



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

박사학위논문

침수에 대한 포도나무의
생리 반응과 피해 경감



제주대학교 대학원

원예학과

강석범

2006년 12월

침수에 대한 포도나무의 생리 반응과 피해 경감

지도교수 문 두 길

강 석 범

이 논문을 농학 박사학위 논문으로 제출함

2006년 12월

강석범의 농학 박사학위 논문을 인준함

심사위원장 _____

위 원 _____

위 원 _____

위 원 _____

위 원 _____

제주대학교 대학원

2006년 12월

Physiological Responses of Grapevines to
Waterlogging and Injury Reduction

Seok-Beom Kang

(Supervised by Professor Doo-Khil Moon)

A thesis submitted in partial fulfillment of the requirements
for the degree of Doctor of Agriculture

2006. 12.

Department of Horticulture
GRADUATE SCHOOL
CHEJU NATIONAL UNIVERSITY

목 차

목 차	i
Summary	iv
List of Tables	vii
List of Figures	x
List of Abbreviations	xvi
I. 서 언	1
II. 연구사	2
1. 침수가 토양에 미치는 영향	2
1.1. 토양 공기 조성의 변화	2
1.2. 무기성분의 변화와 흡수	2
1.3. 산화환원 반응과 관련된 변화	3
1.4. 토양 미생물상의 변화	4
2. 침수가 식물의 생육에 미치는 영향	4
2.1. 식물의 형태·해부학적 변화	4
2.2. 식물의 생육과 수량	5
2.3. 침수 장기화에 따른 식물의 반응	5
2.4. 성장조절물질의 변화	6
3. 침수에 따른 광합성의 변화	8
3.1. 잎의 가스 교환과 광합성	8
3.2. 엽록소의 형광반응	9
4. 침수에 대한 식물체의 내성	10
4.1. 침수 피해에 대한 내성 차이	10
4.2. 침수 내성과 관련된 대사 반응	12
III. 재료 및 방법	13

1. 시험 처리 및 조사 시기	13
1.1. 침수가 포도의 양분 흡수와 광합성 반응에 미치는 영향	13
1.2. 침수 기간과 배수 처리가 포도나무의 생육에 미치는 영향	13
1.3. 침수 시 용존산소가 포도나무의 생육에 미치는 영향	14
1.4. 침수 시 착과가 포도나무의 생육에 미치는 영향	15
2. 생육특성 조사	15
2.1. 과실특성	15
2.2. 엽수분포텐셜, 엽온 및 엽면적 측정	16
2.3. 엽록소 함량, 광합성 및 엽록소 형광 측정	16
2.4. 뿌리활력	17
2.5. SEM에 의한 뿌리구조 검경	18
3. 토양특성 조사	18
4. 토양 및 식물체 무기물 분석	18
5. 통계분석	19
IV. 결과 및 고찰	20
1. 침수가 포도의 양분 흡수와 광합성 반응에 미치는 영향	20
1.1. 양분 흡수 특성	20
1.2. 광합성 특성	27
1.3. 생육 특성	45
2. 침수 기간과 배수 처리가 포도나무의 생육에 미치는 영향	53
2.1. 생육 반응	53
2.2. 뿌리 조직의 변화	63
2.3. 광합성 반응	67
3. 침수 시 용존산소가 포도나무의 생육에 미치는 영향	76
3.1. 침수 토양의 공극 및 용존산소의 변화	76
3.2. 양분 흡수 특성의 변화	79
3.3. 광합성의 변화	87
3.4. 수체 생육의 변화	98

4. 침수 시 작과가 포도나무의 생육에 미치는 영향	105
4.1. 광합성	105
4.2. 양분 흡수	112
4.3. 생육 변화	119
V. 종합고찰	129
VI. 적 요	136
VII. 참고문헌	138



Summary

This experiment was conducted to elucidate the damage of waterlogging, and the effect of supplying dissolved oxygen and fruiting to waterlogged grapevine. Growth and characteristics of nutrient uptake, photosynthesis, and chlorophyll fluorescence were investigated for potted two-year-old waterlogged grapevine in 2005 and 2006.

Longer period of waterlogging reduced net CO₂ assimilation (A_{CO_2}), conductance to H₂O (g_s), intercellular CO₂ concentration (C_i) and transpiration rate (E) and increased leaf-to-air water vapor pressure deficit on leaf temperature (V_{pdL}). Maximum quantum yield of photosystem II (F_v/F_m), electron transport rate (ETR), and yield of grapevine leaves were decreased from 14 days after waterlogging.

Waterlogging stress resulted in the decrease of chlorophyll contents of young and mature leaves, and temperature difference between leaf and air was diminished. Prolonged waterlogging decreased leaf water potential significantly. It also reduced the shoot length, the number of leaf, stem diameter, fresh and dry weight of grapevine due to inhibiting root formation and hypoxia around roots. Meanwhile, T/R ratio increased with prolonged waterlogging. On the other hand, waterlogging enhanced the development of fruit color. Draining after a given period of waterlogging increased soluble solid contents but decreased titratable acid contents. Soluble solid contents of grapes decreased with prolonged waterlogging without draining.

Microscopic observation showed that root tissues of waterlogged

grapevine developed aerenchyma tissue by disintegrating cortex cells and enlarging xylem tissues.

Higher net CO₂ assimilation and smaller difference between leaf and air temperature in 'Campbell Early' than in 'Kyoho' during the waterlogging period indicated that 'Campbell Early' is more tolerant to waterlogging. One to three days of waterlogging did not affect the growth of grapevine: fresh and dry weight of grapevine decreased after seven days of waterlogging, indicating that the critical period of waterlogging in 'Campbell Early' is shorter than seven days.

Supplying dissolved oxygen to waterlogged grapevine alleviated the decrease of chlorophyll contents, A_{CO2}, *g*s, *E*, Fv/Fm, ETR as well as the increase of VpdL. It also increased root activity, difference between leaf and air temperature, and alleviated decreasing of leaf water potential. Besides, it increased uptake of P, K, Mg, and Na in stems, P, Ca, Mg, and Mn in leaves, and P, Ca, Mg, Fe, and Zn in petioles.

Decreased CO₂ assimilation and growth were observed in fruited 'Campbell Early' compared to those of non-fruited trees under non-waterlogged condition. Under waterlogged conditions, net CO₂ assimilation, and growth (shoot length, leaf number, fresh and dry weight) in fruited trees were improved compared to non-fruited.

Draining after four weeks of waterlogging showed that 'Campbell Early' fruited trees recovered more quickly and had higher root activity than non-fruited trees. It also improved the uptake of mineral nutrients in leaves (N, P, K, and Zn), petioles (N, K, and Zn), and root (N, P, K, and Ca) of 'Campbell Early' grapevine after a two-week waterlogging period.

In conclusion, the critical period of waterlogging without any injury in 'Campbell Early' was between three and seven days. Supplying dissolved oxygen and fruiting on waterlogged grapevine increased the tolerance to the stress and alleviated the inhibition of growth by improving the root activity, the photosynthesis, and the uptake of mineral nutrients.



List of Tables

Table 1-1. Soil chemical properties before and after waterlogging for 35 days.	21
Table 1-2. Effect of continuous waterlogging for 35 days on nutrient composition of root in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.	22
Table 1-3. Effect of continuous waterlogging for 35 days on nutrient composition of stem in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.	23
Table 1-4. Effect of continuous waterlogging for 35 days on nutrient composition of leaf in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.	24
Table 1-5. Effect of continuous waterlogging for 35 days on nutrient composition of petiole in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.	26
Table 1-6. Effect of continuous waterlogging on the Fo, Fm, yield, and ETR of chlorophyll fluorescence in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves.	41
Table 1-7. Effect of continuous waterlogging for 35 days on the growth of two-year-old grapevine.	46
Table 1-8. Effect of continuous waterlogging for 35 days on the shoot length, number of leaves and stem diameter of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.	47

Table 1-9. Effect of continuous waterlogging for 35 days on the characteristics of fruit of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.	50
Table 1-10. Effect of continuous waterlogging for 29 days on the fruit chromaticity in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.	51
Table 2-1. Effect of the duration of waterlogging on the fruit characters and leaf area observed 42 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	61
Table 3-1. Effect of the aeration and exchange of water during waterlogging for 42 days on the soil chemical properties.	80
Table 3-2. Effect of the aeration and exchange of water during waterlogging for 21 days on the soil redox potential.	81
Table 3-3. Effect of supply of oxygen the aeration and exchange of water on the nutrient composition of root in two-year-old 'Campbell Early' grapevine under waterlogging for 42 days.	82
Table 3-4. Effect of the aeration and exchange of water during waterlogging for 42 days on the nutrient composition of stem in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	83
Table 3-5. Effect of supply of oxygen the aeration and exchange of water during waterlogging for 42 days on the nutrient composition of stem in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	84
Table 3-6. Effect of oxygen and exchange of water during waterlogging for 42 days on the nutrient composition of petiole in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	85

Table 3-7. Effect of the aeration and exchange of water on the Fo, Fm, and Fv/Fm of chlorophyll fluorescence in two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf under waterlogging.	96
Table 3-8. Effect of the aeration and exchange of water on the Fo, Fm, yield and ETR of chlorophyll fluorescence in two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf under waterlogging.	97
Table 3-9. Effect of the aeration and exchange of water on the shoot length, number of leaves and stem diameter in two-year-old 'Campbell Early' grapevine under waterlogging for 42 days.	100
Table 3-10. Effect of the aeration and exchange of water on the contents of soluble solid and titratable acid in juice, and peel chromaticity in two-year-old 'Campbell Early' grapevine under waterlogging for 42 days.	104
Table 4-1. Soil redox potential as affected by waterlogging for 20 days. ..	113
Table 4-2. Effect of waterlogging period and fruiting on the nutrient composition of root observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ...	114
Table 4-3. Effect of waterlogging period and fruiting on the nutrient composition of stem observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ...	115
Table 4-4. Effect of waterlogging period and fruiting on the nutrient composition of petiole observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ...	116
Table 4-5. Effect of waterlogging period and fruiting on the nutrient composition of leaf observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ...	118

List of Figures

- Fig. 1-1.** Changes in conductance to H₂O (*gs*) of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves as affected by continuous waterlogging. 28
- Fig. 1-2.** Changes in transpiration rate (*E*) of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves as affected by continuous waterlogging. 29
- Fig. 1-3.** Leaf water potential of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves as affected by continuous waterlogging. 31
- Fig. 1-4.** Leaf temperature of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine as affected by continuous waterlogging for 29 days. 32
- Fig. 1-5.** Changes in leaf-to-air water vapor pressure deficit on T_{leaf} (VpdL) of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves as affected by continuous waterlogging. 35
- Fig. 1-6.** Changes in intercellular CO₂ concentration (*C_i*) of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves as affected by continuous waterlogging. 36
- Fig. 1-7.** Changes in net CO₂ assimilation rate (*A_{CO2}*) of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves as affected by continuous waterlogging. 37
- Fig. 1-8.** Net CO₂ assimilation rate (*A_{CO2}*) in relation to leaf location from basal end to shoot apex in two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaves as affected by waterlogging for 28 days. 38
- Fig. 1-9.** Light curve in net CO₂ assimilation rate (*A_{CO2}*) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaves under waterlogged and non-waterlogged conditions. 40

Fig. 1-10. Changes in Fv/Fm of chlorophyll fluorescence in two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by continuous waterlogging.	42
Fig. 1-11. SPAD value in relation to leaf age (order on the shoot) in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine as affected by waterlogging for 18 days.	44
Fig. 1-12. Root characteristics in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine as affected by waterlogging for 35 days. ...	48
Fig. 1-13. Fruit characteristics in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine as affected by waterlogging for 35 days. ...	52
Fig. 2-1. Effect of the duration of waterlogging on the shoot length observed 42 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	54
Fig. 2-2. Effect of the duration of waterlogging on the number of leaves observed 42 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	55
Fig. 2-3. Effect of the duration of waterlogging on the shoot and root fresh weight and T/R ratio observed 42 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	56
Fig. 2-4. Effect of the duration of waterlogging on the shoot and root dry weight and T/R ratio observed 42 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	58
Fig. 2-5. Effect of the duration of waterlogging on the root activity observed 42 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	59
Fig. 2-6. Fruit appearance as influenced by the different durations of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	62

- Fig. 2-7.** Root appearance as influenced by the different durations of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. 64
- Fig. 2-8.** Scanning electron micrograph of changes in the root cortex of one-year-old 'Campbell Early' grapevine under waterlogged conditions. 65, 66
- Fig. 2-9.** Changes in conductance to H₂O (*g*s) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 21 days. .. 68
- Fig. 2-10.** Changes in intercellular CO₂ concentration (*C*_i) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 21 days. 69
- Fig. 2-11.** Changes in transpiration rate (*E*) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 21 days. 71
- Fig. 2-12.** Changes in leaf-to-air water vapor pressure deficit on *T*_{leaf} (*V*_{pdL}) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 21 days. 72
- Fig. 2-13.** Effect of the duration of waterlogging on the leaf temperature observed 21 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. 73
- Fig. 2-14.** Changes in net CO₂ assimilation rate (*A*_{CO₂}) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 21 days. 75
- Fig. 3-1.** Changes in soil moisture contents as affected by waterlogging. ... 77
- Fig. 3-2.** Concentration of dissolved oxygen and temperature of water as affected by the aeration and exchange of water. 78
- Fig. 3-3.** Effect of the aeration and exchange of water during waterlogging for 29 days on the leaf water potential and difference between air and leaf temperature in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. 88

Fig. 3-4. Changes in transpiration rate (E) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by the aeration and exchange of water during waterlogging.	89
Fig. 3-5. Changes in leaf-to-air water vapor pressure deficit on T_{leaf} (VpdL) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by the aeration and exchange of water under waterlogging.	90
Fig. 3-6. Changes in conductance to H_2O (gs) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by the aeration and exchange of water under waterlogging.	92
Fig. 3-7. SPAD value in mature and young leaf of two-year-old 'Campbell Early' grapevine as affected by the aeration and exchange of water under waterlogging.	93
Fig. 3-8. Changes in net CO_2 assimilation (A_{CO_2}) in two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by the aeration and exchange of water under waterlogging.	94
Fig. 3-9. Root activity in two-year-old 'Campbell Early' grapevine as affected by the aeration and exchange of water under waterlogging for 42 days.	99
Fig. 3-10. Effect of the aeration and exchange of water on the root and shoot fresh weight and T/R ratio in two-year-old 'Campbell Early' grapevine under waterlogging for 42 days.	102
Fig. 3-11. Effect of the aeration and exchange of water on the root and shoot dry weight and T/R ratio in two-year-old 'Campbell Early' grapevine under waterlogging for 42 days.	103
Fig. 4-1. Changes in conductance to H_2O (gs) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 4 weeks and fruiting.	106

Fig. 4-2. Changes in intercellular CO ₂ concentration (<i>C_i</i>) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 4 weeks and fruiting.	107
Fig. 4-3. Changes in leaf-to-air water vapor pressure deficit on T_{leaf} (VpdL) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 4 weeks and fruiting.	108
Fig. 4-4. Changes in transpiration rate (<i>E</i>) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 4 weeks and fruiting.	109
Fig. 4-5. Changes in net CO ₂ assimilation rate (<i>A_{CO2}</i>) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 4 weeks and fruiting.	111
Fig. 4-6. Effect of waterlogging period and fruiting on the shoot length observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	121
Fig. 4-7. Effect of waterlogging period and fruiting on the number of leaves observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	122
Fig. 4-8. Effect of waterlogging period and fruiting on the stem diameter observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.	123
Fig. 4-9. Effect of waterlogging period and fruiting on the shoot and root fresh weight and T/R ratio observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ...	124
Fig. 4-10. Effect of waterlogging period and fruiting on the shoot and root dry weight and T/R ratio observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ·	125

- Fig. 4-11.** Root characteristics in two-year-old 'Campbell Early' grapevine as affected by waterlogging period and fruiting. 126
- Fig. 4-12.** Fruit appearance in two-year-old 'Campbell Early' grapevine as affected by waterlogging period. 127
- Fig. 4-13.** Effect of waterlogging period and fruiting on the root activity observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. 128



List of Abbreviations

A_{CO2}	net CO ₂ assimilation rate
ACC	1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid
ADH	alcohol dehydrogenase
APX	ascorbate peroxidase
CAT	catalase
C_i	intercellular CO ₂ concentration
E(Tr)	transpiration rate
ETR	electron transport rate
F_m	maximum fluorescence of PS II reaction center in dark-adapted state
F_o	minimum fluorescence of PS II reaction center in dark-adapted state
F_v	variable fluorescence of PS II reaction center in dark-adapted state
F_v/F_m	potential quantum yield in a dark-adapted condition (maximum quantum yield of PS II)
GR	glutathione reductase
gs	stomatal conductance
ICP-AES	inductively coupled plasma emission spectrophotometry
IRGA	infrared gas analyzer

LED	light emitting diode
LHC	light harvesting protein-pigment complex
NPQ or qN	non-photochemical quenching
PPF	photosynthetic photon flux
PS I	photosystem I
PS II	photosystem II
qP	photochemical quenching
RUBISCO	ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase
SEM	scanning electron microscope
SOD	superoxide dismutase
T_{leaf}	leaf temperature
WUE	water use efficiency(P_n/T_r or P_n/E)
yield	quantum yield of PS II
VpdL	leaf-to-air water vapor pressure deficit on T_{leaf}

I. 서 언

세계적으로 농경지의 약 12% 정도는 침수 피해를 받고 있으며(Dudal, 1976), 우리나라는 2004년을 기준으로 지난 10년간 농경지 피해액이 연평균 847 억원에 이르며 근래에 들어 기상이변에 따른 잦은 집중호우에 의해 피해가 증가하고 있다(KNSO, 2006).

작물의 재배 기간 중 침수가 발생하면 토양 구조의 변형, 산소 결핍, 이산화탄소 축적과 유기물의 혐기적인 분해가 일어나며, 근권의 산소 공급 제한과 이산화탄소 농도의 증가에 따라 뿌리는 노화, 생장 위축, 부패 등의 피해가 진행되고(Barrett-Lennard 등, 1986, 1988; Drew, 1983; Huck, 1970) 세포 구성물인 K^+ , Cl^- , 아미노산과 같은 물질의 유출에 영향을 미쳐 잎의 기공 전도도와 엽수분포텐셜을 감소시키는 동시에(Else 등, 1995; Jackson과 Hall, 1987; Kriedemann과 Sands, 1984; Moezel 등, 1989) 잎은 주맥을 따라 갈변하게 되며, 신초 고사, 생장 위축 등의 현상이 나타난다. 이러한 피해들은 배수 불량, 과다 관수, 지하수위가 높은 경우에 쉽게 발생하며 특히 과수 중에서도 답전환 포도원이 문제가 되고 있다.

포도는 우리나라 5대 과수중의 하나로서 2005년 기준 재배 면적이 22,057ha, 생산량이 381,436M/T에 달하고 있으며 FTA, DDA와 더불어 논농사의 대체 작물로 답전환 포도원의 면적이 1988년 257ha에서 최근 3,500ha 정도까지 늘어난 것으로 추정되고 있다. 그러나 대부분의 답전환 포도원들이 명거나 암거 등 배수 시설을 제대로 하지 않아 상습적인 침수 상태에 놓여 있으며 생육 및 착과 불량과 과실 품질의 저하가 우려되고 있다.

따라서 이 연구는 침수에 대한 포도나무의 생리반응을 구명하고 피해경감 대책을 탐색하기 위하여 포트에 심은 2년생 켄벨얼리와 거봉 유묘를 대상으로 침수에 따른 양분흡수와 광합성 및 생육반응을 조사하고 침수 기간을 달리하여 생육과 뿌리 조직의 변화 및 광합성 회복 상황을 관찰하였으며 침수시 용존산소 공급과 착과가 양분흡수, 광합성, 생육 등에 미치는 영향을 평가하였다.

II. 연구사

1. 침수가 토양에 미치는 영향

1.1. 토양 공기 조성의 변화

배수가 불량한 토양은 강우나 과다 관수에 의해 토양 내 지하수위가 높아지며 경우에 따라서는 지표면이 침수되어(Kozlowski, 1984) 토양 내 근권 환경과 대기와의 공기 접촉이 차단됨으로서 토양 내 용존산소의 급격한 고갈이 일어난다. 이러한 토양 내 용존산소의 고갈은 작물 뿌리와 토양 미생물의 호흡에 의해 가속화되며 토양온도, 작물 뿌리와 미생물의 활동에 따라 토양 내 용존산소의 고갈 속도가 달라진다(Blackwell과 Ayling, 1981; Blackwell, 1983; Drew와 Lynch, 1980).

Drew와 Sisworo(1979)의 보고에 의하면 2주 동안 침수가 일어난 사양토의 경우 산소는 20%(v/v)에서 1%로 감소하였고, 이산화탄소는 0.34%에서 3.4%로 10배 높아졌다고 하였는데 토양 표면에 인접한 뿌리 주변의 산소 농도는 더욱 급격하게 변한다(Armstrong과 Beckett, 1987; Grable 1966; Rowe와 Beardsell, 1973).

침수 시 토양 내 산소 부족에 따른 작물의 피해는 직접적으로는 뿌리에서, 간접적으로는 지상부에서 나타난다. 산소를 이용하여 에너지를 만드는 대사체계는 제한을 받게 되고 TCA 회로는 작동이 되지 않으며, ATP는 알코올 발효에 의해서만 합성된다(Mendelsohn 등, 1981; Perata와 Alpi, 1993; Saglio 등, 1980). 뿌리에서는 ATP와 ADP가 줄어들며(Saglio 등, 1980; Tripepi와 Mitchell, 1984) 수분 흡수가 감소하는데 침수된 토양 근권에 공기를 공급하면 수분 흡수가 뚜렷하게 증가된다(Chang과 Loomis, 1945).

1.2. 무기성분의 변화와 흡수

침수가 발생하면 토양 내에서는 토양 입단의 붕괴, 점토 입자의 분산, 토양 교질물의 파괴가 일어나고 화학적으로는 토양환경 내에서 산소 농도의 감소, 이

산화탄소 축적과 유기물의 혐기적인 분해 및 Fe과 Mn의 환원, 독성 물질의 합성 등이 일어난다(Ponnamperuma, 1972, 1984).

침수된 토양에서 호기성 미생물들은 산소 부족으로 감소하고(Takeda와 Furusaka, 1970) 혐기성 미생물들이 우점하여 다양한 유기 물질과 양분들 중 $\text{NO}_3^- > \text{Mn}^{4+} > \text{Fe}^{3+} > \text{SO}_4^{2-} > \text{CO}_2$ 순으로 대사 과정에 이용하게 되고 N_2 , Mn^{2+} , Fe^{2+} , H_2S , CH_4 , NH_4^+ 와 같은 환원형 물질들이 증가하게 된다. 질산화 작용은 억제되며 NO_3^- 는 N_2 가스로 방출되고 Fe^{2+} 와 Mn^{3+} 의 용해도와 PO_4^{2-} , Co, Cu, Mn의 이용성이 증가하고(Ng와 Bloomfield, 1962; Ponnamperuma, 1972), Fe^{2+} 와 Mn^{3+} 에 의하여 토양 교질물에 K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} 가 결합되어 양분 이용도가 떨어진다(Laanbroek 등, 1990).

유기물 분해율은 정상 토양에 비해 절반 정도로 감소되며, *Desulfovibria*속에 속하는 토양 박테리아에 의해 생성된 황화수소(H_2S)는 뿌리의 성장, 호흡, 양분 흡수 및 잎의 광합성을 억제시킨다(Culbert와 Ford, 1972; Koch와 Mendelssohn, 1989; Ponnamperuma, 1972; Rowe와 Beardsell, 1973). 침수에 의해 산성 토양의 pH는 높아지고, 알칼리성 토양의 pH는 낮아져 몇 주후 대부분의 토양 pH는 6.5~7.2의 안정된 값을 갖으며(Ponnamperuma, 1972), 작물에 따라 N, P, K, Ca, Mg, B, Cu, Zn, Na 등의 흡수 증가 또는 감소 현상이 나타난다(Close와 Davidson, 2003; Gutierrez Boem 등, 1996; Smethurst 등, 2005).

1.3. 산화환원 반응과 관련된 변화

산화환원전위(Eh) 값은 배수와 통기가 잘되는 토양에서는 +300~+800 mV, 불량한 토양은 -450~+200mV 정도가 일반적이며, Pezeshki와 Chambers(1985a, 1985b)는 배수가 잘되는 토양들은 산화환원전위가 +300mV 또는 그보다 높지만, 침수된 토양은 -300mV 또는 그보다 낮아진다고 하였다.

침수된 토양에서 산화환원전위는 토양 내의 pH, 온도, 유기물 함량, 전자 수용체 등에 따라서 달라지며 무기 성분의 화학적 환원은 산화환원계의 열역학적 반응에 의해 $\text{O}_2 > \text{NO}_3^- > \text{Mn}^{4+} > \text{Fe}^{3+} > \text{SO}_4^{2-} > \text{CO}_2$ 순으로 진행된다(Ponnamperuma, 1972, 1984; Takai와 Kamura, 1966).

1.4. 토양 미생물상의 변화

침수에 따라 호기성 미생물은 혐기성 미생물로 대체되고 탈질화와 잠재적 독성 화합물들인 황화물, 이산화탄소가 용해된 Fe와 Mn 등이 토양 내에 축적되며 (Wang 등, 1967; Hook 등, 1971; Culbert와 Ford, 1972) 에탄올, acetaldehyde, cyanogenic compounds 등이 뿌리에서 생성된다(Fulton과 Erickson, 1964; Rowe와 Catlin, 1971; Ponnampereuma, 1984).

침수 시 미생물들의 혐기적인 대사물로는 메탄, 에탄, 프로필렌, 지방산 등과 heterocyclic compounds, 에틸렌이 발생된다(Kozlowski와 Pallardy, 1984). 이러한 혐기성 미생물들은 토양 내의 낮은 산소 확산과 더불어 저산소증(hypoxia)의 원인이 되며(Grable, 1966), 장기간 침수 시에는 산화환원전위에 영향을 주고 토양 내 NO_3 , Mn^{4+} , Fe^{3+} 와 SO_4 등을 감소시킨다.

2. 침수가 식물의 생육에 미치는 영향

2.1. 식물의 형태·해부학적 변화

식물은 침수가 발생하면 내성의 차이에 따라 뿌리와 지상부의 형태·구조적 변화와 각기 다른 침수 적응성을 나타내며(Jackson과 Drew, 1984), 낮은 수리전도도는 뿌리의 호르몬 변화와 잎의 기공 폐쇄, 상편 성장, 수체의 느린 생육을 통해 증산을 최소화시킨다(Close와 Davidson, 2003; Everard와 Drew, 1987, 1989).

뿌리의 구조적인 변화는 주로 가스 교환과 관련이 있으며 침수 시 목본식물에서 피목의 발달은 이러한 외부와의 가스 교환에 도움을 준다(Curran 등, 1986; Gill, 1970; Tjepkema, 1978). Justin과 Armstrong(1987)은 91종의 식물에 대한 침수 내성 조사 결과 통기조직이 침수 내성과 밀접하게 관련이 있었다고 하였으며, 많은 수생식물과 침수 내성 식물들은 통기조직을 형성하여 내부 가스 저장 공간을 발달시키는데(Kawase, 1981; Mendelssohn 등, 1981), 이때 에틸렌은 세포 용해를 촉진시키는 역할을 한다(Justin와 Armstrong, 1991). 습지대 식물들의 뿌리는 피층 바로 밑 내피 내에 코르크화되고 리그닌화된 세포벽을 갖는 조직이 발달되어 있으며(Clark와 Harris, 1981), 이 조직들은 침수 환경에서 뿌리에서

radial leakage를 막고 산소를 저장하는데 도움을 준다. 벼는 침수 스트레스가 없어도 뿌리 피층 내에 세포 용해를 통해 가스 저장 공간(lysigenous gas space)이 형성되며 보리, 밀, 옥수수 등은 침수에 의해 생성된다(Yu 등, 1969; Jackson과 Drew, 1984).

2.2. 식물의 생육과 수량

침수는 식물에 광합성 감소, 결실 불량, 비대 장애 및 신초 고사 등을 유발하거나 잎의 소형화에 의한 엽면적, 엽수의 감소, 낙엽의 증가(Kozlowski, 1984)를 일으켜 수량 감소를 가져온다. Mielke 등(2003)은 *Genipa americana* L.를 63일간 침수한 시험에서 생존율은 100%였으나 기공전도도와 광합성이 감소하고 뿌리의 건물중도 감소하였으며, James 등(2006)은 감귤에서 침수 시 20일 이내에 엽내 기공 전도도가 $260\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 에서 $80\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 감소하고 뿌리들은 거의 성장하지 않았다고 하였다.

수량에 대한 피해는 침수 기간과 온도와 같은 환경 요인 외에도 식물의 발육 단계에 따라 달라지는데(Kozlowski, 1982) 유채에서 겨울 침수는 식물 당 종자수를 감소시키고 봄 침수는 종자의 무게와 오일 함량을 감소시켰는데 수량 감소는 겨울 침수에서 컸다(Gutierrez Boem 등, 1996). 침수에 의해 수세미와 여주(bitter melon)는 뿌리 내 전분 농도가 급격히 감소한 반면, 자당, 포도당과 과당 농도는 침수 초기보다 몇 배 증가되었으며 침수 기간 동안 비침수구의 식물체에 비해 높은 수준에서 유지됐다고 하였다(Su 등, 1998).

2.3. 침수 장기화에 따른 식물의 반응

침수 기간에 따라 식물의 반응은 달라지며 침수 발생 후 곧 배수가 일어나면 식물은 침수 피해로부터 회복될 수 있으나 침수 기간이 길어지면 식물은 다시 회복할 수 없는 고사 상태로 진행된다.

침수에 민감한 수종에서는 간헐적인 침수만으로도 초장, 직경, 뿌리, 잎, 전체 건물중, 엽면적, 신엽이 감소되며(Shanklin과 Kozlowski, 1985) 주기적인 침수는 단기간 침수에 비해 낙우송(Baldcypress)의 생물중(biomass)을 증가시킨다(Megonigal과 Day, 1992). Anderson과 Pezeshki(1999)은 3종의 수목을 이용하여

간헐적인 침수 처리를 하였을 때 침수에 강한 낙우송 수종에서는 기공전도도와 순광합성량에 영향이 없었고, Nuttall oak 수종에서는 침수 기간 동안 감소되었다가 배수 후에 곧 회복하였으나, 침수에 민감한 swamp chestnut oak 수종은 대조구와 비교하여 기공전도도는 71.8%, 순광합성량은 57.2% 감소하였다고 보고하였다.

Domingo 등(2002)은 살구나무(*Prunus armeniaca* L, cv. Bulida)를 이용한 침수 실험에서 3일 침수된 식물은 광합성 감소와 함께 뿌리 수액 흐름($R_{(p+s)}$)의 저항성이 증가하고 기공전도도가 감소되었으며, 침수 기간이 6일로 길어짐에 따라 기공전도도와 광합성은 더욱 낮아지고 엽수분포텐셜과 잎의 팽압 저하와 상편생장성(Epinasty)이 발현되었다고 하였다. 아울러 수체의 생물중(biomass), 뿌리 건물중, 총 엽면적, 줄기 직경 등은 감소하였다.

Bradford와 Yang(1980)은 토마토의 경우, 노화를 촉진하는 에틸렌의 전구물질인 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid(ACC)는 침수 후 48시간째에 최고로 높아지지만 72시간 후에는 ACC는 감소되고 에틸렌 가스는 ACC보다 증가한다는 사실을 보고하여 침수 기간이 길어지면 식물체에 대한 노화가 촉진됨을 추정할 수 있다.

2.4. 성장조절물질의 변화

침수 초기에 지상부의 옥신, 에틸렌, ABA 함량은 증가하는 반면 지베렐린과 사이토키닌 함량은 감소(Reid와 Bradford, 1984)하는 것이 일반적이나 수체에 미치는 호르몬의 영향에 대해 가장 확실하게 입증된 것은 에틸렌이다(Bradford와 Yang 1981; Kawase, 1976; Kawase 1981; McKeon 등, 1995; Reid와 Bradford 1984).

Turkova(1944)는 침수된 식물이 에틸렌에 노출된 식물과 반응이 비슷하다고 처음 보고하였으며, Simith와 Russell(1969)은 혐기 상태의 식물 뿌리에서 methionine이 만들어진 후 에틸렌 전구물질인 ACC를 합성하게 된다고 하였다(McKeon 등, 1995). 이 물질은 뿌리 조직 내 세포 간극을 통하여 줄기와 잎으로 이동한 후(Kawase, 1976), 산소와 반응하여 에틸렌이 만들어지면서 방출하게 된다. 이것은 Bradford와 Yang(1980)이 72시간의 침수 하에서 ACC는 감소되고 에

틸렌 가스는 증가하며, 침수 기간 동안 ACC는 계속 증가하나 배수를 했을 때 급격히 감소됨을 밝힘으로서 입증되었다. 에틸렌은 잎의 상편생장, 뿌리의 부정근 형성과 줄기의 이상비대(hypertrophy), 통기조직 생성에 영향을 미치며 (Bradford와 Yang 1981; Kawase 1981; Reid와 Bradford 1984), 침수된 식물에서의 에틸렌 농도 증가는 식물체 밖으로의 확산 감소와 미생물에 의해 생성된 에틸렌의 뿌리에서의 흡수에도 원인이 있다.

토양 침수는 신초의 옥신 농도를 증가시키고 부정근의 발생에 영향을 미친다 (Kramer, 1951; Phillips, 1964). Phillips(1964)는 14일간의 침수 후 해바라기 지상부 옥신이 3배로 증가됨을 보고하였으며, 이외도 침수된 뿌리가 지상부의 옥신 농도를 급격하게 높인다는 보고가 있다(Hall, 1977; Wample과 Reid, 1979). Wample과 Reid(1979)는 침수로 인해 증가된 에틸렌 농도는 옥신의 생성을 자극하게 되며, 이는 곧 부정근의 형성을 촉진시키게 된다고 하였다.

ABA는 침수에 따라 증가되며(Hiron과 Wright, 1973), Zhang과 Davies(1987)는 완두(*Pisum sativum* L.)에서 ABA가 침수 22시간 후에 뿌리에서, 36시간 후에는 잎에서 검출되었다고 보고하였고, Sivakumaran과 Hall(1978)은 속수자(*Euphorbia lathyris* L.)를 4일간 침수 시 ABA함량은 9배 증가되었고, Hall(1977)은 참두(*Vicia faba* L.)를 2일간 침수 시 잎에서 ABA 함량이 2~3배 증가되었다고 보고하였다. 콩은 토양 침수 시 잎내 ABA 함량이 증가되어 기공이 차단되며(Jackson과 Drew, 1984; Zhang과 Davies, 1987) 이와 유사한 결과가 토마토와 사과에서도 보고되었다(Jackson, 1990, 1991).

수체 내 지베렐린과 사이토키닌 함량도 침수에 의하여 영향을 받는데, 1일 이내의 침수에는 토마토의 줄기, 뿌리, 목질부에서 지베렐린 농도가 감소되었으며(Reid 등, 1969), 해바라기의 목질부에서는 사이토키닌이 감소되었다(Burrows와 Carr, 1969). 그러나 옥신과 ABA에서처럼 침수가 어떻게 지베렐린과 사이토키닌이 생성을 방해하는지는 잘 알려져 있지 않다.

3. 침수에 따른 광합성의 변화

3.1. 잎의 가스 교환과 광합성

침수 시에는 근권 토양 내의 산소가 급격히 감소하여 뿌리의 호흡 곤란이 나타난다. 따라서 광합성과 관련된 기공 개폐, 증산율, 수분 흡수 등에 변화가 일어나 초기 침수 동안 기공전도도가 줄어들고 잎의 호흡률은 증가되며(Liao와 Lin, 1994), 잎 내의 탄산가스 농도(C_i)는 직선적으로 증가한다(Liao와 Lin, 1994).

기공 폐쇄는 침수 시 가장 먼저 나타나는 반응 중의 하나로, 토마토에서는 4시간의 침수 처리에 의해 기공이 닫히고(Bradford, 1983; Else 등, 1995) 망고는 침수 3일 후부터 기공전도도가 감소한다(Larson 등, 1991). 이러한 잎의 가스 교환 변수들은 식물의 광합성과 밀접한 관련이 있으며(Mielke 등, 2003; Sena Gomes와 Kozlowski, 1980a, 1980b) 침수에 내성이 약한 식물들은 침수에 의해 잎의 가스 교환 능력이 감소된다(Liao와 Lin, 1994; Smith와 Ager, 1988; Trought와 Drew, 1980; Tang와 Kozlowski, 1982). 침수 시 기공폐쇄 기작은 K^+ 이온이 공변세포로 이동하여 팽압을 떨어뜨리는 삼투포텐셜의 변화에 따라 일어난다(Allaway와 Milthorpe, 1976; Kozlowski, 1982; Moldau, 1973). 양버즘나무 (*Platanus occidentalis*) 유묘의 경우, 기공 폐쇄는 침수 1~2 일내에 발생되어 30일의 시험기간 동안 계속 닫혀있는 것으로 보고되어 있다(Tang과 Kozlowski, 1982). K 흡수의 감소와 기공 폐쇄는 토양 내 산소의 결핍이 원인이며(Harris와 van Bavel, 1957), Cooper 등(1967)은 알팔파(*Medicago sativa* L.)에 고농도의 K 양액을 처리했을 때는 광합성이 증가하였다고 보고하였다.

과수는 침수 초기에 광합성의 감소가 일어나며 이러한 결과는 사과(Childers와 White, 1942), 피칸(Smith와 Ager, 1988), 블루베리(Davies와 Flore, 1986a, 1986b), 레몬, 오렌지(Phung과 Knipling, 1976), 아보카도 (Ploetz와 Schaffer, 1987; Ploetz 등, 1989; Schaffer와 Ploetz, 1987), 망고(Larson 등, 1989)에서도 보고되어지고 있다. 침수 토양에서 광합성의 저하는 토양 내 산화환원전위(Eh)가 낮을 때 심하며 -200mV 상태가 되면 부들(*Typha domingensis* Pers.)은 순광합성이 71% 감소하고, sawgrass(*Cladium jamaicense* Crantz)는 순광합성을 못하고 호흡만 하였다(Pezeshki 등, 1996).

침수에 의한 광합성 감소는 침수 기간, 환경적 요인, 성장조절물질들에 의하

여 영향을 받으며 블루베리는 20℃ 이하의 온도에서는 비침수에 비하여 광합성이 감소되지 않았으나 25℃에서는 감소되었고(Crane과 Davies, 1989; Davies와 Flore, 1986a, 1986c) 증기압차(VPD)의 변화에 따라 광합성이 영향을 받는다고 하였다(Davies와 Flore, 1986b). Vu와 Yelenosky(1991)는 사워 오렌지 대목에 접목한 스위트 오렌지에 침수 처리를 하였을 때 클로로필 농도와 Rubisco의 활성이 감소되고 여주(bitter melon)에서 Rubisco의 활동 수준은 침수 1일후부터 점차 떨어졌다고 보고하였다(Liao와 Lin, 1994). ABA는 공변세포와 인접 세포 간 이온의 이동에 영향을 주어 기공을 조절하며(Mansfield와 Davies, 1981) 침수가 일어나면 엽내 ABA 함량이 급속히 증가한다(Hiron과 Wright, 1973). Pallas와 Kays(1982)는 땅콩(*Arachis hypogaea* L.)에 에틸렌 처리 시 기공 폐쇄가 유도되며 이산화탄소 흡수가 낮아졌다고 보고하였다. 식물의 기공은 침수 시 수체로의 수분이동의 부족과 결핍(Coutts, 1982)에 의해 닫히고 이산화탄소 동화 작용이 감소된다. 그에 따라 캘빈회로에 관여하는 효소의 활성 감소(Salcheva와 Popova, 1982)와 광합성적 전자 전달과 제2 광계(PS II)의 활성 억제(Ladygin, 1999)가 일어나는데 Ahmed 등(2002)은 녹두를 이용한 침수 실험에서 활성산소의 활동과 관련 있는 효소인 superoxide dismutase(SOD), catalase(CAT), ascorbate peroxidase(APX), glutathione reductase(GR)의 반응도 장기간의 침수 동안 감소한다고 하였다.

침수 시에는 공통적으로 탄소동화율이 느려지며, RuBPC 활성이 억제되고 광호흡 탄소대사 체계가 변하는데(Kicheva 등, 1994), Yodanova와 Popova(2001)는 보리에서 120시간 이상의 침수 시 광합성과 광호흡 효소인 phosphoglycollate phosphatase와 glycollate oxidase 활성이 감소하였다고 보고하였다.

3.2. 엽록소의 형광반응

엽록소에 흡수된 빛 에너지는 형광 또는 열로서 방출되거나 광합성의 초기 광화학 반응에 이용되며, 광합성이 억제되면 주로 제2 광계의 P680 안테나 색소에서 방출되는 엽록소 형광이 크게 증가한다. 이러한 현상은 침수가 일어나면 광합성의 감소와 더불어 제2 광계의 전자 전달 활성이 제한되며(Ladygin, 1999) 정상적인 광합성을 할 때의 광화학적 형광소멸(qP, Photochemical quenching)을 통

하여 방출되는 에너지가 줄어드는 대신에 비광화학적 형광소멸(qN, Non-Photochemical quenching)을 통하여 방출되는 에너지인 엽록소 형광 또는 열의 발산이 커지게 되기 때문이다.

이를 뒷받침하는 연구 결과들로는 Smethurst 등(2005)이 자주개자리 (*Medicago sativa*)을 20일간 침수한 결과 제2 광계의 최대광량자수율(Fv/Fm), 전자전달율(ETR), qP 값은 낮아졌고 qN 값은 높아졌다고 보고하였으며, Close와 Davidson(2003)은 침수 시 최대 광합성율과 광화학적 효율이 크게 감소하는 반면 광합성 능력의 회복과 관련된 크산토펜 회로의 크기가 커진다고 하였다. Mielke 등(2003)은 *Genipa americana* L.유묘를 이용한 63일간의 침수 실험에서 광합성은 대조구의 52.9%로 감소하였고 qN은 대조구의 187.5%로 높아졌다고 하였으며, Ahmed 등(2002)은 녹두(mungbean)의 경우 초기 침수 기간 동안 광합성율과 수분이용효율(WUE)이 급격하게 감소하였는데 이는 Fv/Fm이 감소에 따른 제2 광계의 광화학 반응 억제와 관련이 있다고 하였다.

4. 침수에 대한 식물체의 내성

4.1. 침수 피해에 대한 내성 차이

침수가 발생하면 대부분의 식물들은 토양내 산소의 고갈과 혐기 상태에서 뿌리와 지상부들이 다시 회복될 수 없는 상태가 되기 전까지 짧은 기간 동안은 무산소 상태에 노출되게 된다. 이때 식물 중에는 단 몇 시간의 침수에도 수체 대사 반응에 악영향을 미쳐 침수 피해를 받는 식물들이 있는 반면 수생식물과 같이 일부 식물들 중에는 혐기 상태에 대하여 저항 또는 방어 기작이 발달되어 있는 식물들이 있다(Anderson과 Pezeshki, 1999).

Gibberd 등(2001)은 달구지풀(*Trifolium*) 계통에 대한 침수 내성을 뿌리공극률, 뿌리의 해부학적 차이, 상대성장율(RGR) 등을 통하여 비교한 결과, 침수 내성 계통들은 상대적으로 높은 공극율과 넓은 측근 뿌리 체계가 발달되는 경향을 보이고 상대성장율이 크다고 하였다. 침수에 대한 감응성은 *Eucalyptus*, *Pinus* 등 연관된 수종 간에도 다양하게 나타나며(Clemens 등, 1978; Mizutani 등, 1982; Sena Gomes와 Kozlowski 1980c; Tang과 Kozlowski, 1983) 몇몇 벚나무(*Prunus*) 종들에서의 강한 침수 내성은 뿌리 내 낮은 농도의 시아노겐 글리코시

드(cyanogenic glycoside)에 기인한다고 보고되었다(Rowe와 Catlin 1971; Rowe와 Beardsell 1973).

Rowe와 Beardsell(1973)은 침수 내성에 따라 모과(*Cydonia oblonga* Mill.)는 극히 강하며, 배(*Pyrus* spp.)는 강하고, 사과(*Malus domestica* L.), 감귤종, 서양 자두(*Prunus domestica* L., *P. cerasifera* L.)는 보통, 양앵두(*Prunus avium* L., *P. mahaleb* L.), 살구(*Prunus armeniaca* L.)와 복숭아(*Prunus persica* L.)는 민감성으로 과수를 구분하였다.

과수의 침수에 대한 내성은 대체로 대목에 의해 결정되며(Andersen 등, 1984a, 1984b; Ford 1964; Rowe와 Catlin 1971; Rowe와 Beardsell 1973) 특이한 경우 침수 피해에 대한 잎의 특이 증상은 접수에 따라 나타나기도 한다(Andersen 등, 1984b). 대목의 침수 내성은 수종에 따라 다양하며(Rom과 Brown, 1979), Vu와 Yelenosky(1991)는 감귤 대목을 이용한 장기침수 시험에서 *Citrus jambhiri*보다 *C. aurantium* 대목에 접목을 했을 때 *C. sinensis* cv. Hamlin의 광합성, 기공전도도, 엽록소 함량, Rubisco의 활성이 더욱 감소하였으며 30일간의 침수에서 *C. aurantium* 의 경우 90%가 죽은 반면, *C. jambhiri*의 경우에는 60일 까지 침수를 지속했어도 단 20%만이 잎마름 상태를 보였다고 하였다.

침수 내성은 같은 대목이라도 생육 환경에 따라 차이가 있으며 많은 배 대목들이 토양 침수에 매우 강한 것으로 보고되고 있지만(Rowe와 Beardsell, 1973), 봄의 1개월간 침수는 *Pyrus betulaefolia*와 *P. calleryana*를 제외한 실험에 이용된 모든 종의 배 대목에서 생육을 억제하고 초가을의 1개월간 침수는 모든 종에서 이듬해 봄의 생육을 억제시켰다(Andersen 1983; Andersen 등, 1984b). Olien(1987)도 M.26 대목에 'Macspur'를 접목한 사과를 봄, 여름, 가을에 각각 6주 동안 토양 침수 시, 봄에 침수한 것이 수량 감소가 크게 발생하였다고 보고하였다. Rabbiteye 블루베리는 여름 침수에서 25~35일간 생존하였지만 봄 침수에서는 117일 이상 생존하였다고 보고하였으며(Crane과 Davies, 1988a, 1988b), Crane과 Davies(1989)는 블루베리 종에서의 침수내성에 대하여 생리적인 요인들 보다는 세균성 뿌리 병원체인 *Phytophthora cinnamomi* Rands에 의해 피해를 받는 것일 수 있다고 보고하였다.

그 밖에도 포도와 블루베리는 침수에 대해 보통 정도의 내성을(Crane과

Davies, 1989; Rowe와 Beardsell 1973; West와 Taylor 1984) 가졌으며 rabbiteye 블루베리는 highbush 블루베리보다 침수에 더 강한 것으로 보고되고 있다 (Kender와 Brightwell, 1966). Abbott와 Gough(1985)는 'Bluecrop' highbush 블루베리가 30개월간의 침수에서 생존하였다고 하였고, Crane과 Davies(1989)는 블루베리 종에 대한 연구에서 같은 종이더라도 다양한 침수 내성 차이가 있음을 보여주었다.

4.2. 침수 내성과 관련된 대사 반응

침수에 대한 식물의 내성 정도는 식물의 종류, 유전형질, 대목, 수령, 침수의 시기와 기간, 수질의 상태 등에 따라 그 차이가 다양하다(Kozlowski, 1982, 1984).

침수 내성을 가진 식물은 침수 시 해당작용(glycolysis)이 촉진되고 알코올 가수분해 활동(ADH: alcohol dehydrogenase activity)이 증가되는데 특히 glycolytic 효소인 ADH와 같은 효소의 유도적 특성들이 다르고, 증가된 해당 작용과 ADH 대사 생성물들이 침수 내성이 약한 식물에서 에탄올의 농도를 높인다고 보고되고 있다(Chirkova, 1975; Crawford, 1966, 1967; Francis 등, 1974; McManmon과 Crawford 1971). 침수된 식물의 뿌리에서 에탄올의 농도 증가와 축적은 여러 학자들이 보고하였는데(Drew, 1983; Jackson 등, 1982; Mizutani 등, 1982) Crawford(1966), McManmon과 Crawford(1971)등은 침수에 내성이 약한 식물이 피해를 받는 것은 혐기적 상태에서 해당 작용이 조절되지 않아 나타나며 에탄올이 독성 수준까지 축적되기 때문이라고 하였다.

무산소 상태 동안의 ATP 생산은 해당 작용과 알코올 발효 과정에 의해 나타나며(Mendelsohn 등, 1981; Saglio 등, 1980), 산소 부족 상태에서는 뿌리의 ATP와 ADP가 감소되고(Saglio 등, 1980; Tripepi와 Mitchell, 1984) 뿌리의 미토콘드리아의 크기와 숫자가 줄어들며 관 모양 세포 함유물이 발달된다고 보고되었다(Oliveira, 1977).

Ⅲ. 재료 및 방법

1. 시험 처리 및 조사 시기

1.1. 침수가 포도의 양분 흡수와 광합성 반응에 미치는 영향

이 시험은 수원시 탐동 소재 원예연구소 무가온 하우스에서 포도 캠벨얼리와 거봉 두 품종에 대해 대조구(비침수)와 침수구 두 처리를 조합한 4처리 시험을 3반복 완전임의배치법으로 수행하였다. 묘목 1주가 재식된 포트를 시험구로 하여 2005년 6월 14일부터 7월 20일까지 5주간 침수 처리하였다. 시험수는 2005년 2월에 예천의 육묘장에서 구입한 캠벨얼리와 거봉 2년생 삼목묘를 사용하였으며, 실험용 토양은 2005년 3월에 사양토와 양송이 퇴비를 8:2(v/v)의 비율로 혼합한 흙을 사용하였다. 실험 포트는 포도가 재식된 40L(직경 40cm) 포트를 외부가 막힌 125L(직경 56cm)의 고무통에 넣어 침수 처리에 활용하였다. 침수 처리는 포트 위 10cm까지 물을 채우고 침수 상태 유지를 위하여 1주일 간격으로 부족한 물을 보충하였다. 비침수구인 대조구의 토양 수분은 텐시오메타를 이용하여 -40kPa 토양수분장력 이내에서 관리하였다.

토양은 시험전과 35일간의 침수 처리 후 시료를 채취하여 토양화학성을 분석하였다. 엽록소는 침수 처리 후 18일째에 측정하였으며, 광합성은 침수 시작일, 침수 처리 7, 14, 21일째에 측정하였다. 엽록소 형광은 침수 처리 4, 9, 14, 21, 30일째에 Fv/Fm을 측정하였고, 7, 14, 24, 30일째에는 전자전달율(ETR)과 양자수율(yield)를 측정하였다. 엽수분포텐셜과 엽온은 침수처리 14, 29일째에 측정하였다. 35일간 침수 후에 초장, 엽수, 직경, 뿌리와 지상부의 생체중과 건물중, 과실의 착색도를 조사하였고, 당·산함량, 뿌리활력, 식물체 부위별 무기물 함량을 분석하였다

1.2. 침수 기간과 배수 처리가 포도나무의 생육에 미치는 영향

시험은 1.1과 동일한 장소에서 2년생 캠벨얼리 품종을 이용하여 대조구(비침수) 및 침수 1일, 3일, 1주, 2주, 3주 후 배수 처리 등 6처리 시험을 묘목 1주가

재식된 포트를 시험구로 한 3반복 완전임의배치법으로 2006년 6월 7일부터 대조구를 제외한 모든 처리구의 침수를 시작하였다. 시험수는 원예연구소에서 2005년 3월에 캠벨얼리 접수를 삼목하여 육묘한 후 2006년 3월에 굴취하여 사양토와 양송이 퇴비의 비율이 8:2(v/v)가 되도록 혼합된 흙에 재식하였다. 실험 포트는 포도가 재식된 25L(직경 30cm) 포트를 외부가 막힌 70L(직경 47cm)의 고무통에 넣어 침수 처리에 활용하였다. 침수 처리는 포트 위 10cm까지 물을 채우고 침수 상태 유지를 위하여 1주일 간격으로 부족한 물을 보충하였으며 대조구는 텐시오메타를 이용하여 토양수분 장력이 -40kPa 이내가 되도록 관리하였다. 각 처리별로 침수 기간이 경과되면 배수하였으며 배수한 후에는 대조구와 동일한 방법으로 토양수분을 관리하였다.

침수처리 시작일로부터 42일이 경과된 7월 20일에 초장, 엽수, 직경, 뿌리와 지상부의 생체중과 건물중, 과실의 착색도를 조사하였고, 당·산함량, 뿌리활력을 측정하였다. 뿌리의 구조 전자현미경 관찰은 침수시작 후 0(비침수), 3, 7, 14일째에 실시하였다. 엽온은 침수처리 시작 후 21일째에 모든 처리에 대해 측정하였으며 광합성은 대조구와 3주 침수구를 대상으로 경시적으로 측정하였다.

1.3. 침수 시 용존산소가 포도나무의 생육에 미치는 영향

시험 장소, 포트, 시험수(캠벨얼리)와 침수처리 방법은 1.1과 동일한 조건으로 하였다. 비침수(대조구), 단순침수, 통기처리, 침수수 교환 등 4처리 시험을 목표로 1주가 재식된 포트를 시험구로 한 3반복 완전임의배치법으로 수행하였다. 대조구와 단순침수구는 1.1과 동일한 방법으로 처리하였고, 통기처리구에는 2구용 기포발생기(DK-8000, 용량: 분당 5L, 대광산업)를 포트의 안과 밖에 각 1구씩 설치하여 침수 기간 연속으로 작동하였다. 침수수 교환은 주 2회씩 용존산소가 풍부한 신선한 물로 실시하였다. 시험처리는 2005년 6월 15일부터 7월 27일까지 6주간 수행하였다.

토양은 시험 전과 42일간의 침수처리 후 시료를 채취하여 화학성을 분석하였다. 토양내 용적수분함량은 침수처리 15일째인 6월 29일부터 7월 13일까지 단순침수구와 대조구에서 측정하였다. 토양내 산화환원전위는 21일간의 침수처리 후 처리별로 측정하였다. 엽록소 함량은 침수처리 42일째에, 광합성은 침수처리 7,

14, 21, 29일째에 측정하였다. 엽록소 형광은 침수처리 3, 8, 14, 21, 24, 31일째에는 Fv/Fm을 측정하였고, 9, 15, 24일째에는 전자전달율(ETR), 양자수율(yield)을 측정하였다. 엽수분포텐셜, 엽온과 침수 수내 용존산소 함량은 침수처리 29일째에 측정하였다. 42일 동안의 침수 처리가 끝난 시점인 수확일에 초장, 엽수, 직경, 뿌리와 지상부의 생체중과 건물중, 과실의 착색도를 조사하였고, 과즙의 당·산 함량, 뿌리활력 등을 분석하였다.

1.4. 침수 시 착과가 포도나무의 생육에 미치는 영향

시험 장소, 포트, 시험수와 침수처리 방법은 1.2와 동일한 조건으로 하였다. 비침수, 2주 또는 4주 침수 등 침수 기간 3수준과 착과와 비착과 2수준을 조합한 6처리 시험을 묘목 1주가 재식된 포트를 시험구로 한 3반복 완전임의배치법으로 수행하였다. 시험은 2006년 6월 9일부터 7월 21일까지 6주간 수행하였다. 각 처리별로 침수 기간이 지난 후 배수하여 비침수구와 동일한 조건에서 관리하였다.

토양내 산화환원전위는 20일간의 침수처리 후 침수구와 비침수구에서 측정하였다. 광합성은 침수 당일, 침수시작 후 7, 14, 21, 28, 35, 42일째에 측정하였다. 침수시작 6주후인 수확일에 초장, 엽수, 직경, 뿌리와 지상부의 생체중과 건물중을 조사하였고, 뿌리활력과 식물체 부위별 무기물 함량을 분석하였다.

2. 생육특성 조사

2.1. 과실특성

과실의 착색도는 수확일에 과실을 채취하여 색차계(CM-2002, Minolta, Japan)를 이용하여 과립의 중간 부위를 시험구별로 10과립씩 측정하여 Hunter L, a, b 값을 조사하였으며, 1.2의 경우에는 캠벨얼리 품종 숙기 판정용 칼라차트(RDA, 2006)를 이용하여 과실의 착색 정도를 조사하였다.

당도와 과립중은 과방 선단 부위에서 각각 10과립을 채취하여 10과립중을 조사한 후, 착즙하여 당도를 측정하였고(Atago, Japan), 산함량은 5mL 과즙에 증류수 20mL을 넣고 페놀프탈레인 지시약을 떨어뜨린 후 0.1N NaOH를 이용하여 분홍색이 나타날 때까지 소요된 0.1N NaOH양을 tartaric acid 함량으로 환산하여 표시하였다.

2.2. 엽수분포텐셜, 엽온 및 엽면적 측정

엽수분포텐셜은 일출 전 포도나무의 기부에서 위로 5~7매 사이의 엽을 채취하여 엽수분포텐셜 측정기(PMS, USA)를 이용하여 질소 가스 압력에 의해 수액이 엽병 밖으로 나오는 시점의 값을 측정하였다.

엽온은 휴대용 광합성 측정기(LI-6400, LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA)를 이용하여 IRGA 챔버의 온도와 광량을 설정하지 않은 상태로 외부 공기만 흐르게 하고 잎을 챔버에 물린 후 엽온이 안정될 때까지 1~2분을 기다린 후 측정하였다.

엽면적 측정은 각 처리별로 수확일에 기부엽부터 위로 10매의 엽을 동일하게 채취하여 엽면적 측정기(LI-3000, LI-COR, Inc, Lincoln, NE, USA)를 이용하여 측정하여 단위엽당 면적으로 환산하였다.

2.3. 엽록소 함량, 광합성 및 엽록소 형광 측정

엽록소는 휴대용 엽록소 측정기(SPAD 502, Minolts, Japan)를 이용하여 측정하였으며(Markwell 등, 1995; Sibley 등, 1996), 성엽은 기부에서 위쪽으로 10매를, 신엽은 정단의 전엽 후 10일된 잎부터 아래쪽으로 10매의 잎을 취하여 신엽과 성엽에 대해 3반복으로 측정하였다.

광합성은 포도나무의 기부에서 5~7매 사이의 3엽을 대상으로 휴대용 광합성 측정기(LI-6400, LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA)를 이용하여 측정하였다. 측정 조건은 CO₂ 400mg · kg⁻¹을 표준 가스로 공급하고, PPF는 1000μmol · m⁻² · s⁻¹, 엽면적은 6cm², IRGA 챔버 내의 온도는 25℃로 유지하며 30초 간격으로 5회, 3 반복으로 측정하여 최고값과 최저값을 제외한 값을 평균하여 이용하였다. 측정은 각 처리별로 순광합성량(A_{CO2}), 기공전도도(gs), 세포내 CO₂농도(C_i), 증산율(E), 엽온을 기준으로 한 엽과 대기간의 확산압차(VpdL)를 측정하였다. 광포화 곡선은 CO₂ 400mg · kg⁻¹를 표준 가스로 하여, 0, 50, 100, 200, 400, 800, 1000, 1200, 1600, 2000μmol · m⁻² · s⁻¹의 PPF를 2분 간격으로 조사하여 작성하였다.

엽록소 형광은 휴대용 엽록소 형광 측정기(PAM 2000, Waltz, German)로 광합성 측정 때와 동일 잎을 Dark Leaf Clip을 이용하여 30분 동안 암적응을 시킨 후 측정하였다. 최소 형광값(F₀)은 0.6kHz의 측정 광을 광섬유(fiber optics)를 이

용하여 $0.1\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 보다 낮은 PPF값으로 LED를 조사하여 구하였으며, 최대 형광값(Fm)은 20kHz로 $7,000\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 의 포화광을 0.8초 동안 조사하여 구하였다. 전자전달율(ETR)과 양자수율(yield)는 자연광 조건에서 측정하였다. Fv/Fm 값과 ETR은 다음 공식으로 계산하였다(Genty 등, 1989; Schultz, 1996; Yu, 2005).

$$Fv/Fm = (Fm - Fo)/Fm$$

$$ETR = \text{yield} \times \text{PAR} \times 0.5 \times 0.84$$

2.4. 뿌리활력

뿌리활력은 Hirata(1990)의 triphenyl tetrazolium chloride(TTC)법으로 측정하였다. 생체 뿌리 시료를 흐르는 물에 씻은 후 약 2cm 길이로 절단하여 균일하게 혼합한 후 500mg을 취하여 유리 시험관에 넣고 1%의 TTC 용액, 0.1M 인산나트륨 완충액, 증류수가 각각 1:4:5의 비율로 혼합된 액 10mL을 가하였다. 용액 중에 충분히 잠긴 뿌리는 진공 펌프로 기포를 10분 동안 제거하고 암 상태로 30°C의 항온 수조에서 2시간 동안 반응 시킨 후, 2N-H₂SO₄ 2mL를 가하여 재차 흐르는 물로 세척한 후, 유발에 ethyl acetate 10mL와 석영사 1g을 함께 넣고 마쇄하여 여액과 시료를 No.2(110mm, Advantec)여과지로 여과하여 formazan을 추출하였다. 나머지 뿌리 시료, 석영사, 여과지는 건조하여 건물중 산출에 활용하였다. 표준 곡선은 농도를 알고 있는 TTC 용액에 Na₂S₂O₄ 분말을 소량(TTC 0.2mg 당 15~30mg) 가하고 ethyl acetate를 10mL 가하여 반응시킨 후, 추출액을 희석하여 표준 곡선을 작성하고 비색계(UV/VIS spectrophotometer, GBC, Cintra 6)로 470nm에서 흡광도를 측정하여 formazan 생성량을 산출하고, 다음 식으로 뿌리의 활력을 계산하였다.

$$\text{뿌리활력}(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) = \frac{\text{생성된 formazan}(\text{mg})}{\text{뿌리 건물중}(\text{g}) \times \text{반응 시간}(\text{h})}$$

2.5. SEM에 의한 뿌리구조 검경

뿌리 시료는 1년생 캠벨얼리의 뿌리를 각 처리별로 조사일에 맞춰 채취하여 세척 후 잔뿌리를 2mm로 잘라 4시간 동안 1% Karnovsky's 용액에 고정시킨 후, 0.05M cacodylate ($\text{Na}(\text{CH}_3)_2\text{ASO}_2 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$) pH 7.2 완충액에서 5분 동안 3회 세척하여 0.1M cacodylate pH 7.2 완충액 내에 1% osmic acid를 희석시킨 액으로 2시간 동안 재고정하였다. 탈수와 amyl acetate 처리 시에는 단계별로 10여분씩 진공 처리하여 용액의 침투를 도왔으며, 고정된 시료는 에탄올 50%부터 농도를 75, 90, 95, 100%로 점차적으로 높여 30분씩 처리하고 100% 순수 알코올을 2회 처리한 후 100% amyl acetate를 1시간씩 2회 처리하여 알코올과 치환하였다. 건조는 임계점 건조 장치(critical point dryer; HCP-2, Hitachi, Japan)를 이용하였으며 금 입자를 Coater(K550 Emitech)로 2분간 방사하여 200nm 정도로 입힌 후 주사 전자 현미경(SEM, Hitachi, S-2460N)으로 관찰하였다.

3. 토양특성 조사

토양 내 용적수분은 토양용적수분 측정용 데이터로거(Eijkelkamp NL/P1.68)에 FDR 토양수분 센서(Theta probe type ML 2X)를 설치하여 측정하였다.

산화환원전위(Eh)는 각 처리별로 토양 표토 10cm 깊이에서 염다리를 각 2조씩 2반복으로 설치하여 휴대용 산화환원전위 측정기(Cyberscan 100, Singapore)를 이용하여 KS M ISO 11271(ISO, 2002)법으로 수온과 함께 측정하였다.

용존산소는 침수 후 29일째에 침수 수의 용존산소량을 휴대용 용존산소 측정기(40-14P, Toa, Japan)를 이용하여 침수 수내 10cm 부위에 센서를 넣고 안정될 때까지 2~3분 기다린 후 각 처리별로 3반복으로 측정하였다.

4. 토양 및 식물체 무기물 분석

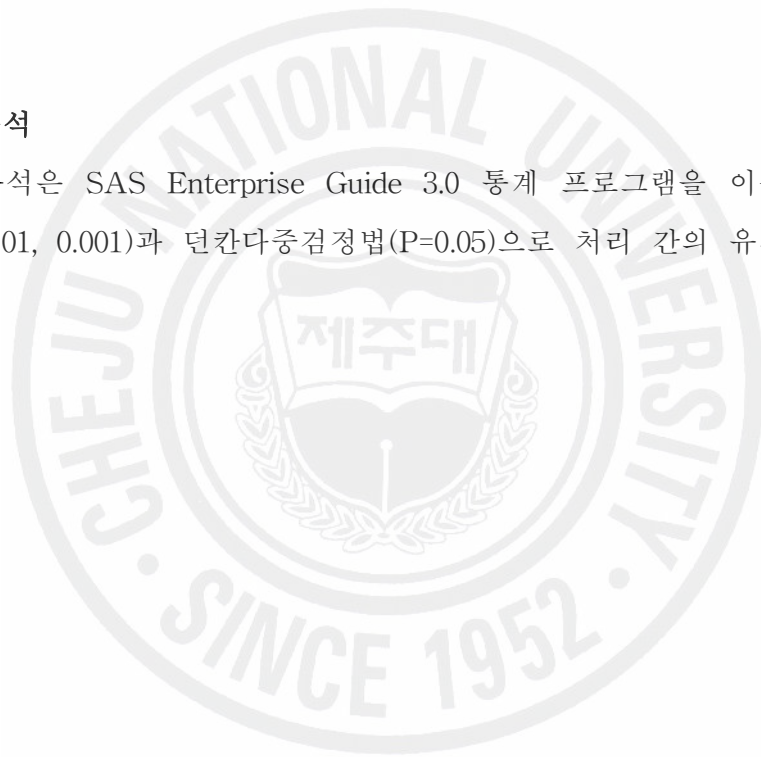
토양 시료는 채취 후 음건하여 2mm 체로 쳐서 이용하였다. 토양 pH는 토양과 물의 비율을 1:5로 하여 그 현탁액을 초자전극법으로 측정하였고, 유기물은

Tyurin법, 유효인산은 Lancaster법(RDA, 1988)으로 분석하였다. 치환성 양이온은 토양을 1N-NH₄OAc(pH7)로 추출한 후, 치환성 K, Ca 및 Mg는 유도 결합 플라즈마 발광 광도계(ICP-AES, GBC Intergra XM2, Australia)로 정량하였다.

포도나무의 수체 부위별 무기성분 분석은 수확일에 식물체를 채취한 다음 수체 부위별로 건조를 시켜 HNO₃-H₂SO₄ 습식법으로 분해하여 P분석은 ammonium vanadate 법으로 발색 후 470nm에서 흡광도를 측정하였으며, N은 켈달법으로, K, Ca, Mg의 다량원소와 Fe, Mn 등 미량 원소는 ICP-AES로 정량하였다(RDA, 1988).

5. 통계 분석

통계 분석은 SAS Enterprise Guide 3.0 통계 프로그램을 이용하여 t-검정 (P=0.05, 0.01, 0.001)과 던칸다중검정법(P=0.05)으로 처리 간의 유의성을 분석하였다.



IV. 결과 및 고찰

1. 침수가 포도의 양분 흡수와 광합성 반응에 미치는 영향

1.1. 양분 흡수 특성

침수 처리에 따른 토양의 화학적 특성을 살펴본 결과(Table 1-1) 토양의 유기물 함량과 K, Mg, EC가 감소하였으며, 암모늄태 질소는 큰 변화가 없었고 유효인산과 질산태 질소가 감소하였다. 토양내 질산태질소의 감소원인으로는 토양이 침수되어 혐기성 미생물의 증가로 탈질화가 진행되어 질산태질소의 NO_3^- 가 N_2 의 형태로 소실되기 때문이다(Ng와 Bloomfield, 1962; Ponnampereuma, 1972). 유효인산의 감소는 토양이 침수됨에 따라 환원화가 진행되면 가용성 Fe^{2+} 와 Mn^{3+} 의 용해도가 증가하는데(Ponnampereuma, 1972), 이때 가용성 Fe^{2+} 이 유효인산인 H_2PO_4^- 와 결합하여 $\text{FeH}_2\text{PO}_4^+$ 의 형태로 침전이 진행되어 감소한 것으로 판단된다(Lindsay, 1979).

토양의 pH는 시험 전에는 6.9에서 35일간의 침수처리 후 7.0으로 다소 증가하였는데 이것은 Ponnampereuma(1972)가 무기 성분의 흡수에 영향을 미치는 토양 산도에 대한 연구에서 침수 시 pH는 수 일 동안 감소된 후 점차 높아져 몇 주 후 대부분 토양의 pH가 6.5~7.2의 안정된 pH 값을 갖는다고 보고 한 바와 일치하였다.

35일간의 침수에 의해 캠벨얼리와 거봉 품종 모두 침수구에서 뿌리의 P, K의 함량은 낮은 반면 N, Ca, Mg 함량은 높았다(Table 1-2). 미량원소인 Fe, Mn의 함량은 침수구에서 높았으나, Na 함량은 거봉에서만 침수에 의해 낮아졌다. 줄기에서는 뿌리와 다소 차이는 있었으나 K, Mg, Fe 함량은 대체로 뿌리와 유사한 결과를 나타냈으며(Table 1-3), 잎에서의 무기성분 함량은 거봉 품종의 경우에는 뿌리, 줄기와 큰 차이가 없었으나 N의 함량이 침수에 의해 낮아졌으며 캠벨얼리 품종의 경우에는 잎에서 Ca와 Mn의 함량이 뿌리, 줄기와는 반대로 감

Table 1-1. Soil chemical properties before and after waterlogging for 35 days.

Duration of waterlogging (days)	pH (1:5)	OM (%)	EC (dS · m ⁻¹)	NH ₄ ⁻ -N NO ₃ ⁻ -N Av.P ₂ O ₅			K Ca Mg Na			
				(mg · kg ⁻¹)			(cmol · kg ⁻¹)			
0	6.9	5.3	2.3	37.0	76.9	1155	1.7	9.7	3.2	0.5
35	7.0	4.3	1.1	36.9	25.2	760	1.3	9.3	2.5	0.3



Table 1-2. Effect of continuous waterlogging for 35 days on nutrient composition of root in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.

Cultivar	Treatment	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Na
		(g · kg ⁻¹)					(mg · kg ⁻¹)			
Campbell Early	Control	7.6	2.8	7.7	5.4	1.4	1427	59	78	1315
	Waterlogging	11.8	2.3	2.6	7.7	1.7	2949	271	108	1122
t-test		***	**	***	***	**	**	***	*	NS
Kyoho	Control	9.4	3.8	17.1	7.4	2.3	1924	62	53	2247
	Waterlogging	10.7	2.5	3.8	9.2	2.6	5017	388	56	1428
t-test		*	***	***	***	***	***	***	NS	***

NS, *, **, *** Not significant or significant at $P = 0.05$, 0.01 , or 0.001 , respectively.

Table 1-3. Effect of continuous waterlogging for 35 days on nutrient composition of stem in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.

Cultivar	Treatment	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn
		(g · kg ⁻¹)					(mg · kg ⁻¹)		
Campbell Early	Control	3.5	2.2	10.8	4.5	1.3	20.6	37.2	29.5
	Waterlogging	3.9	2.4	5.4	4.8	1.6	26.1	44.0	34.9
t-test		NS	NS	***	NS	*	**	NS	**
Kyoho	Control	4.9	2.7	15.5	4.3	1.4	29.6	27.5	35.5
	Waterlogging	6.1	2.7	7.9	4.7	1.6	27.3	33.5	35.3
t-test		*	NS	***	NS	*	NS	NS	NS

NS, *, **, *** Not significant or significant at $P = 0.05, 0.01, \text{ or } 0.001$, respectively.

Table 1-4. Effect of continuous waterlogging for 35 days on nutrient composition of leaf in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.

Cultivar	Treatment	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Na
		(g · kg ⁻¹)					(mg · kg ⁻¹)			
Campbell	Control	19.9	6.1	9.1	16.7	2.5	64	132	23.2	99
Early	Waterlogging	18.6	3.7	6.9	11.5	3.1	90	63	25.2	345
t-test		NS	***	*	*	NS	*	**	*	*
Kyoho	Control	18.8	5.1	9.7	14.9	3.5	72	77	24.3	121
	Waterlogging	8.6	2.9	2.6	14.9	3.8	141	71	34.0	209
t-test		***	***	***	NS	NS	***	NS	***	*

NS, *, **, *** Not significant or significant at $P = 0.05$, 0.01 , or 0.001 , respectively.

소되어 잎과 뿌리, 줄기 간에는 양분의 흡수 분배에 차이가 있음을 나타내었다 (Table 1-4). 엽병의 무기성분 함량 분석결과도 잎과 유사하였으며, 캬벨얼리에서 침수에 의해 N은 증가, P, K, Ca는 잎에서와 같이 감소하였고, 미량원소로는 Na는 증가, Mn과 Zn은 감소하였다. 또한 거봉 품종에서는 P, K는 감소, Fe, Zn은 증가하였으나 Mn은 침수 시 감소하여 잎에서와 유사한 경향을 나타내었다 (Table 1-5).

침수에 의한 수체 무기성분에 미치는 영향에 대해 Gutierrez Boem 등(1996)은 유채에서, Close와 Davidson(2003)은 *Eucalyptus nitens*에서, Smethurst 등(2005)은 녹두(Lucerne)에서 각각 잎내의 N, P, K, Ca, 함량이 낮았다고 보고하여 본 시험의 결과와 일치하였다. 그러나 Fe의 함량은 잎과 뿌리에서는 모두 높은 반면 Mn은 뿌리에서 높고 잎과 엽병에서는 감소하여 Close와 Davidson(2003), Smethurst 등(2005)의 결과와 일치하지 않았으며 뿌리와 잎 간에 함량의 차이가 있음이 확인 되었다.

그러나 Ca의 경우에는 침수에 의하여 흡수가 감소된다는 보고들(Gutierrez Boem 등, 1996; Close와 Davidson, 2003; Smethurst 등, 2005)과는 달리 캬벨얼리 품종의 경우 뿌리에서는 증가한 반면, 잎과 엽병에서는 감소하여 작물 간에 또는 식물체 부위 간에 무기성분 함량 변화에 다소 차이가 있는 것으로 나타났다. 이는 침수 시 캬벨얼리 품종에서 Ca의 수체 내 이동성이 적다는 것을 나타내는 것으로 뿌리로 흡수된 Ca이 줄기나 잎으로의 이동이 원활히 이루어지지 않고 있음을 알 수 있었다.

Table 1-5. Effect of continuous waterlogging for 35 days on nutrient composition of petiole in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.

Cultivar	Treatment	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Na
		(g · kg ⁻¹)					(mg · kg ⁻¹)			
Campbell Early	Control	4.6	9.6	28.9	11.1	5.4	-	155	58.2	1041
	Waterlogging	6.5	6.4	7.9	6.4	6.3	-	92	49.4	3397
t-test		*	***	***	***	NS	-	*	*	*
Kyoho	Control	5.3	10.8	24.3	10.8	7.3	25.7	117	53.3	2332
	Waterlogging	5.3	6.0	5.7	11.8	7.7	59.0	64	70.6	2647
t-test		NS	***	***	NS	NS	***	**	**	NS

NS, *, **, *** Not significant or significant at $P = 0.05, 0.01, \text{ or } 0.001$, respectively.

1.2. 광합성 특성

기공전도도는 침수 후 급격히 감소하여 캄벨얼리와 거봉 품종 모두 침수 7일 차에 측정된 값이 각각 $0.20, 0.14 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 대조구의 $0.60, 0.48 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 에 비해 33.3, 29.2% 수준으로 감소되었으며 침수 기간이 길어질수록 더욱 낮아져 침수 후 21일째에는 기공전도도 값이 거의 0에 가까운 값을 나타내어 침수 스트레스를 강하게 받은 것으로 판단된다(Fig. 1-1).

이러한 결과는 침수 후 기공이 폐쇄되며(Kozlowski와 Pallardy 1979; Sena Gomes와 Kozlowski, 1980a, 1980b), 침수 기간이 경과함에 따라 기공전도도가 감소된다는 Mielke 등(2003)의 연구 결과와도 일치하는 것으로 침수 조건 하에서 기공전도도가 감소하는 것은 혐기적 상태에서 뿌리의 투과성과 수리전도도와 관련이 있는 것으로 보이는데 Davies와 Flore(1986a), Pezeshki (2001)도 뿌리의 수리전도도의 감소는 수체내의 수분 스트레스를 증가시키고, 잎의 팽압과 기공전도도를 감소시킬 수 있다고 보고한 바 있다.

또한, 침수 상태에서는 식물의 뿌리 대사가 영향을 받게 되며, 수분 흡수능이 감소하게 되므로 증산작용에 의한 지나친 수분 손실을 막기 위해 기공전도도(g_s)가 낮아지게 되고 식물체내에서는 적극적으로 수체 내 수분균형을 유지하기 위한 반응들이(Kozlowski, 1997; Pezeshki 2001) 나타나게 된다. 이러한 현상은 위조 상태의 구엽에서 생성된 ABA가 어린잎으로 이동하여 기공의 폐쇄가 유도되는 것으로 설명되어지고 있다(Zhang과 Davies, 1987). 한편, 침수는 잎내 엽수분 포텐셜의 뚜렷한 변화 없이 기공 폐쇄를 유도할 수도 있다고 하며(Kozlowski, 1997; Pezeshki, 2001), 이러한 기공 폐쇄는 토양의 침수상태에서 식물의 생존율을 높이기 위한 기작의 하나로 생각된다.

침수구의 증산율은 침수 기간이 경과함에 따라 감소하였는데(Fig. 1-2) 기공전도도처럼 급격히 감소되지는 않았지만 침수 당일의 캄벨얼리와 거봉의 $7.8, 7.2 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 에 비해 침수 14일째에는 $1.5, 0.8 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 초기의 19.2, 11.1% 수준으로 떨어져 정상적인 증산작용이 일어나지 않고 있음을 알 수 있었다. 대조구에서는 거봉 품종이 캄벨얼리 품종보다 전체적으로 낮은 증산율을 나타내었으나, 침수구에서는 두 품종 간에 증산율의 차이가 거의 없었다. 이러한

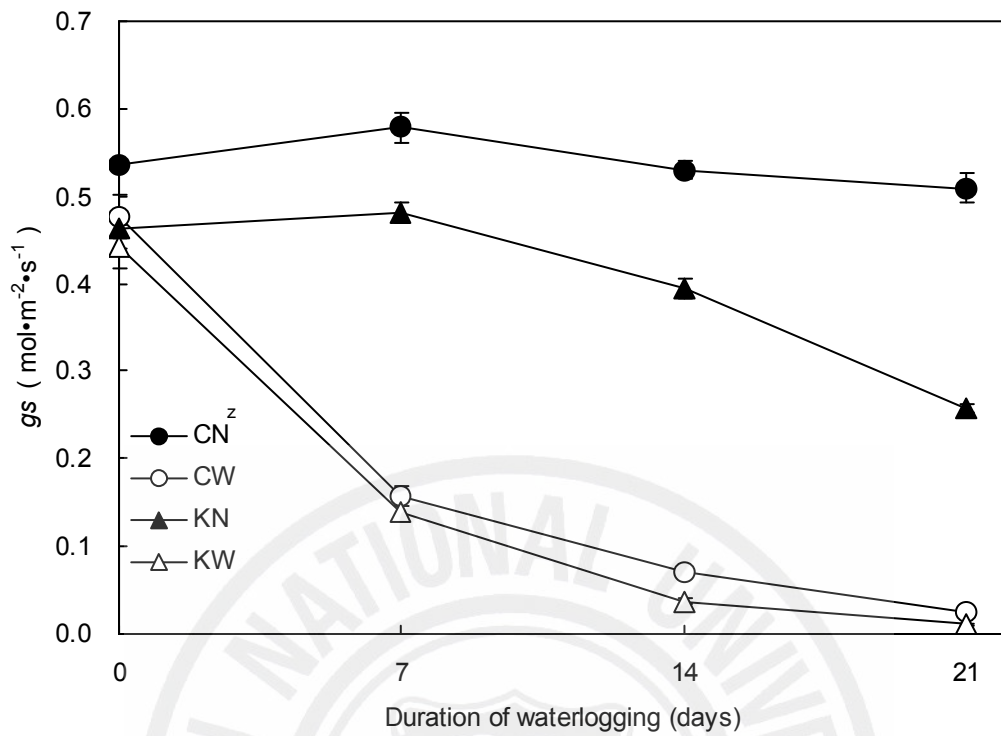


Fig. 1-1. Changes in conductance to H₂O (*gs*) of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves as affected by continuous waterlogging. Symbols represent means of three trees ± S.E. ^zCN, Non-waterlogging of 'Campbell Early'; CW, Waterlogging of 'Campbell Early'; KN, Non-waterlogging of 'Kyoho'; KW, Waterlogging of 'Kyoho'.

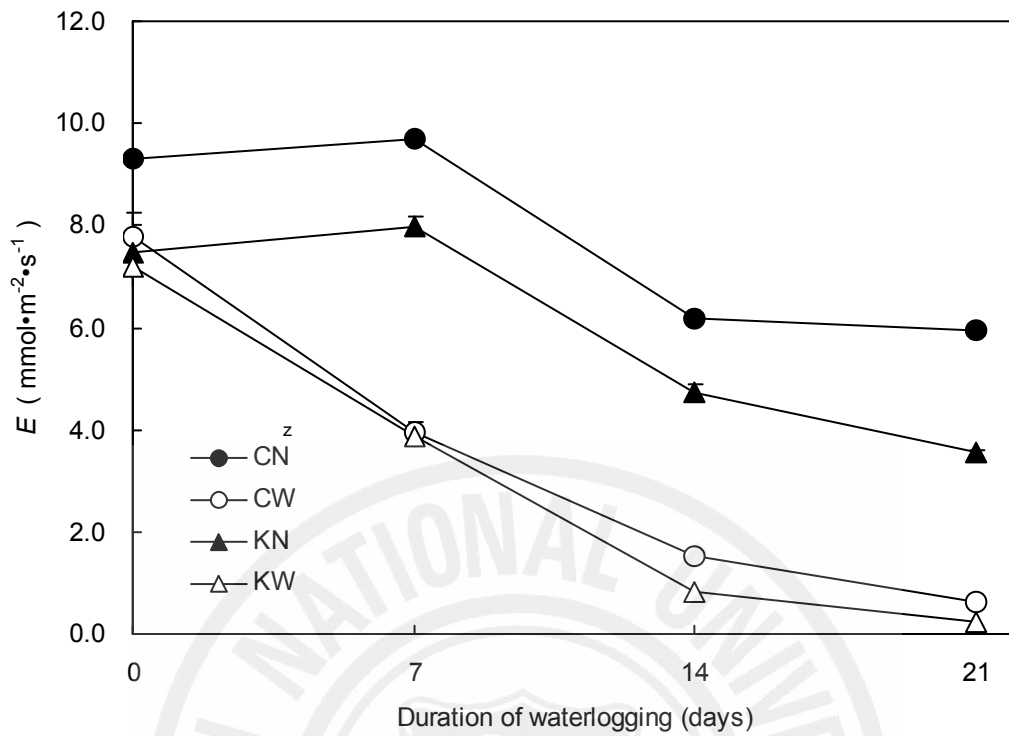


Fig. 1-2. Changes in transpiration rate (E) of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves as affected by continuous waterlogging. Symbols represent means of three trees \pm S.E. ^zSee Fig. 1-1.

결과는 침수 기간이 경과함에 따라 기공전도도가 떨어질 경우 기공폐쇄가 유도되며(Kozlowski, 1997; Pezeshki, 2001), 그로 인하여 증산작용이 감소되는 것으로 생각된다. Mielke 등(2003)도 *Genipa americana* L.에 대한 침수 시험에서 침수 기간이 경과함에 따라 증산율이 감소함을 보고한 바 있다.

침수처리 14일과 29일째에 포도 잎내의 엽수분포텐셜을 측정한 결과(Fig. 1-3) 두 품종 모두 침수구가 대조구에 비해 엽수분포텐셜이 낮았으며 침수 14일째보다 29일째가 더욱 낮아져 침수 기간이 길어짐에 따라 수분 스트레스를 강하게 받고 있음을 알 수 있었다. 품종 간에는 거봉이 캠벨얼리에 비하여 엽수분포텐셜은 높는데 반해 광합성 및 기공전도도 등이 더욱 낮은 수치를 나타내는 것으로 보아 거봉이 침수 스트레스를 심하게 받고 있는 것으로 판단되었다. Ro 등(1995)은 단순 침수 시 사과와 엽수분포텐셜은 초기에 약간 증가하다 24일째부터 감소하기 시작하여 30일 이후 -3.8MPa 정도의 낮은 값을 유지하였다고 하였으며, Olien(1989)는 여름철 토양이 물로 정체되었을 때 수체 내 엽수분함량과 엽수분포텐셜이 감소되는 현상을 관찰하였다고 보고하였다.

침수처리 29일째에 측정한 엽온은(Fig. 1-4) 침수구가 대조구에 비해 높았으며 거봉이 캠벨얼리 품종보다 더욱 높게 나타났다. 이는 침수에 의해 뿌리로부터 수분 흡수가 억제되고 잎에서는 기공전도도가 감소하며 기공의 폐쇄에 따라 증산율이 떨어져 증산작용에 의한 엽온 조절 기능이 교란된 바, 일사에 따른 광에너지의 방출이 원활하지 못하여 엽온이 상승한 것으로 생각된다.

엽온의 상승은 증산의 억제에 의하여 주로 나타나며 다른 한편으로는 침수에 따라 정상적인 광합성이 억제되어 잎내의 제2 광계의 광수확복합체(LHCII)의 광수확안테나가 단히게 되고 F_v/F_m 값이 감소하게 되며 제2 광계의 막 단백질이 변형됨으로서 광에너지에 대한 광화학적 형광소멸(qP)이 줄어들고 비광학적 형광소멸(qN)을 통한 에너지 방출이 증가하게 되기 때문으로 판단된다. 따라서 침수 기간이 길어지면 제2 광계의 막단백질 변형이 증폭됨으로서 외부로부터 들어오는 광에너지가 잎에서 효율적으로 방출이 안 되어 추가적인 엽온 상승이 나타났을 것으로 추정된다.

엽온을 기준으로 한 잎과 대기간의 확산압차(V_{pdL})를 측정하여 본 결과(Fig. 1-5), 침수 기간이 경과함에 따라 침수 7일째부터 침수구가 V_{pdL} 이 0.8kPa 정도

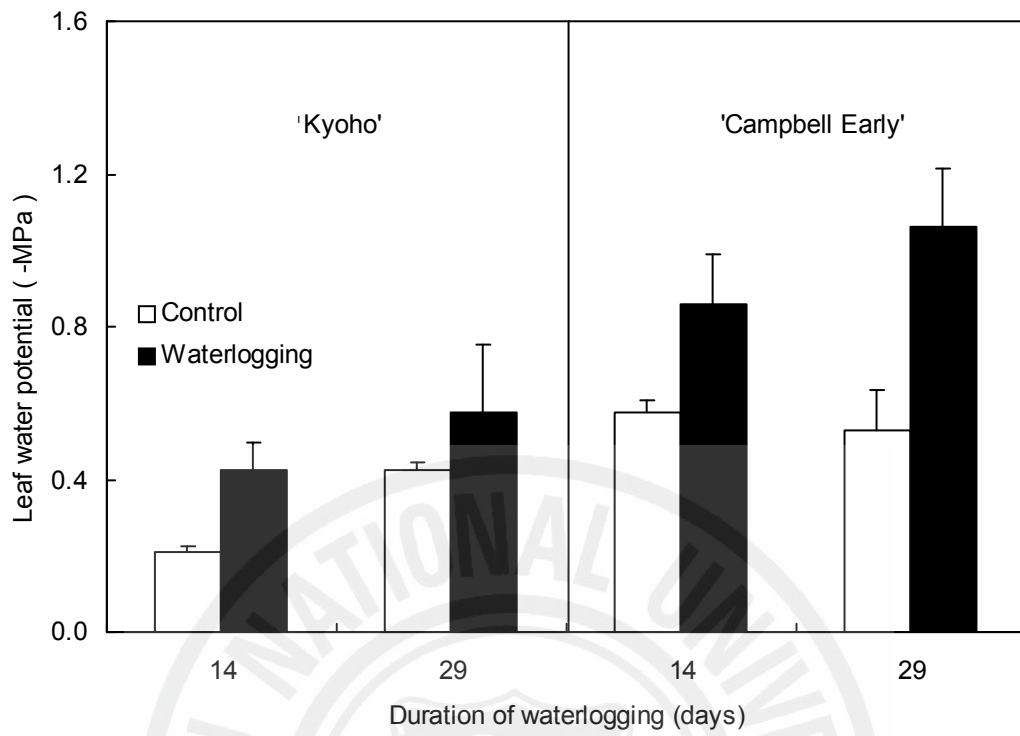


Fig. 1-3. Leaf water potential of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves as affected by continuous waterlogging.

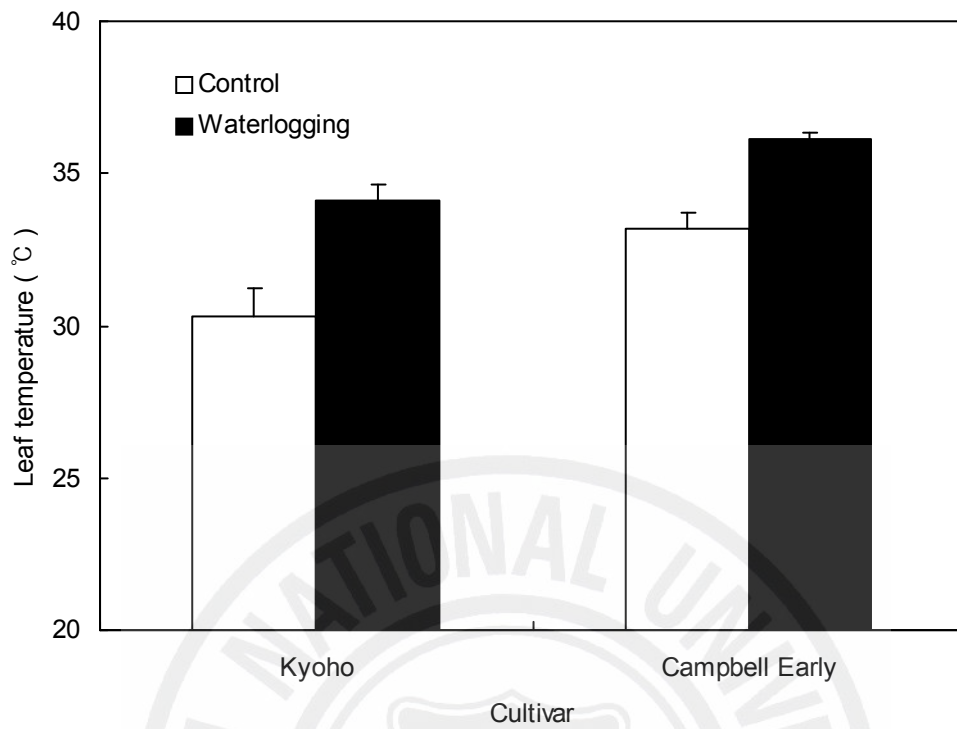


Fig. 1-4. Leaf temperature of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine as affected by continuous waterlogging for 29 days.

높게 유지되었으며, 두 품종 간에는 측정치에 큰 차이가 없었다. Mielke 등(2003)은 *Genipa americana* L.을 이용한 침수 시험에서 기공전도도, 순광합성량 등이 감소되었고, VpdL 값이 침수 상태에서 높아졌다고 하였으며, Naidoo 등(1997)은 망고(*Avicennia maritima*)를 대상으로 한 침수 실험에서 침수 처리구가 배수 처리구보다 VpdL이 다소 높은 경향을 나타냈다고 하여 본 실험 결과와 일치하는 경향을 보였다. 한편, Yu(2005)는 캠벨얼리를 이용한 시험에서 순광합성량과 기공전도도는 VpdL이 2.0kPa 이내에서 오전 11시까지 증가하였으나 그 이후부터는 점진적으로 감소한 반면 VpdL은 계속 증가하여 오후 1-2시 사이에는 2.5~3.1kPa로 높아졌고 광합성은 감소되었다고 하였다. 또한 Pathre 등(1998)은 높은 VpdL은 순광합성량을 감소시키는 주된 요인중의 한 부분이라고 하였으며 Yu(2005)는 포도 캠벨얼리에서 2.0kPa이상의 VpdL 증가는 광합성을 감소시켰다고 하였다. 이러한 결과를 살펴보면 침수에 따른 기공전도도와 엽온의 변화가 엽온을 기준으로 한 엽과 대기간의 확산압차(VpdL)에 영향을 미치는 것으로 판단된다.

세포내 CO₂ 농도(Ci)는 침수 기간이 길어짐에 따라 급격한 감소를 보였다(Fig. 1-6). 대조구에서는 캠벨얼리와 거봉 품종 간에 차이가 없었으나 침수 7일째부터는 캠벨얼리 품종이 거봉 품종보다 더욱 낮은 Ci 값을 나타내었는데 이는 기공이 폐쇄됨에 따라 외부에서 유입되는 이산화탄소가 줄어들고 내부의 이산화탄소를 활용하여 광합성을 하기 때문으로 생각되며 캠벨얼리 품종이 침수 상태에서 이산화탄소 소진이 거봉보다 원활히 이루어지기 때문으로 판단되었다. Mielke 등(2003)은 *Genipa americana* L.을 이용한 침수 실험에서 침수 기간 동안 Ci가 낮아진다고 하였고, Ashraf(2003)도 Blue panicgrass(*Panicum antidotale* Retz.)를 46일간 침수 처리한 시험에서 Ci가 낮게 나타났다고 보고하여 본 실험의 결과와 일치하였으며 이러한 감소의 원인으로는 기공전도도의 변화와 기공폐쇄 등의 영향으로 추정된다.

순광합성량(A_{CO2})은 침수 7일째 캠벨얼리에서는 초기의 70%, 거봉은 50%, 침수 21일째에 캠벨얼리는 초기의 20%, 거봉은 초기의 7%까지 떨어져 정상적인 광합성이 거의 불가능한 것으로 나타났다(Fig. 1-7). 두 품종 중 침수 시 순광합성량은 거봉 품종이 캠벨얼리 품종에 비해 더 빨리 떨어져 침수에 대한 내성이

약한 것으로 보였으며, 이러한 결과는 Jang(2005)의 연구 결과에서도 확인되고 있다. 침수 시에는 기공의 폐쇄와 더불어 대부분의 식물에서 광합성이 감소되는 것으로 널리 알려져 있다(Ahmed 등, 2002; Close와 Davidson, 2003; Davies와 Flore, 1986a; Larson 등, 1989; Mielke 등, 2003; Ploetz와 Schaffer, 1987; Ploetz 등, 1989; Smith와 Ager, 1988; Schaffer와 Ploetz, 1987).

침수 28일째에 캠벨얼리 품종을 대상으로 기부엽에서 정단엽까지 15개의 엽에 대해 침수구와 대조구에서 순차적으로 광합성을 측정된 결과(Fig. 1-8), 대조구의 경우에는 중간 부위의 잎으로 볼 수 있는 기부에서 5-10엽 사이의 성엽이 광합성량이 가장 활발하고 안정적인 값을 나타내어 Jang(2005)의 보고와 일치하였는데 침수구에서는 엽위 간에 큰 차이가 없이 전체적으로 광합성량이 매우 낮았으며 침수가 장기화되면 순광합성량이 엽위 간에 큰 차이를 나타내지 않는다는 사실을 알 수 있었다.



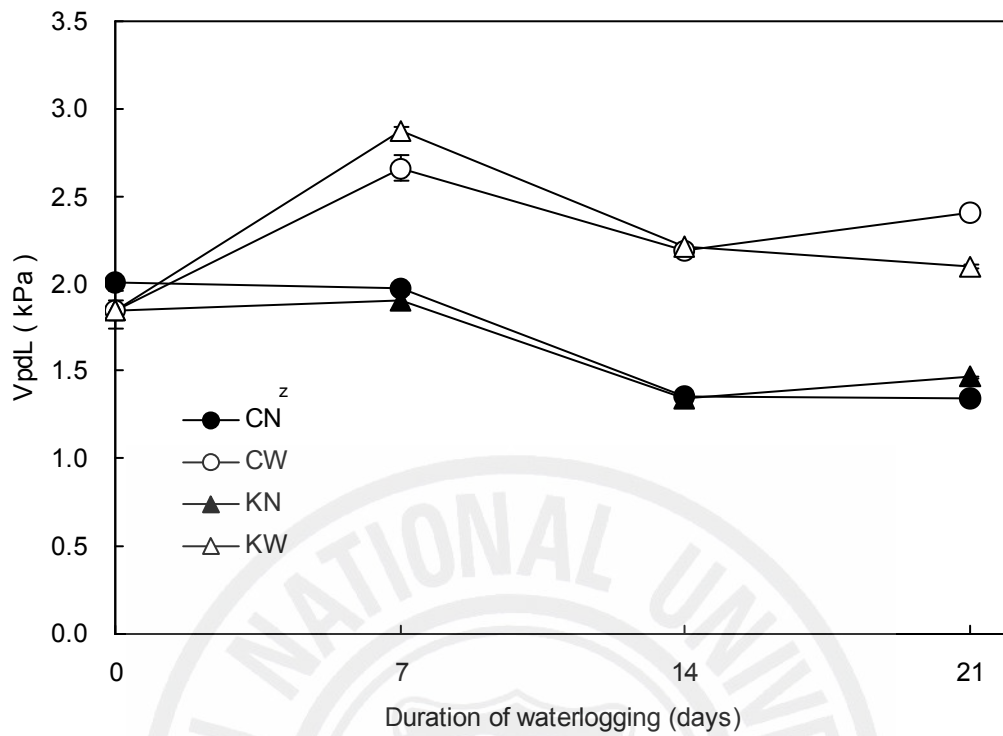


Fig. 1-5. Changes in leaf-to-air water vapor pressure deficit on T_{leaf} (VpdL) of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves as affected by continuous waterlogging. Symbols represent means of three trees \pm S.E. ^zSee Fig. 1-1.

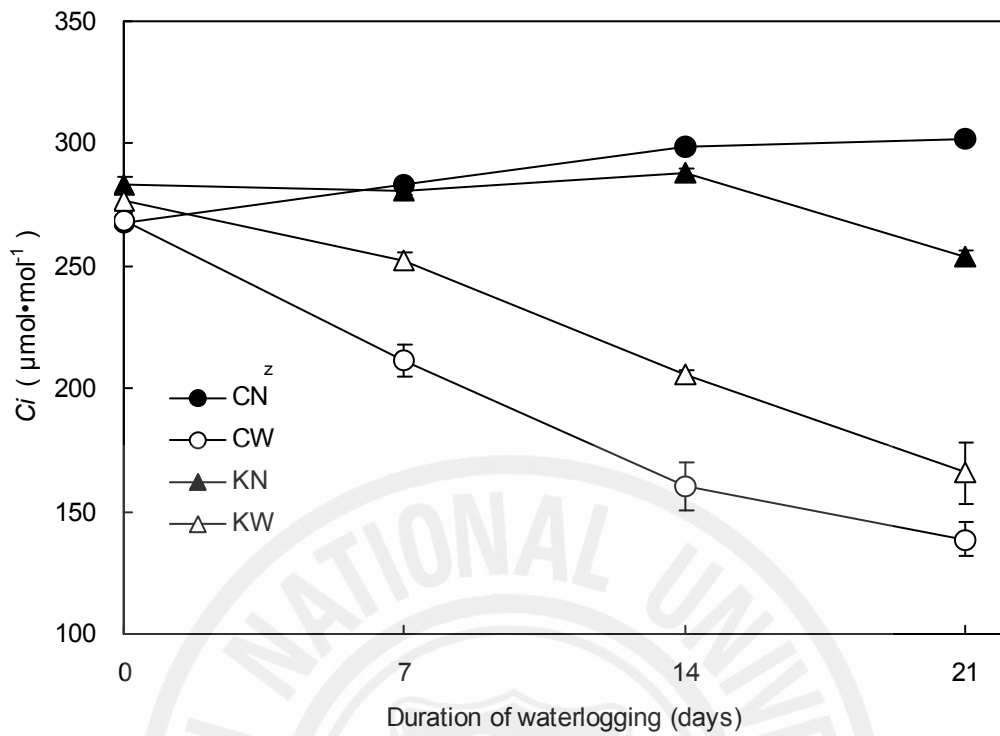


Fig. 1-6. Changes in intercellular CO_2 concentration (C_i) of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves as affected by continuous waterlogging. Symbols represent means of three trees \pm S.E. ^zSee Fig. 1-1.

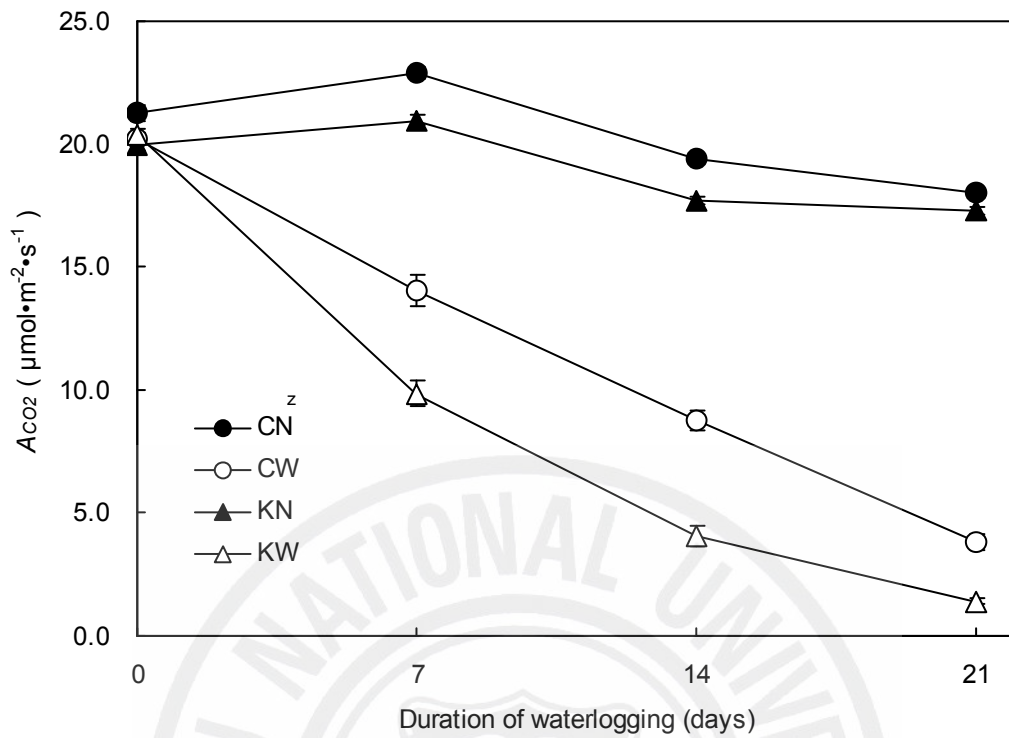


Fig. 1-7. Changes in net CO₂ assimilation rate (A_{CO_2}) of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves as affected by continuous waterlogging. Symbols represent means of three trees \pm S.E. ^zSee Fig. 1-1.

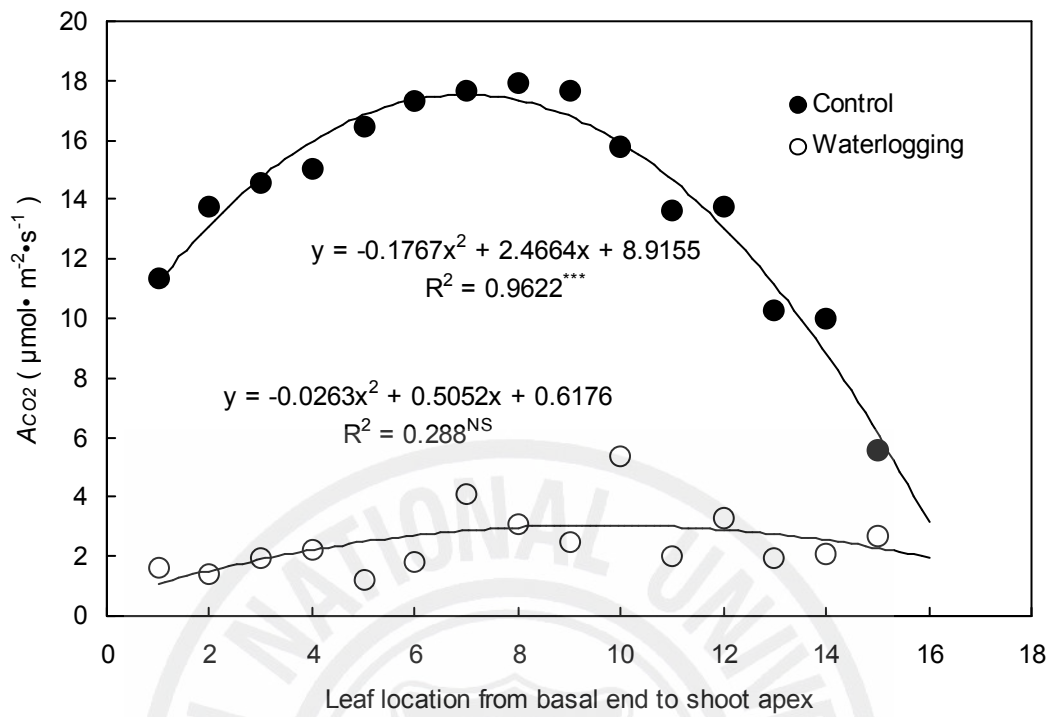


Fig. 1-8. Net CO₂ assimilation rate (A_{CO_2}) in relation to leaf location from basal end to shoot apex in two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaves as affected by waterlogging for 28 days.

포도 캠벨얼리 품종에 대한 광포화곡선을 침수 기간을 달리하여 작성해 본 결과(Fig. 1-9), 침수 7일째의 대조구에서는 광포화점이 나타나지 않았으나 침수구에서는 PPF $800\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 에서 광포화가 일어나는 것을 볼 수 있었으며 침수 14일째부터는 침수구에서 정상적인 광포화곡선 작성이 힘들었고 20일째에는 작성이 거의 불가능하여 침수가 광포화점의 하락에 크게 영향을 미치고 있음을 알 수 있었다.

엽록소 형광반응을 측정한 결과(Table 1-6), 제2 광계의 양자수율(yield)과 전자전달율(ETR)은 침수 기간이 지속됨에 따라 대조구와 침수구 간의 차이가 뚜렷해졌으며, 침수 24일째에 거봉 품종의 경우 침수구의 양자수율이 대조구에 비해 1/7로 감소하였고 전자 전달율은 1/3.5로 감소하였으나 캠벨얼리 품종은 침수구의 양자수율이 대조구에 비해 1/1.9로 감소하고, 전자 전달율은 1/3로 감소하였다. 침수 시 전자전달율의 감소는 여러 식물들에서 보고되고 있으며(Smethurst 등 2005), 아울러 침수구의 F_m 값도 크게 감소됨을 알 수 있었는데 이를 통하여 침수로 인해 포도 잎내의 제2 광계로 전달되는 광화학 반응 체계에 문제가 발생되고 있음을 알 수 있었다.

캠벨얼리 품종에서의 F_v/F_m 은(Fig. 1-10), 침수처리 14일째까지는 처리 간 뚜렷한 차이를 나타내지는 않았으나 침수 21일째부터 침수구에서 F_v/F_m 값이 떨어지기 시작하였다. 이상의 결과를 통하여, 일정 기간이상의 침수가 발생되면 잎내의 제2 광계의 광수확복합체가 본격적으로 피해를 받아 광수확 안테나들이 외부의 광을 받아들이지 못하고 잎내의 광화학반응계에 문제가 발생되지만 침수에 대한 광합성 반응과 비교하였을 때 잎의 F_v/F_m 반응이 다소 느리게 나타남을 알 수 있었다. Smethurst 등(2005)은 녹두(*Medicago sativa*, L)를 이용한 실험에서 침수에 의해 F_v/F_m 이 감소되었다고 하였으며, Close와 Davidson(2003)도 침수에 의해 잎내의 F_v/F_m , ETR, qP 가 감소되었다고 보고하여 본 실험의 결과와 일치하였다.

침수 시 잎내 F_v/F_m 의 감소 원인으로는 침수에 의해 뿌리에서 수분 흡수가 불량하게 됨에 따라 잎에서는 기공전도도가 감소하게 되어 기공이 폐쇄되며 그에 따라 엽온이 상승하게 되어 잎내의 광화학반응계에 있는 D1, D2 단백질이 파괴되어 잎에서는 비광화학적 형광소멸로 방출되는 에너지량이 많아지고 광수확

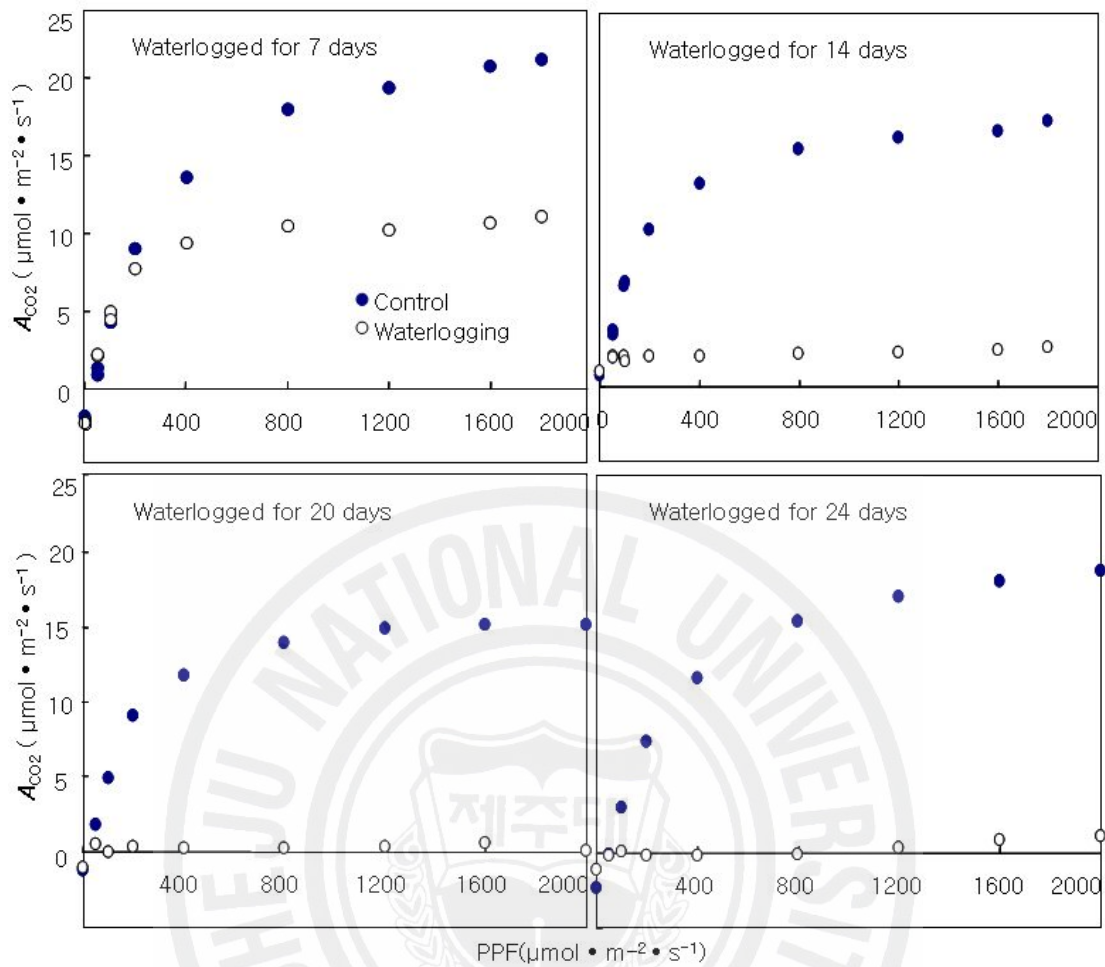


Fig. 1-9. Light curve in net CO₂ assimilation rate (A_{CO_2}) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaves under waterlogged and non-waterlogged conditions.

Table 1-6. Effect of continuous waterlogging on the Fo, Fm, yield, and ETR of chlorophyll fluorescence in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine leaves.

Duration of waterlogging (days)	Cultivar	Treatment	Fo	Fm	yield	ETR
7	Campbell Early	Control	0.36	0.72	0.48	73.9
		Waterlogging	0.33	0.51	0.34	49.9
	<i>t</i> -test	*	***	***	*	
	Kyoho	Control	0.35	0.75	0.52	75.3
		Waterlogging	0.32	0.48	0.31	53.4
	<i>t</i> -test	*	**	**	NS	
14	Campbell Early	Control	0.37	0.97	0.62	56.0
		Waterlogging	0.34	0.60	0.40	51.9
	<i>t</i> -test	NS	***	***	NS	
	Kyoho	Control	0.35	1.11	0.69	35.8
		Waterlogging	0.35	0.52	0.31	28.1
	<i>t</i> -test	NS	***	***	*	
24	Campbell Early	Control	0.35	0.82	0.57	61.9
		Waterlogging	0.33	0.50	0.30	19.9
	<i>t</i> -test	NS	***	***	*	
	Kyoho	Control	0.33	0.65	0.48	49.8
		Waterlogging	0.34	0.37	0.07	14.3
	<i>t</i> -test	NS	***	***	**	
30	Campbell Early	Control	0.31	0.61	0.48	56.6
		Waterlogging	0.31	0.34	0.07	10.4
	<i>t</i> -test	NS	***	***	**	
	Kyoho	Control	0.34	0.74	0.52	49.0
		Waterlogging	0.29	0.29	0.05	7.5
	<i>t</i> -test	*	***	***	***	

NS,*,**,** Not significant or significant at $P = 0.05, 0.01, \text{ or } 0.001$, respectively.

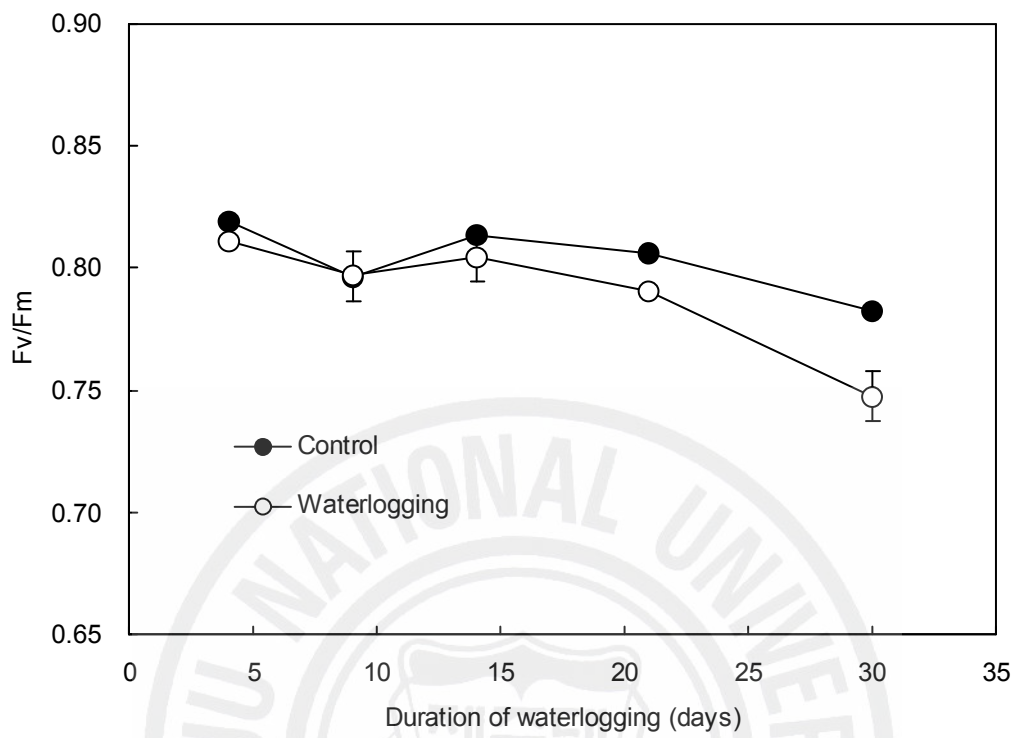


Fig. 1-10. Changes in Fv/Fm of chlorophyll fluorescence in two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by continuous waterlogging.

복합체가 외부의 광을 제대로 수용하지 못하는 상태가 되어 Fv/Fm값이 감소하게 되는 것으로 생각된다.

광합성량에 영향을 주는 엽록소 함량 변화를 알아보기 위하여 SPAD를 조사한 결과(Fig. 1-11), 두 품종 모두 엽령이 많을수록 엽록소 함량이 높아졌으며, 거봉 보다는 캠벨얼리 품종에서 침수에 따른 엽록소 함량의 저하가 두드러지게 나타났다. Ashraf(2003)도 Blue panicgrass(*Panicum antidotale* Retz.)를 46일간 침수 시켰을 때 Chlorophyll a, b의 함량이 낮아지고 Chlorophyll a/b의 비율이 다소 높아졌다고 하였으며, Jang(2005)은 포도에서 침수 기간이 경과함에 따라 캠벨얼리 품종에서 엽록소 함량을 나타내는 SPAD 값이 낮아졌다고 보고하였다.



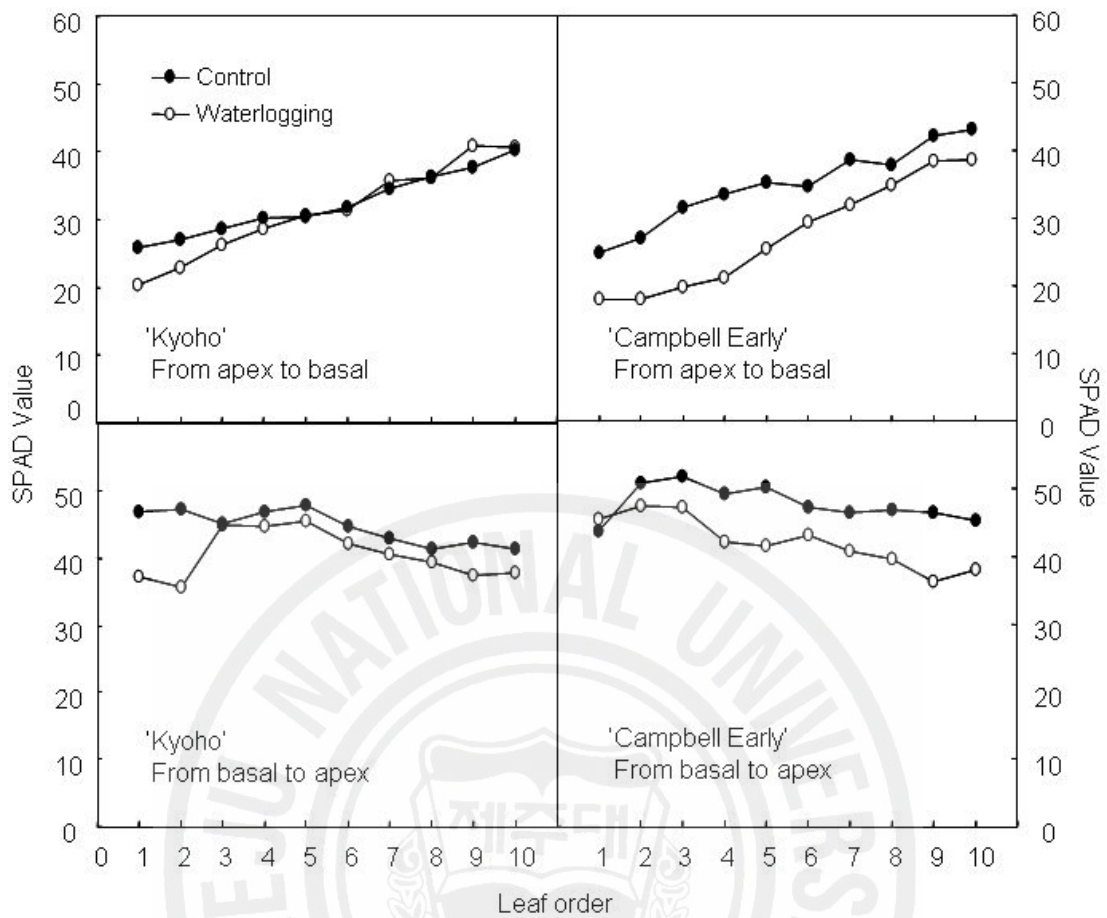


Fig. 1-11. SPAD value in relation to leaf age (order on the shoot) in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine as affected by waterlogging for 18 days.

1.3. 생육 특성

캠벨얼리는 침수구가 대조구에 비해 지상부와 뿌리의 생체중과 건물중이 크게 감소하였으며, 거봉의 경우에는 뿌리의 생체중, 지상부의 건물중이 크게 감소하였고 잎의 건물중은 두 품종 모두 침수와 대조 처리간에 차이가 없었다(Table 1-7). Mielke 등(2003)은 *Genipa americana* L.을 대상으로 한 실험에서 침수 21일째부터 침수구가 대조구에 비해 뿌리의 생물중(biomass)과 전체 엽면적 및 초장이 감소하였으며, 잎의 생물중(biomass)과 엽수는 침수 43일째부터 크게 감소하였다고 보고하였는데, 침수는 일반적으로 식물의 지상부와 뿌리의 생장 감소(De Witt, 1978; Kozłowski, 1982)를 가져오며 엽면적과 엽수의 감소, 낙엽의 증가(Kozłowski, 1984) 등을 유발하여 생육이 나빠지게 된다.

신초장, 엽수, 신초직경 등의 수체 생장은 침수에 의하여 억제되었다(Table 1-8). 캠벨얼리 침수구의 신초장은 대조구의 252cm에 비해 103cm로 59% 감소하였고, 엽수는 대조구의 29매에 비해 17매로 41% 줄어들었으며, 신초 직경은 대조구의 8.4mm에 비해 6.3mm로 25% 감소하였다. 또한 거봉 침수구의 신초장은 대조구에 비해 71%, 엽수는 60%, 신초 직경은 37% 감소하였다. 이러한 생장량 감소에 대하여 Anderson과 Pezeshki(1999)는 3종의 수목을 이용한 침수시험에서 침수 감수성인 수종은 간헐적인 침수에 의해서도 초장, 직경, 뿌리와 엽, 전체 건물중, 엽면적, 신엽이 감소된다고 하였으며, Domingo 등(2002)도 살구나무(*Prunus armeniaca* L. cv. Bulida)를 이용한 침수 시험에서 침수 기간이 길어짐에 따라 수체의 생물중(biomass)과 줄기 직경 등이 감소되었다고 보고한 바 있다.

침수처리 35일째 관찰한 캠벨얼리와 거봉의 뿌리는 검게 변색되었고 뿌리 밀도도 매우 감소하였으며 많은 뿌리들이 고사되어 있었다(Fig. 1-12). 이러한 현상은 침수에 의한 토양 내 용존산소의 부족과 혐기적 상태에서 부패 미생물들의 작용이 왕성하여 잠재적 독성 물질(Wang 등, 1967; Hook 등, 1971)들이 침수된 토양에 축적되어 피해를 끼친 때문으로 판단되며, 침수 상태에서 지상부의 광합성 감소에 따른 광합성 전류물질의 부족도 지하부 생장 억제에 관여했을 것으로 추정된다.

Table 1-7. Effect of continuous waterlogging for 35 days on the growth of two-year-old grapevine.

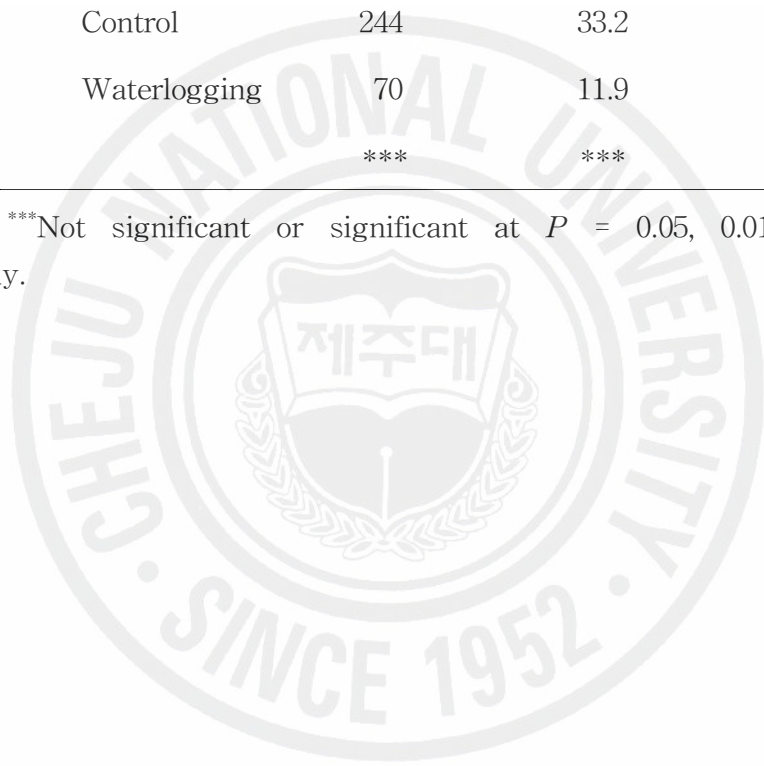
Treatment	Shoot fw.	Shoot dw.	Root fw.	Root dw.	Leaf dw. (g/leaf)
	(g/plant)				
'Campbell Early'					
Control	464	147.3	465	117.8	1.0
Waterlogging	176	55.8	124	42.4	0.7
t-test	***	**	**	**	NS
'Kyoho'					
Control	400	125.0	323	64.3	1.2
Waterlogging	78	35.3	176	54.9	1.2
t-test	NS	***	*	NS	NS

NS,*,**, *** Not significant or significant at $P = 0.05, 0.01, \text{ or } 0.001$, respectively.

Table 1-8. Effect of continuous waterlogging for 35 days on the shoot length, number of leaves and stem diameter of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.

Cultivar	Treatment	Shoot length (cm)	No. of leaves (leaf/shoot)	Stem diameter (mm)
Campbell Early	Control	252	29.3	8.4
	Waterlogging	103	16.7	6.3
t-test		**	**	*
Kyoho	Control	244	33.2	9.5
	Waterlogging	70	11.9	5.8
t-test		***	***	***

NS, *, **, *** Not significant or significant at $P = 0.05$, 0.01 , or 0.001 , respectively.





Control

Waterlogged

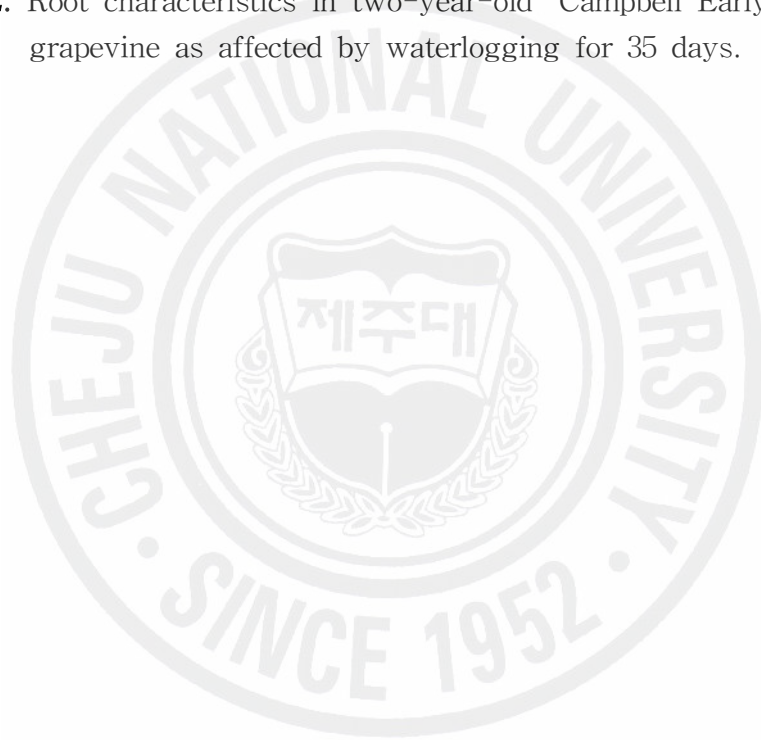
Control

Waterlogged

'Campbell Early'

'Kyoho'

Fig. 1-12. Root characteristics in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine as affected by waterlogging for 35 days.



과실특성에 대한 조사결과(Table 1-9), 캠벨얼리는 수확일까지 35일 동안 지속적인 침수 처리에도 불구하고 당·산도 및 과립중이 처리간 차이가 없었다. 그러나 거봉 품종의 경우에는 침수구에서 과립중이 감소하였으며 산함량은 낮은 반면 당도는 높게 나타났는데 그 원인으로서는 침수 스트레스에 의해 거봉 품종의 과립이 조기 착색되면서 성숙이 촉진되었기 때문으로 판단되었다. 과실의 착색은 거봉과 캠벨얼리 두 품종 모두 침수구가 Hunter 값 중 L, b값이 대조구에 비해 낮았고, a 값은 높게 나타났으며(Table 1-10), 두 품종 모두 대조구에 비해 침수구가 착색이 많이 진행되어 있었다(Fig. 1-13).

침수 처리에 따른 이러한 과실 조기착색 현상은 침수처리 후 식물체내에서 현저하게 증가하는 에틸렌 생성(Bradford와 Yang, 1981; Kawase, 1981; Reid와 Bradford, 1984)과 밀접한 관련이 있는 것으로 판단된다. Bradford와 Yang(1980)은 토마토를 침수시켰을 경우 뿌리에서 ACC의 농도가 증가되며 이어 지상부에서 에틸렌 가스 발생량이 높아짐을 보고한 바 있고 뿌리로부터 생성된 에틸렌 전구물질인 ACC가 줄기를 타고 지상부로 이동 후, 잎에서 산소와 반응하여 에틸렌 가스를 발생하게 된다. 따라서 침수 처리를 받은 포도에서도 과실의 에틸렌 발생이 증가하여 미성숙 상태에서 착색이 촉진된 것으로 보인다.

Table 1-9. Effect of continuous waterlogging for 35 days on the characteristics of fruit of two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.

Treatment	Soluble solid contents(°Brix)	Titratable acid (%)	Berry weight (g/berry)
'Campbell Early'			
Control	10.7	1.5	3.5
Waterlogging	10.4	1.5	3.2
t-test	NS	NS	NS
'Kyoho'			
Control	6.4	3.3	6.3
Waterlogging	11.6	1.7	3.4
t-test	***	**	*

NS,*,**, *** Not significant or significant at $P = 0.05$, 0.01 , or 0.001 , respectively.

Table 1-10. Effect of continuous waterlogging for 29 days on the fruit chromaticity in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine.

Cultivar	Treatment	Hunter color value ^z		
		L	a	b
Campbell	Control	51.6	-9.7	20.1
Early	Waterlogging	35.7	6.5	2.8
t-test		***	***	***
Kyoho	Control	53.7	-10.5	20.3
	Waterlogging	36.0	5.2	-2.3
t-test		***	***	***

^zL, 0 (dark)~100 (light); a, -60 (green) ~+60 (red); b, -60 (blue)~+60 (yellow).

NS *, **, ***Not significant or significant at $P = 0.05, 0.01, \text{ or } 0.001$, respectively.



Waterlogged

Control

Waterlogged

Control

'Campbell Early'

'Kyoho'

Fig. 1-13. Fruit characteristics in two-year-old 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine as affected by waterlogging for 35 days.

2. 침수 기간과 배수 처리가 포도나무의 생육에 미치는 영향

2.1. 생육 반응

침수 기간에 따른 포도 캠벨얼리 품종의 신초 생육량을 조사한 결과(Fig 2-1) 신초장은 1일 침수구가 444cm로, 대조구의 377cm에 비해 오히려 생육이 좋았는데 1일 침수 처리는 관수를 해준 것과 같은 효과를 나타내었던 것으로 생각된다. 반면에 3일 이상 침수 처리시에는 대조구에 비하여 신초장이 유의하게 감소되었으며 침수 기간이 길어짐에 따라 더욱 감소하는 경향을 나타냈으나 3~31일 범위의 침수 기간 사이에는 통계적인 유의성은 인정되지 않았다. 침수에 대한 내성은 식물에 따라 차이가 있는데(Anderson과 Pezeshki, 1999; Shanklin과 Kozlowski, 1985) 포도나무는 침수에 대해 보통 정도의 내성을 갖고 있으며(Rowe와 Beardsell 1973; Crane와 Davies 1989; West와 Taylor, 1984) 과수 중에서는 침수 내성이 강한 작물로 분류되고 있다(Lee와 Lee, 1989).

침수 기간별 신초당 엽수는(Fig. 2-2) 대조구와 1일 침수구는 각각 35매, 36매로 처리 간에 통계적인 차이가 없었다. 침수 기간이 길어짐에 따라 엽수는 감소하여 3주 침수구의 엽수는 29매로 대조구에 비해 17% 줄어들었다. 침수 시 수체의 보편적인 반응 중의 하나가 엽수의 감소이며(Kozlowski, 1984) 작물의 생육에 대한 피해 정도는 침수 기간에 따라 달라진다는 보고(Kozlowski, 1982)와 일치하였다. 포도 엽면적은 침수 기간이 길어짐에 따라 다소 줄어드는 경향을 나타냈으나 유의성은 없었다(Table 2-1).

지상부와 뿌리의 생체중(Fig. 2-3)은 1~3일 침수구에서는 대조구와 차이가 없었으나, 1주 침수구부터 생체중이 유의하게 가벼워졌다. 침수 기간별 지상부와 지하부의 생체중을 비교한 결과, 대조구에서는 뿌리의 생체중이 지상부의 생체중보다 높은 반면, 침수 처리구들에서는 3일 침수를 제외하고는 침수 기간이 길어짐에 따라 뿌리의 생체중이 지상부 생체중보다 가벼워 T/R 율은 침수 기간이 길어짐에 따라 점진적으로 증가하였다. 건물중은 지상부가 뿌리에 비해 전체적으로 무겁게 나타났는데 이는 지하부와 지상부의 생장주기와의 관련이 있는 것으로

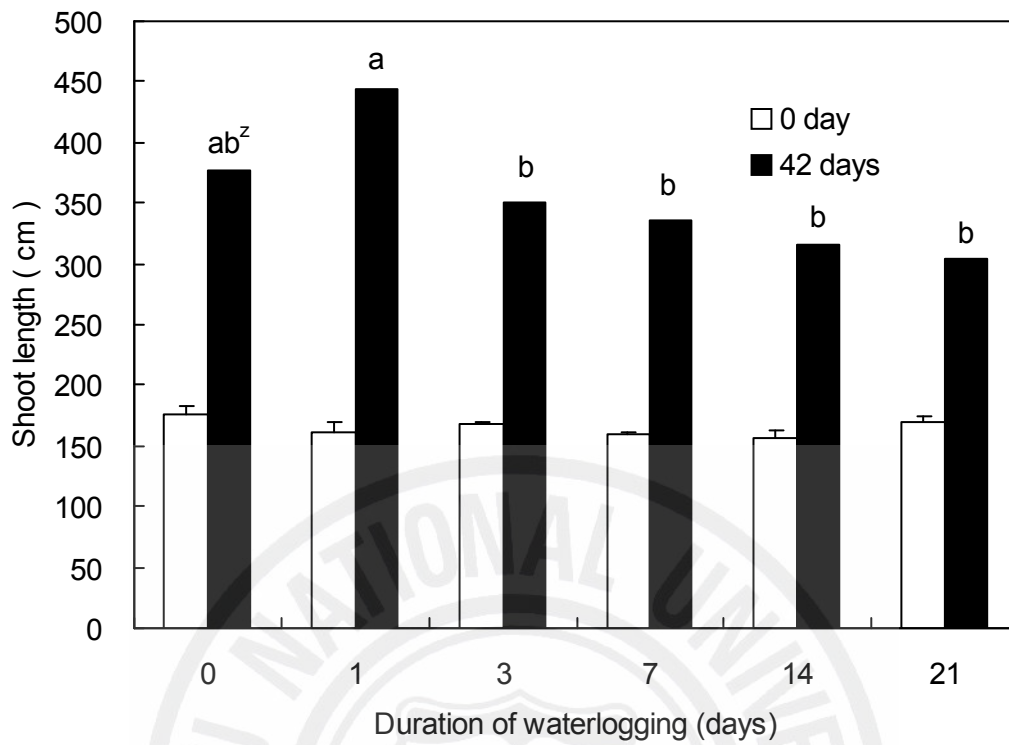


Fig. 2-1. Effect of the duration of waterlogging on the shoot length observed 42 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ^zMean separation by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

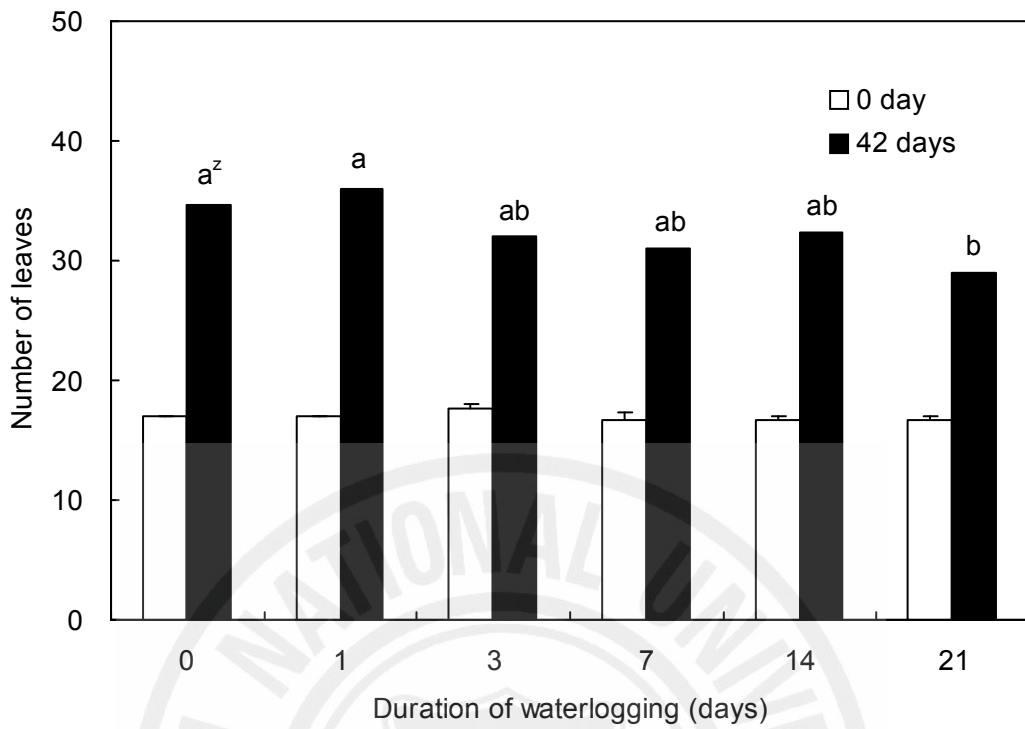


Fig. 2-2. Effect of the duration of waterlogging on the number of leaves observed 42 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ^zMean separation by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

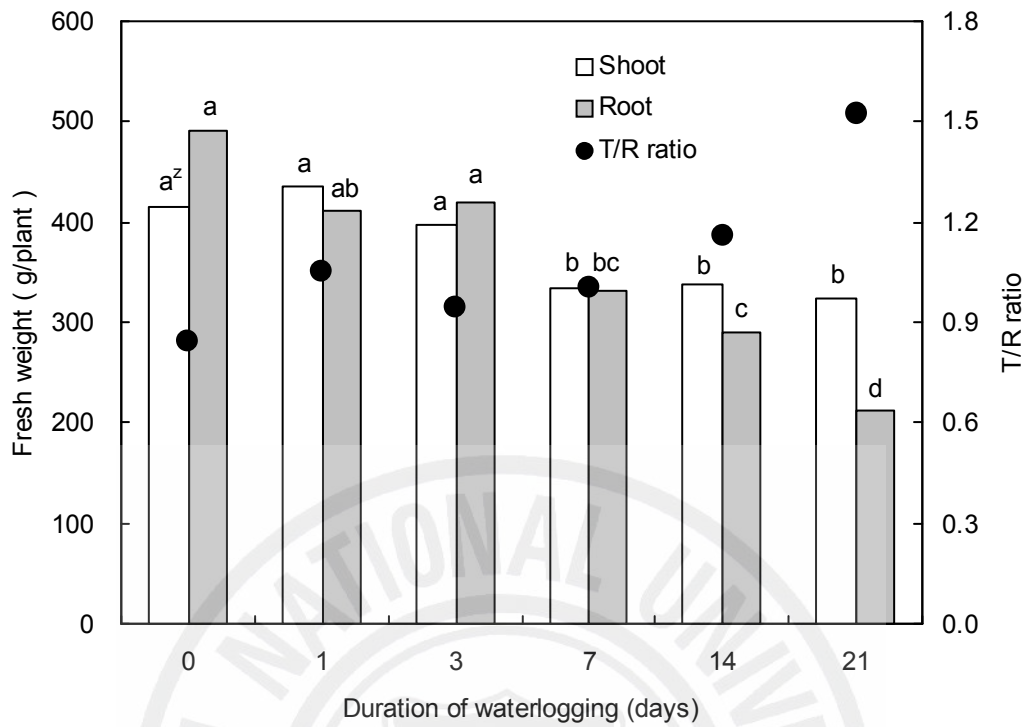


Fig. 2-3. Effect of the duration of waterlogging on the shoot and root fresh weight and T/R ratio observed 42 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ^zMean separation within items by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

로 생각된다. 지상부 건물중은 대조구와 1일 침수구가 높았으나 침수 기간이 길어짐에 따라 감소하는 경향이었고 뿌리의 건물중도 3일 침수까지는 차이가 없었으나 침수 기간이 1주일이 지나면서 유의하게 감소하였고 건물중에 대한 T/R율도 생체중에서와 같은 경향으로 침수 기간이 길어짐에 따라 증가하였다(Fig. 2-4). 이러한 결과는 침수가 뿌리의 감소를 조장하여 지상부보다 뿌리의 생육이 일반적으로 더욱 위축되며 T/R 율이 증가하게 되어 한발 저항성이 감소된다는 Kozlowski(1997)의 보고와 일치하였다. 이상의 결과를 요약해보면 포도 캠벨얼리 품종에서 1~3일 침수는 수체에 크게 영향을 미치지 않았으나 침수 1주일이 경과됨에 따라 수체에 본격적인 침수 피해가 나타나는 것을 알 수 있었으며 이러한 결과는 광합성 및 관련 변수들의 측정에서도 일관성 있게 볼 수 있었다.

뿌리활력(Fig 2-5)은, 뿌리 생체중 및 건물중이 많았던 대조구에서 가장 낮았고 침수 기간 1일부터 2주까지는 처리 간에 차이가 없었으나, 뿌리의 생체중 및 건물중이 가장 낮았던 3주 침수구가 뿌리활력이 가장 높게 나타났다. 이러한 결과는 조사 시점이 3주간의 침수 후 배수하여 3주간 대조구와 동일하게 정상적인 토양 관리를 한 후에 측정하였기 때문에 침수 스트레스에 의해 감소되었던 뿌리활력이 새뿌리의 발생과 더불어 증가했기 때문으로 판단된다. 또한 남아있던 뿌리들은 지상부의 생육을 지탱하기 위해 뿌리의 생체중 및 건물중은 적지만 뿌리활력이 높았기 때문으로 생각된다. Ro 등(1995)은 사과 ‘쓰가루’ 품종을 이용한 침수시험에서 계속 침수한 처리구는 뿌리활력이 가장 낮았고, 용존산소를 높게 유지한 유수교환 침수구에서 뿌리활력이 높았다고 하였으며 무처리구는 실험 중 일정 시기동안 뿌리활력이 감소하였는데 이는 일시적인 수분스트레스와 용존산소의 부족일 가능성이 있다고 보고하였다. Malik 등(2002)은 밀에서 3~7일 정도의 짧은 기간의 침수가 근권의 뿌리 정단부를 고사시켰으며 측근의 형성도 정지되고 장기간 생육에 영향을 미쳤다고 보고하고 있는데 본 실험의 결과 포도의 경우도 침수에 의하여 수체의 생육량과 성장량 감소 등의 영향을 받는 것을 알 수 있었다.

침수 기간에 따른 캠벨얼리 과실의 당함량 변화는 3일 침수까지는 처리간에 통계적인 유의차가 없었으나 침수 기간이 1주, 2주 경과함에 따라 당함량이 증가하여 3주 처리구는 12.7 °brix로 처리구들 간에서 가장 높았다(Table 2-1). 이러

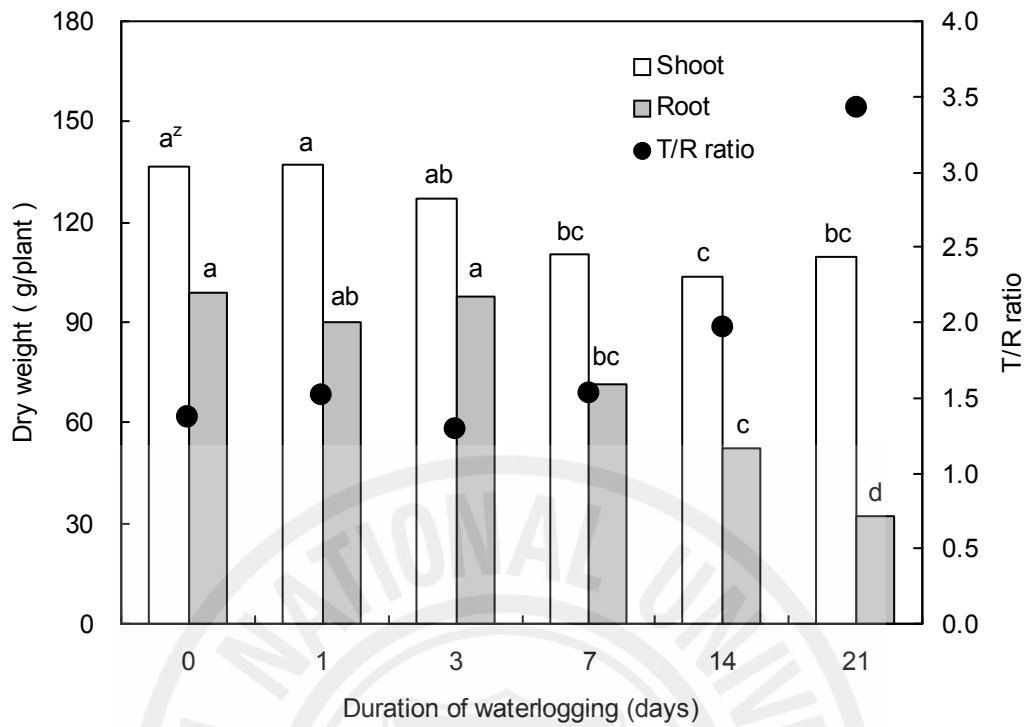


Fig. 2-4. Effect of the duration of waterlogging on the shoot and root dry weight and T/R ratio observed 42 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ^zMean separation within items by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

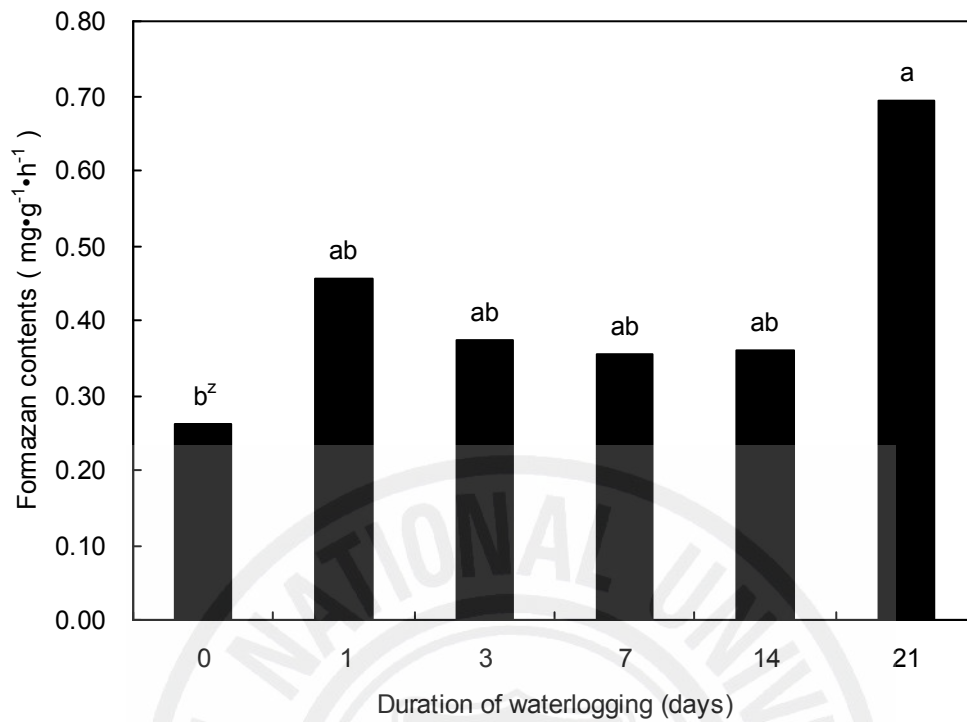


Fig. 2-5. Effect of the duration of waterlogging on the root activity observed 42 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ^zMean separation within items by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

한 결과는 침수에 의해 당함량이 감소하였다는 결과(Abbott와 Gough 1987a, 1987b; Jang, 2005)와는 상반되는 결과라고 볼 수 있는데 앞선 실험에서는 수확 일까지 지속적인 침수 상태로 관리했을 때는 포도 과실의 당함량이 다소 떨어지는 경향을 나타냈지만, 본 시험에서는 3주간 침수 후 3주간 정상 관리를 한 처리구에서 가장 당함량이 높았는데 그 원인으로서는 침수 스트레스에 의해 에틸렌 발생량이 증가함에 따라 성숙이 촉진된 상태에서 일정 기간의 배수 처리에 의해 과실 내에 집적되었던 탄수화물이 당으로 일찍 전환된 데 따른 것으로 판단된다. 산함량도 침수 기간이 길수록 낮은 경향을 나타냈으나 처리 간에 통계적인 차이는 없었다. 과실의 착색도는 3일 침수구까지는 착색이 늦었으나 1주 침수 처리구부터 착색이 빨라지기 시작하여 침수 기간이 길어질수록 촉진되는 경향을 나타내었다.

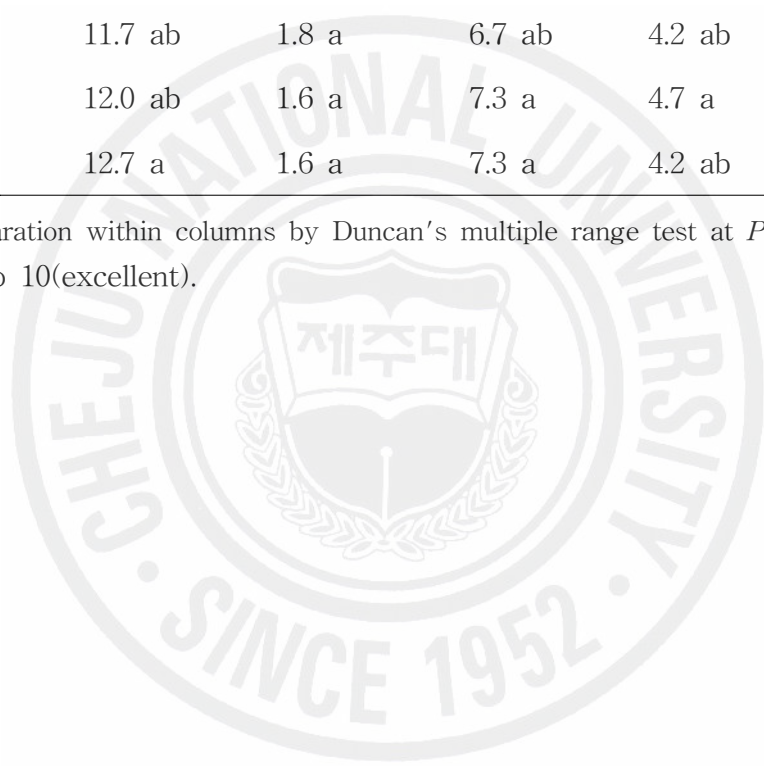
이러한 현상은 침수에 따라 뿌리에서 에틸렌의 전구 물질인 ACC의 생성이 촉진되며 줄기를 통해 이동하여 지상부의 잎에서 대기중의 산소와 만나 에틸렌의 형태로 방출된 데 따른 것으로 판단되며, 그 결과 과실의 착색 및 성숙이 촉진되고 물속에 잠긴 줄기 부분에서 부정근 발달이 촉진되는 것으로 알려져 있다(Bradford와 Yang, 1981; Kawase, 1981; Reid와 Bradford, 1984). 한편, 침수 스트레스가 착색과 성숙을 촉진시키는 점은 있으나 재배적으로는 미성숙한 과실들이 조기 성숙하는 일시적 현상에 불과하므로 침수 처리가 궁극적으로 당도를 높이고 산도를 낮춘다고는 볼 수 없을 것으로 판단되었다(Fig. 2-6).

Table 2-1. Effect of the duration of waterlogging on the fruit characters and leaf area observed 42 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.

Duration of waterlogging (days)	Soluble solid contents (°Brix)	Titratable acid(%)	Color index ^y	Berry weight (g/berry)	Leaf area (cm ² /leaf)
0	10.5 b ^z	2.2 a	5.7 ab	3.7 b	348 a
1	10.3 b	2.0 a	4.7 b	4.5 a	345 a
3	10.7 b	1.9 a	5.7 ab	4.1 ab	346 a
7	11.7 ab	1.8 a	6.7 ab	4.2 ab	319 a
17	12.0 ab	1.6 a	7.3 a	4.7 a	326 a
21	12.7 a	1.6 a	7.3 a	4.2 ab	337 a

^zMean separation within columns by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

^y0(poor) to 10(excellent).



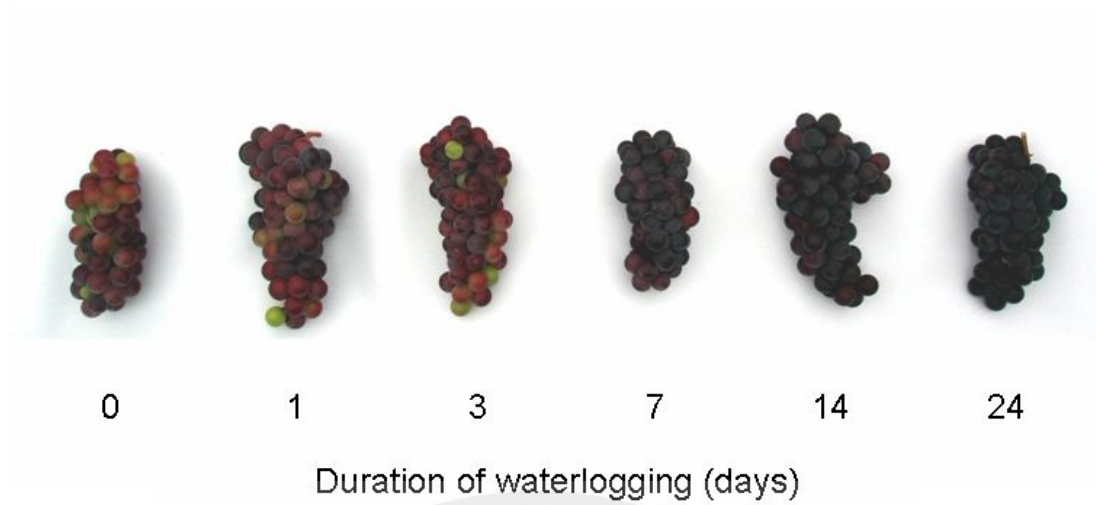


Fig. 2-6. Fruit appearance as influenced by the different durations of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. Photograph was taken 42 days after the beginning of the treatment.



2.2. 뿌리 조직의 변화

캠벨얼리 품종의 뿌리를 침수처리 시작 후 42일째에 채취하여 비교하여 본 결과(Fig. 2-7), 1주 침수까지는 큰 변화가 보이지 않았으나 침수 기간이 2주가 넘어감에 따라 근권이 감소하기 시작하여 3주 침수에서는 매우 축소되어 있었다.

침수 기간이 경과함에 따른 포도 캠벨얼리 품종의 뿌리에서 통기 조직의 발달을 관찰하고자 전자현미경을 이용하여 살펴본 결과(Fig. 2-8), 침수 처리 전의 정상적인 뿌리 조직은 치밀하고 피층 내의 세포 배열도 일률적이며 목질부내의 조직들도 치밀하였다. 그러나 침수 3일째에는 피층 세포 내의 배열은 일정하지만 목질부내에 물관부가 발달되고 있었고, 침수 7일이 경과 했을 때는 피층 조직 내에서 세포들이 조금씩 와해되고 인접 세포와 융합하면서 통기조직이 불균일한 배열 상태를 나타내며 발달되는 것을 볼 수 있었다. 침수 14일째에는 대부분의 피층 조직 내의 세포들이 와해되고 헐거워지며 통기조직이 넓게 발달되고 목질부 내의 물관부가 더욱 넓어져 있음을 확인할 수 있었다. 이를 통하여 포도도 침수 환경 하에서 생존하기 위해 통기조직을 형성함을 알 수 있었다.

침수 시에는 뿌리에서 에틸렌이 증가하여 부정근이 많아지며 식물 조직내에서는 통기조직이 발달하게 되고 이 조직을 통하여 외부의 공기가 유입되어 뿌리에서 이용하게 되며(Kawase, 1981; Mendelsohn 등, 1981), 식물의 기부에서는 피목(lenticel)이 발달되어 가스 교환을 증진하는 것으로 알려져 있다(Curran 등, 1986; Gill, 1970; Tjepkema, 1978). 본 실험의 결과에서도 침수가 장기화됨에 따라 뿌리조직에서 피층의 발달과 물관부가 확대됨을 관찰할 수 있었다.



Fig. 2-7. Root appearance as influenced by the different durations of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. Photograph was taken 42 days after the beginning of the treatment.

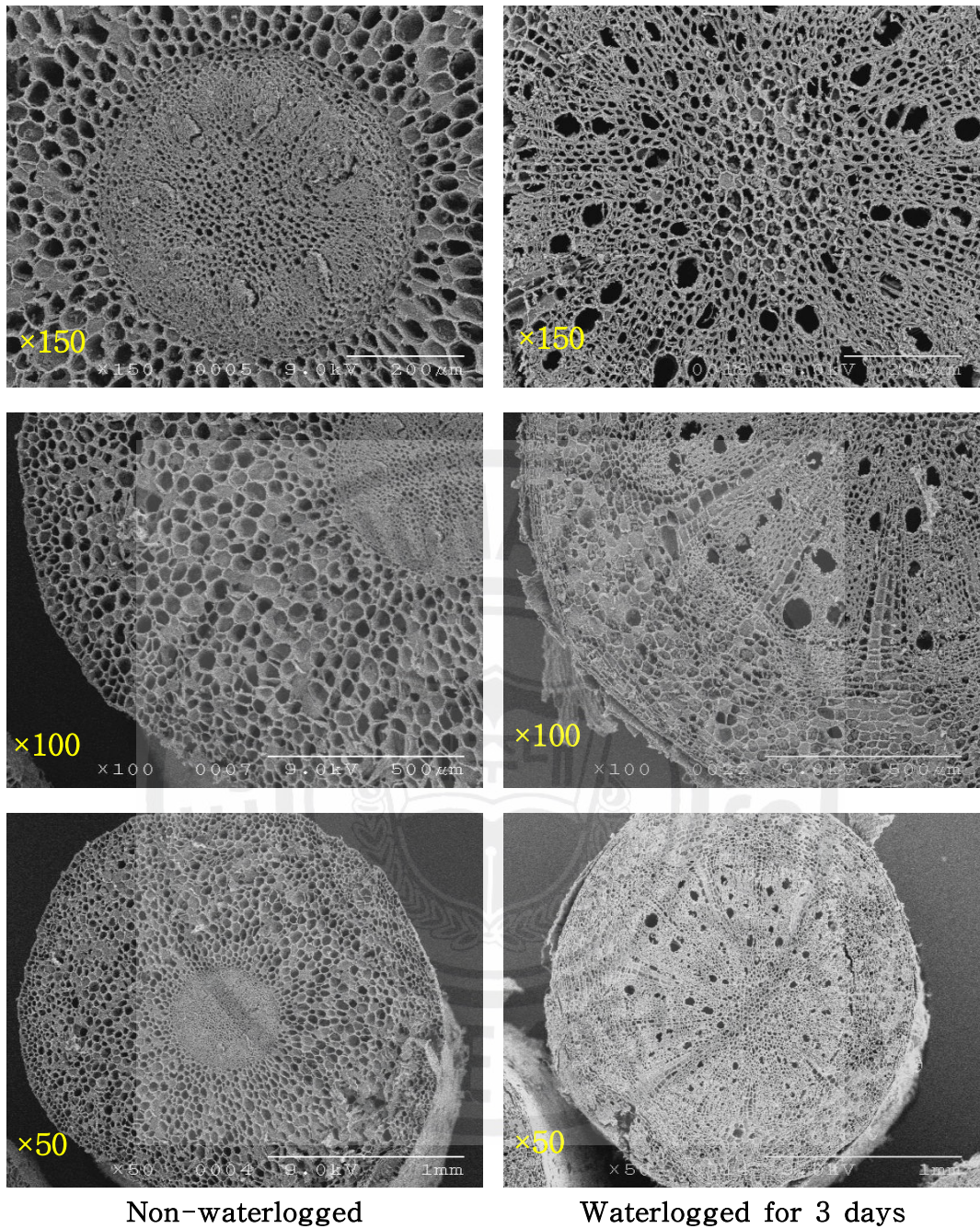
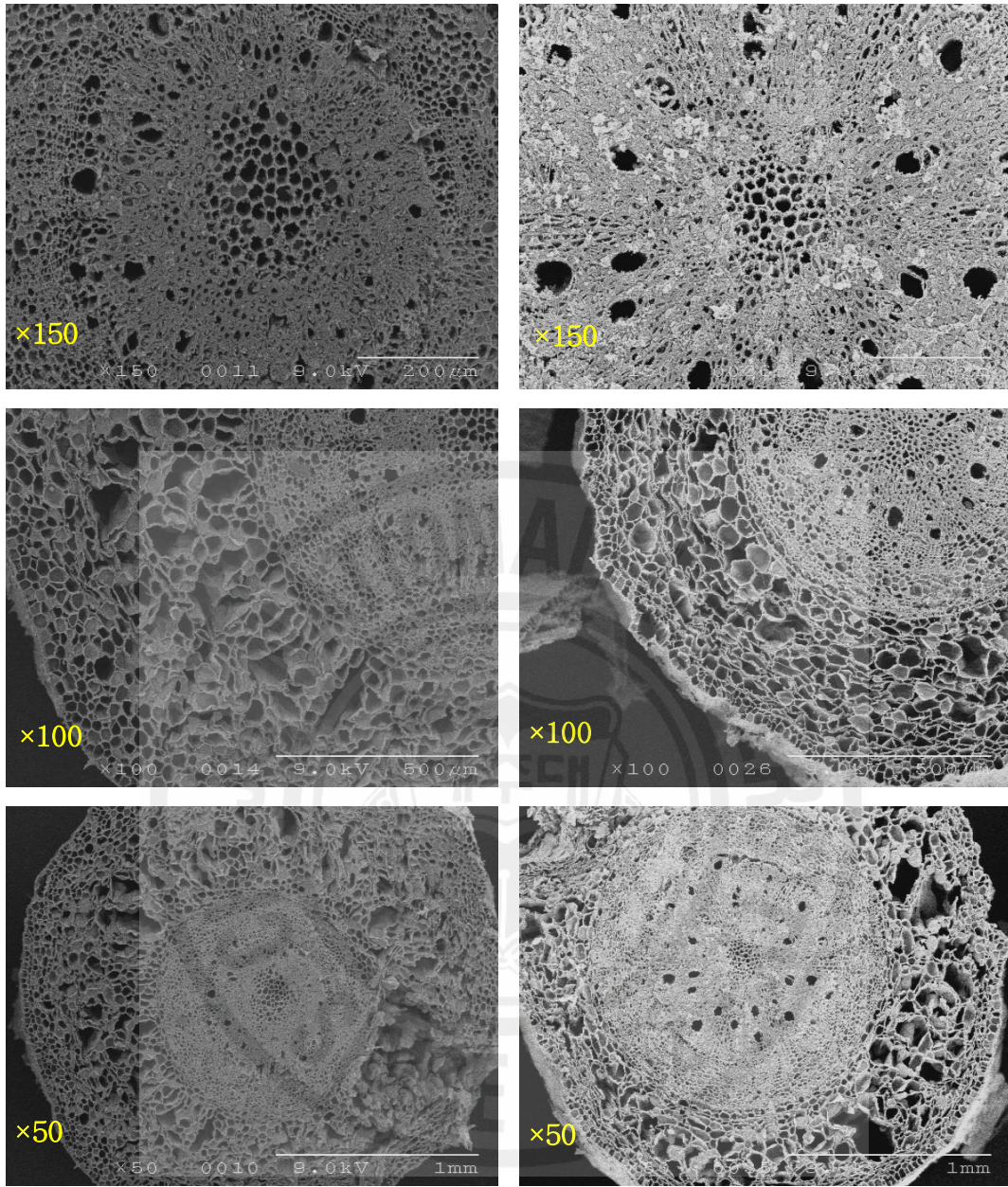


Fig. 2-8. Scanning electron micrograph of changes in the root cortex of one-year-old 'Campbell Early' grapevine under waterlogged conditions. Radial lines of intact living cells alternated by gas-filled spaces created by cell death. To be continued.



Waterlogged for 7 days

Waterlogged for 14 days

Fig. 2-8. Being continued.

2.3. 광합성 반응

캠벨얼리 품종의 기공전도도(g_s)(Fig. 2-9)는 침수 3일째까지는 대조구와 차이가 없었으나 7일이 경과함에 따라 기공전도도가 급격히 감소하기 시작하여 21일까지 낮아졌다. 이 때 배수를 시켜 21일간 정상 관리를 하였을 때는 대조구와 거의 같은 수준의 기공전도도를 나타내는 것을 볼 수 있었는데 이는 침수 처리 후 기공전도도가 침수 스트레스에서 정상 수준으로 회복됨을 의미하는 것으로 판단된다.

침수 내성이 약한 식물들은 침수 시 기공의 폐쇄로 인하여 쉽게 잎의 가스 교환 능력이 감소되는데(Liao와 Lin, 1994; Phung과 Knipling, 1976; Smith와 Ager, 1988; Tang과 Kozlowski, 1982; Trought와 Drew, 1980) 기공의 폐쇄는 침수된 식물의 잎에서 K^+ 가 공변세포로 이동하여 팽압을 떨어뜨리는데 따른 것이다(Allaway와 Milthorpe, 1976; Kozlowski, 1982; Moldau, 1973). 기공의 폐쇄는 기공전도도에 영향을 미치고, 결국은 광합성이 감소되는데(Mielke 등, 2003; Sena Gomes와 Kozlowski, 1980a, 1980b, 1980c) 여기까지 걸리는 기간은 식물마다 다르며 토마토에서는 4시간의 침수 처리에 의해 기공이 닫히고 호흡과 광합성이 감소하기 시작하였으며(Bradford, 1983; Else 등, 1995), Larson 등(1991)은 망고의 경우, 침수 3일후부터 순광합성량이 기공전도도와 더불어 감소하였다고 보고하였다.

침수 처리에 따른 포도 캠벨얼리의 세포내 CO_2 농도(C_i)도 침수 후 3일째까지는 변화가 없다가 7일이 지나면서 감소되기 시작하여 21일째에는 대조구의 47% 수준으로 감소하였는데 이때 배수를 시킨 후 21일(침수시작 42일)에는 대조구 수준으로 C_i 가 높아져 21일간 침수가 되어도 배수하여 21일간 정상 수분관리를 한 후에는 광합성 관련 기작들이 정상적으로 회복됨을 알 수 있었다(Fig. 2-10). 한편, 기공전도도가 감소되면 세포내의 CO_2 농도(C_i)가 직선적으로 증가한다는 보고(Liao와 Lin, 1994)도 있으나 Davies와 Flore(1986a, 1986c)는 블루베리를 이용한 실험에서 침수 24시간 후 광합성, 기공전도도와 C_i 가 동시에 감소되었다고 하였다. 본 실험의 결과 침수 기간이 길어질수록 C_i 가 감소한 원인으로는 침수에 의해 기공전도도가 감소됨에 따라 잎에서 기공의 폐쇄가 진행되어 외부

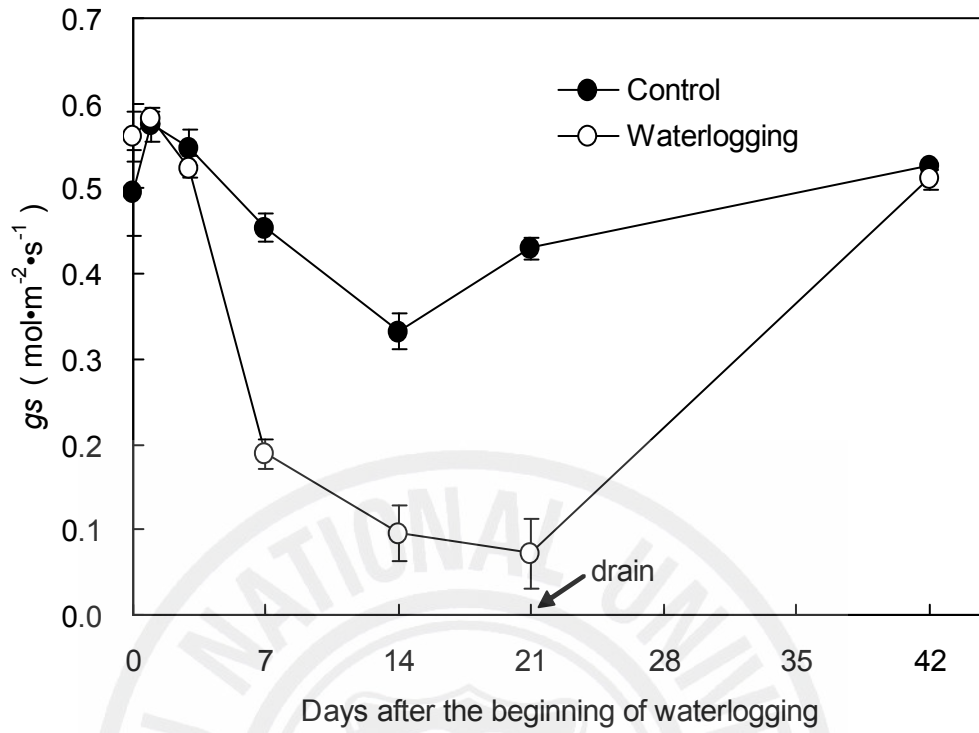


Fig. 2-9. Changes in conductance to H₂O (*gs*) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 21 days. Symbols represent means of three trees \pm S.E.

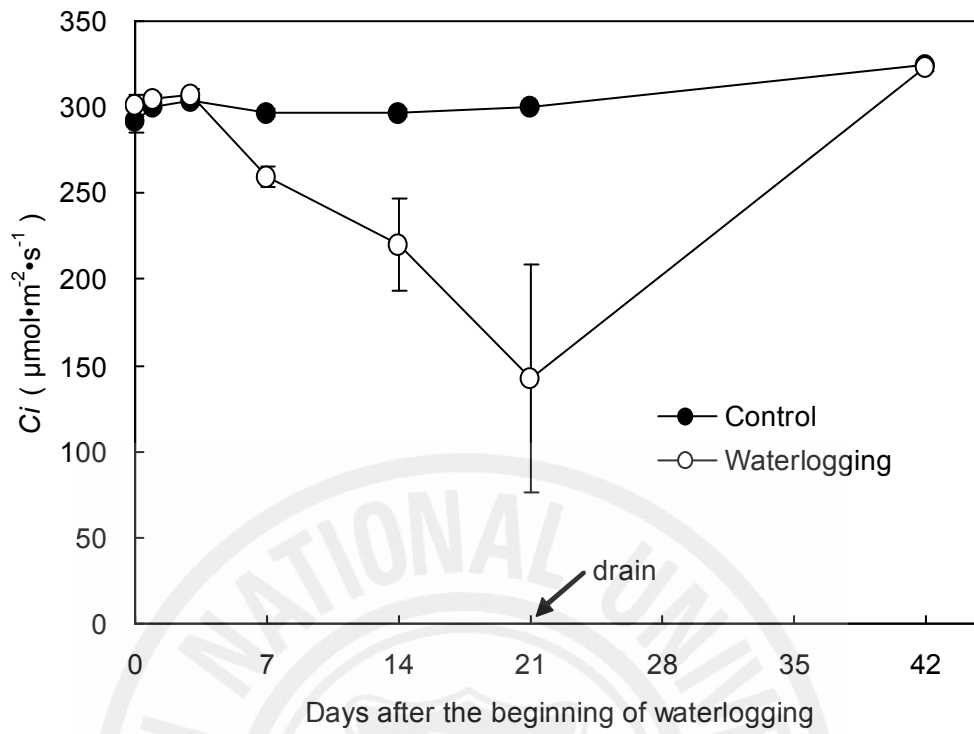


Fig. 2-10. Changes in intercellular CO₂ concentration (*C_i*) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 21 days. Symbols represent means of three trees \pm S.E.

의 CO₂가 원활히 기공을 통해 엽육세포 조직내로 들어오지 못하며 기존에 갖고 있는 이산화탄소는 침수된 잎에서 광합성대사에 의해 소모되어 C_i가 감소되는 것으로 판단된다.

증산율(*E*)도 기공전도도나 세포내의 CO₂ 농도와 마찬가지로 침수 3일째까지는 대조구와 동일한 반응을 나타내었으나 7일째부터는 감소되기 시작하였으며 21일째 가장 낮아졌다가 배수 후 21일이 경과한 시점에는 오히려 대조구보다도 높은 값을 나타내며 침수 스트레스로부터 완전히 회복되어 있음을 알 수 있었다 (Fig. 2-11).

엽온을 기준으로 한 엽과 대기간의 확산압차(VpdL)는 침수 처리 3일째까지는 다른 광합성 변수들처럼 차이가 없었으나 침수 기간이 길어짐에 따라 침수구의 VpdL 값이 커지기 시작하여 침수 21일째에는 대조구 보다 약 1.5배 높아졌으며 배수 후 21일에는 정상적으로 회복되었다(Fig. 2-12). Mielke 등(2003)도 엽과 대기 간의 확산압차(VpdL)가 침수구에서 높게 나타났다고 하였으며, Davies와 Flore(1986b)는 highbush 블루베리에서 증기압차(VPD)가 1.0~3.0kPa로 늘어남에 따라 광합성과 기공전도도가 감소되었다고 하였다.

침수 및 배수 처리가 엽온에 미치는 영향을 시험 시작 후 21일째에 살펴본 결과(Fig 2-13), 대조구 및 1일 침수구에서는 엽온이 외기와 -1.5℃의 큰 차이를 나타냈으며 1주 침수구까지는 그 차이가 -1℃정도였다. 그러나 2주 침수구는 배수 후 1주일밖에 안되어 침수 스트레스로부터 회복이 되지 않아 외기온과 엽온의 차이가 거의 없었으며 3주 동안 계속 침수시켰을 경우는 엽온과 외기온과의 차이가 +0.3℃로 잎에서 증산 억제와 침수 스트레스를 강하게 받고 있음을 알 수 있었다.

이러한 결과는 앞서 살펴본 바와 같이 포도 잎이 침수 스트레스로 인한 기공 폐쇄, 비정상적인 수분 흡수, 기공전도도와 증산율의 감소에 따라 엽온이 상승하게 된 것으로 판단된다. 아울러 외부로부터 들어오는 광에너지가 광수확복합체(LHCII)에서 효율적으로 광화학반응에 의해 소멸이 안되고 비광화학적 형광소멸의 형태로 대부분 소멸되는 과정 중 과잉광이 잎에 남게 되어 D1, D2 단백질을 파괴하게 되고 이러한 일련의 반응들이 잎 내의 광합성 효율을 떨어뜨리고 열에너지로의 방출을 증가시키게 될 것으로 생각되며 배수 처리에 의한 엽온의

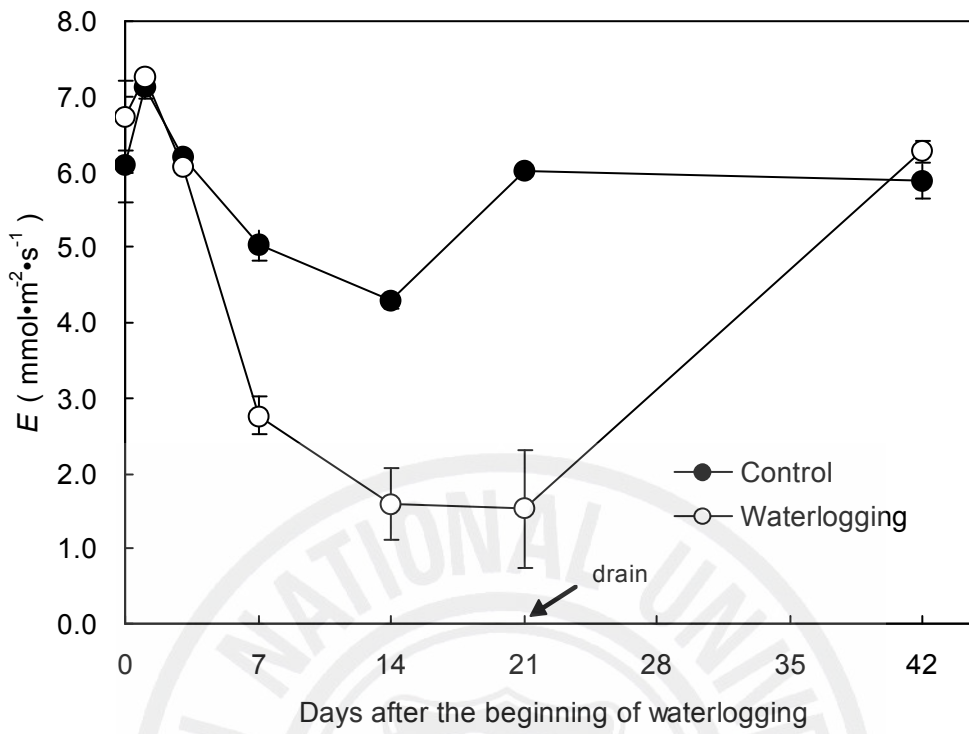


Fig. 2-11. Changes in transpiration rate (E) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 21 days. Symbols represent means of three trees \pm S.E.

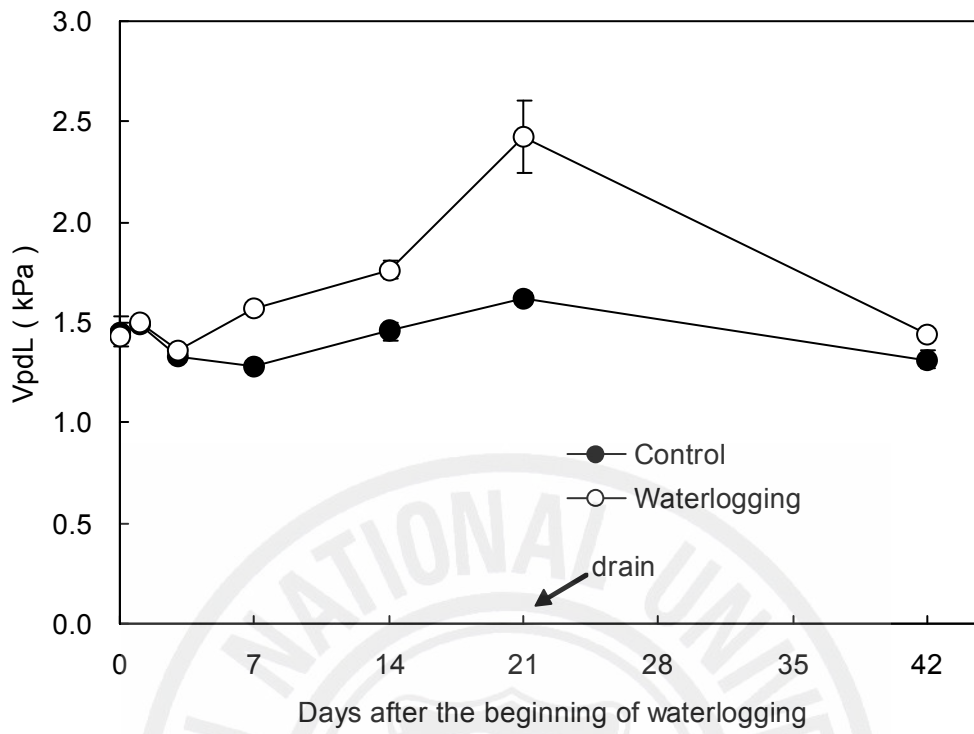


Fig. 2-12. Changes in leaf-to-air water vapor pressure deficit on T_{leaf} (VpdL) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 21 days. Symbols represent means of three trees \pm S.E.

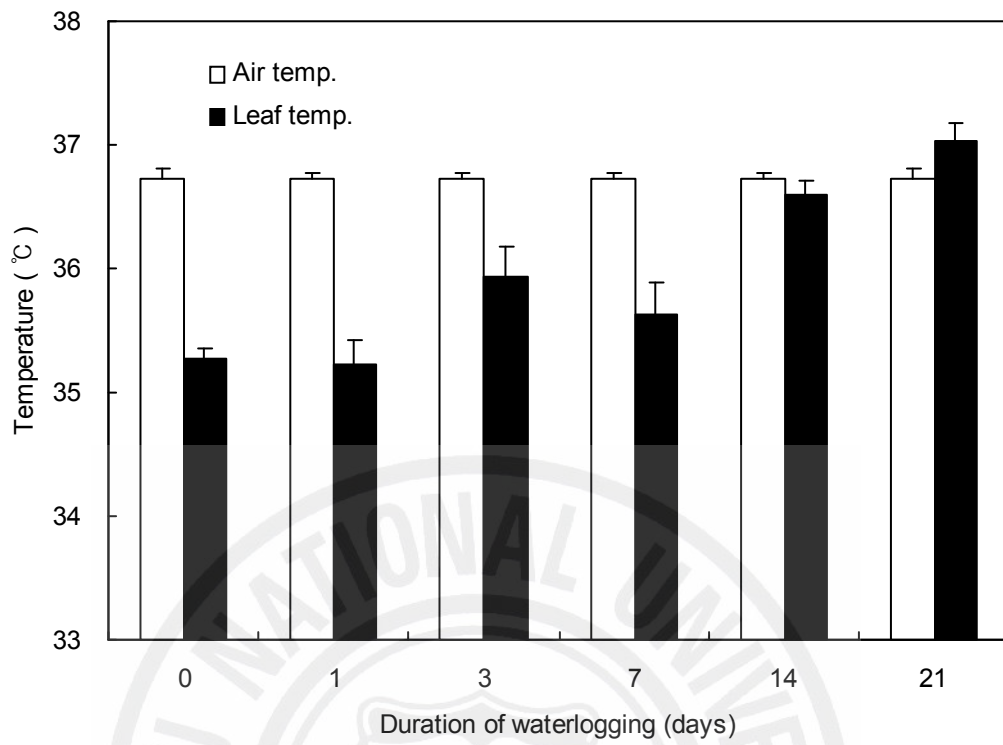


Fig. 2-13. Effect of the duration of waterlogging on the leaf temperature observed 21 days after the beginning of the treatment in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. Means of three trees \pm S.E.

정상화에는 침수 기간에 따라 상당한 시간이 요구됨을 알 수 있었다.

이 시험에서 침수구의 순광합성량(A_{CO_2})은 기공전도도와 증산율의 반응에서 처럼 침수 1~3일째까지는 대조구와 큰 차이를 나타내지는 않았으나 7일이 경과하면서 크게 감소하였고 기간이 경과할수록 점점 심해져 침수 21일째에 가장 낮아졌으며, 그 후 배수를 시켜 21일간 대조구와 같은 정상 배수 관리를 했을 때 대조구와 같은 수준으로 회복됨을 볼 수 있었다(Fig. 2-14). 앞서 살펴 본대로 침수 시 발생하는 식물 잎의 기공폐쇄(Kozlowski, 1982), 기공전도도와 증산율의 감소 등은 궁극적으로 광합성의 감소(Vu와 Yelenosky, 1991; Bradford, 1983; Larson 등, 1991)로 이어졌다.

침수가 발생하면 식물에서는 초기에 광합성 감소가 일어나는데(Childers와 White, 1942; Davies와 Flore, 1986a; Larson 등, 1989; Phung과 Knipling, 1976; Ploetz와 Schaffer, 1987; Schaffer와 Ploetz, 1987; Smith와 Ager, 1988) 이를 회복시키기 위한 방법은 여러 가지가 있을 수 있으나 가장 빠르고 확실한 방법 중의 하나는 배수이다. 그러나 배수에 따른 식물체의 반응은 침수 내성 등에 따라 달라질 수 있으며, Nuttall oak는 간헐적인 침수에도 광합성이 감소되었다가 배수 후에 곧 회복되는데 반해 Swamp chestnut oak는 순광합성량이 57.2% 감소했다는 보고도 있다(Anderson과 Pezeshki, 1999). 식물체에 피해를 미치는 침수 기간도 식물의 생육 단계 등에 따라서 달라질 수 있고 수종에 따라서도 큰 차이를 나타내는데 포도(*Vitis* spp.)는 블루베리(*Vaccinium* spp.)와 함께 침수에 대해 보통 정도의 내성을 갖는 것으로 알려진 작물이다(Crane과 Davies, 1989; Rowe와 Beardsell, 1973; West와 Taylor, 1984). Schluter와 Crawford(2001)는 *Acorus calamus* L.과 *Iris pseudacorus* L.을 이용하여 무산소 상태(anoxia)에서 관리한 후 회복 반응을 본 시험에서 광합성은 28일까지 지속적으로 감소되다 배수 후 7일간의 회복 처리에서 *A. calamus*는 광합성이 회복하였으나 *I. pseudacorus*는 3~10일정도 지연되었다고 보고한 바 있다.

이러한 결과를 종합하여 보면 21일간 침수 처리를 받은 2년생 포도 캠벨얼리 유목의 광합성의 저하는 동일한 정도의 회복 기간을 거쳤을 경우 침수 스트레스에 의해 위축되었던 광합성 체계가 충분히 정상적으로 회복될 수 있을 것으로 판단되었다.

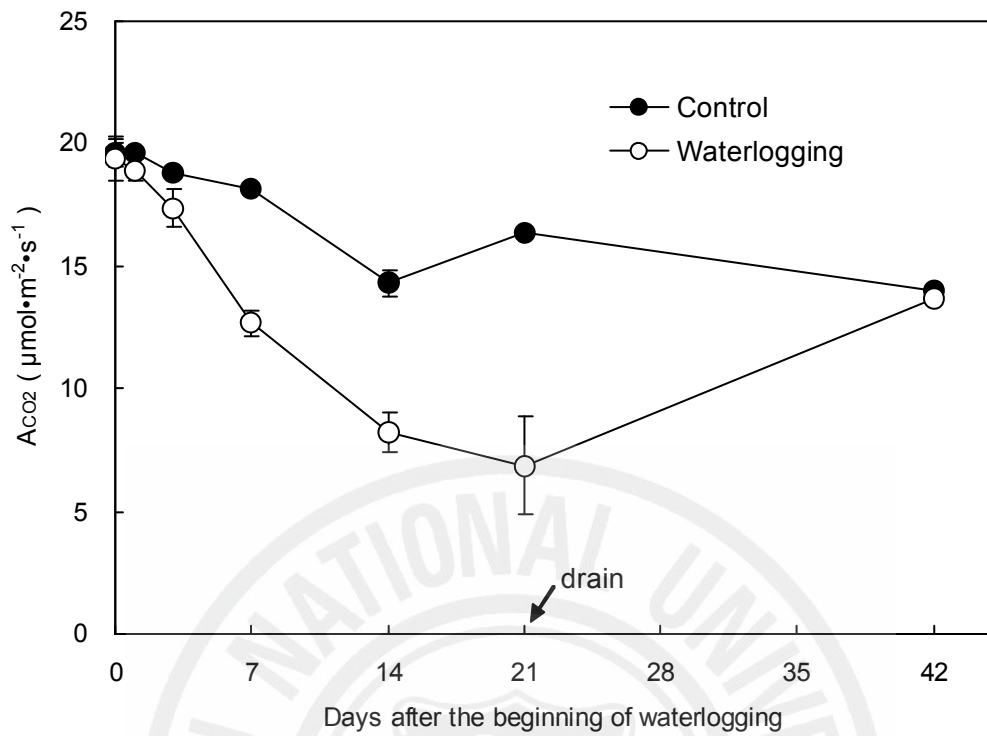


Fig. 2-14. Changes in net CO₂ assimilation rate (A_{CO_2}) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 21 days. Symbols represent means of three trees \pm S.E.

3. 침수 시 용존산소가 포도나무의 생육에 미치는 영향

3.1. 침수 토양의 공극 및 용존산소의 변화

침수 처리에 따른 토양내의 용적수분 함량의 변화를 측정하여 본 결과(Fig. 3-1), 침수 처리구는 실험 기간 동안 거의 변함없이 47%에 가까운 용적수분 함량을 보인 반면 비침수구는 20%에서 40%사이에서 변화하면서 평균 31% 정도의 용적 수분 함량을 보여 두 처리 간에 16% 정도의 차이가 나타났다. 따라서 침수된 토양이 고상을 제외한 액상과 기상 공간의 대부분이 물로 채워져 토양의 물리·화학성의 변화와 더불어 뿌리의 호흡 곤란이 예상되었다.

침수 수내 용존산소량을 측정한 결과(Fig. 3-2), 통기처리구(WO)는 일반 물의 용존산소량($7.81\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)과 비슷한 수준인 $7.32\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 의 용존산소량을 나타냈으나 침수수교환구(WE)는 $2.85\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 단순침수구(WL)는 $2.84\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 로 통기처리구에 비해 절반 정도로 낮았다. 침수수교환구에서의 용존산소량은 침수수를 교환한 다음 3일째 즉 재교환 직전에 측정한 값으로 침수 후 3일이 지나면 이미 용존산소량은 장기 침수구의 수준에 도달해 있음을 알 수 있었다.

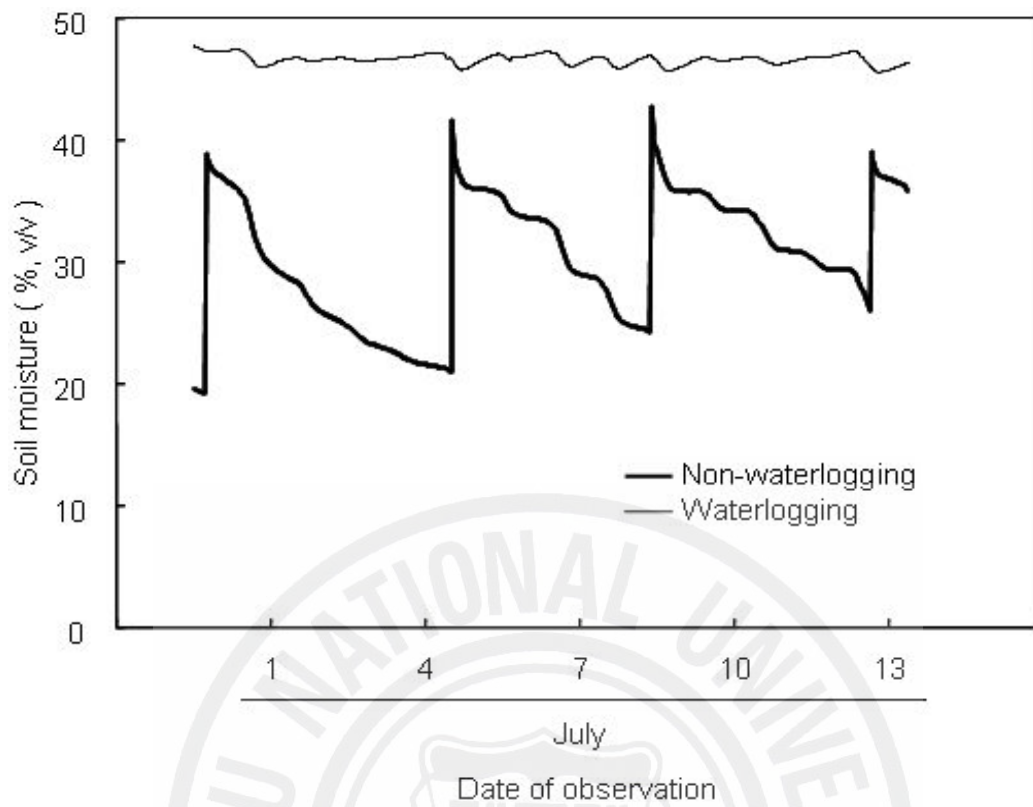


Fig. 3-1. Changes in soil moisture contents as affected by waterlogging.

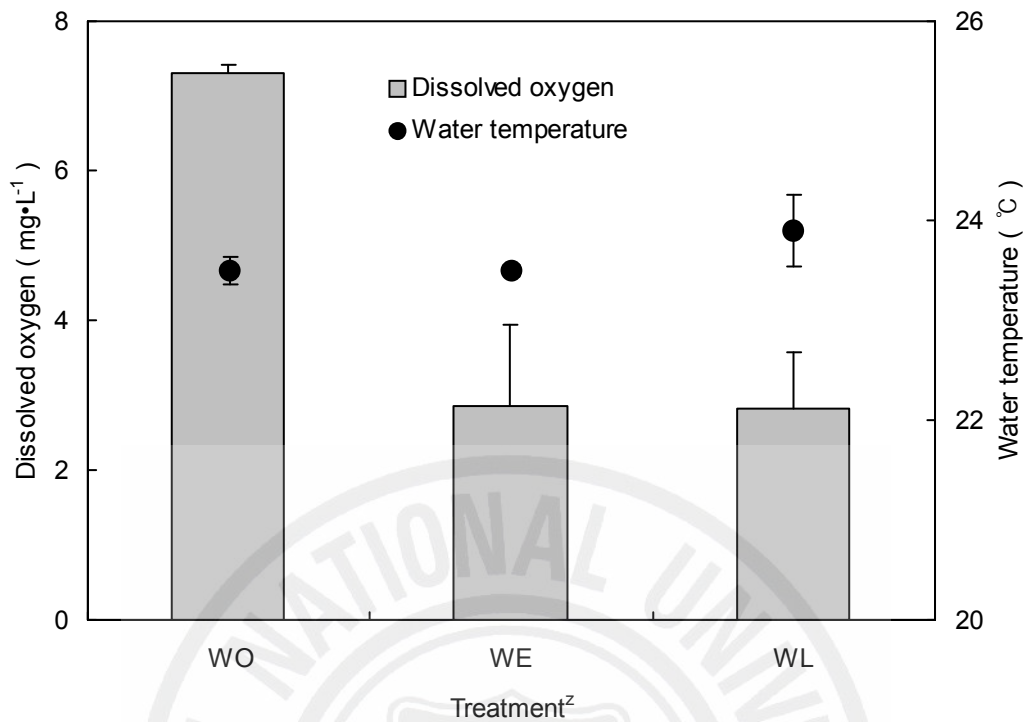


Fig. 3-2. Concentration of dissolved oxygen and temperature of water as affected by the aeration and exchange of water. ^zWO, waterlogging with continuous aeration; WE, waterlogging with exchange of water twice a week; WL, waterlogging without aeration or exchange of water.

3.2. 양분 흡수 특성의 변화

침수 시 용존산소 공급방법에 따른 토양의 물리·화학적 특성들을 살펴본 결과(Table 3-1), 침수 전의 토양에 비해 침수 후 토양에서는 pH가 다소 높아졌으나 유기물, P_2O_5 , EC, Ca, Mg과 Na 함량이 침수 처리구에서 낮아지는 경향을 보였다. 침수 후 21일째에 각 처리별 토양의 산화 환원 전위차(Eh)를 측정한 결과(Table 3-2), 대조구(NW)는 520mV였는데 비해 침수 처리구들(WO, WE, WL)은 70~80mV로 토양이 환원된 상태를 나타내었다.

캠벨얼리 품종의 뿌리내 무기성분 분석결과(Table 3-3), N의 함량은 침수수 교환구(WE)≥단순침수구(WL)≥통기처리구(WO)>대조구(NW) 순으로 NW에서 흡수량이 가장 적었으며 WL, WE, WO간에는 유의성이 없었다. 반면 P, K, Mg 함량은 NW 처리구에서 가장 많았으나 다른 처리구는 흡수량도 적었고 처리간에 차이가 없었다. 미량 원소 중 Fe은 WE≥WL=WO>NW로 흡수량이 침수 처리구에서 증가하였고 Mn도 비슷한 경향을 보였다. Na은 NW에서 가장 함량이 높았으나 침수 처리구 간에는 차이가 없어 뿌리에서의 무기 성분 흡수는 침수 시 용존산소 공급이 크게 영향을 미치지 못하는 것으로 판단되었다.

줄기내 N의 함량은 WL이 적었고 WO, WE, NW간에는 큰 차이가 없었으나 뿌리에서의 흡수량 순위와는 차이를 보였다. P, K, Ca, Mg의 함량도 뿌리에서의 함량과 유사한 경향을 보였으며 WE는 WL과 차이가 없어 침수수 교환의 효과는 나타나지 않았다(Table 3-4).

잎에서의 N함량은 처리간 차이가 없었고 P, K, Ca, Mg의 함량은 NW에서 가장 높았고 WO 처리에 비해 WE 처리의 효과는 크게 나타나지 않았다. 미량 원소 중 Fe, Zn, Na은 처리 간 흡수량에서 차이가 없었다(Table 3-5).

엽병내의 N함량은 잎에서와 마찬가지로 처리 간에 차이가 없었으며 P, K, Ca, Mg함량은 NW>WO>WE>WL순으로 WE와 WL에 비하여 WO 처리의 효과가 나타났다. Na은 침수 처리구(WO, WE, WL)들에서 함량이 높았고 NW 처리구가 함량이 낮아 뿌리와는 반대의 경향을 보였다(Table 3-6).

기관별 무기성분 함량의 변화를 종합해 보면 N은 침수 시에 흡수량이 증가하며 줄기까지 이동이 원활하여 엽병이나 잎에서는 처리 간에 차이를 크게 나타

Table 3-1. Effect of the aeration and exchange of water during waterlogging for 42 days on the soil chemical properties.

Treatment	pH (1:5)	OM (%)	EC (dS · m ⁻¹)	NH ₄ -N NO ₃ -N Av.P ₂ O ₅			K Ca Mg Na			
				(mg · kg ⁻¹)			(cmol · kg ⁻¹)			
Before treat.	6.9	5.3	2.3	37.0	76.9	1155	1.7	9.7	3.2	0.5
NW ^z	7.2	4.8	2.4	25.2	14.8	979	1.0	9.3	0.8	0.4
WO	7.2	4.1	2.3	22.9	15.7	765	1.3	8.8	0.8	0.3
WE	7.3	4.4	1.6	35.5	13.8	784	1.2	8.7	0.8	0.2
WL	7.4	4.0	1.8	26.8	16.2	859	1.2	8.6	0.7	0.2

^zNW, Non-waterlogging(under -40kPa soil moisture regime); See Fig. 3-2 for the explanation of WO, WE, and WL.

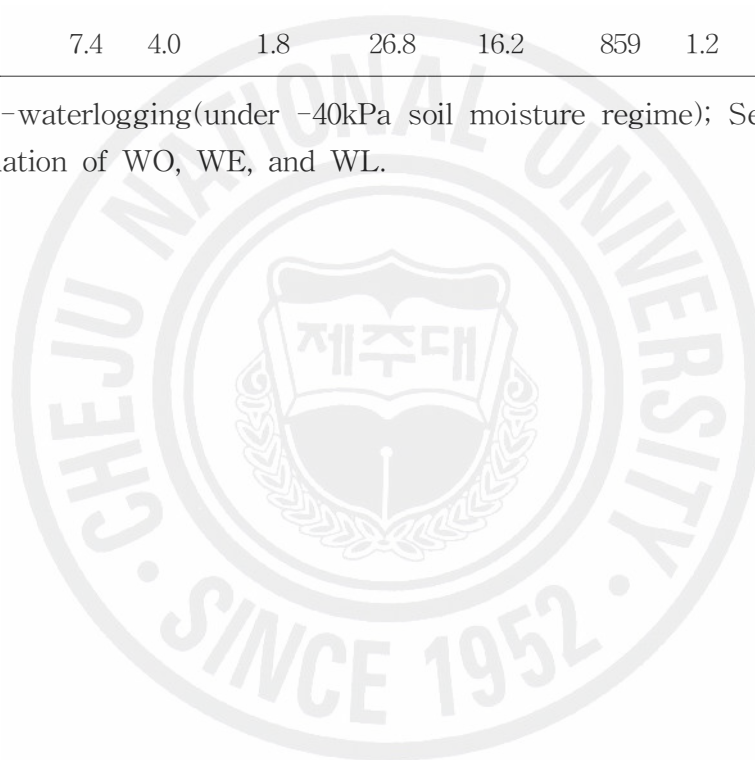


Table 3-2. Effect of the aeration and exchange of water during waterlogging for 21 days on the soil redox potential.

Treatment ^z	Eh (mV)
NW	520 ± 60 ^y
WO	70 ± 20
WE	70 ± 20
WL	80 ± 10

^zSee Table 3-1.

^yMean values ± S.E.

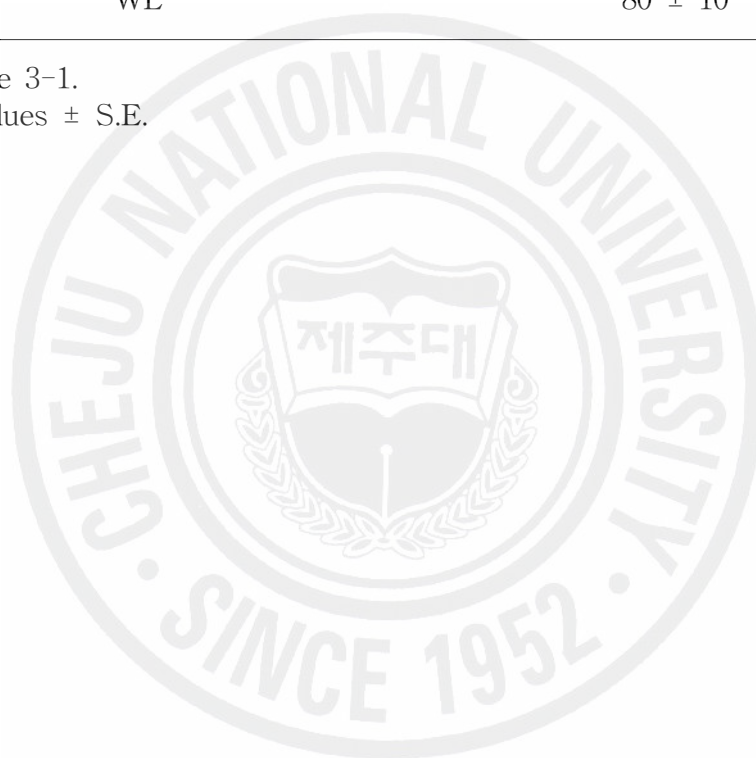


Table 3-3. Effect of supply of oxygen the aeration and exchange of water on the nutrient composition of root in two-year-old 'Campbell Early' grapevine under waterlogging for 42 days.

Treatment ^z	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Na
	(g · kg ⁻¹)					(mg · kg ⁻¹)			
NW	8.8 b ^y	3.8 a	12.1 a	6.8 a	2.0 a	860 b	54.0 b	57.2 b	2422 a
WO	12.4 a	2.4 b	3.0 b	5.6 a	1.4 b	1901 a	280.0 a	90.4 a	1086 b
WE	13.4 a	2.5 b	2.4 b	6.1 a	1.4 b	2161 a	292.4 a	77.8 ab	1002 b
WL	12.5 a	2.5 b	2.9 b	6.2 a	1.5 b	1901 a	300.0 a	69.2 ab	984 b

^zSee Table 3-1.

^yMean separation within columns by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

Table 3-4. Effect of the aeration and exchange of water during waterlogging for 42 days on the nutrient composition of stem in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.

Treatment ^z	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Na
	(g · kg ⁻¹)					(mg · kg ⁻¹)			
NW	4.8 a ^y	2.4 a	13.3 a	4.5 a	1.3 a	36.0 a	20.1 c	37.2 a	262 b
WO	4.3 ab	1.7 b	7.2 b	3.4 b	1.1 ab	27.0 a	62.3 a	27.8 b	1576 a
WE	4.7 a	1.6 bc	4.4 c	3.0 b	1.0 b	24.4 a	29.1 bc	23.7 b	1378 a
WL	3.3 b	1.2 c	5.0 c	3.1 b	0.9 b	28.6 a	49.0 ab	24.9 b	979 ab

^zSee Table 3-1.

^yMean separation within columns by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

Table 3-5. Effect of supply of oxygen the aeration and exchange of water during waterlogging for 42 days on the nutrient composition of stem in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.

Treatment ^z	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Na
	(g · kg ⁻¹)					(mg · kg ⁻¹)			
NW	22.1 a ^y	10.6 a	9.4 a	20.7 a	3.8 a	116.0 a	113.6 b	31.0 a	292 a
WO	16.5 a	6.0 b	6.0 b	16.1 b	3.4 ab	136.5 a	186.7 a	30.4 a	351 a
WE	21.6 a	5.2 b	5.2 b	14.0 b	3.1 bc	111.7 a	76.3 c	29.0 a	427 a
WL	17.8 a	3.5 c	7.8 ab	10.9 c	2.7 c	108.6 a	83.2 c	27.8 a	301 a

^zSee Table 3-1.

^yMean separation within columns by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

Table 3-6. Effect of oxygen and exchange of water during waterlogging for 42 days on the nutrient composition of petiole in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.

Treatment ^z	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Na
	(g · kg ⁻¹)					(mg · kg ⁻¹)			
NW	5.4 a ^y	12.5 a	30.8 a	15.0 a	7.8 a	50.3 b	88.8 b	53.8 b	1644 b
WO	6.2 a	9.0 b	10.8 b	12.2 ab	7.0 ab	78.2 a	211.4 a	65.5 a	2988 a
WE	7.0 a	7.7 c	6.2 b	9.2 bc	6.5 ab	39.0 b	3.7 b	48.5 bc	2946 a
WL	12.0 a	5.6 d	8.0 b	8.7 c	5.1 b	39.6 b	173.4 a	44.0 c	2443 ab

^zSee Table 3-1.

^yMean separation within columns by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

내지 않았고, P, K, Ca, Mg 등은 뿌리에서의 함량과 잎에서의 함량이 대조구 처리에서 높게 나타나며 처리 간에 일정한 경향을 보였다. Na의 경우에는 지하부는 대조구에서 높고 지상부는 침수구에서 높게 나타났다.

Kozlowski와 Pallardy(1984)는 25종의 식물을 대상으로 침수 또는 혐기적 상태에서 N 흡수를 조사한 결과 18종은 흡수가 감소하였고, 5종은 증가하였으며 2종은 차이가 없었다고 하여 식물 간에 N 흡수 능력의 차이가 있음을 보고하였는데, 포도의 경우에는 침수 시에 뿌리와 엽병의 N 함량이 높은 것으로 보아 침수에 따라 N 흡수가 증가하는 식물 군에 속하는 것으로 보인다. 일반적으로 침수 시에 K의 흡수는 억제되는데(Lawton, 1945) 이는 혐기상태에 따라 뿌리 흡수 기작의 영향(Hammond 등, 1955)을 받기 때문이며, Kozlowski와 Pallardy(1984)는 27종의 식물 중 25종에서 흡수가 감소하였다고 보고하였으며 포도도 흡수가 감소하는 군에 속하였다. 침수된 상태에서는 수용성 인산의 양은 많으나 침수에 감수성인 식물들은 일반적으로 식물 조직 내의 인산 농도와 총 함량이 낮아지며(Labanauskas 등, 1965, 1972; Leyson과 Sheard, 1974; Kozlowski와 Pallardy, 1984), Ca과 Mg의 흡수는 N, P, K에서처럼 반응이 뚜렷하지는 않지만 다소 감소하는 경향을 나타내며 식물 내 총 흡수량은 생육이 심하게 억제됨으로 인해 뚜렷하게 감소하는데 포도에 있어서도 같은 경향을 나타내었다. Na는 토양의 혐기 상태 하에서 흡수가 증가하는 경향을 보이는데(Devitt 등, 1984; Kozlowski와 Pallardy, 1984) 본 실험 결과 캠벨얼리 포도의 뿌리에서는 대조구가, 잎에서는 침수구가 함량이 높게 나타났다. 이러한 실험결과는 침수 시 뿌리의 Na 전류를 배제하는 능력이 상실되고 Na의 잎으로의 전류가 조장된다는 Drew와 Lauchli(1985)의 보고와 일치하였다.

3.3. 광합성의 변화

29일간의 침수처리 후 엽수분포텐셜과 엽온을 측정한 결과(Fig. 3-3), 엽수분포텐셜은 대조구(NW)가 -0.23 MPa로 가장 높았고 통기처리구(WO)가 -0.35 MPa로, 침수수 교환구(WE)의 -0.50 MPa, 단순침수구(WL)의 -0.57 MPa에 비해 높게 나타나 통기 처리에 의해 뿌리의 수분 흡수가 개선되었음을 확인할 수 있었다. 이때 잎과 외기 공기와의 온도차를 측정한 결과 엽수분포텐셜이 가장 높았던 NW 처리구가 1.5°C 로 외기온과 엽온 차가 가장 컸으며 WO 처리구는 0.9°C , WL 처리구는 0.2°C 를 나타내어 통기 처리에 의한 용존산소 공급에 의하여 엽온이 저하됨을 확인할 수 있었다.

식물들은 한해, 염해, 침수해와 같은 환경 하에서 생존을 위해 기공을 폐쇄하고 광합성을 줄이며 외부의 불량한 환경에 적응하기 위해 노력하는데 이러한 현상 중의 하나로 엽수분포텐셜을 낮추어 외부의 불량한 환경을 극복한다(Olien, 1989; Ro, 1995). 또한 외기와 잎 간의 온도차를 확인하여 식물이 증산과 광합성을 통하여 태양으로부터 들어오는 에너지를 효율적으로 이용하고 있는지를 알아볼 수 있는데 잎과 대기온도와의 차가 크면 클수록 잎의 증산과 광합성이 활발히 일어난다고 볼 수 있다. Ro 등(1995)도 사과 유묘를 이용한 침수 시험에서 장기간 침수로 산소 확산율이 낮게 유지되는 환경 하에서 사과 ‘쓰가루’ 품종이 수분 장해를 받았을 때 엽수분포텐셜이 현격히 감소하고 수분장애가 1주일간 지속될 때 잎의 수분 감소와 더불어 수체의 온도 구배가 교란되는 현상이 관찰되었다고 하였다. 본 실험 결과에서도 침수가 진행됨에 따라 엽수분포텐셜과 외기온과의 엽온차가 감소되었으며 이때 용존산소 공급은 이러한 침수 스트레스에 의한 감소를 완화시키고 있음을 알 수 있었다.

증산율(E)은 침수후 7일째까지는 처리 간에 차이가 없었으나 침수 기간이 길어질수록 WO 처리구가 NW 처리구 보다는 낮았지만 WE나 WL 처리구에 비하여 현저히 높았다(Fig. 3-4). VpdL값은 침수 후 14일까지는 처리 간에 차이가 없었으나 침수 후 21일째부터는 WE와 WL처리구에서 증가가 두드러졌지만 WO 처리구는 증가가 다소 완화되는 것을 관찰할 수 있었다(Fig. 3-5). 기공전도도(g_s)는 WL과 WE에서 침수 후 7일째부터 급격히 떨어지기 시작하였으나 WO

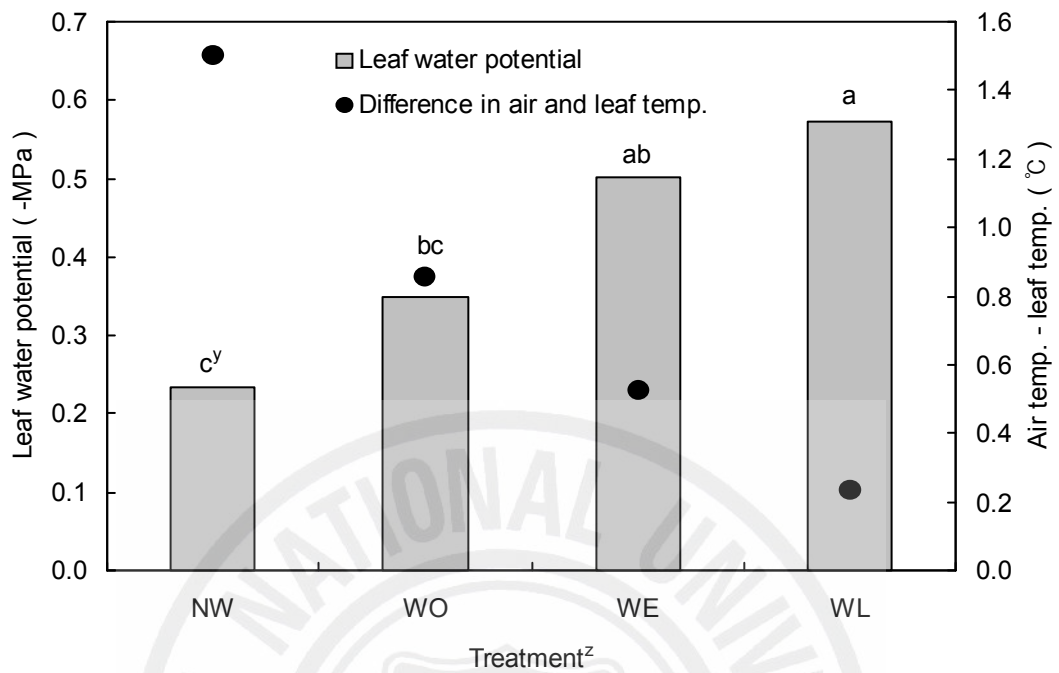


Fig. 3-3. Effect of the aeration and exchange of water during waterlogging for 29 days on the leaf water potential and difference between air and leaf temperature in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ^zSee Table 3-1. ^yMean separation by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

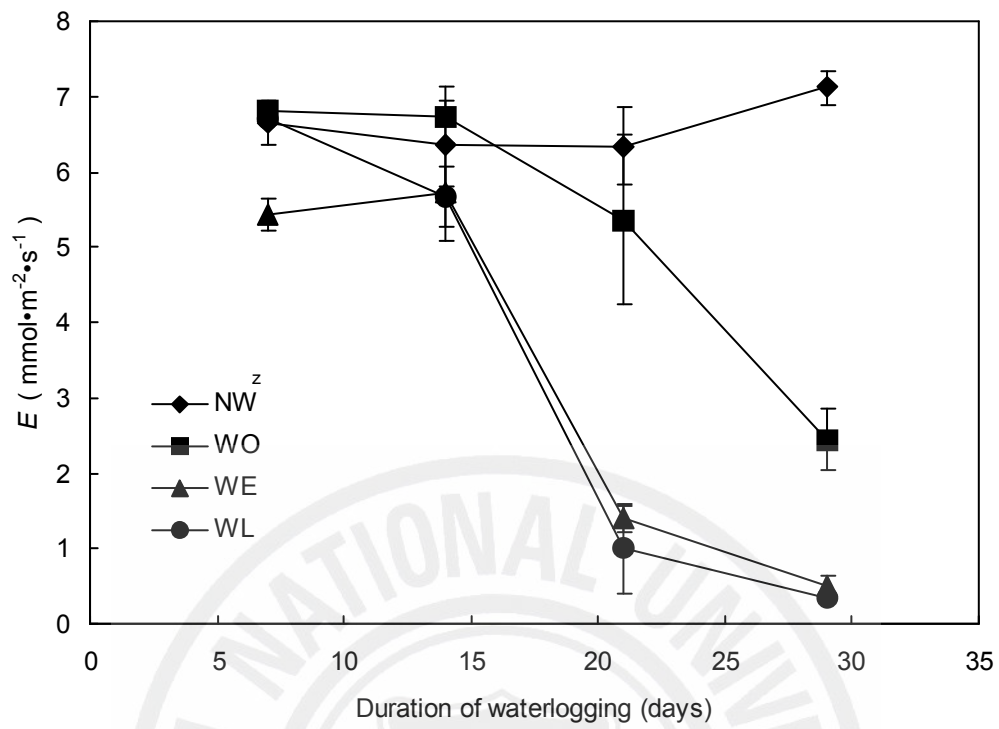


Fig. 3-4. Changes in transpiration rate (E) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by the aeration and exchange of water during waterlogging. Symbols represent means of three trees \pm S.E. ^zSee Table 3-1.

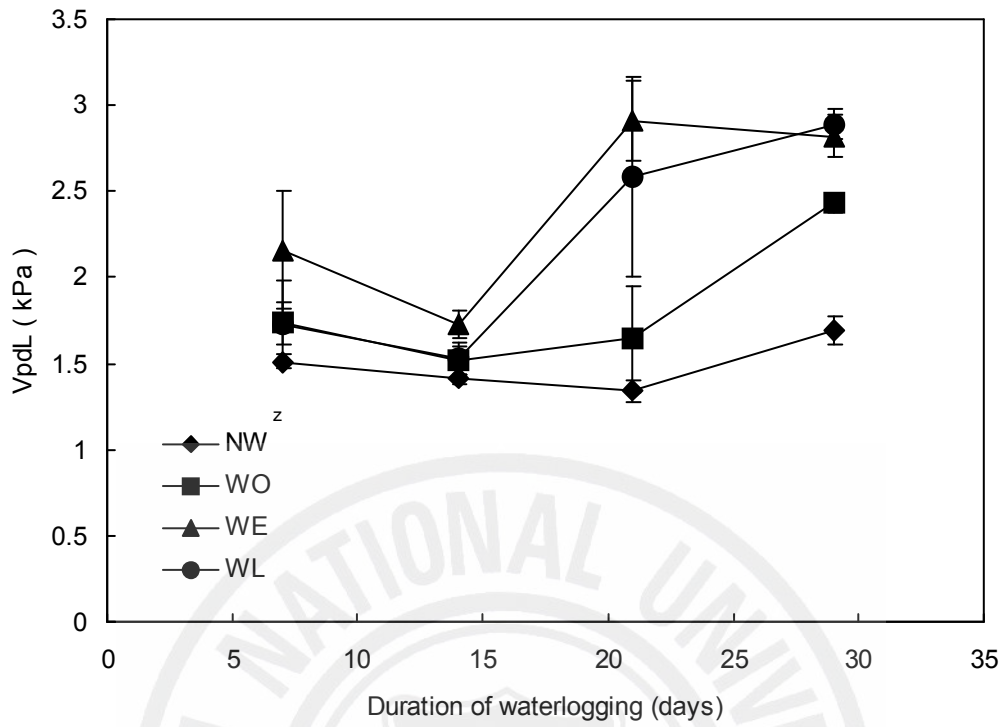


Fig. 3-5. Changes in leaf-to-air water vapor pressure deficit on T_{leaf} (VpdL) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by the aeration and exchange of water under waterlogging. Symbols represent means of three trees \pm S.E. ^zSee Table 3-1.

처리구는 NW와 비슷하게 유지되다가 침수 14일째부터 떨어지기 시작하여 침수에 대한 내성이 상당기간 유지됨을 확인할 수 있었다. 통기 처리에 의한 용존산소공급 효과는 침수 기간이 길어질수록 감소되긴 했지만 침수 후 30일째까지도 유지되었다(Fig. 3-6).

침수 42일째에 SPAD를 이용하여 엽록소 함량을 측정한 결과(Fig. 3-7), 엽령에 관계없이 NW와 WO 처리구에서 SPAD 값이 높게 나타났으며 WE 처리구는 WL구와 유의차가 없었다. 침수에 의하여 뿌리에서 양·수분의 흡수가 장애를 받게 되면 엽록체의 구성 물질인 Mg 등의 흡수가 불량하게 되어 엽록체 내의 엽록소 밀도가 줄어들고 잎이 노화와 황화가 촉진되는데(Jang, 2005) 이때 용존산소공급은 그 피해를 완화시킬 수 있음을 확인하였다.

순광합성량(A_{CO_2})은 침수 7일째까지는 대조구 이외의 처리 간에 차이가 나타나지 않았으나 14일째부터 처리간 차이가 두드러지게 나타났으며(Fig. 3-8), 21일째에는 NW와 WO 처리구는 순광합성량이 각각 17.9 와 $13.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 WE와 WL 처리구의 6.2 와 $5.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 에 비해 배 이상 높아 WO처리에서 광합성이 크게 개선되었으며 WL 처리구와의 차이는 침수일수가 길어짐에 따라 더욱 커졌다. WO 처리구의 광합성 개선 효과는 침수처리 기간이 길수록 그 효과는 점차 떨어졌으나 다른 침수 처리구들에 비하여 침수 30일째까지도 효과가 상당히 높게 유지되었다. 반면, WE 처리구는 WL 처리구에 비하여 광합성 개선 효과는 있었지만 WO 처리구에 비하여 크게 떨어졌다.

침수에 의한 식물의 기공폐쇄(Kozlowski와 Pallardy, 1979; Sena Gome와 Kozlowski, 1980a, 1980b, 1980c)와 그에 따른 광합성의 감소(Beckman 등, 1992; Childers와 White, 1942; Pezeshki와 Chambers 1985a; Sena Gomes와 Kozlowski, 1980a)는 많이 보고되었다. 침수 시 식물의 광합성 감소에 의한 피해가 발생하는 주된 원인은 토양내의 산소결핍이 크게 영향을 미치는데 침수조건에서 용존산소 공급에 의한 광합성 개선 효과에 대하여 Seo 등(2002)은 고온기 담액 수경재배 시 시금치와 상추를 이용하여 용존산소 농도를 달리하였을 때 용존산소 함량이 20ppm 처리구에서 광합성이 가장 활발하였고 이어 10ppm, 5ppm 처리 순으로 감소하였다고 보고하여 본 시험의 결과와 일치하는 경향을 나타냈다.

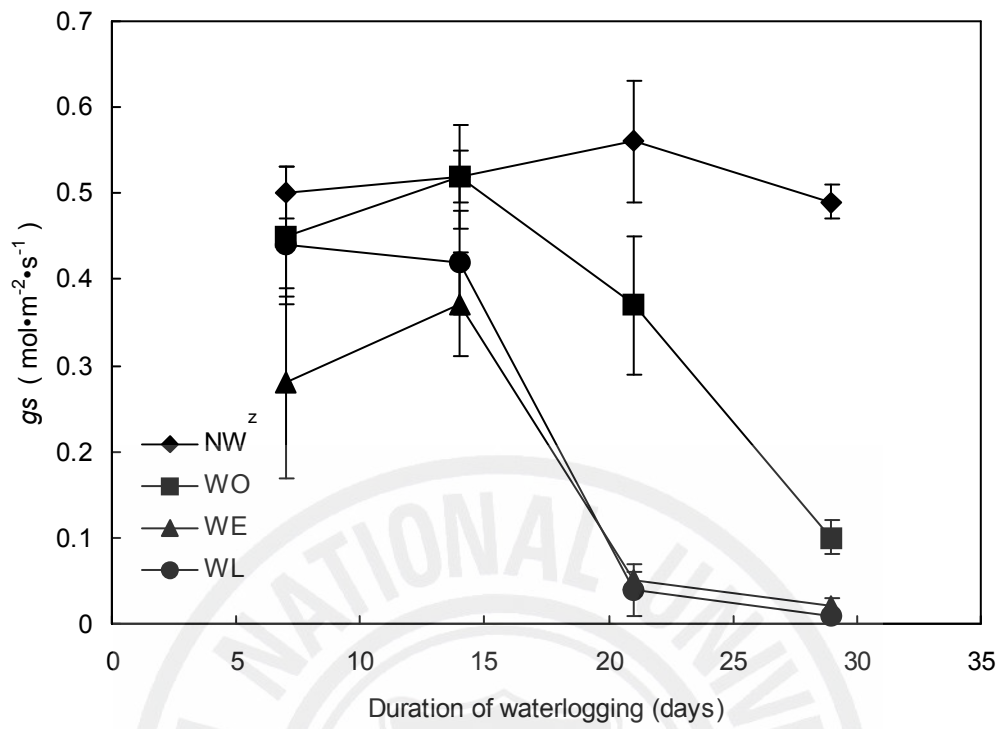


Fig. 3-6. Changes in conductance to H₂O (*gs*) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by the aeration and exchange of water under waterlogging. Symbols represent means of three trees ± S.E. ^zSee Table 3-1.

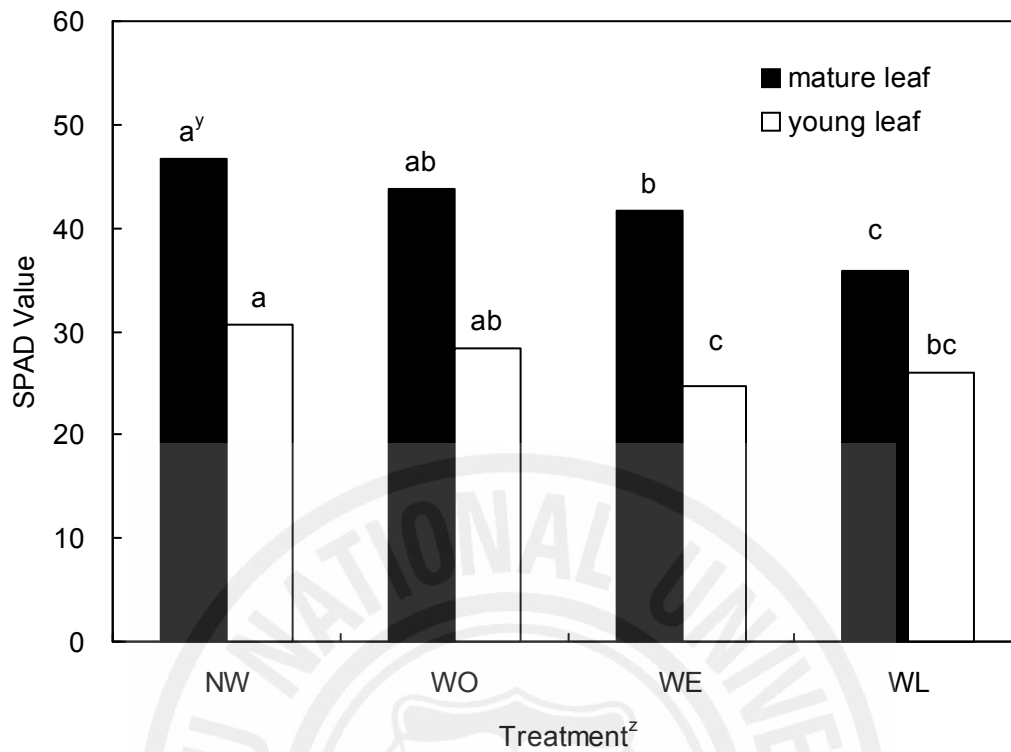


Fig. 3-7. SPAD value in mature and young leaf of two-year-old 'Campbell Early' grapevine as affected by the aeration and exchange of water under waterlogging. ^zSee Table 3-1. ^yMean separation within the same kind of leaf by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

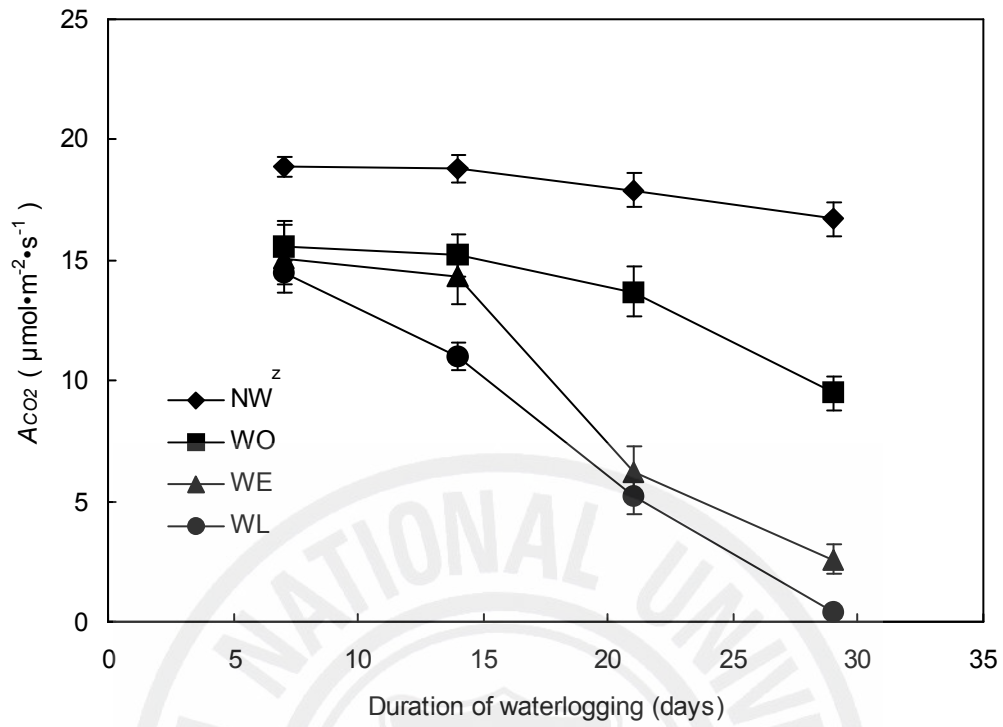


Fig. 3-8. Changes in net CO₂ assimilation (A_{CO_2}) in two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by the aeration and exchange of water under waterlogging. Symbols represent means of three trees \pm S.E. ^zSee Table 3-1.

침수 시 용존산소 공급이 포도 캠벨얼리 품종의 엽록소 형광 반응 개선에 미치는 효과를 살펴보면(Table 3-7), 침수 후 8일째까지는 처리 간 차이가 잘 나타나지는 않았으나 14일째부터 차이가 나타나기 시작하여 24일과 31일째의 Fv/Fm 값은 $NW \geq WO \geq WE > WL$ 순으로 낮아졌는데 NW, WO, WE 처리구간에는 유의차가 없이 WL 처리구에 비하여 유의하게 높았다. 이는 침수 시 용존산소 공급이 혐기상태의 근권에서 뿌리의 호흡을 개선하여 침수에 따른 스트레스를 경감시킨 것으로 판단이 된다.

엽록체 틸라코이드막에서 방출되는 엽록소 형광값인 Fv/Fm(제2 광계의 최대 광량자 수율) 값은 식물의 광이용 효율과 직결되는 대사 능력 정도를 간접적으로 나타내 주는 수치로 제2 광계의 광합성 반응을 본질적이면서도 민감하게 나타내 주는 식물의 반응이다(Lavorel과 Etienne, 1977). Fv/Fm은 침수에 의하여 감소되는 것으로 알려져 있는데(Smethurst 등, 2005; Ahmed 등, 2002; Rengifo 등, 2005), Fv/Fm이 높다는 것은 그만큼 빛을 효율적으로 잘 이용할 수 있으며 같은 광 조건이라 하더라도 광수확복합체(LHC II)에서 외부의 광을 더 많이 포집하여 광합성 대사가 활발하고 체내로 탄수화물을 더욱 많이 공급한다고 볼 수 있다.

침수 시 캠벨얼리 품종의 제2 광계의 양자수율(yield)과 전자전달율(ETR)을 살펴보았을 때(Table 3-8), 양자수율은 침수 후 9일째에는 NW가 0.57로 높고 침수구들 간에는 차이가 없었으나 24일째에는 WO의 양자수율과 전자전달율이 개선됨을 확인할 수 있었다. 한편, 전자 전달율은 Fv/Fm값에 영향을 미치지 않는다는 보고(Maxwell와 Johnson, 2000)가 있긴 하지만, 일반적으로 양자수율과 Fv/Fm값이 감소되는 것은 광저해와 광합성능의 저하를 암시한다(Adams 등, 1994).

Table 3-7. Effect of the aeration and exchange of water on the Fo, Fm, and Fv/Fm of chlorophyll fluorescence in two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf under waterlogging.

Duration of waterlogging (days)	Treatment ^z	Fo	Fm	Fv/Fm
3	NW	0.30 a ^y	1.58 a	0.811 a
	WO	0.32 a	1.60 a	0.801 b
	WE	0.31 a	1.61 a	0.804 ab
	WL	0.32 a	1.59 a	0.796 b
8	NW	0.32 a	1.48 a	0.785 a
	WO	0.31 a	1.45 a	0.787 a
	WE	0.33 a	1.45 a	0.770 b
	WL	0.32 a	1.44 a	0.776 ab
14	NW	0.37 a	2.13 a	0.825 a
	WO	0.32 b	1.75 b	0.817 b
	WE	0.32 b	1.75 b	0.816 bc
	WL	0.32 b	1.70 b	0.809 c
21	NW	0.30 b	1.62 a	0.812 a
	WO	0.32 ab	1.63 a	0.802 a
	WE	0.33 ab	1.64 a	0.798 a
	WL	0.34 a	1.66 a	0.795 a
24	NW	0.33 a	1.56 a	0.790 a
	WO	0.31 a	1.46 a	0.784 a
	WE	0.33 a	1.50 a	0.782 a
	WL	0.33 a	1.40 b	0.761 b
31	NW	0.33 a	1.58 a	0.793 a
	WO	0.33 a	1.52 a	0.780 a
	WE	0.35 a	1.55 a	0.770 a
	WL	0.33 a	1.34 a	0.745 b

^zSee Table 3-1.

^yMean separation within columns of the same date by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

Table 3-8. Effect of the aeration and exchange of water on the Fo, Fm, yield and ETR of chlorophyll fluorescence in two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf under waterlogging.

Duration of waterlogging (days)	Treatment ^z	Fo	Fm	yield	ETR
9	NW	0.33 a ^y	0.78 a	0.57 a	53.6 a
	WO	0.35 a	0.60 a	0.41 b	66.2 a
	WE	0.35 a	0.60 a	0.40 b	52.8 a
	WL	0.36 a	0.63 a	0.41 b	36.8 a
15	NW	0.35 a	1.16 a	0.70 a	35.6 b
	WO	0.37 a	1.17 a	0.68 ab	34.9 b
	WE	0.34 a	0.88 b	0.61 ab	45.9 a
	WL	0.36 a	0.89 b	0.59 b	38.5 b
24	NW	0.33 a	0.65 ab	0.48 ab	49.8 a
	WO	0.34 a	0.81 a	0.58 a	55.1 a
	WE	0.33 a	0.50 bc	0.30 b	19.9 a
	WL	0.34 a	0.37 c	0.08 c	14.3 a

^zSee Table 3-1.

^yMean separation within columns of the same date by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

3.4. 수체 생육의 변화

침수 시 용존산소 공급방법에 따른 뿌리활력을 측정한 결과(Fig. 3-9), 각 처리별 뿌리활력은 $NW \geq WO \geq WE \geq WL$ 순으로 낮아졌는데, 대조구(NW)가 $0.496 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 으로 가장 높았고 통기 처리에 의한 용존산소 공급 처리구(WO)는 $0.466 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, 단순침수구(WL)는 $0.157 \text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 으로 통기 처리에 의한 용존산소 공급 효과가 뚜렷하게 나타남을 확인할 수 있었다. 이 실험의 결과를 통하여 장기간 침수 시 용존산소 공급은 근권 내의 뿌리의 생리적 장애를 경감시킬 수 있을 것으로 판단되었다. 이러한 결과는 Ro 등(1995)의 실험 결과와는 다소 차이가 있었는데, Ro 등(1995)은 침수수 교환 시, 수중의 용존산소를 높게 하기 위해 지속적으로 유수 교환을 시킨 것이 실험기간 동안 공기를 주입한 용존산소 공급구에 비해 효율적으로 침수 수내에 용존산소를 공급했기 때문에 뿌리활력이 더 높게 유지되었던 것으로 판단된다.

침수가 발생하면 식물은 침수에 의한 영향으로 뿌리 호흡과 활력이 감소된다(Carperter와 Mitchell, 1980; Ro 등, 1995; Tripepi와 Mitchell, 1984). 뿌리활력이 감소되는 주요 원인으로서는 침수 시 용존산소가 뿌리 내로 원활하게 확산되지 않기 때문인데, Ro 등(1995)은 사과를 이용한 침수 시험에서 침수 수 교환에 의하여 뿌리의 활력을 높게 유지할 수 있었다고 보고한 바 있다.

침수 시 용존산소 공급이 수체의 생육에 미치는 영향을 조사한 결과는 Table 3-9에 나타내었다. 42일간의 침수 후 신초 길이는 NW 처리구에서 가장 길고 다음으로 WO, WE, WL 처리구 순이었다. 신초당 엽수에서도 WO 처리구는 26엽으로 NW 처리구의 36엽보다는 적었으나 WE와 WL 처리구의 22엽, 21엽에 비하여 많았으며 줄기 직경도 NW의 9.3mm에 비하여 WO는 8.1mm로 작았으나 WE의 7.6mm와 WL의 6.7mm에 비하여 좋은 생육을 보여 침수 시 통기 처리에 의한 용존산소 공급만으로도 생육 개선 효과를 볼 수 있었다.

생체중과 건물중에 미치는 영향을 조사한 결과(Fig. 3-10, 11), 침수로 인한 피해가 지하부 보다는 지상부에서 크게 나타났으며 침수 처리구들의 지상부 생육량이 낮아 NW 처리구와는 반대의 경향을 나타내었다. 용존산소를 높인 WO 처리구의 경우에는 다른 침수 처리구(WE, WL)에 비해 생체중량이 높은 경향이

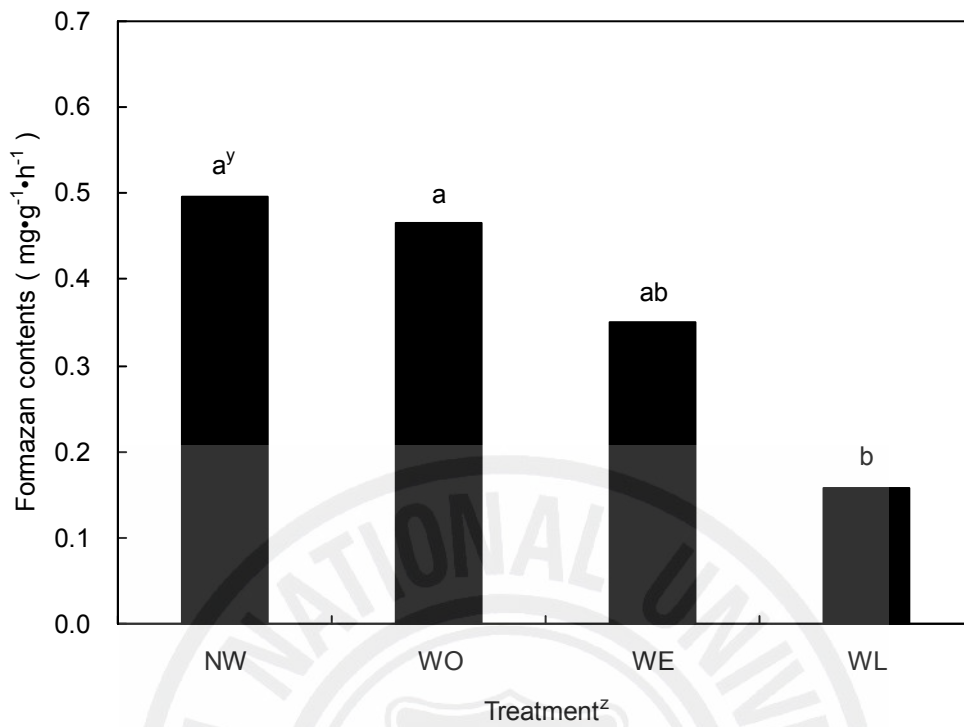


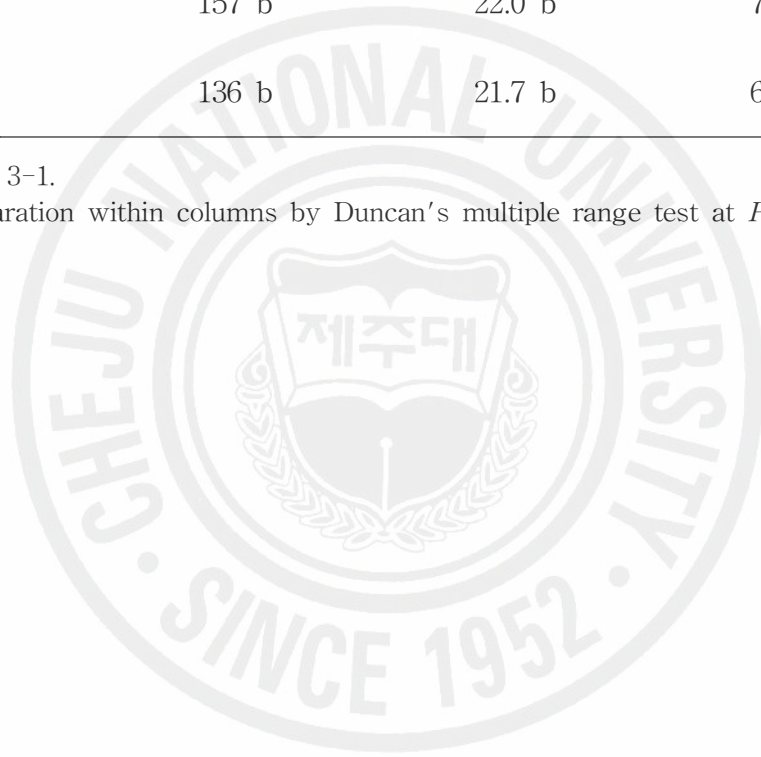
Fig. 3-9. Root activity in two-year-old 'Campbell Early' grapevine as affected by the aeration and exchange of water under waterlogging for 42 days. ^zSee Table 3-1. ^yMean separation by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

Table 3-9. Effect of the aeration and exchange of water on the shoot length, number of leaves and stem diameter in two-year-old 'Campbell Early' grapevine under waterlogging for 42 days.

Treatment ^z	Shoot length (cm)	No. of leaves (leaf/shoot)	Stem diameter (mm)
NW	339 a ^y	36.3 a	9.3 a
WO	190 b	26.3 b	8.1 ab
WE	157 b	22.0 b	7.6 ab
WL	136 b	21.7 b	6.7 b

^zSee Table 3-1.

^yMean separation within columns by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.



있지만 통계적인 차이는 없는 것으로 나타나 용존산소 공급이 어느 정도의 침수 피해를 줄일 수 있으나, 생체중 및 건물중의 침수 피해를 완전히 해소시키지 못함을 알 수 있었다. 침수는 많은 목본 식물에서 잎의 형태와 전개, 절간장의 생장을 억제하고, 미성숙한 잎의 조기 노화와 낙엽을 촉진시키며, 엽면적 감소와 신초의 고사를 유도하는 등 지상부의 생장에 악영향을 미치며(Kozlowski, 1982; Kozlowski, 1984; Kozlowski 등, 1991; Kozlowski와 Pallardy, 1997), 지하부에서는 뿌리의 정상적인 호흡이 불가능하고 부패 미생물들의 증가로 뿌리가 썩게 되며, 뿌리의 형성과 분지, 생존하는 뿌리와 Mycorrhizae의 형성을 억제하고, 뿌리의 노쇠를 촉진한다고 보고되고 있다(DeBell 등, 1984; Kozlowski, 1984; Kozlowski와 Pallardy, 1997).

과실을 수확하여 과즙의 당·산 및 과피의 착색도를 조사하여 본 결과(Table 3-10), 당도 및 산함량은 처리간에 차이가 없는 반면 착색도에 있어서는 침수 처리구들(WO, WE, WL) 모두 대조구(NW)에 비하여 명도(L)가 떨어졌으며 과실은 녹색(a)과 청색(b)의 비율이 높았고 용존산소 공급에 의한 개선 효과는 나타나지 않았다.

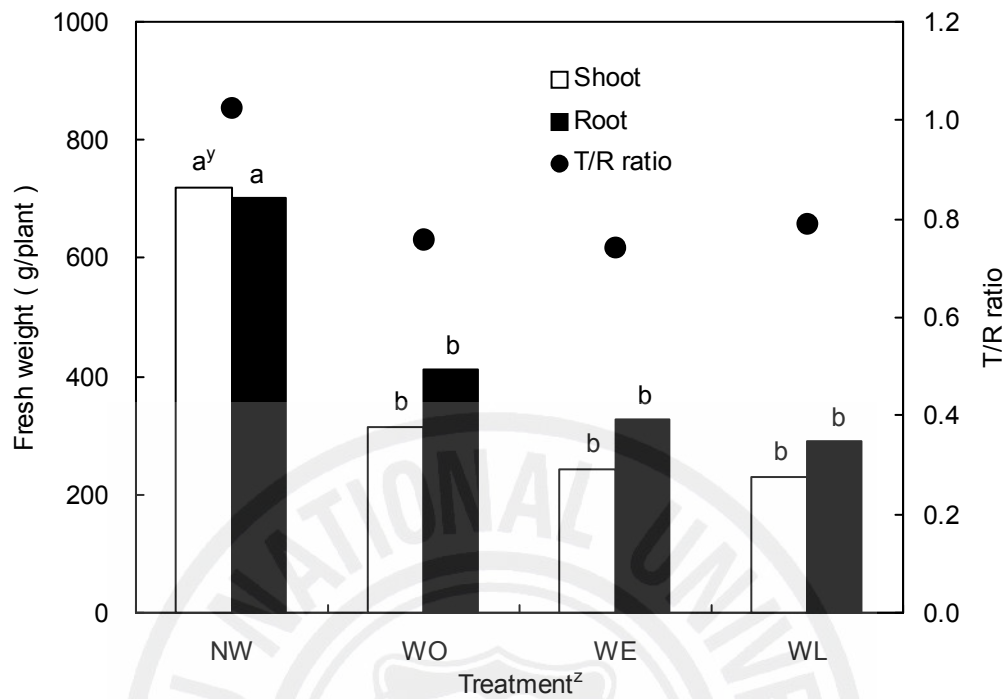


Fig. 3-10. Effect of the aeration and exchange of water on the root and shoot fresh weight and T/R ratio in two-year-old 'Campbell Early' grapevine under waterlogging for 42 days. ^zSee Table 3-1. ^yMean separation within items by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

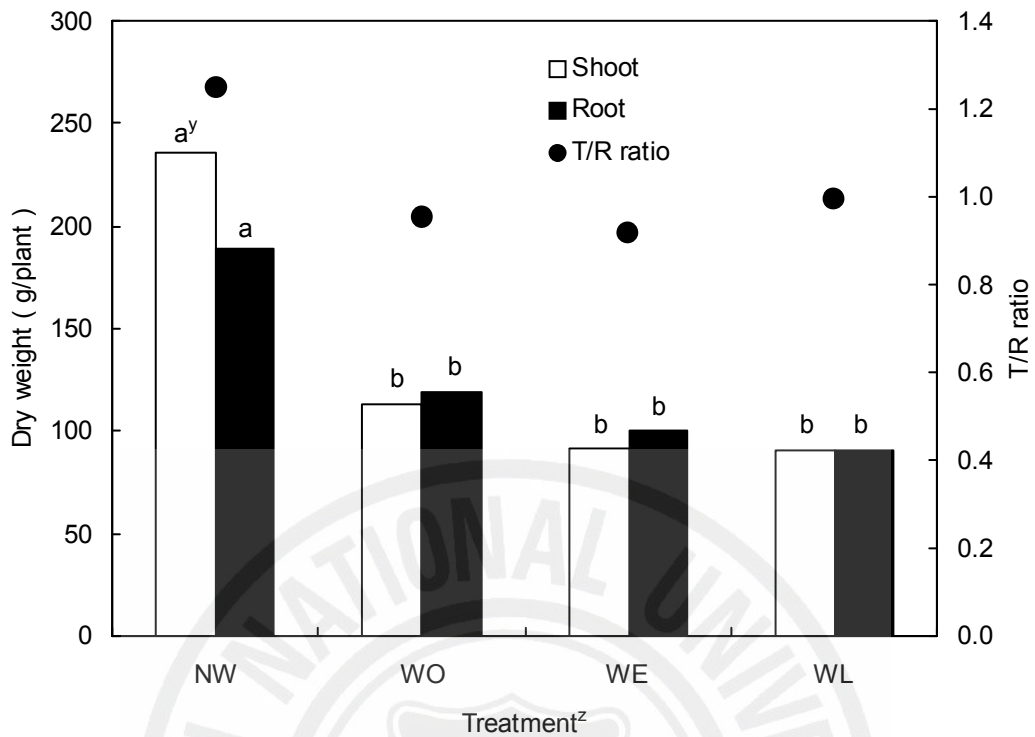


Fig. 3-11. Effect of the aeration and exchange of water on the root and shoot dry weight and T/R ratio in two-year-old 'Campbell Early' grapevine under waterlogging for 42 days. ^zSee Table 3-1. ^yMean separation within items by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

Table 3-10. Effect of the aeration and exchange of water on the contents of soluble solid and titratable acid in juice, and peel chromaticity in two-year-old 'Campbell Early' grapevine under waterlogging for 42 days.

Treatment ^z	Soluble solid contents (°Brix)	Titratable acid (%)	Hunter color value ^x		
			L	a	b
NW	13.0 a ^y	0.94 a	50.7 a	-9.2 b	22.1 a
WO	13.4 a	0.98 a	38.1 b	6.5 a	5.1 b
WE	12.9 a	0.91 a	40.8 b	1.6 a	9.8 b
WL	12.6 a	0.90 a	38.9 b	2.9 a	7.4 b

^zSee Table 3-1.

^yMean separation within columns by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

^xL, 0 (dark)~100 (light); a, -60 (green) ~+60 (red); b, -60 (blue)~+60 (yellow).

4. 침수 시 착과가 포도나무의 생육에 미치는 영향

4.1. 광합성

기공전도도(g_s)는, 착과 상태에서는 침수 기간이 경과함에 따라 급격히 감소하여 28일째에 $0.028 \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 침수 기간 계속 낮아졌다가 배수 후 7일째 즉 침수시작 35일째에는 $0.082 \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 다소 회복하였으나 비착과구에서는 28일째에 $0.027 \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 낮았으며 배수 후 7일이 지나도 $0.022 \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 더욱 떨어지는 현상을 보였다(Fig. 4-1). 세포 내 CO_2 농도(C_i)는 침수 처리구가 비침수구에 비해 낮게 나타났으며, 착과 여부에 관계없이 일정한 경향을 나타냈다(Fig. 4-2). 엽온을 기준으로 한 엽과 대기간의 확산압차(V_{pdL})는 침수구가 높았으나 착과에 따른 차이는 뚜렷하지 않았다(Fig. 4-3). 증산율(E)은 착과구가 비침수구와 침수구에서 모두 다소 높게 유지되었으며(Fig. 4-4), 특히 침수 28일째에 배수시키고 7일후인 35일째 조사에서는 착과구가 $1.82 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 비착과구의 $0.50 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 에 비해 증산율이 높게 나타났다.

시험 기간 동안 비침수구에서는 비착과구가 착과구에 비해 순광합성량이 높게 유지 되었는데 이는 과실이 없으므로 해서 수체가 더욱 영양 성장을 활발히 하여 광합성량이 높았던 것으로 생각된다(Fig. 4-5). 그러나 침수구내에서는 착과구가 비착과구에 비해 침수 기간 동안 침수 수를 배수하는 28일째를 제외하고는 광합성량이 높게 유지되었다. 또한, 침수처리 후 28일째와 배수 처리 후 7일째인 35일째의 광합성을 비교한 결과에서도 비착과구는 2.9에서 $1.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 감소한 반면, 착과구는 2.9 에서 $3.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 증가하는 상반된 경향을 보였다. 이러한 원인은 침수처리 2주째부터 발생된 부정근들이 배수 후 건조되어 제 기능을 하지 못한 반면 착과구는 과실 내의 수분을 활용하는데 기인한 것으로 판단된다.

다른 한편으로는 착과구는 비착과구에 비해 과실에 의한 sink가 크므로 광합성에 의한 동화산물의 전류 구배가 크게 되고 잎에서 생성된 광합성 산물의 이동이 빠르게 일어나, 동화산물의 축적에 따른 잎에서의 낮잠 현상 등과 같은 과부하가 적게 걸림으로서 외부로부터 들어오는 광에너지를 효율적으로 광화학적

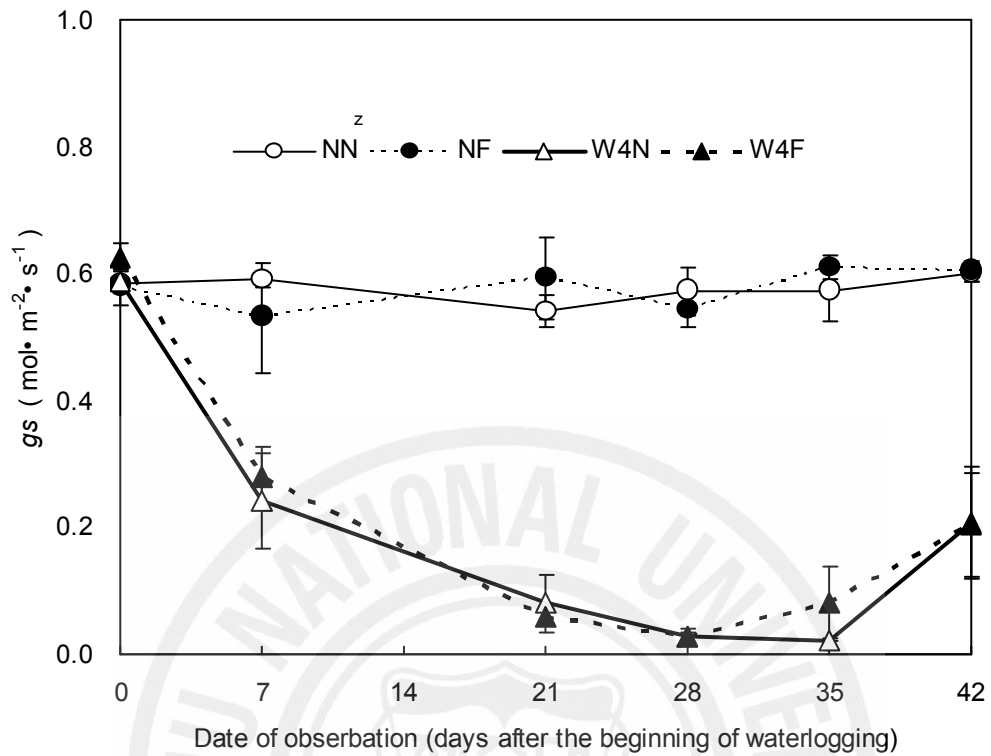


Fig. 4-1. Changes in conductance to H₂O (*gs*) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 4 weeks and fruiting. ^zNN, Non-waterlogging + Non-fruiting; NF, Non-waterlogging + Fruiting; W4N, Waterlogging for 4 weeks + Non-fruiting; W4F, Waterlogging for 4 weeks + Fruiting. Symbols represent means of three trees ± S.E.

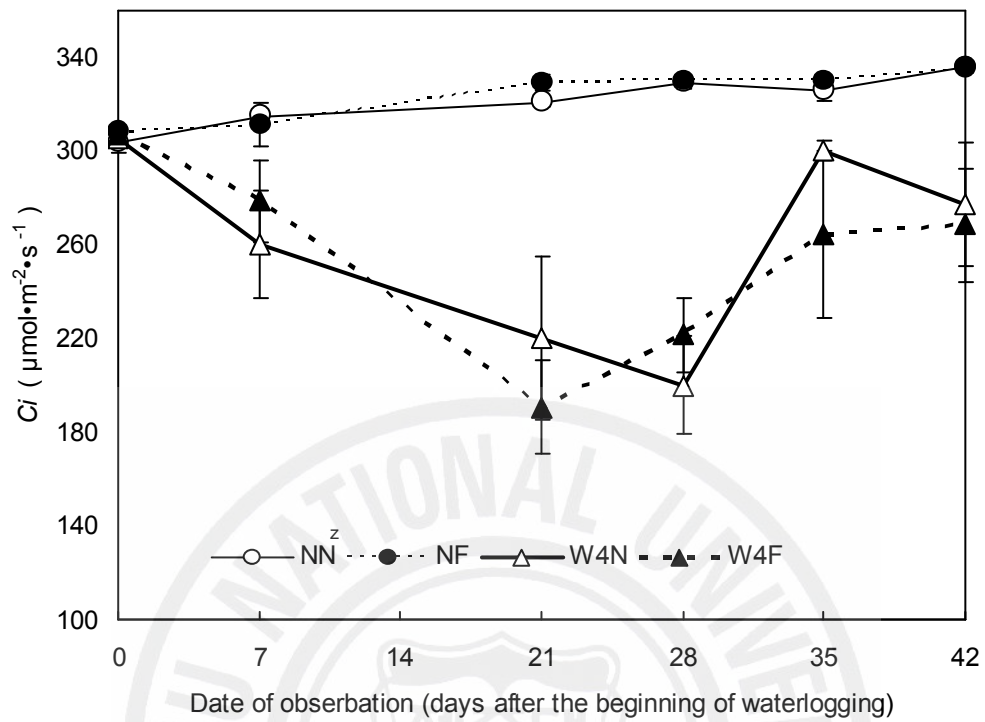


Fig. 4-2. Changes in intercellular CO₂ concentration (*C_i*) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 4 weeks and fruiting. Symbols represent means of three trees ± S.E. ^zSee Fig. 4-1.

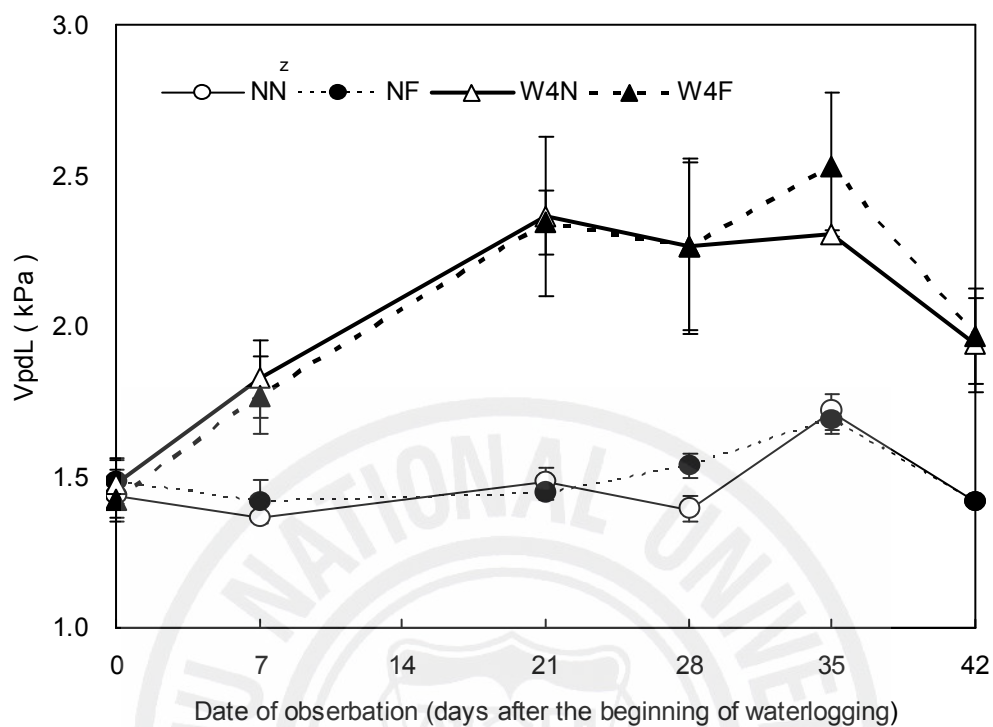


Fig. 4-3. Changes in leaf-to-air water vapor pressure deficit on T_{leaf} (VpdL) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 4 weeks and fruiting. Symbols represent means of three trees \pm S.E. ^zSee Fig. 4-1.

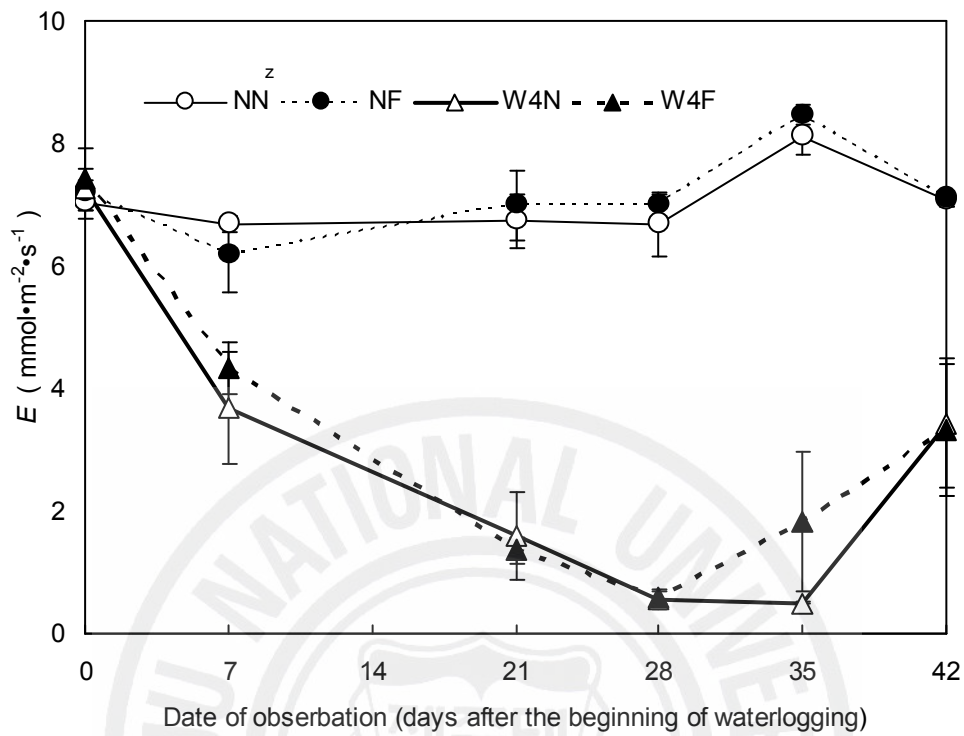


Fig. 4-4. Changes in transpiration rate (E) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 4 weeks and fruiting. Symbols represent means of three trees \pm S.E. ^zSee Fig. 4-1.

형광소멸에 의해 소모하고 비광학적 형광소멸에 의한 에너지 방출이 적어지기 때문에 광합성 대사 과정도 효율이 더 높을 것으로 생각된다.

Wibbe와 Blanke 등(1997)은 사과(*Malus domestica* borkh cv. Golden Delicious)를 이용한 침수 상태에서의 착과 조절 실험에서 침수는 착과의 여부에 관계없이 전체적으로 사과잎의 광합성을 떨어뜨렸으나 비착과구의 광합성의 감소가 더 크고 암호흡(R_D)량도 증가하였다고 하였다. 본 실험에서도 같은 경향이 있으며 따라서 포도 재배 시 침수가 발생했을 때 착과 상태로 수체를 관리함으로써 침수에 대한 수체의 내성을 높일 수 있다고 판단되었다.



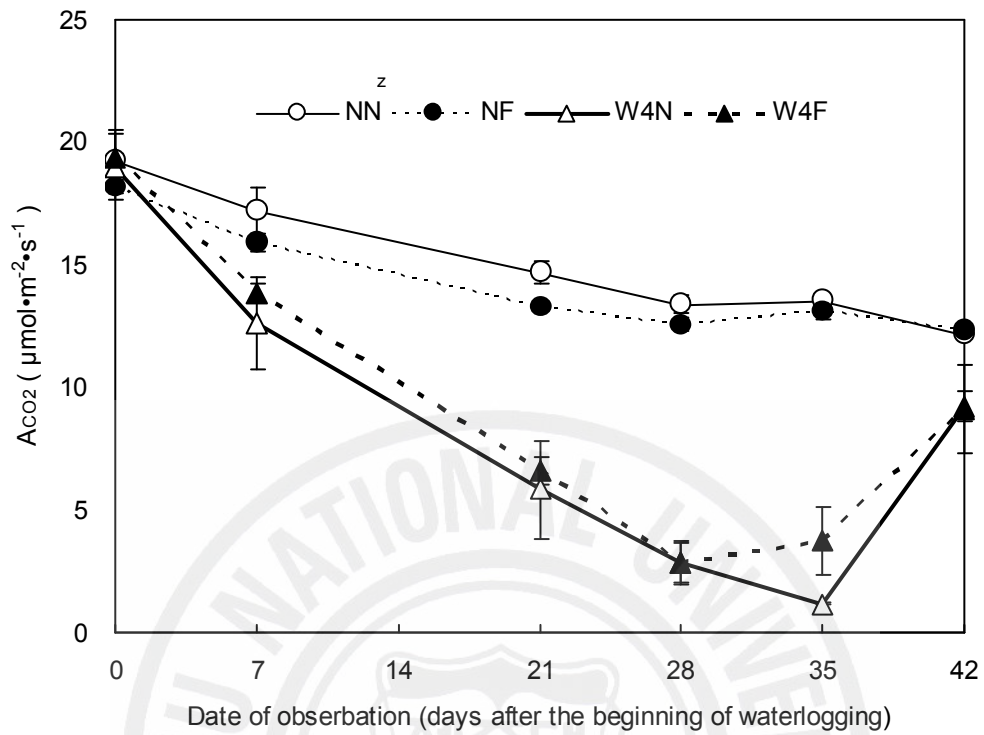


Fig. 4-5. Changes in net CO₂ assimilation rate (A_{CO_2}) of two-year-old 'Campbell Early' grapevine leaf as affected by waterlogging for 4 weeks and fruiting. Symbols represent means of three trees \pm S.E. ^zSee Fig. 4-1.

4.2. 양분 흡수

20일간의 침수처리 후 토양의 산화환원전위차(Eh)를 측정한 결과(Table 4-1), 비침수구는 520mV로 산화된 상태로 있었고 침수구는 0mV로 환원이 많이 진행되어 있음을 확인할 수 있었다. Pezeshki와 Chambers(1985a, 1985b)는 토양이 침수가 되면 Eh가 +300mV 이하로 낮아진다고 하였으며, Laanbroek(1990)는 토양의 환원이 진행된다면 산화 상태의 Fe^{3+} 와 Mn^{4+} 은 줄어드는 반면 물에 잘 녹는 Fe^{2+} 와 Mn^{3+} 의 용해도가 증가된다고 보고하였다.

침수된 상태에서 착과에 따른 2년생 포도 캠벨얼리 유목의 무기성분의 흡수 변화를 살펴본 결과(Table 4-2), 뿌리에서 N의 농도는 착과여부에 따른 차이가 일정하지 않았으며, P 농도는 침수 2주째에 착과구 $2.8g \cdot kg^{-1}$, 비착과구 $2.4g \cdot kg^{-1}$ 로 착과구의 농도가 높았으나 4주째에는 비착과구가 다소 높았다. K의 농도는 침수 2주째에 착과구가 $12.5g \cdot kg^{-1}$ 로, 비착과구 $10.6g \cdot kg^{-1}$ 에 비해 17.9% 높았으며, Ca는 침수 2주와 4주 착과구가 7.4, $7.9g \cdot kg^{-1}$ 으로 비착과구의 6.7, $7.0g \cdot kg^{-1}$ 에 비하여 각각 10.4, 12.9%가 높았다. Fe, Mn과 Na은 뚜렷한 차이를 보이지 않았다.

줄기에서 N의 농도는 침수 2주째에는 착과구가, 4주째에는 비착과구가 다소 높아 뿌리에서와 같은 경향을 나타내었으며, 침수 2주째 P, Mg, Ca의 함량도 착과구가 많아 뿌리와 같은 경향을 보였다. 반면 Na은 착과구가 $230.5mg \cdot kg^{-1}$ 으로 비착과구의 $310.7mg \cdot kg^{-1}$ 에 비해 낮았다(Table 4-3).

엽병에서 N의 농도는 뚜렷한 경향이 없었고 P는 착과구가 다소 높았으나 유의성은 없었으며 K은 침수 2주째 착과구 $16.9g \cdot kg^{-1}$, 비착과구 $13.3g \cdot kg^{-1}$ 으로 27.1%, Mg은 침수 4주째에 착과구가 $4.2g \cdot kg^{-1}$ 로 비착과구의 $2.6g \cdot kg^{-1}$ 에 비해 61.5% 증진되었다. Zn은 침수 2주와 4주 처리의 착과구가 39.6, $33.1mg \cdot kg^{-1}$ 로 비착과구의 34.8, $29.1mg \cdot kg^{-1}$ 에 비해 다소 높았다(Table 4-4).

잎에서의 N 농도는 침수 2주째에는 착과구가 $16.7g \cdot kg^{-1}$, 비착과구 $10.4g \cdot kg^{-1}$ 이었으며 침수 4주째에는 착과구 $14.5g \cdot kg^{-1}$, 비착과구 $13.3g \cdot kg^{-1}$ 으로 착과된 포도나무에서 농도가 높았으며 P의 농도도 침수 2주째는 착과구가 높았으나 4주째에는 차이가 감소된 반면 Ca의 농도는 침수 기간이 길어지면서 착과

Table 4-1. Soil redox potential as affected by waterlogging for 20 days.

Treatment	Eh (mV)
Non-waterlogging	520 ± 50 ^z
Waterlogging	0 ± 30

^zMean values ± S.E.



Table 4-2. Effect of waterlogging period and fruiting on the nutrient composition of root observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.

Treatment ^z	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Na
	(g · kg ⁻¹)					(mg · kg ⁻¹)			
NN	5.4 d ^y	2.6 ab	10.8 b	6.6 b	2.1 a	694 c	43.7 d	60.3 a	869 c
NF	5.3 d	2.7 a	11.5 ab	6.4 b	1.8 bc	695 c	41.7 d	59.3 a	938 bc
W2N	6.7 cd	2.4 bc	10.6 b	6.7 b	1.8 bc	1243 a	90.0 c	57.2 a	1188 a
W2F	7.8 bc	2.8 a	12.5 a	7.4 ab	1.9 abc	1357 ab	95.2 c	61.6 a	1255 a
W4N	10.9 a	2.5 abc	8.6 c	7.0 ab	2.0 ab	1781 a	195.7 b	58.9 a	1225 a
W4F	9.6 ab	2.2 c	5.8 d	7.9 a	1.7 c	1653 ab	246.2 a	67.6 a	1136 ab

^zNN, Non-waterlogging + Non-fruiting; NF, Non-waterlogging + Fruiting; W2N, Waterlogging for 2weeks + Non-fruiting; W2F, Waterlogging for 2weeks + Fruiting; W4N, Waterlogging for 4weeks + Non-fruiting; W4F, Waterlogging for 4weeks + Fruiting, Symbols represent means of three trees ± S.E.

^yMean separation within columns by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

Table 4-3. Effect of waterlogging period and fruiting on the nutrient composition of stem observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.

Treatment ^z	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Na
	(g · kg ⁻¹)					(mg · kg ⁻¹)			
NN	2.1 bc ^y	1.0 ab	7.4 a	3.2 b	0.9 b	1.1 c	23.0 b	23.5 bc	68.1 c
NF	3.2 ab	1.1 a	6.9 a	3.8 a	1.1 a	2.2 c	29.8 ab	25.8 bc	83.0 c
W2N	3.2 ab	0.8 b	5.9 a	3.1 bc	0.8 b	9.1 a	36.1 a	30.0 a	310.7 a
W2F	3.4 a	0.9 ab	6.6 a	3.1 bc	0.9 b	4.7 bc	37.0 a	27.2 ab	230.5 b
W4N	2.0 bc	0.9 ab	7.7 a	2.8 c	0.7 b	6.2 ab	31.9 a	25.4 bc	278.9 ab
W4F	1.6 c	0.9 ab	7.3 a	3.0 bc	0.9 b	6.3 ab	31.4 a	22.9 c	244.6 ab

^zSee Table 4-2.

^yMean separation within columns by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

Table 4-4. Effect of waterlogging period and fruiting on the nutrient composition of petiole observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.

Treatment ^z	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Na
	(g · kg ⁻¹)					(mg · kg ⁻¹)			
NN	4.2 ab ^y	9.3 a	19.7 a	10.9 ab	5.0 b	17.2 b	115.7 c	37.3 ab	910 c
NF	4.1 ab	9.8 a	18.7 a	11.9 a	5.7 a	19.7 ab	153.0 b	36.6 abc	1094 b
W2N	3.2 b	5.5 b	13.3 c	11.1 ab	4.8 b	27.0 a	224.0 a	34.8 bc	1311 a
W2F	4.4 ab	6.2 b	16.9 b	10.3 ab	4.8 b	24.2 ab	228.9 a	39.6 a	1190 ab
W4N	4.7 a	2.9 c	9.4 d	7.8 c	2.6 d	24.0 ab	86.3 d	29.1 d	914 c
W4F	4.3 ab	3.5 c	9.7 d	8.7 c	4.2 c	23.8 ab	100.3 c	33.1 c	1297 a

^zSee Table 4-2.

^yMean separation within columns by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

구의 농도가 비착과구보다 상대적으로 증가하였다(Table 4-5). Zn과 Na도 착과구에서 높은 경향을 나타냈으며 나머지 성분들은 차이가 나타나지 않았다. 일반적으로 침수토양에서 호기성 미생물들은 산소 부족으로 죽게 되며(Takeda와 Furusaka, 1970) 혐기성 미생물들이 우점하게 되는데 이들은 산소가 부족할 때 전자 전달과 산화적 인산화 과정에서 전자 수용체로서 다양한 유기물질과 양분들 중 $\text{NO}_3^- > \text{Mn}^{4+} > \text{Fe}^{3+} > \text{SO}_4^{2-} > \text{CO}_2$ 순으로 대사 과정에 이용하게 되며 토양중의 N_2 , Mn^{2+} , Fe^{2+} , H_2S , CH_4 , NH_4^+ 와 H_2 함량을 높인다. 이러한 토양에서는 작물의 N, P, K와 Ca 흡수가 감소하고 Na, Fe 등의 흡수는 증가한다고 보고되고 있다(Gutierrez Boem 등, 1996; Close와 Davidson, 2003). 본 실험의 결과를 통하여 살펴보면 2주간 침수 시 착과가 N, P, K, Ca, Zn의 흡수를 증가시키고 Na의 흡수는 줄기와 엽에서 감소됨을 확인 할 수 있었다.

침수 상태에서는 Na의 잎으로 전류가 조장되는 반면 K의 이동성이 억제되어 Na/K 비율이 증가되는데(Drew와 Dikunwin, 1985; Drew와 Lauchli, 1985), Devitt 등(1984)은 Na의 과다 축적과 K의 흡수 억제가 기공 조절을 방해한다고 보고하였다. 이 실험에서는 2주간 침수 시 착과구의 K의 농도는 증가되고 Na의 농도는 감소되어 Na/K 비율이 증가하지 않음으로서 침수시 발생하는 수체의 Na의 과잉 흡수에 따른 잎에서의 피해로 인한 광합성대사의 교란은 침수시 착과에 의해 줄어들 것으로 생각된다.

지금까지 침수 상태에서 착과 여부가 포도의 양분 흡수와 침수 내성의 변화에 미치는 영향에 대한 연구는 미흡하였으나 본 실험을 통하여 2주간 침수 시 착과구에서 N은 뿌리, 줄기, 엽병, 잎, P는 뿌리, 줄기, 잎, K는 뿌리, 줄기, 엽병, 잎, Ca은 뿌리, 엽병, 잎, Zn은 엽병, 잎에서 농도가 높게 나타남을 확인하였다. 따라서 전반적으로 침수된 포도나무에서는 착과가 무기 성분의 흡수를 증가시키고 있음이 밝혀졌고 이로써 침수 시 착과 상태로 유지하는 것이 양분 흡수를 증진시켜 침수에 대한 내성을 높일 수 있다는 것을 알게 되었다.

Table 4-5. Effect of waterlogging period and fruiting on the nutrient composition of leaf observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine.

Treatment ^z	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Zn	Na
	(g · kg ⁻¹)					(mg · kg ⁻¹)			
NN	13.9 ab ^y	6.8 a	11.2 a	16.1 b	2.38 a	34.7 a	91.2 b	20.1 a	404 a
NF	12.7 bc	7.0 a	10.9 a	18.4 a	2.47 a	35.7 a	104.3 ab	19.1 ab	249 b
W2N	10.4 c	3.5 c	9.1 bc	13.4 c	2.42 a	34.2 a	114.8 a	14.8 cd	252 b
W2F	16.7 a	4.1 b	10.3 ab	14.1 c	2.45 a	34.5 a	115.9 a	16.9 bc	281 b
W4N	13.3 bc	2.5 d	9.0 c	9.5 e	2.07 b	34.6 a	59.0 c	12.3 d	269 b
W4F	14.5 ab	2.1 d	8.3 c	11.8 d	2.12 b	40.7 a	57.4 c	14.6 cd	351 ab

^zSee Table 4-2.

^yMean separation within columns by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

4.3. 생육 변화

초장은 2주간 침수 처리에서 착과구 353cm, 비착과구 267 cm로 착과구의 초장이 30% 증가하였으며 4주간 침수구에서는 유의적인 차이가 인정되지 않았다(Fig. 4-6). 엽수도 침수 2주 처리에서는 착과구 33엽, 비착과구의 26엽으로 26% 많았으며 4주간 침수구에서는 통계적인 유의차가 없었다(Fig. 4-7). 줄기 직경은 비침수 처리에서는 비착과구가 10.1mm로 착과구의 9.3mm에 비해 직경이 9% 컸으나 2주간 침수에서는 착과구가 10.2mm로 비착과구의 9.1mm에 비해 12%가 커졌으며 4주간 침수구에서도 같은 경향으로 침수 시에는 착과된 나무의 생장이 열매가 없는 나무에 비하여 커짐을 알 수 있었다(Fig. 4-8). 식물의 생육 정도는 그 식물이 좋은 환경에 놓여있는지 부적합한 환경에 놓여 있는지를 판단하는 좋은 지표가 될 수 있는데 침수 시 착과상태로 유지하는 것은 비착과에 비해 수체의 생육량을 증진시켜 식물에 불량한 침수환경 하에서 수체의 내성을 높이는 것으로 판단된다.

생체중을 조사한 결과(Fig. 4-9), 침수처리 시에는 2주와 4주 모두 착과구가 비착과구에 비해 지상부와 뿌리의 생체중이 증가하였으며, T/R율은 침수 기간이 길어짐에 따라 증가하는 경향을 나타냈으나 착과와 비착과 간에 뚜렷한 차이를 나타내지는 않았다. 건물중도 생체중과 같은 경향을 나타내었으며(Fig. 4-10) T/R율도 2주와 4주간의 침수 처리구에서 착과구가 높았고 지상부와 지하부의 생장량도 비착과구에 비하여 높은 경향을 나타내었다.

침수 처리구의 뿌리 상태는 혐기 상태의 근권 환경의 영향으로 부피가 많이 줄어들었으며 침수가 오래된 뿌리는 검게 변색되어 있는 것을 볼 수 있었고(Fig. 4-11), 과실은 여러 연구자의 보고와 같이(Bradford와 Yang 1981; Kawase 1981; McKeon 등, 1995; Smith와 Russell, 1969) 4주 침수 처리구에서 착색이 많이 진전되어 있었다(Fig. 4-12).

뿌리활력은 비침수 및 2주, 4주 침수구에서 착과 상태로 관리한 처리구가 비착과구에 비해 활력이 높게 나타났는데(Fig. 4-13) 착과에 따른 sink의 크기가 커짐으로써 광합성이 증가되고 그 효과가 뿌리활력에도 긍정적인 영향을 미친 것으로 판단되었다.

이상의 결과는 앞의 광합성 및 관련 변수들의 반응과 같은 경향이었으며 착과로 인하여 sink가 커짐으로서 잎에서 생성된 광합성 산물의 전류가 잎, 줄기, 뿌리 및 과실로 원활히 이동되어 광합성이 촉진되고 뿌리의 양·수분 흡수가 늘어났기 때문으로 생각된다. 예비 실험에서 포도 유목의 침수 시 잎의 엽록소형광을 측정 중 착과된 잎에서 F_v/F_m 값이 높게 나타났던 바, 착과로 인한 광합성산물의 sink 증대가 잎 내의 제1, 2 광계를 활성화시켜 침수에 대한 내성을 높일 수 있을 것이라는 가설을 세웠으며 침수된 포도원에서 배수가 곤란한 경우, 수체 관리 방법으로 과실의 적과 여부를 결정하기 위하여 이 실험을 수행하였다. 실험에 앞서 가설로 세웠던 착과된 상태가 침수 시 수체의 생육억제 현상을 개선할 수 있다는 사실을 본 실험 결과들을 통하여 확인할 수 있었다.



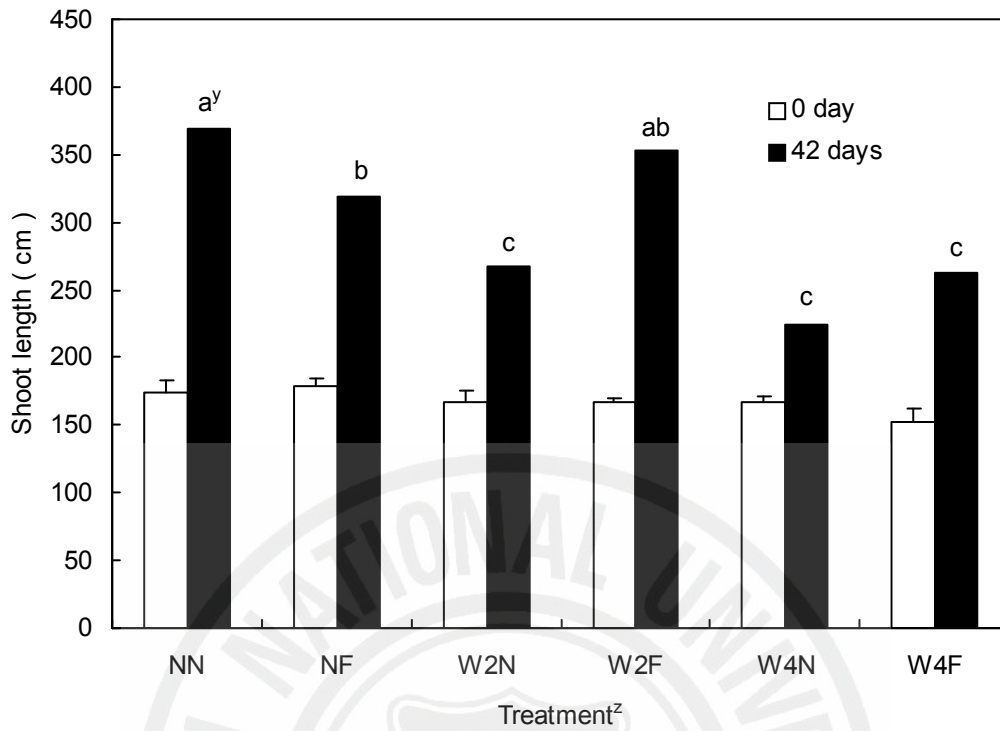


Fig. 4-6. Effect of waterlogging period and fruiting on the shoot length observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ^zSee Table 4-2. ^yMean separation by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

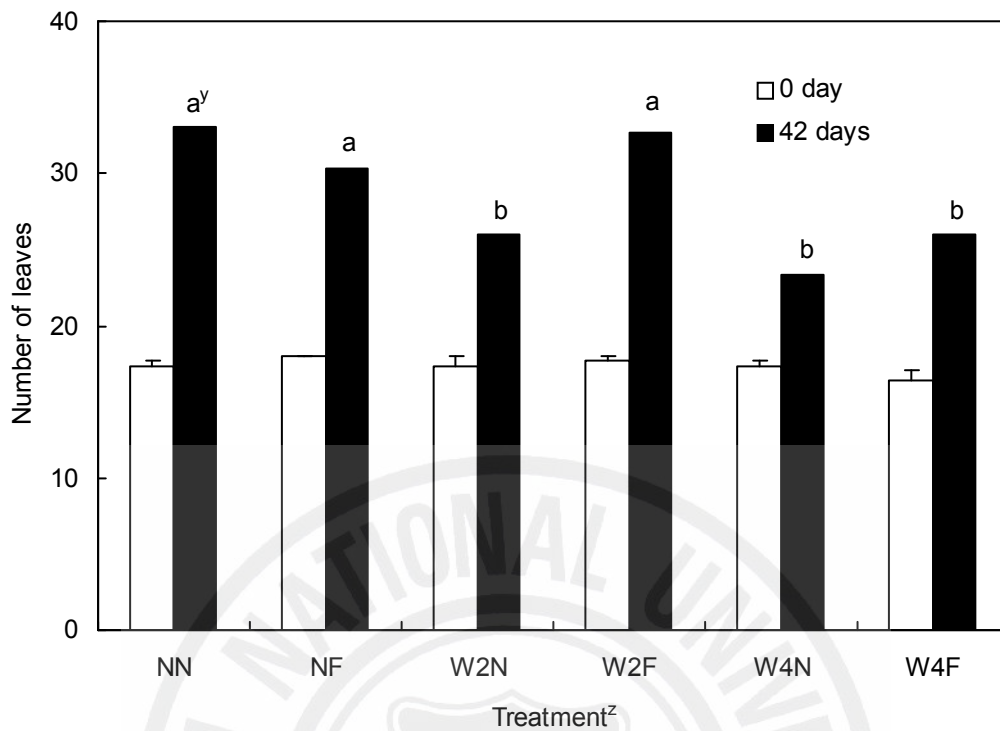


Fig. 4-7. Effect of waterlogging period and fruiting on the number of leaves observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ^zSee Table 4-2. ^yMean separation by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

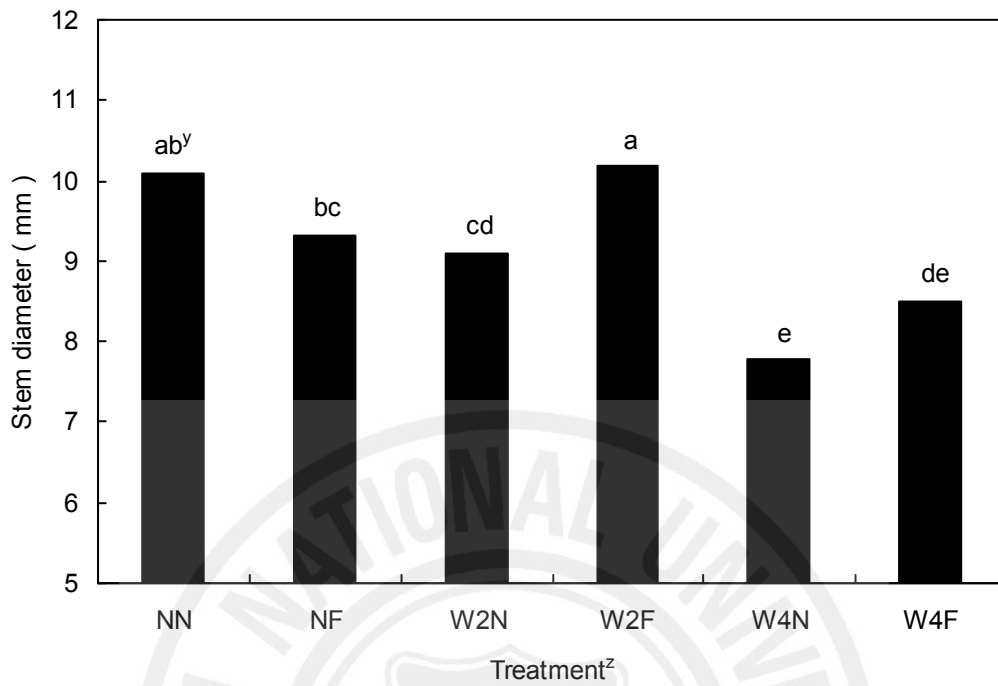


Fig. 4-8. Effect of waterlogging period and fruiting on the stem diameter observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ^zSee Table 4-2. ^yMean separation by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

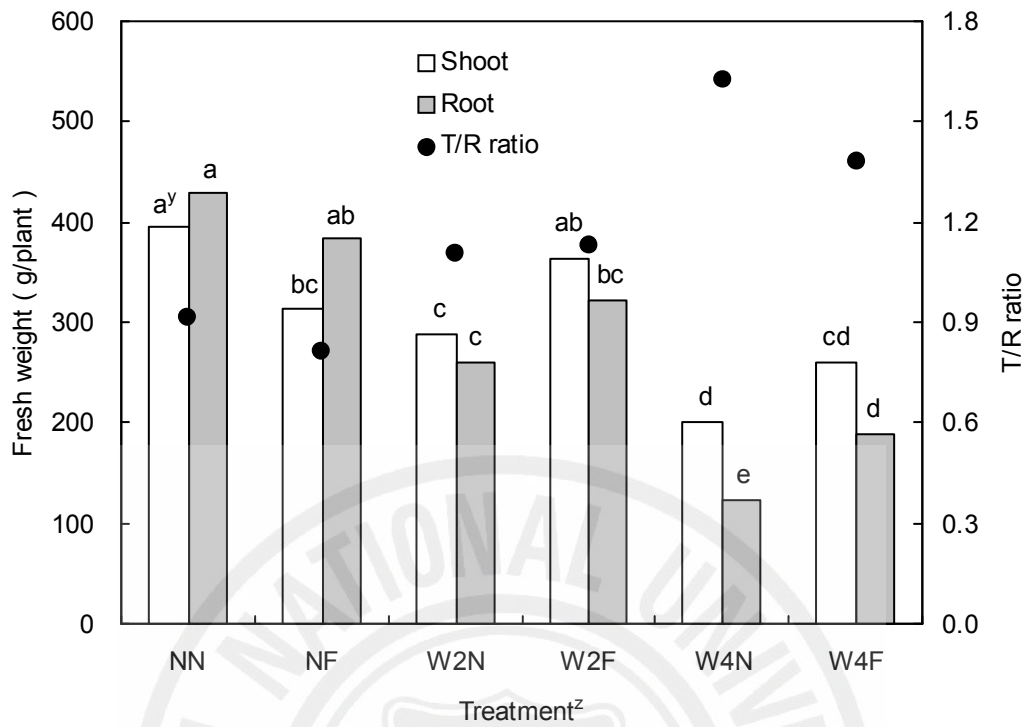


Fig. 4-9. Effect of waterlogging period and fruiting on the shoot and root fresh weight and T/R ratio observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ^zSee Table 4-2. ^yMean separation within items by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.

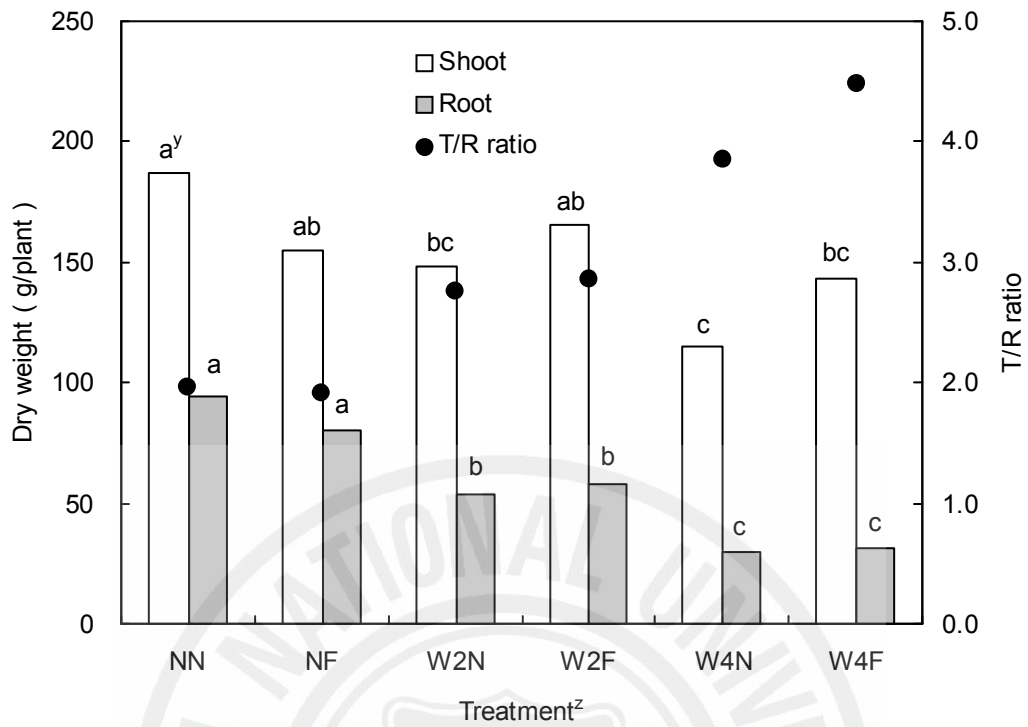


Fig. 4-10. Effect of waterlogging period and fruiting on the shoot and root dry weight and T/R ratio observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ^zSee Table 4-2. ^yMean separation within items by Duncan's multiple range test at $P = 0.05$.



Fig. 4-11. Root characteristics in two-year-old 'Campbell Early' grapevine as affected by waterlogging period and fruiting. Photograph was taken 42 days after the beginning of waterlogging. ^zSee Table 4-2.



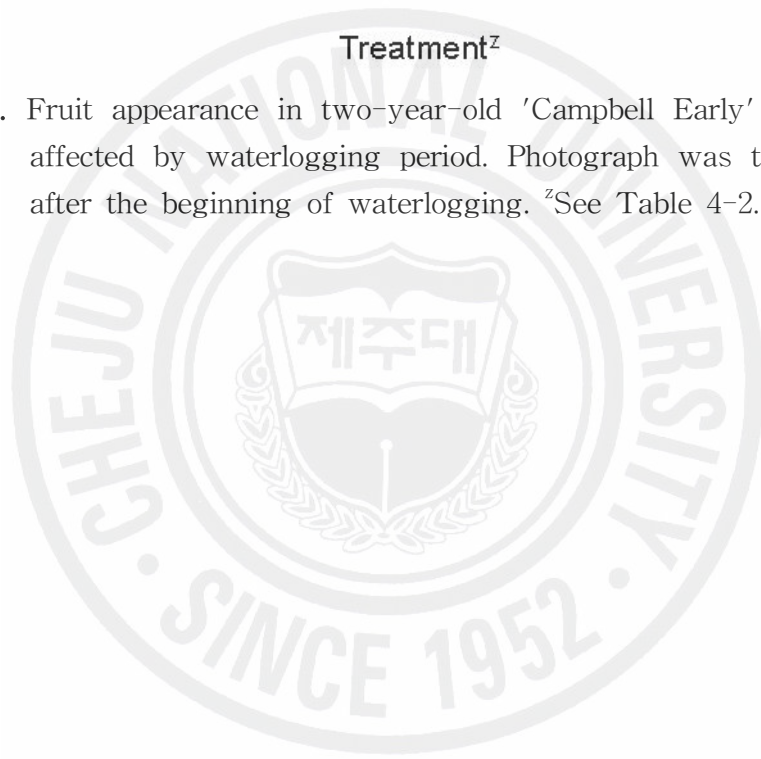
NF

W2F

W4F

Treatment^z

Fig. 4-12. Fruit appearance in two-year-old 'Campbell Early' grapevine as affected by waterlogging period. Photograph was taken 42 days after the beginning of waterlogging. ^zSee Table 4-2.



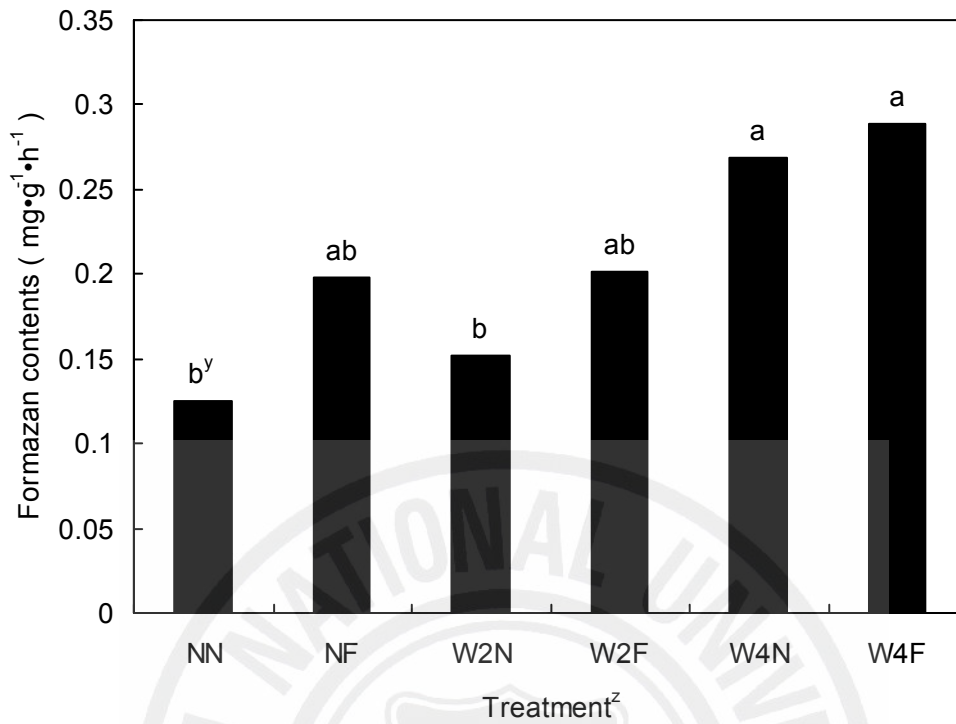


Fig. 4-13. Effect of waterlogging period and fruiting on the root activity observed 42 days after the beginning of waterlogging in two-year-old 'Campbell Early' grapevine. ^zSee Table. 4-2. ^yMean separation by Duncan's multiple range test at P=0.05.

V. 종합 고찰

이 연구에서는 침수 발생 시 포도의 생육과 생리 반응에 미치는 영향에 대해 캠벨얼리와 거봉 품종 2년생 유목을 이용하여 생육, 양분 흡수, 광합성 및 엽록소 형광 반응을 중심으로 살펴보았다.

침수가 일어나게 되면 근권 내의 공극들은 물로 채워지게 되고 수 시간 내에 뿌리와 미생물들의 호흡에 의해 토양 내의 산소는 고갈하게 되며(Takeda와 Furusaka, 1970) 낮은 산소와 높은 이산화탄소 농도에 의하여 작물에 피해가 발생하게 된다(Grable, 1966; Rowe와 Beardsell, 1973). 아울러 산화 환원 반응이 변하여 배수와 통기가 잘되는 산화적 상태의 토양에서는 산화환원전위차(Eh)가 300~800mV 정도이나 배수가 불량하고 침수가 되어있는 혐기적인 상태에서는 -450~200mV 정도로 낮아지게 된다(Ponnamperuma, 1972, 1984). 이 시험에서는 대조구의 산화환원전위차가 평균 520mV로 배수가 잘되는 산화 상태였으며 침수구는 평균 0mV로 혐기적인 상태로 침수 기간 동안 유지되었고 토양 내의 용적 수분은 평균 침수구가 46.6%, 대조구는 30.4%로 침수에 의해 토양 내 공극들이 물로 포화되는 것을 알 수 있었다.

일반적으로 침수가 발생하면 식물은 기공 폐쇄에 의한 기공전도도의 감소와 더불어 증산율이 감소하고 광합성이 떨어지게 된다. 따라서 잎에서는 ATP의 합성이 줄어들게 되고 뿌리는 혐기 상태에서 무산소 호흡을 하게 되며 양분의 흡수가 방해받게 되어 정상 식물에 비해 양분의 흡수가 감소하게 된다. Kozlowski와 Pallardy(1984)는 침수가 일어났을 때 N, P, K의 흡수 감소와 Na의 흡수 증가를, Gutierrez Boem 등(1996)은 유채의 침수 시험에서 N, P, K, Ca의 흡수 감소와 Na의 흡수 증가, Smethurst 등(2005)은 녹두의 침수 시험에서 N, P, K, Ca, Mg, B, Cu와 Zn흡수 감소와 Fe, Na의 흡수 증가를 보고하였다. 이 시험에서는 35일간의 침수 시 포도 캠벨얼리와 거봉 품종의 무기물 흡수를 살펴본 결과, 흡수가 감소된 성분으로 뿌리에서는 K, 잎과 엽병에서는 P, K, Ca이었고 증가된 무기성분으로는 뿌리에서는 Fe, Mn 엽병에서는 Na이었으며 수체 부위별

로 상이하여 뿌리에서의 흡수량과 잎으로의 전류에 차이가 있을 것으로 판단되었다.

침수가 일어나 수 시간이 지나면 근권의 산소가 고갈되며 뿌리에 의한 이온 흡수 및 지상부로의 전류가 강하게 억제된다(Letey 등, 1961, 1962; Leyshon와 Sheard, 1974). 이어서 기공이 폐쇄되고 정상적인 광합성이 불가능하여 뿌리에서 에너지를 소모하며 흡수하던 P의 흡수가 감소되어 지상부에서 ATP합성에 효율적으로 이용되지 못하는 것으로 판단된다. 침수 시에는 Na의 전류를 배제하는 뿌리의 능력은 상실되고 잎으로의 전류는 조장되는데 반해, K의 이동성은 억제되고 Na/K의 비율이 상승하게 되는데(Drew와 Dikunwin, 1985; Drew와 Lauchli, 1985), 이와 같은 비정상적인 Na의 과다 축적과 동시에 K의 흡수 억제는 기공 조절을 방해할 수 있다(Devitt 등, 1984).

침수나 지하수위가 높은 상태가 되면 지상부로의 이온 흐름에 대한 조절 문제가 가속화 되고 뿌리에 공기 흐름이 불량하게 되면 식물 잎 내의 Na와 Cl 농도가 더 높아지게 되며(West와 Taylor, 1984) 그로 인해 식물의 생육은 감소되고 잎에서는 염에 의한 피해가 관찰되기도 한다(Aubertin 등, 1968; West와 Black, 1978; West와 Taylor, 1980, 1984). 한편, 이 시험에서는 엽병 내 Na의 흡수가 증가된 것 외에 뿌리에서 Fe과 Mn의 흡수가 높았는데 그 원인으로는 침수가 일어나면 토양 내에서는 화학적으로 환원상태로 진행되어 산화-환원 평형이 움직여 Fe^{2+} 와 Mn^{3+} 이 용해도가 증가하게 되었기 때문으로 판단된다(Ng와 Bloomfield, 1962; Ponnampereuma, 1972).

침수가 발생하면 기공 폐쇄(Kozlowski, 1982; Tang와 Kozlowski, 1982)에 의해 광합성이 감소되며(Davies와 Flore, 1986a; Larson 등, 1991; Smith와 Ager, 1988), 엽과 대기간의 확산압차를 나타내는 VpdL이 증가된다(Mielke 등, 2003; Davies와 Flore, 1986b). 이 시험에서도 침수 기간이 경과함에 따라 포도의 순광합성량(A_{CO_2}) 기공전도도(gs), 세포내 CO_2 농도(Ci), 증산율(E)은 감소하고 엽온을 기준으로 한 확산압차(VpdL)는 높아졌으며 품종 간에는 캠벨얼리가 거봉에 비해 침수 기간 중 순광합성량과 기공전도도가 높게 유지되는 것으로 보아 거봉 품종보다 침수 내성이 큰 것으로 판단된다.

식물은 외부에서 광이 들어오게 되면 먼저 엽록소 내의 광수확복합체(LHC

II)에서 광 에너지를 포집하여 제2 광계의 P680으로 전달하며 광화학 반응이 일어난다. 그러나 침수나 염해, 한발 피해와 같은 외부 환경 스트레스를 받게 되면 광 에너지를 효율적으로 이용하지 못하고 비광화학적 형광소멸(qN)의 형태로 열에너지를 방출하고 일부는 P680의 광안테나 색소에서 형광의 형태로 에너지를 방출하며 광합성의 감소와 더불어 제2 광계의 전자전달 활성은 제한된다(Ladygin, 1999). 따라서 Fv/Fm, 전자전달율(ETR), 광화학적 형광소멸(qP)는 감소하게 되고(Close와 Davidson, 2003), 에너지의 비광화학적 형광소멸은 가속화 되는데(Smethurst 등, 2005), 이러한 결과는 기공 폐쇄에 의한 증산 억제와 더불어 엽온 상승을 촉진 할 것으로 판단되었다.

침수 시 목본식물은 종자의 발아, 생육 장애, 형태 변화, 신초고사 등을 겪게 되며 지상부의 성장 감소와 더불어 뿌리의 생육도 심하게 억제된다(Kozlowski, 1984, 1997). 본 실험에서도 캄벨얼리와 거봉 품종에 35일간의 침수를 유도했을 때 수체의 생체중, 건물중, 초장, 엽수, 줄기 직경, 엽록소 함량이 줄어들었으며 과실의 성숙과 착색이 빨라졌다. 거봉 품종에서는 조기에 당함량이 높아지고 산도는 낮아지는 반면 과립중은 감소되어 침수에 의해 과실이 작아지며 외형이 변형되고 내부의 화학적 조성이 바뀌게 되어 품질이 떨어진다는 보고와 일치하였다(Crane와 Davies, 1989).

또한 침수에 의해 과실의 당함량이 감소되고(Abbott와 Gough, 1987a, 1987b; Jang, 2005) 과실이 시들게 된다는 보고(Crane과 Davies, 1985)와 달리, 본 실험에서 거봉 품종의 당함량 증가 원인으로서는 Crane과 Davies(1985)의 보고서와 같이 35일의 침수 후 수확일에는 나무의 정단부가 고사하고 과실이 시들어 위축된 상태에서 침수에 따른 수체 내 에틸렌 발생 증가로 조기 성숙한 때문인 것으로 판단된다. 반면 용존산소 공급 시험에서 계속 침수 상태로 관리한 경우에는 대조구에 비해 당함량이 감소하였으며 침수에 따른 당함량의 증가는 포도의 생육 기간 중에 일시적인 현상인 것으로 판단된다.

침수 기간을 달리한 실험에서 1~3일간의 침수는 생육(초장, 엽수, 생체중, 건물중)에 큰 영향을 미치지 않는 것으로 나타났으나 침수 1주일 경과 후부터 엽면적과 수체 생육이 감소되었다. 반면, 침수 기간을 1일, 3일, 1주, 2주, 3주로 달리하여 처리한 후 배수관리하고 침수처리 시작 후 42일째에 처리구간의 뿌리활력을 비교하

였을 때 대조구에서 뿌리활력이 가장 낮았고 3주간 침수구에서 가장 높았는데 그 원인으로서는 3주간 침수구는 침수에 의해 뿌리 부피가 매우 줄어들었으나 침수 후 3주간의 정상 배수 관리를 통하여 새뿌리의 발생량이 증가하였는데 이러한 뿌리들의 활력이 높아 3주 처리구에서 뿌리활력이 가장 높게 나타난 것으로 판단되었다. 한편, 침수 기간이 길수록 과실의 착색은 촉진되며 당함량은 증가하고 산함량은 줄어들었다. 이러한 현상은 침수에 따른 에틸렌 발생 증가(Bradford와 Yang, 1981; Kawase, 1981; Reid와 Bradford, 1984)가 착색을 촉진시킨 것으로 판단되며 지속적인 침수 처리를 하였을 때는 당함량이 다소 낮아지는 경향을 나타냈지만 3주간 침수 후 3주간 정상 배수 관리를 통하여 광합성에 의한 탄수화물 전류가 회복되어 당 축적이 정상적으로 진행이 되면서 에틸렌에 의해 성숙이 촉진되었기 때문에 수확일에 당함량이 증가하고 산함량이 감소된 것으로 판단된다.

침수 기간이 길어짐에 따라 뿌리 조직 내에서는 피층 내 세포가 융합하여 통기 조직(aerenchyma tissue)이 발달되었으며 물관부가 발달하여 넓어짐을 볼 수 있었다. 이러한 피층 세포 내에서의 세포 융합에 의한 통기 조직의 발달과 부정근 형성은 에틸렌에 의해 조장되는데 침수 처리를 받은 식물은 이러한 기작에 의해 외부와의 공기 교환을 위해 통기 조직 형성이 촉진되는 것으로 판단된다. 또한, 이 논문에는 기재되지 않았지만 침수 후 2주째부터 부정근의 발생량이 증가하였는데 특히 용존산소를 공급한 처리구는 부정근 발생량이 매우 증가하였다. 이러한 부정근의 형성도 에틸렌 가스에 의해 조장된다고 보고되고 있다(Bradford와 Yang, 1981; Kawase, 1981; Reid와 Bradford, 1984).

캠벨얼리 품종을 3주간 침수 처리한 결과, 침수 기간이 경과함에 따라 순광합성량(A_{CO_2}), 기공전도도(gs), 세포내 CO_2 농도(C_i), 증산율(E)은 감소하였고 엽온을 기준으로 한 엽과 대기간의 확산압차(V_{pdL})는 증가하였으나 배수 후 3주간 정상 수분 관리를 하였을 때는 광합성 반응들은 대부분 정상으로 회복되었다. 이러한 결과를 통하여 캠벨얼리 품종에서 3주정도의 장기간의 침수가 발생하면 정상적인 광합성능을 회복하는데 침수 기간 만큼의 회복 기간이 소요됨을 알 수 있었다. 캠벨얼리와 거봉품종에 있어서, 침수처리 시 침수 기간이 길어짐에 따라 제2 광계의 양자수율과 전자전달율이 대조구에 비해 낮아졌으며 캠벨얼리보다

거봉에서 더 크게 감소하였다. 또한 캠벨얼리 품종의 제2 광계의 최대광량자수율 (F_v/F_m)이 침수구에서 유의하게 감소되었는데 이러한 결과들을 통하여 과수 중 침수에 강한 과종(Lee와 Lee, 1989)이라는 포도도 침수 기간이 길어짐에 따라 광저해가 발생하여 잎의 광화학 반응 효율이 떨어진다는 것을 알 수 있었으며 엽록소 형광 측정을 통해서도 확인할 수 있었다.

침수 시 용존산소 공급 방법을 처리별로 달리 하였을 때 통기 처리에 의한 용존산소 공급구는 시험 기간 동안 침수 수 속의 용존산소량이 $7.32\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 정도 유지되었으며 수확일의 용존산소 공급구의 뿌리활력이 $0.466\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 로 대조구의 $0.496\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 와 비슷한 수준을 나타낸 반면, 단순침수구는 $0.157\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 로 뿌리활력이 낮았다. 캠벨얼리 품종에 대한 42일간의 침수 처리 기간 중 용존산소를 공급한 결과, 침수 후 14일 정도부터 침수된 기부에서 부정근 발생이 왕성하였고 침수 후 21일째에는 침수수 교환구($6.2\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)와 단순침수구($5.2\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)에서는 광합성이 급격히 감소하는 반면 통기처리구는 $13.7\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 로 대조구의 77% 수준까지 활발하게 광합성을 하는 것으로 조사되었다. 침수수 교환구는 예상보다 광합성량이 낮았는데 이는 주 2회의 침수수 교환 시, 처음에는 용존산소량이 많았던 물이 침수 후 3~4일만에 $2.85\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 로 단순침수구의 $2.84\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 수준으로 떨어져 침수수 교환 효과가 나타나지 않았기 때문으로 생각된다.

침수 시 용존산소 공급 방법을 달리하였을 때 침수에 의해 흡수가 감소된 무기물로는 줄기는 P, K, Mg, Ca, 뿌리는 P, K, Mg, 잎은 P, Ca, Mg, K, Mn, 엽병은 P, Ca, K, Mg이었고, 반면 흡수가 증가된 무기양분으로는 줄기는 Zn, 뿌리는 Fe, Mn, 엽병은 Na의 함량이 증가하였다. 용존산소 공급에 의해 줄기에서는 P, K, Mg, Na, 잎은 P, Ca, Mg, Mn, 엽병에서는 P, Ca, Mg, Fe, Zn의 흡수가 다른 침수 처리구에 비해 개선되었다.

용존산소 공급을 통해 순광합성량(A_{CO_2})외에 기공전도도(g_s)와 증산율(E)도 침수 기간이 경과함에 따라 감소정도가 완화되었으며 침수 스트레스가 심해질수록 높아졌던 엽온을 기준으로 한 엽과 대기간의 확산압차(V_{pdL})는 용존산소 공급을 통해 다른 침수구들보다는 낮은 수준에서 완만하게 증가하는 경향을 나타내 용존산소 공급이 침수 시, 수체에 미치는 스트레스를 완화시키고 있음을 간접

적으로 알 수 있었다. 용존산소 공급에 의해 Fv/Fm이 다른 침수 처리구들 보다 다소 높게 유지되었으며 침수수 교환구는 3주째까지는 침수구와 처리 간에 차이를 나타내지는 않았으나 침수 후 24일째부터 침수구에 비해 감소 폭이 적었다. 제2 광계의 양자수율과 전자전달율의 경우 침수 후 2주째까지는 처리 간에 뚜렷한 차이가 없었으나 침수 후 3주째에는 통기 처리에 의한 용존산소 공급구의 전자전달율과 양자수율이 대조구보다 높았으며 단순침수구가 가장 낮았다. 이러한 결과를 통하여 침수수에 용존산소를 공급함으로써 잎의 광저해 작용이 경감됨을 확인할 수 있었다.

포도 캠벨얼리의 광합성은 토양을 정상조건에서 관리한 경우에는 비착과구가 착과구에 비해 광합성이 활발하였으나 침수 시에는 이와는 반대로 착과구가 비착과구에 비해 침수 기간 동안 광합성이 다소 높게 나타났으며 배수 후 1주 경과했을 때 비착과구는 광합성이 감소되었으나 착과구는 이러한 상황에서도 다소 회복되는 모습을 나타냈다. 그러나 침수 기간이 길어짐에 따라 전체적인 광합성량의 감소와 더불어 착과와 비착과 처리 간에 광합성량의 차이가 줄어들었다.

캠벨얼리를 2주간 침수 처리했을 때 착과 상태에서는 비착과에 비하여 잎에서는 N, P, K, Zn 엽병에서는 N, K, Zn 뿌리에서는 N, P, K, Ca의 함량이 높아 침수 시에는 착과 상태로 수체를 유지하는 것이 침수에 대한 내성을 증진시켜 광합성과 생육 및 무기물의 흡수를 증진시키고 있음을 알 수 있었다. 이에 대한 정확한 기작은 밝혀진 것이 없으나 침수 시 착과로 인해 sink의 부위가 정단 분열 조직에서 과실로 이동하게 됨에 따라 광합성 산물의 지속적인 소비처를 가지게 되어 광합성 효율이 증진되고 밤 동안의 암호흡률이 비착과 처리보다 착과 처리에서 낮게 유지되어(Wibbe와 Blanke 등, 1997) 생육량도 높아지며 양분의 흡수도 증진된 것으로 판단된다.

캠벨얼리 품종에서 착과량 조절에 따른 생육 반응에서는 비침수구의 비착과구가 착과구에 비해 생육량(초장, 엽수, 직경, 생체중, 건물중)이 좋았으나 침수구에서는 광합성과 같은 패턴으로 착과구가 비착과구에 비해 생육량이 좋았다. 이러한 결과에 대해서는 사과에서 침수 시 착과를 유지하는 게 적과하는 것보다 암호흡을 낮추고 광합성 효율을 높인다는 보고(Wibbe와 Blanke 등, 1997)로서 포도에서의 생육반응을 설명할 수 있을 것으로 판단된다.

과실은 sink로서 광합성 산물의 주요 소비처가 되므로 광합성 산물의 전류가 활발히 유지됨으로서 침수를 받은 식물이라도 광합성 반응이 비착과된 식물보다는 높게 되어 생체중과 건물중이 증가하게 된 것으로 판단된다. 침수 시 착과 조절에 따른 뿌리활력은 착과구가 뿌리활력이 높게 나타났으며 이러한 결과는 침수 시, 착과량 조절에 따른 광합성과 생육 반응에서 본 결과와 일치하는 반응으로서 침수 시 착과 상태가 뿌리활력을 높여 침수에 대한 내성을 높인 것으로 보이나 그 기작에 대한 연구가 보완되어야 할 것으로 판단된다.

이상의 결과를 통하여 살펴보면 포도에서 침수가 발생하면, 캠벨얼리 품종의 경우는 침수에 대한 내성이 강한 편이나 1주일의 지남에 따라 수체에 피해가 나타나는 것으로 판단되며 이 때의 재배적인 관리 방법으로 침수 시 용존산소 공급은 침수에 따른 광합성과 무기물 흡수 억제를 개선시키는 데 효과가 있는 것으로 나타났으나 수체의 생체중 및 건물중 감소를 완화시키는 데는 효과가 적은 것으로 판단되었다. 또한 침수가 일어났을 때의 재배적인 관리 방법으로 수체에서 과실을 적과하지 말고 착과 상태를 유지하는 것이 sink 효과를 통해 침수 내성을 증진시키며 침수에 따른 광합성과 생체중의 감소를 경감시키는데 효과가 있는 것으로 판단되었다. 따라서 침수가 발생하게 되면 가장 먼저 토양 내에 산소 결핍을 막기 위해 배수 처리가 필요하고 근권 환경을 개선하기 위한 용존산소 공급 등 재배적인 관리 방법과 착과 상태 유지 등, 수체 생리 반응을 고려한 조치들이 필요할 것으로 생각되며 앞으로 이러한 침수 피해 개선 방법들을 구체화하는 연구가 더욱 필요할 것으로 판단된다.

VI. 적 요

침수가 포도나무에 미치는 피해 양상을 파악하고 용존산소 공급과 착과가 포도나무의 침수 피해 경감에 미치는 영향을 구명하기 위하여 2005년과 2006년에 걸쳐 포트에 심은 2년생 캠벨얼리와 거봉 품종에 5~6주간 침수 처리를 한 후 생육, 양분 흡수 및 광합성 특성과 엽록소 형광 반응 등을 조사하였다.

침수 기간이 길어질수록 포도 유목의 광합성(A_{CO_2}), 기공전도도(g_s), 세포내 CO_2 농도(C_i), 증산율(E)은 감소하는 반면 엽온을 기준으로 한 대기과 엽간의 확산압차(V_{pdL})는 높아졌다. 침수시작 후 14일부터 포도 잎은 침수 스트레스를 심하게 받아 제2 광계의 최대광량자수율(F_v/F_m), 양자수율(yield) 및 전자전달율(ETR)이 낮아졌다.

침수에 의해 유엽과 성엽 모두 엽록소 함량이 감소하였고, 엽온이 상승하여 대기과 엽온 간의 온도차가 줄어들었으며, 엽수분포텐셜이 낮아졌다. 초장, 엽수, 줄기 직경, 생체중과 건물중이 감소하였고 T/R율은 침수 기간이 길어질수록 높아졌다. 과실은 착색이 빨라졌으며 일정 기간 침수 후 배수 처리를 했을 경우에는 침수 기간이 길었던 처리구일 수록 당함량이 높고 산함량이 낮아지는 경향을 나타내었다. 하지만 계속 침수상태로 유지된 포도는 당함량이 다소 낮아지는 경향이였다.

침수 후 뿌리조직 내에서는 피층(cortex)내 세포가 융합하여 통기조직(aerenchyma)이 발달되고 물관부 조직이 확대되는 현상이 관찰되었다.

캠벨얼리가 거봉에 비하여 침수 기간 동안 광합성이 다소 높게 유지되고 대기과 엽온 간의 온도차도 낮게 유지되는 것으로 보아 침수 내성이 다소 강한 것으로 판단되었다. 캠벨얼리에서의 침수 피해 발생 임계점을 찾기 위해 침수 기간

을 달리하였을 때 1~3일간의 침수는 포도 생육에 큰 영향을 미치지 않았으나 침수 후 7일째부터는 생체중과 건물중이 감소되었다.

침수 피해 경감을 위한 재배적 방법으로서 침수 시에 용존산소를 공급한 결과 침수에 의한 잎의 엽록소함량, A_{CO_2} , g_s , E , F_v/F_m 과 ETR의 감소가 완화되었으며 V_{pdL} 의 증가가 줄어들었다. 또한 용존산소공급에 의해 엽온 상승과 엽수 분포텐셜의 감소가 완화되었고 뿌리활력이 향상되었다. 수체의 무기물 흡수는 용존산소공급에 의해 줄기는 P, K, Mg, Na 잎은 P, Ca, Mg, Mn과 엽병은 P, Ca, Mg, Fe, Zn 함량이 침수구에 비해 증가되었다.

캠벨얼리 품종에서 침수되지 않은 정상토양 조건에서는 비착과구가 착과구에 비해 광합성과 생육량(초장, 엽수, 생체중, 건물중)이 많은 반면, 침수 조건에서는 착과된 포도나무가 광합성과 생육량(초장, 엽수, 생체중, 건물중)이 많았다. 4주간 침수 후 배수 처리를 하였을 때 침수에 의한 광합성 저하는 착과구에서 빨리 회복되는 경향을 나타내었으며 뿌리활력도 높았다. 또한 2주간 침수 조건에서 수체의 무기물 흡수는 착과에 의해 잎은 N, P, K, Zn, 엽병은 N, K, Zn, 뿌리는 N, P, K, Ca가 증진되었다.

결론적으로 포도 캠벨얼리 품종에서 침수에 의해 피해를 받는 한계 침수 기간은 3일과 7일 사이에 있으며, 침수 조건에서 용존산소 공급과 착과가 포도나무의 뿌리활력, 무기양분의 흡수, 광합성 개선을 통하여 생육을 좋게 하고 침수 스트레스를 감소시켜 포도나무의 침수 피해를 경감시켰다.

VII. 참고문헌

- Abbott, J.B. and R.E. Gough. 1985. Flooding highbush blueberry plants. HortScience 20:88-89. (Abstr.)
- Abbott, J.B. and R.E. Gough. 1987a. Reproductive response of the highbush blueberry to root-zone flooding. HortScience 22:40-42.
- Abbott, J.B. and R.E. Gough. 1987b. Prolonged flooding effects on anatomy of highbush blueberry. Hortscience 22:622-625.
- Adams, W.W., B. Demming-adams, K. Winter, and U. Schreiber. 1990. The ratio of variable to maximum chlorophyll fluorescence from photosystem II, measured in leaves at ambient temperature and at 77 K, as an indicator of the photon yield of photosynthesis. Planta 180:166-174.
- Ahmed, S., E. Nawata, M. Hosokawa, Y. Domae, and T. Sakuratani. 2002. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging. Plant Science 163:117-123.
- Allaway, W.G. and F.L. Milthorpe. 1976. Structure and functioning of stomata. p:57-102. In: T.T. Kozlowski (ed.). Water deficits and plant growth. Academic Press, New York, USA.
- Andersen, P.C. 1983. Effects of flooding on peach, apple, quince and several pear species. PhD. Diss., Oregon State University, Corvallis, OR.
- Andersen, P.C., P.B. Lombard, and M.N. Westwood. 1984a. Effect of root anaerobiosis on the water relations of several *Pyrus* species. Physiol. Plant 62:245-252.
- Andersen, P.C., P.B. Lombard, and M.N. Westwood. 1984b. Leaf conductance, growth, and survival of willow and deciduous fruit tree species under flooded soil conditions. J. Am. Soc. Hort. Sci. 109:132-138.
- Anderson, P.H. and S.R. Pezeshki. 1999. The effect of intermittent flooding on seedlings of three forest species. Photosynthetica 37:543-552.
- Armstrong, W. and P.M. Beckett. 1987. Internal aeration and the development of stelar anoxia in submerged roots: a multishelled mathematical model combining axial diffusion of oxygen in the cortex with radial losses to the stele, the wall layers and rhizosphere. New Phytol. 105:221-245.
- Ashraf, M. 2003. Relationships between leaf gas exchange characteristics and growth of differently adapted populations of Blue panicgrass (*Panicum*

- antidotale* Retz.) under salinity or waterlogging. *Plant Science* 165:69-75.
- Aubertin, G.M., R.W. Rickman, and J. Latey. 1968. Differential salt-oxygen levels influence plant growth. *Agron. J.* 60:345-349.
- Barrett-Lennard, E.G., P.D. Leighton, I.R. McPharlin, T. Setter, and H. Greenway. 1986. Methods to experimentally control waterlogging and measure soil oxygen in field trials. *Aust. J. Soil. Res.* 24:477-483.
- Barrett-Lennard, E.G., P.D. Leighton, F. Buwalda, J. Gibbs, W. Armstrong, C.J. Thomson, and H. Greenway. 1988. Effects of growing wheat in hypoxic nutrient solutions and of subsequent transfer to aerated solutions. I. Growth and carbohydrate status of shoots and roots. *Aust. J. Plant Physiol.* 15:585-598.
- Beckman, C., R.L. Perry, and J.A. Flore. 1992. Short-term flooding affects gas exchange characteristics of containerized sour cherry trees. *HortScience* 27:1297-1301.
- Blackwell, P.S. and S.M. Ayling. 1981. Changes in aeration following transient waterlogging of sandy loam and clay soils cropped with winter cereals. *Annu. Rep. Agric. Res. Counc. Letcombe Lab.* 1980:35.
- Blackwell, P.S. 1983. Measurements of aeration in waterlogged soils: Some improvements of techniques and their application to experiments using lysimeters. *J. Soil Sci.* 34:271-285.
- Bradford, K.J. 1983. Effects of soil flooding on leaf gas exchange of tomato plants. *Plant Physiol.* 73:475-479.
- Bradford, K.J. and S.F. Yang. 1980. Xylem transport of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, and ethylene precursor, in waterlogged tomato plants. *Plant Physiol.* 65. 506-509.
- Bradford, K.J. and S.F. Yang. 1981. Physiological responses of plants to waterlogging. *HortScience* 16:25-30.
- Burrows, W.J. and D.J. Carr. 1969. Effects of flooding the root system of sunflower plants on the cytokinin content of the xylem sap. *Physiol. Plant.* 22:1105-1112.
- Carpenter, J.R. and C.A. Mitchell. 1980. Root respiration characteristics of flood-tolerant and intolerant tree species. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 105:684-687.
- Chang, H.T. and W.E. Loomis. 1945. Effect of carbon dioxide on absorption of water and nutrients by roots. *Plant Physiol.* 20:221-232.
- Childers, N.F. and D.G. White. 1942. Influence of submersion of roots on

- transpiration, apparent photosynthesis, and respiration of young apple trees. *Plant. Physiol.* 17:603–618.
- Chirkova, T.V. 1975. Metabolism of ethanol and lactate in tissues of woody plants differing with respect to their resistance to oxygen deficiency. *Soviet Plant Physiol.* 22:834–838.
- Clark, L.H. and W.M. Harris. 1981. Observation on the root anatomy of rice. *Am. J. Bot.* 68:154–161.
- Clemens, J., A.M. Kirk, and P.D. Mills. 1978. The resistnace to waterlogging of three *Eucalyptus* species, effect of flooding, and of ethylene-releasing growth substances on *E. robusta*, *E. grandis*, and *E. saligna*. *Oecologia* 34:125–131.
- Close, D.C. and N.J. Davidson. 2003. Long-term waterlogging: nutrient, gas exchange, photochemical and pigment characteristics of *Eucalyptus nitens* saplings. *Russian Journal of Plant Physiology* 50:843–847.
- Cooper, R.B., E.E. Blaster, and R.H. Brown. 1967. Potassium nutrition effects on net photosynthesis and morphology of alfalfa. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 31:231–235.
- Coutts, M.P. 1982. The tolerance of tree roots to waterlogging. V. Growth of woody roots of sitka spruce and lodgepole pine in waterlogged soil. *New Phytol.* 90:467–476.
- Crane, J.H. and F.S. Davies. 1985. Effects of flooding duration and season on rabbiteye blueberry growth and yield. *HortScience* 50:529. (Abstr.)
- Crane, J.H. and F.S. Davies. 1988a. Flooding duration and seasonal effects on growth and development of young rabbiteye blueberry plants. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 113:180–184.
- Crane, J.H. and F.S. Davies. 1988b. Periodic and seasonal flooding effects on survival, growth, and stomatal conductance of young rabbiteye blueberry plants. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 113:448–493.
- Crane, J.H. and F.S. Davies. 1989. Flooding responses of *Vaccinium* species. *HortScience* 24:203–210.
- Crawford, R.M.M. 1966. The control of anaerobic respiration as a determining factor in the distribution of the genus *Senecio*. *J. Ecol.* 54:403–413.
- Crawford, R.M.M. 1967. Alcohol dehydrogenase activity in relation to flood tolerance in roots. *J. Expt. Bot.* 18:458–464.
- Culbert, D.L. and H.W. Ford. 1972. The use of a multi-celled apparatus for anaerobic studies of flooded root systems. *Hortscience* 7:29–31.

- Curran, M., M. Cole, and W.G. Allaway. 1986. Root aeration and respiration in young mangrove plants (*Avicennia marina* (Forsk.) Vierh). *J. Exp. Bot.* 37:1225-1233.
- Davies, F.S. and J.A. Flore. 1986a. Flooding, gas exchange and hydraulic conductivity of highbush blueberry. *Physiol. Plant* 67:545-551.
- Davies, F.S. and J.A. Flore. 1986b. Gas exchange and flooding stress of highbush and rabbiteye blueberries. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 111:565-571.
- Davies, F.S. and J.A. Flore. 1986c. Short-term flooding effects on gas exchange and quantum yield of rabbiteye blueberry (*Vaccinium ashei* Reade). *Plant Physiol.* 81:289-292.
- DeBell, D.S., D.D. Hook, and W.H. McKee, Jr. 1984. Growth and physiology of loblolly pine roots under various water table level and phosphorous treatments. *For. Sci.* 30:705-714.
- Devitt, D. L.H. Stolzy, and W.M. Jarrell. 1984. Response of sorghum and wheat to different K⁺/Na⁺ ratios at varying osmotic potentials. *Agron. J.* 76:681-688.
- De Witt, M.C.J. 1978. Morphology and function of roots and shoot growth of crop plants under oxygen deficiency. p. 333-350. In: D.D. Hook and R.M.M. Crawford (eds.). *Plant Life in Anaerobic Environments*. Ann Arbor Sci. Press, Ann Arbor, MI.
- Domingo, R., A. Perez-Pastor, and M.C. Ruiz-Sanchez. 2002. Physiological responses of apricot plants grafted on two different rootstocks to flooding conditions. *J. Plant Physiol.* 159:725-732.
- Drew, M.C. and E.J. Sisworo. 1979. The development of waterlogging damage in young barley plants in relation to plant nutrient status and changes in soil properties. *New Phytol.* 82:301-314.
- Drew, M.C. and J.M. Lynch. 1980. Soil anaerobiosis, microorganism, and root function. *Annu. Rev. Phytopathol.* 18:301-314.
- Drew, M.C. 1983. Plant injury and adaptation to oxygen deficiency in the root environment. a review. *Plant Soil* 75:179-199.
- Drew, M.C. and E. Dikumwin. 1985. Sodium exclusion from the shoots by roots of *Zea mays* (cv. LG11) and its breakdown with oxygen deficiency. *J. Exp. Bot.* 36:55-62.
- Drew, M.C. and A. Lauchli. 1985. Oxygen dependent exclusion of Na⁺ by roots of *Zea mays* (cv. Pioneer 3906) in relation to salinity damage. *Plant Physiol.* 79:171-176.

- Dudal, R. 1976. Inventory of the major soils of the world with special reference to mineral stress hazards: Plant adaptation to mineral stress in problem soils. p. 3-13. Cornell University, Ithaca, New York.
- Else, M.A., K.C. Hall, G.M. Arnold, and W.J. Davies. 1995. Export of abscisic acid, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, phosphate, and nitrate from roots to shoots of flooded tomato plants. *Plant Physiol.* 107:377-384.
- Everard, J.D. and M.C. Drew. 1987. Mechanism of inhibition of water movement in anaerobically treated roots of *Zea mays* L. *J. Exp. Bot.* 38:1154-1165.
- Everard, J.D. and M.C. Drew. 1989. Mechanism of controlling water movement through roots of *Helianthus annuus* L. during exposure to oxygen deficiency. *J. Exp. Bot.* 40:1-10.
- Ford, H.W. 1964. The effect of rootstock, soil type, and soil pH on citrus root growth in soils subject to flooding. *Hort. Soc.* 77:41-45.
- Francis, C.M., A.C. Devitt, and P. Steele. 1974. Influence of flooding on the alcohol dehydrogenase activity of roots of *Trifolium subterraneum* L. *Aust. J. Plant Physiol.* 1:9-13.
- Fulton, J.M. and A.E. Erickson. 1964. Relation between soil aeration and ethyl alcohol accumulation in xylem exudate of tomatoes. *Proc. Soil Sci. Soc. Am.* 28:610-614.
- Genty, B., J.M. Briantais, and N.R. Baker. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta* 990:87-92.
- Gibberd, M.R., J.D. Gray, P.S. Cocks, and T.D. Colmer. 2001. Waterlogging tolerance among a diverse range of *Trifolium* accessions is related to root porosity, lateral root formation and 'aerotropic rooting'. *Ann. of Bot.* 88:579-589.
- Gill, C.J. 1970. The flooding tolerance of woody species. a review. *For.* 31:671-688. (Abstr.)
- Grable, A.R. 1966. Soil aeration and plant growth. *Adv. Agron.* 18, 57-106.
- Gutierrez Boem, F.H., R.S. Lavado, and C.A. Porcelli. 1996. Note on the effects of winter and spring waterlogging on growth, chemical composition and yield of rapeseed. *Field Crops Research* 47:175-179.
- Hall, M.A. 1977. Ethylene involvement in senescence processes. *Ann. Appl. Biol.* 85:424-428.

- Hammond, L.C., W.H. Allaway, and W.E. Loomis. 1955. Effects of oxygen and carbon dioxide levels upon absorption of potassium by plants. *Plant Physiol.* 30:155-161.
- Harris, D.G, and C.H.M. van Bavel. 1957. Nutrient uptake and chemical composition of tobacco plants as affected by the composition of the root atmosphere. *Agron. J.* 49:176-181.
- Hirata K. 1990. Plant nutrient experiment method. Hakubunkan Shinsha Publishers, Ltd. Tokyo. p. 52-55.
- Hiron, R.W.P. and S.T.C. Wright. 1973. The role of endogenous abscisic acid in the responses of plants to stress. *J. Exp. Bot.* 24:769-781.
- Hook, D.D., C.L. Brown, and P.P. Kormanik. 1971. Inductive flood tolerance in swamp tupelo (*Nyssa sylvatica* var. *biflora* (Walt.) Sarg.). *J. Exp. Bot.* 22:78-89.
- Huck, M.G. 1970. Variation in taproot elongation rate as influenced by composition of the soil air. *Agron. J.* 62:815-818.
- ISO. 2002. Soil quality-determination of redox potential-Field method (KS M ISO 11271).
- Jackson, M.B., B. Herman, and A. Goodenough. 1982. An examination of the importance of ethanol in causing injury to flooded plants. *Plant, Cell and Environ.* 5:163-172.
- Jackson, M.B. and M.C. Drew. 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. p. 47-128. In: T.T. Kozlowski (ed.). *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, New York, NY, U.S.A.
- Jackson, M.B. and K.C. Hall. 1987. Early stomatal closure in waterlogged pea plants is mediated by abscisic acid in the absence of foliar water deficits. *Plant Cell Environ.* 10:121-130.
- Jackson, M.B. 1990. Hormones and developmental change in plants subjected to submergence or soil waterlogging. *Aquatic Bot.* 38:49-72.
- Jackson, M.B. 1991. Regulation of water relationships in flooded plants by ABA from leaves, roots and xylem sap. p. 217-226 In: W.J. Davies and H.G. Jenes (eds.). *Abscisic acid: physiology and biochemistry*. BIOS Sci. Publ., Oxford, U.K.
- James, H.L., J.P. Syvertsen, C.W. McCoy, R.J. Stuart, and A.W. Schumann. 2006. Water stress and root injury from simulated flooding and *Diaprepes abbreviatus* root weevil larval feeding in citrus. *Soil Sci.* 171:138-151.

- Jang, H.I. 2005. Photosynthesis and growth of *Vitis vinifera* × *V. labrusca* 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine cultivars under flooding condition. PhD Diss., Seoul Nat. Univ., Seoul, Korea.
- Justin, S.H.F. and W. Armstrong. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytol.* 106:465-495.
- Justin, S.H.F. and W. Armstrong. 1991. Evidence for the involvement of ethene in aerenchyma formation in adventitious roots of rice (*Oryza sativa* L.). *New Phytol.* 118:49-62.
- Kawase, M. 1976. Ethylene accumulation in flooded plants. *Physiol. Plant* 36:236-241.
- Kawase, M. 1981. Anatomical and morphological adaptation of plants to waterlogging. *HortScience* 16:30-34.
- Kender, W.J. and W.T. Brightwell. 1966. Environmental relationships. p:75-93. In: P. Eck and N. F. Childers (eds.). *Blue berry Culture*. Rutgers Univ. Press, New brunswick, NJ.
- Kicheva, M.I., T.D. Tsonev, and L.P. Popova. 1994. Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis in two wheat cultivars subjected to water stress. *Photosynthetica* 30:107-116.
- Korea National Statistical Office (KNSO), 2006. Damages from storms & floods (1971-2004). <http://kosis.nso.go.kr/>.
- Kozlowski, T.T. and S.G. Pallardy. 1979. Stomatal responses of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings during and after flooding. *Physiol. Plant.* 46:155-158.
- Kozlowski, T.T. 1982. Water supply and tree growth. II. Flooding. *For.* 43:145-161. (Abstr.)
- Kozlowski, T.T. 1984. Responses of woody plants to flooding. p. 129-163. In: T.T. Kozlowski (ed.). *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, Orlando, FL, USA.
- Kozlowski, T.T. and S.G. Pallardy. 1984. Effects of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. p. 165-193. In: T.T. Kozlowski (ed.). *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, Orlando, FL, USA.
- Kozlowski, T.T., P.J. Kramer. and S.G. Pallardy. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press. San Diego, CA.
- Kozlowski, T.T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph* 1:1-17.
- Kozlowski, T.T. and S.G. Pallardy. 1997. Growth control in woody plants.

- Academic Press, San Diego.
- Koch, M.S. and I.A. Mendelsohn. 1989. Sulphide as a soil phytotoxin: Differential responses in two marsh species. *J. Ecol.* 77:565-587.
- Kriedemann, P.E. and R. Sands. 1984. Salt resistance and adaptation to root-zone hypoxia in sunflower. *Aust. J. Plant Physiol.* 11:287-301.
- Kramer, P.J. 1951. Causes of injury to plant resulting from flooding of the soil. *Plant Physiol.* 26:722-736.
- Laanbroek, H.J. 1990. Bacterial cycling of minerals that affect plant growth in waterlogged soils : a review. *Aquatic Botany* 38:109-125.
- Ladygin, V.G. 1999. Effect of root zone hypoxia and anoxia on the functional activity and chloroplast ultrastructure in leaves of *Pisum sativum* and *Glycine max.* *Fiziol. Rast.* 46:246-258.
- Labanauskas, C.K., L.H. Stolzy, L.J. Klotz, and T.A. DeWolfe. 1965. Effects of soil temperature and oxygen on the amounts of macronutrients and micronutrients in citrus seedlings (*Citrus sinensis* var. 'Bessie'). *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 29:60-64.
- Labanauskas, C.K., L.H. Stolzy, and M.F. Handy. 1972. Concentrations and total amounts of nutrients in citrus seedlings (*Citrus sinensis* Osbeck) and in soil as influenced by differential soil oxygen treatments. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 36:454-457.
- Larson, K.D., B. Schaffer, and F.S. Davies. 1989. Flooding, carbon assimilation and growth of mango trees. *ASHS 1989 Annu. Mtg., Tulsa Okla, Prog.* p. 126. (Abstr.)
- Larson, K.D., F.S. Davies, and B. Schaffer. 1991. Floodwater temperature and stem lenticel hypertrophy in *Mangifera indica* L. *Amer. J. Bot.* 78:1397-1403.
- Lavorel, J. and A.L. Etienne. 1977. In vivo chlorophyll fluorescence. p. 203-268. In: J. Barber (ed.). *Primary Processes of Photosynthesis.* Elsevier Sci. Pub.
- Lee, D.K. and J.C. Lee. 1989. Studies on flooding tolerance and its physiological aspects in fruit trees. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 30:215-223.
- Leyson, A.J. and R.W. Sheard. 1974. Influence of short term flooding on the growth and plant nutrient composition of barley. *Can. J. Soil Sci.* 54:463-473.
- Lawton, K. 1945. The influence of soil aeration on the growth and absorption of nutrients by corn plant. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 10:263-268.

- Letey, J., L.H. Stolzy, G.B. Blank, and O.R. Lunt. 1961. Effect of temperature on oxygen-diffusion rates and subsequent shoot growth, root growth and mineral content of two plant species. *Soil Sci.* 92:314-321.
- Letey, J., L.H. Stolzy, N. Valoras, and T.E. Szuskiewicz. 1962. Influence of oxygen diffusion rate on sunflower growth at various soil and air temperature. *Agron. J.* 54:538-540.
- Leyshon, A.J. and R.W. Sheard. 1974. Influence of short-term flooding on the growth and plant nutrient composition of barley. *Can. J. Soil Sci.* 54:463-473.
- Liao, C.T. and C.H. Lin. 1994. Effect of flooding stress on photosynthetic activities of *Momordica charantia*. *Plant Physiol. Biochem.* 32:1-5.
- Lindsay, W.L. 1979. Chemical equilibria in soils. Wiley-interscience, USA. p. 129-148.
- Malik A.I., T.D. Colmer, H. Lambers, T.L. Setter, and M. Schortemeyer. 2002. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat. *New. Physiol.* 153:225-236.
- Mansfield, T.A. and W.J. Davies. 1981. Stomata and stomatal mechanisms. p:315-346. In: L.G. Paleg and D. Aspinall (eds.). *The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*. Academic Press, Sydney, Australia.
- Markwell, J., J.C. Osterman, and J.L. Mitchell. 1995. Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter. *Photosynth. Res.* 46:467-472.
- Maxwell, K. and G.N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51:659-668.
- McKeon, T.A., J.C. Fernandez-Maculet, and S.F. Yang. 1995. Biosynthesis and metabolism of ethylene. p. 118-157. In: P.J. Davies (ed.). *Plant hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology(2th)*. Kluwer Academic Publishers.
- McManmon, M. and R.M.M. Crawford. 1971. A metabolic theory of flooding tolerances: The significance of enzyme distribution and behavior. *New. Phytol.* 70:299-306.
- Megonigal, P.J. and F.P. Day. 1992. Effects of flooding on root and shoot production of baldcypress in large experimental enclosures. *Ecology* 73:1182-1193.
- Mendelssohn, I.A., K.L. McKee, and W.H. Patrick. 1981. Oxygen deficiency in *Spartina alterniflora* roots: metabolic adaptation to anoxia. *Science*

214:439-441.

- Mielke, M.S., A.F. Almeida, F.P. Gomes, M.A. Aguilã, and P.A. Mangaberia. 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth response of *Genipa ameircana* seedlings to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany* 50:221-231.
- Mizutani, F., M. Yamada, A. Sugiura, and T. Tomana. 1979. Differential waterlogging on the growth of peach scions on various root stocks. *Engeigaku Kenkyu Shuroku (Stud. Inst. Hortic., Kyoto Univ.)* 9:28-35.
- Mizutani, F., M. Yamada, and T. Tomana. 1982. Differential water tolerance and ethanol accumulation in *Prunus* species under flooded conditions. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 51:29-34.
- Mielke, M.S., A.F. Almeidan., F.P. Gomes., M.A. Aguilar, and P.A. Mangabeira. 2003. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany* 50:221-231.
- Moezel van der, P.G., L.E. Watson, and D.T. Bell. 1989. Gas exchange responses of two *Eucalyptus* species to salinity and waterlogging. *Tree Physiol.* 5:251-257.
- Moldau, H. 1973. Effects of various water regimes on stomatal and mesophyll conductances of bean leaves. *Photosynthetica* 7:1-7.
- Naidoo, G., H. Rogalla, and D.J. von Willert. 1997. Gas exchange responses of a mangrove species, *Avicennia marina*, to waterlogged and drained conditions. *Hydrobiologia* 352:39-47.
- Ng, S.K. and C. Bloomfield. 1962. The effect of flooding and aeration on the mobility of certain trace elements in soils. *Plant and Soil* 16:108-135.
- Olien, W.C. 1987. Effect of seasonal soil waterlogging on vegetative growth and fruiting of apple trees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 112:209-214.
- Oliveira, L. 1977. Changes in the ultrastructure of mitochondria of roots of *Triticale* subjected to anaerobiosis. *Protoplasma* 91:267-280.
- Pallas, J.E. and S.J. Kays. 1982. Inhibition of photosynthesis by ethylene—a stomatal effect. *Plant Physiol.* 70:598-601.
- Pathre, U., A.K. Sinha, P.A. Shirke, and P.V. Sane. 1998. Factors determining the midday depression of photosynthesis in trees under monsoon climate. *Trees* 12:472-481.
- Perata, P. and A. Alpi. 1993. Plant responses to anaerobiosis. *Plant Sci.* 93:1-17.

- Pezeshki, S.R. and J.L. Chambers. 1985a, Stomatal and photosynthetic response of sweet gum (*Liquidambar styraciflua*) to flooding. Can. J. For. Res. 15:371-375.
- Pezeshki, S.R. and J.L. Chambers. 1985b, Responses of cherrybark oak (*Quercus falcata* var. *pagodaefolia*) seedlings to short-term flooding. For. Sci. 31:760-771.
- Pezeshki, S.R., R.D. Delaune, H.K. Kludze, and H.S. Choi. 1996. Photosynthetic and growth responses of cattail (*Typha domingensis*) and sawgrass (*Cladium jamaicense*) to soil redox conditions. Aquatic Botany 54:25-35.
- Pezeshki, S.R. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. Environmental and Experimental Botany 46:299-312.
- Phillips, I.D.J. 1964. Root-shoot hormone relations. I. The importance of aerated root system in the regulation of growth hormone levels in the shoot of *Helianthus annuus*. Ann. Bot. N.S. 28:17-45.
- Ploetz, R.C. and B. Schaffer. 1987. Effects of flooding and Phytophthora root rot on photosynthetic characteristics of avocado. Proc. Fla. State Hort. Soc. 100:290-294.
- Ploetz, R.C., J.L. Ramos, J.J. Parrado, B. Schaffer, and S.P. Lara. 1989. Performance of clonal avocado rootstocks in Dade County, florida. Proc. Fla. State Hort. Soc. 102:234-236.
- Ponnamperuma, F.N. 1972. The chemistry of submerged soils. Adv. Agron. 24:29-96.
- Ponnamperuma, F.N. 1984. Effects of flooding on soils. p. 9-45. In: T.T. Kozlowski (ed.). Flooding and Plant Growth. Academic Press, Orlando, FL, USA.
- Rural Development Administration (RDA). 1988. Method of soil chemical properties. Rural Development Administration. Suwon, Korea p.1-450.
- Reid, D.M., A. Crozier, and B.M.R. Harvey. 1969. The effects of flooding on the export of gibberellins from the root to the shoot. Planta 89:376-379.
- Reid, D.M. and K.J. Bradford. 1984. Effect of flooding on hormone relations. p 195-219. In: T.T. Kozlowski (ed.). Flooding and plant growth. Academic Press, Orlando, FL, USA.
- Reid, D.M. and K.J. Bradford. 1984. Effects of reduced supply of oxygen on the metabolism of roots of *Glyceria maxima* and *Pisum stivum*. Z. Pflanzenphysiol. 114:493-504.
- Rengifo, E., W. Tezara, and A. Herrera. 2005. Water relations, chlorophyll *a*

- fluorescence, and contents of saccharides in tree species of a tropical forest in response to flood. *Photosynthetica* 43:203-210.
- Ro, H.M., J.M. Park, and K.Y. Kim. 1995. Effect of dissolved oxygen on the leaf water potentials, leaf nutrient compositions, root activities of 'Tsugaru' apple tree and the chemical environment of rhizosphere. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 36:493-499.
- Rom, C. and S.A. Brown. 1979. Water tolerance of apples on clonal rootstocks and peaches on seedling rootstocks. *Compact Fruit Tree* 12:30-33.
- Rowe, R.N. and P.B. Catlin. 1971. Differential sensitivity to waterlogging and cyanogenesis by peach, apricot, and plum roots. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96:305-308.
- Rowe, R.N. and D.V. Beardsell. 1973. Waterlogging of fruit trees. *Hort.* 43:534-544. (Abstr.)
- Saglio, P.H., P. Raymond. and A. Pradet. 1980. Metabolic activity and energy charge of excised maize root tips under anoxia. *Plant Physiol.* 66:1053-1057.
- Salcheva, G.S. and L.P. Popova. 1982. Intensity of photosynthesis and activity of carboxylating enzymes in wheat and rye grown on waterlogged soil. *Dokl. bolg. Akad. Nauk.* 35:973-976.
- Schluter. U. and R.M.M. Crawford. 2001. Long-term anoxia tolerance in leaves of *Acorus calamus* L. and *Iris pseudacorus* L. *J. Exp. Bot.* 52:2213-2225.
- Schultz, H.R. 1996. Leaf absorbance of visible radiation in *Vitis vinifera* L. estimates of age and shade effects with a simple field method. *Sci. Hort.* 66:93-102.
- Schaffer, B. and R.C. Ploetz. 1987. Effects of phytophthora root rot and flooding on net gas exchange of potted avocado seedlings. *HortScience* 22:1141. (Abstr.)
- Sena Gomes, A.R. and T.T. Kozlowski. 1980a. Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding. *Plant Physiol.* 66:267-271.
- Sena Gomes, A.R. and T.T. Kozlowski. 1980b. Responses of *Melaleuca quinquenervia* seedlings to flooding. *Physiol. Plant* 49:373-377.
- Sena Gomes, A.R. and T.T. Kozlowski. 1980c. Effects of flooding on growth of *Eucalyptus camadulensis* and *E. globulus* seedling. *Oecologia* 46:139-142.

- Seo, T.C., Y.C. Kim, J.W. Lee, H.K. Yun, and K.Y. Kim. 2002. The effect of dissolved oxygen concentration on the growth and nutrient uptake of spinach and lettuce grown hydroponically in summer season. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 43:421-424.
- Shanklin, J. and T.T. Kozlowski. 1985. Effect of flooding of soil on growth and subsequent responses of *Taxodium distichum* seedlings to SO₂. *Environ. Pollut. A.* 38:199-212.
- Singh, R. and B.P. Ghildyal. 1980. Soil submergence effects on nutrient uptake, growth and yield of five corn cultivars. *Agron. J.* 72:737-741.
- Sibley, J.L., D.J. Eakes, C.H. Gilliam, G.J. Keever, W.A. Dozier Jr, and D.G. Himelrick. 1996. Foliar SPAD-502 meter values, nitrogen levels, and extractable chlorophyll for red maple selections. *HortScience* 31:468-470.
- Sivakumaran, S. and M.A. Hall. 1978. Effects of age and water stress on endogenous levels of plant growth regulators in *Euphorbia lathyris* L. *J. Exp. Bot.* 29:195-205.
- Smethurst C.F., T. Garnett, and S. Shabala. 2005. Nutritional and chlorophyll fluorescence response of lucerne (*Medicago sativa*) to waterlogging and subsequent recovery. *Plant and Soil* 270:31-45.
- Smith, K.A. and R.S. Russell. 1969. Occurrence of ethylene, and its significance, in anaerobic soils. *Nature* 222:769-771.
- Smith, M.W. and P.L. Ager. 1988. Effect of soil flooding on leaf gas exchange of seedling pecan trees. *HortScience.* 23:370-372.
- Su, P.H., H.W. Tsui, and C.H. Lin. 1998. Root sugar level in luffa and bitter melon is not referential to their flooding tolerance. *Bot. Bull. Acad. Sin.* 39:175-179.
- Takai, Y. and T. Kamura. 1966. The mechanism of reduction in waterlogged paddy soil. *Folia Microbiol.* 11:304-313.
- Takeda, K. and C. Furusaka. 1970. On bacteria isolated anaerobically from paddy field soil I. Succession of facultative anaerobes and strict anaerobes. *J. Agr. Chem. Soc. Jpn.* 44:343-348.
- Tang, Z.C. and T.T. Kozlowski. 1982. Some physiological and morphological responses of *Quercus marcorcarpa* seedling to flooding. *Can. J. Forest Res.* 12:196-202.
- Tang, Z.C. and T.T. Kozlowski. 1982. Responses of *Pinus banksiana* and *Pinus resinosa* seedlings to flooding. *Can. J. For. Res.* 13:633-639.

- Tjepkema, J. 1978. The role of oxygen diffusion from the shoots and nodule roots in nitrogen fixation by root nodules of *Myrica gale*. Can. J. Bot. 56:1365-1371.
- Tripepi, R.R. and C.A. Mitchell, 1984. Stem hypoxia and root respiration of flooded maple and birch seedlings. Physiol. Plant. 60:567-571.
- Trought, M.C.T. and M.C. Drew. 1980. The development of waterlogging damage in wheat seedlings (*Triticum aestivum L.*). I. Shoot and root growth in relation to changes in the concentration of dissolved gases and solutes in the soil solution. Plant Soil 54:77-94.
- Turkova, N.S. 1944. Growth reactions in plants under excessive watering. Dokl. Acad. Nauk. SSSr. 42:87-90.
- Vu, J.C.V. and G. Yelenosky. 1991. Photosynthetic responses of citrus trees to soil flooding. Physiol. Plant. 81:7-14.
- Wample, R.L. and D.M. Reid. 1979. The role of endogenous auxins and ethylene in the formation adventitious roots and hypocotyl hypertrophy in flooded sunflower plants (*Helianthus annuus*). Physiol. Plant. 45:219-226.
- Wang, T.S.C., S.Y. Cheng. and H. Tung. 1967. Dynamics of soil organic acids. Soil Sci. 104:138-144.
- West, D.W. and J.D.F. Black. 1978. Irrigation timing-its influence on the effects of salinity and waterlogging stress in tobacco plants. Soil Sci. 125:367-376.
- West, D.W. and J.A. Taylor. 1980. The response of *Phaseolus vulgaris L.* to rootzone anaerobiosis, waterlogging and sodium chloride. Ann. Bot. 46:51-60.
- West, D.W. and J.A. Taylor. 1984. Responses of six grape cultivars to the combined effects of high salinity and rootzone waterlogging. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 109:844-851.
- Wibbe. M.L. and M.M. Blanke. 1997. Effect of fruiting and drought or flooding on carbon balance of apple trees. Photosynthetica 33:269-275.
- Yodanova, R.Y. and L.P. Popova. 2001. Photosynthetic response of barley plant to soil flooding. Photosynthetica 39:515-520.
- Yu, D.J. 2005. Photosynthetic characteristics and antioxidative enzyme activities in the leaves of *Vitis vinifera*×*V.labrusca* 'Campbell Early' and 'Kyoho' grapevine cultivars as exposed to low temperature. PhD Diss., Seoul Nat. Univ., Seoul, Korea.

Yu, P.T., L.H. Stolzy, and J. Letey. 1969. Survival of plants under prolonged flooded conditions. *Agron. J.* 61:844-847.

Zhang, J. and W.J. Davies. 1987. ABA in roots and leaves of flooded pea plants. *J. Exp. Bot.* 38:649-659.

