내의 수분총량 (Vt)에 대한 세포막을 자유롭게 이동할 수 없는 apoplastic water (Va)의 비율을 의미하는데 (Turner, 1988), WS 28에서 WS 1에 비해 약 1.5 배 증가하여 식물이 이용할 수 있는 수분의 비율이 상대적으로 줄어들었음을 알 수 있다.

건중량당 삼투수량의 크기를 나타내는 Vo/DW는 Ψ_o^{tp} , Ψ_o^{sat} 와 더불어 삼투적 적응을 나타내는 지표라고 알려져 있으며 (Miki *et al.*, 2003), 건조 스트레스가 심한 계절에는 Vo/DW의 값이 낮아지는데 (Deligöz, 2012), 황칠나무 역시 인위적인 건조 스트레스로 인해 Vo/DW값이 다소 감소한 것을 알 수 있었다. 삼투수량에 녹아있는 용질의 osmole 수 (Ns/DW), 건중량당 수분총량 (Vt/DW) 및 메트릭포텐셜 (Ψ_m)은 유의적인

변화를 나타내지 않았다 (Table 2).

위의 결과를 통해 황칠나무는 토양수분함량의 감소로 잎의 수분불포화도 및 Fo/Fm이 높아지는 등 건조 스트레스가 증가 되었으며, 광화학반응효율과 최대광합성속도 역시 지속적으로 감소하였다. 황칠나무는 건조 스트레스에 견디기 위해 기공전도도를 낮추면서 기공증산속도를 약 80% 이상 감소시켰으며, 수분이용효율을 최대 2.6 배까지 높여 효율적인 광합성이 이루어지도록 반응하였고, 최대 -0.3 MPa의 삼투포텐셜을 낮추는 삼투적 적응을 통해 세포의 팽압을 유지하고자 하였다.

그러나 토양수분함량이 6.2%수준까지 감소하면서 기공전도도, 기공증산속도, 엽육세포내 CO₂함량 등이 매우 낮은 값을 나타내어 기공조절이 한계에 이르렀으며, 이후 약 일주일간 지속적인 건조 스트레스에 대응하였으나 잎의 수분불균형이 매우 극심해져 종래에는 고사에 이르렀다.

결과적으로 황칠나무는 삼투적 적응을 통해 팽압을 유지하는 식물로서 토양수분함량이 6% 이내로 감소한 상태에서 기공조절 능력 및 광합성 활성의 저하가 크게 나타나고, 생육을 유지하기 위해서는 이 시기 관수 등 적극적인 수분공급을 통해 건조한 환경을 개선해야 함을 알 수 있었다.

REFERENCES

- An NY, Kim JE, Hwang DY and Ryu HK. (2014). Anti-diabetic effects of aqueous and ethanol extract of *Dendropanax moribifera* Leveille in streptozotocin-induced diabetes model. *Journal of Nutrition and Health*. 47:394-402.
- Bae KH, Kim JA and Choi YE. (2009). Induction and *in vitro* proliferation of adventitious roots in *Dendropanax moribifera*. *Journal of Plant Biotechnology*. 36:163-169.
- Chun YM, Lee EH and Lee JS. (2010). Estimation of possible growing area by analysis of the vegetation structure and habitat environment of *Dendropanax morifera* community. *Korean*

- Journal of Environmental Biology. 28:30-39.
- Davies FS and Lakso AN.** (1979). Diurnal and seasonal changes in leaf water potential components and elastic properties in response to water stress in apple trees. *Physiologia Plantarum*. 46:109-114.
- 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 TJ and Blumwald E.** (1994). The relative contribution of elastic and osmotic adjustments to turgor maintenance of woody species. *Physiologia Plantarum*. 90:408-413.
- Han SS and Kim KR.** (1980). Ecophysiological interpretations on the water relations parameters of trees: Part 1. the diagnosis of tolerant tree to drought by the pressure chamber technique. *Journal of Korean Forest Society*. 50:25-28.
- Hopkins WG and Hüner NPA.** (2008). Introduction to plant physiology. (4th ed.). John Wiley and Sons. New York. NY, USA. P.223-230.
- Hopkins WG.** (1999). Introduction to plant physiology. (2nd ed.). John Wiley and Sons. New York. NY, USA. p.448-455.
- Hur SO.** (2010). Agricultural land water management manual for drought. National Institute of Agricultural Sciences. Suwon, Korea. p.65.
- Hyun TK, Kim MO, Lee HK, Kim YJ, Kim EY and Kim JS.** (2013). Evaluation of anti-oxidant and anti-cancer properties of *Dendropanax moribifera* Léveillé. *Food Chemistry*. 141:1947-1955.
- Jang IB, Yu J, Kweon KB and Suh SJ.** (2016). Effect of controlled light environment on the growth and ginsenoside content of *Panax ginseng* C. A. Meyer. *Korean Journal of Medicinal Crop Science*. 24:277-283.
- Jo YB and Lee JH.** (2016). A study on the effect of the *Dendropanax moribifera* extract on anti-hypertensive. *Journal of Korea Academia-Industrial Cooperation Society*. 17:708-715.
- Kim JH, Lee BG and Choi EY.** (2017). Effects of vine induction method on the growth and fruit yield in Korean schisandra. *Korean Journal of Medicinal Crop Science*. 25:83-88.
- Korea Meteorological Administration(KMA).** (2018). Integrated drought information system. Korea Meteorological Administration. Seoul, Korea <https://hydro.kma.go.kr/front/intro.do> (cited by 2017 Aug 20).
- Kwon YM, Ko SC, Kim JC, Moon BY, Park MC, Park HB, Park IH, Lee YS, Lee IH, Lee JS, Lee JB, Lee CH, Jeon BU, Jo SH and Hong JB.** (2003). Plant physiology. Academybook. Seoul, Korea. p.422-440.
- Lee KC and Lee HB.** (2017). Drought stress influences photosynthesis and water relations parameters of *Synurus deltoides*. *Journal of Korean Forest Society*. 3:288-299.
- Lee KC, Kim SH, Park WG and Kim YS.** (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 SG, Lee SH and Park EJ.** (2015). Antimicrobial and antioxidant activities of ethanol leaf extract of *Dendropanax moribiferus* Lev. *Korean Journal of Food and Cookery Science*. 31:515-523.
- Lee WS, Kim BS, Kang SK, Jeong SD and Hwang JM.** (1996). Drought tolerance of pepper and correlations among WSD, leaf water potential and stomatal density. *Korean Journal of Horticultural Science and Technology*. 37:1-4.
- Lemcoff JH, Guarnaschelli AB, Garau AM and Prystupa P.** (2002). Elastic and osmotic adjustments in rooted cuttings of several clones of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. from southeastern Australia after a drought. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 197:134-142.
- Marshall JG and Dumbroff EB.** (1999). Turgor regulation via cell wall adjustment in white spruce. *Plant Physiology*. 119:313-319.
- Miki N, Otuki K, Sakamoto K, Nishimoto 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.
- Pardos M, Jiménez MD, Aranda I, Puértolas J and Pardos JA.** (2005). Water relations of cork oak(*Quercus suber* L.) seedlings in response to shading and moderate drought. *Annals of Forest Science*. 62:377-384.
- Park SA, Park J, Park CI, Jie YJ, Hwang YC, Kim YH, Jeon SH, Lee HM, Ha JH, Kim KJ and Park SN.** (2013). Cellular antioxidant activity and whitening effects of *Dendropanax moribifera* leaf extracts. *Microbiology and Biotechnology Letters*. 41:407-415.
- Park SN.** (2009). Physicochemical and environmental plant physiology. (4th ed.). Academic Press. San Diego. CA, USA. p.78-84.
- Rascher U, Liebig M and Lüttge U.** (2000). Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment*. 23:1397-1405.
- Shackel KA and Hall AE.** (1983). Comparison of water relations and osmotic adjustment in Sorghum and Cowpea under field conditions. *Functional Plant Biology*. 10:423-435.
- Son HJ, Kim YS, Park WG and Lee KC.** (2015). Comparison of photosynthesis characteristics and chlorophyll a fluorescence of woody plants that grow in wetlands and mountains. *Journal of Agriculture and Life Science*. 49:51-62.
- Taiz L and Zeiger E.** (2006). Plant physiology. (4th ed.). Sinauer Associates. Sunderland. MA, USA. p.672-705.
- Turner NC.** (1986). Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Functional Plant Biology*. 13:175-190.
- Turner NC.** (1988). Measurement of plant water status by the pressure chamber technique. *Irrigation Science*. 9:289-308.
- Tyree MT and Hammel HT.** (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.
- Wise RR and Naylor AW.** (1987). Chilling-enhanced photooxidation: Evidence for the role of singlet oxygen and superoxide in the breakdown of pigments and endogenous antioxidants. *Plant Physiology*. 83:278-282.
- Yoon TM.** (2001). Water relations of 'fuji' apple trees in soil water controlled orchard. *Journal of the Korean Society for Horticultural Science*. 42:549-552.