

소나무 묘木の Gap내 生長 및 生理的 適應過程^{1*}

金永煥² · 李敦求³

Growth Characteristics and Physiological Adaptation of *Pinus densiflora* Seedlings in the Canopy Gap^{1*}

Yonghuan Jin² and Don Koo Lee³

要 約

본 연구에서는 Gap 갱신이 이루어지는 소나무를 대상으로 인위적으로 조성한 Gap처리구에서 소나무 묘木の 生長 및 광도의 변화에 따른 광합성속도, 증산속도 등 생리적 특성의 변화를 분석하고 Gap 生長환경에 대한 소나무 묘木の 적응과정에 대한 연구를 통해 갱신기작을 구명하고자 하였다. Open된 生長환경에 비해 광도가 낮고 광질이 다른 Gap처리구에서 소나무 묘木은 근원경보다는 상대적으로 묘木의 生長량이 더 많이 이루어졌고 건중량의 증가비율도 지하부보다는 지상부에서 상대적으로 크게 나타나 비교적 높은 T/R율을 보였다. 소나무 묘木의 지상부 C/F비율(지상부의 비동화기관과 동화기관 건중량의 비율)도 Gap처리구에서는 Open 生長환경에 비해 0.1~0.2정도 높았으며 광포화점은 $300 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 정도 낮았고 광보상점도 40%정도 낮게 나타나 양수이지만 내음성을 나타내었다. 또한 광도가 $400 \sim 450 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 보다 낮을 때 소나무 묘木은 비교적 높은 광합성속도와 수분이용효율을 나타내었으며 약한 광에너지를 효율적으로 이용하였다.

ABSTRACT

This study was to investigate the growth characteristics, physiological adaptation of *Pinus densiflora* (Japanese Red Pine) seedlings at the artificial canopy gap in the *Quercus acutissima* plantation and to analyze its natural regeneration mechanism. Photosynthetic and transpiration rates were analyzed by different levels of photosynthetically active radiation and by seedling growth. Comparing to seedlings at the open area, those at the canopy gap showed more growth in height than in diameter with different levels of light quality and low light intensity, and the increase rate of dry weight was higher in the aboveground than in the underground, maintaining relatively high T/R rate. The C/F(the ratio of non-photosynthetic organs to photosynthetic organs in dry weight) of the aboveground at the canopy gap was higher than that at the open area by 0.1~0.2, while light saturation and light compensation points at the canopy gap were lower than that at the open area by $300 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 40%, respectively. The seedlings appeared to have shade tolerance to a certain extent at the young growth stage despite *Pinus densiflora* is typically classified shade-intolerant species. With light intensity lower than $400 \sim 450 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, photosynthetic rate and water use efficiency relatively increased by effective use of light energy.

Key words : *Pinus densiflora*, seedlings, canopy gap, growth characteristics, physiological adaptation

¹ 接受 2000年 7月 11日 Received on July 11, 2000.

² 임업연구원 산림생태과 Korea Forest Research Institute, Seoul 130-012, Korea.

³ 서울대학교 산림자원학과 Dept. of Forest Resources, College of Agriculture & Life Sciences, Seoul National University, Suwon 441-744, Korea.

* 이 논문은 한국과학재단 "북방농업의 개발과 연구협력사업"의 일부 지원에 의해 수행되었음.

緒 論

많은 학자들의 연구에 의해 숲에서 임목의 갱신은 Gap patch의 형태로 이루어지고 특히 양수의 경우, 갱신과정에서는 Gap을 필요로 한다(Whitmore, 1989). 숲속과 Gap이 입지환경에서 보이는 뚜렷한 차이는 광환경으로서 숲속에 비해 Gap의 가장 뚜렷한 변화는 광도의 증가와 광질의 차이이다. 숲속에 비해 Gap의 광환경은 상당한 차이를 보이고 광도는 높으며 낙엽활엽수림에서는 낙엽후에도 수관부의 가지 때문에 숲속에 유입되는 광선투과율이 70%정도밖에 안된다(Geiger, 1965). 숲에서 소개된 임분(나지)이나 규모가 큰 Gap의 경우, 유입되는 광은 태양 직사광으로서 청색광의 비율이 높고 긴 파장의 에너지 비율이 비교적 낮다(Anderson과 Miller, 1974; Endler, 1993). 그러나 규모가 작은 Gap에는 직사광 이외에도 광반과 산란광이 유입되고 광반(sunfleck)에 의해 청색광으로부터 원적색광(700~800nm)까지 광에너지 비율이 비교적 균일하게 분포하고 있으며 직사광에 비해 적색광이 차지하는 비율이 높다(佐佐木, 1979). 林床의 많은 식물에 대해 광반의 광은 순간적이지만 연속광보다 광합성에 더 효율적으로 이용된다(Kriedemann 등, 1970). Canham 등(1990)도 온대와 열대림의 숲속과 Gap내 광선투입량에 대한 조사결과에서 광반은 총 광합성 유효 복사량의 36~68%를 제공하고 있으며 모든 산림에서 광반의 잠재적인 지속시간은 매우 짧고(4~6분정도) 지속시간의 확률분포는 주변목 수관의 모양 및 가장 최근의 교란상황에 따라 변한다고 하였다.

숲내에 Gap이 형성되면 광조건의 변화에 따라 Gap내 온도, 토양 등 미세 환경요인이 변하게 된다(Dai, 1996). 교란에 의해 형성된 Gap에서는 토양중의 seed bank 종자나 새로 유입되는 종자가 발아하여 성장할 수도 있고 일부 임목의 뿌리 또는

줄기로부터 발생하는 맹아가 점차 Gap 공간을 차지하기도 한다(Zhang, 1995). 소나무 천연림에서는 20m²에서 235m²까지 다양한 크기의 Gap이 발생하고 25m²이상의 Gap이 전체의 80%이상을 차지하며 양수인 소나무의 갱신과정에서는 이러한 Gap이 필수적이다(이창석, 1995). 지금까지 여러 수종의 Gap 갱신에 대한 연구가 많이 이루어졌지만 Gap 환경에 대한 묘목의 생리, 생태적 연구를 통한 적응과정과 갱신기작에 대한 연구는 미흡한 실정이다. 따라서 본 연구에서는 인위적으로 조성한 Gap 처리구에서 소나무 묘목의 생장 및 광보상점과 호흡속도의 변화, 광도의 변화에 따른 광합성속도, 증산속도, 수분이용효율의 변화 등 생리적 특성에 대한 분석을 통해 소나무의 Gap 환경에 대한 적응과정을 알아보고 갱신기작을 구명하고자 하였다.

材料 및 方法

1996년 4월 서울대학교 농업생명과학대학(동경 127° 1', 북위 37° 17') 학내 묘포에서 소나무 종자(산지: 忠南, 안면도 채종원)를 파종하여 1년생 묘목을 생산하였다. 1997년 3월에 학내 상수리나무 식재지(평균 수고 8m, 평균 흉고직경 10cm)에서 인위적으로 8m×9m 크기의 Gap처리구를 만들고 3월말에 120본 1년생 묘목을 15cm×15cm간격으로 이식하였다. 동시에 인접한 묘포에도 대조구(Open)를 설치하여 동일한 방법으로 1년생 묘목을 이식하였다. 이식시 1년생 소나무 묘목의 근원경과 묘고 및 실험구내 토양(토심 20cm부위)은 Table 1과 같다. 이식후 처리구와 대조구에서 동일한 시기에 동일한 방법으로 잡초를 뽑아주어 소나무 묘목과 잡초와의 경쟁을 제거하였으며 이식 초기 묘목의 정착을 위해 1개월 정도 灌水를 하였다. 또한 6월과 9월 사이에 정기적으로 처리구 주변목 상수리나무의 일부 1년생 가지를 제거함으로써 Gap내의 일정한 빈 수관공간을 유지시켰다.

Table 1. Characteristics of 1 year-old seedlings and soil at the experimental site

	1 year-old seedlings		Soil(20cm depth)		
	Root collar diameter (mm)	Height (cm)	pH	Organic matter (%)	Total N (%)
Open	2.5±0.3*	7±1.5*	4.3	4.22	0.117
Gap			4.1	4.75	0.123

* indicates mean±standard deviation

1년생 소나무 묘목을 이식한 후 1개월이 지난 5월월부터 11월까지, 이식이후 1년이 경과한 1-1년생 묘목에 대해 4월부터 12월까지 2년에 걸쳐 주기적으로 묘목의 근원경과 묘고를 측정하였다. 또한 Gap처리구와 대조구에서 1년 경과한 1-1년생 소나무 묘목을 대상으로 4월 4일, 6월 3일, 8월 14일, 10월 20일에 각각 무작위로 7개체씩 sample로 선정하여 개체별로 침엽, 가지+줄기, 뿌리의 생중량 및 건중량을 측정하였다. 건중량 측정결과에 의해 시기별로 묘목 건중량의 부위별 배분비율, T/R율(지상부/지하부) 및 지상부 C/F비율(지상부 비동화기관과 동화기관의 건중량 비율)을 조사하였다.

소나무 묘목의 생리적 특성은 이식 후 1년이 경과한 처리구와 대조구에서 각각 성장속도가 비슷하고 정상적인 성장상태를 유지하고 있는 소나무 묘목 10본을 대상으로 Portable Photosynthesis System(모델명 : LI-6400, LI-COR Inc., USA)을 이용하여 침엽의 생육활성이 다른 6월 초, 8월 초, 10월 초에 광도의 변화에 따른 당년생 침엽의 광합성속도, 호흡량, 증산속도 등을 측정하였다. 또한 시기별로 당년생 침엽의 광포화상태의 광합성속도와 증산속도를 측정하였다. 광도(photo-synthetically active radiation)를 임의로 조절할 수 있는 LED(light emitting diode) light source (LI-COR, Inc., Li-6400-02)를 이용하여 광도를 0, 25, 50, 75, 125, 250, 250, 500, 700, 750, 1000, 1250, 1500, 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로 조절하며 10:00시부터 13:00사이에 측정을 하였다. 광합성 측정시 leaf chamber내의 온도를 25°C로 설정하고 외기의 온도변화로 인한 영향이 없도록 하였다. 또한 portable photosynthesis system에 유입되는 공기의 CO₂농도가 급변하지 않도록 20ℓ의 증류수통을 buffer로 사용함으로써 CO₂농도가 ±2ppm 범위내에서 안정된 상태를 유지하도록 하였다. 수분 스트레스로 인한 광합성속도와 증산

속도의 저하를 없애기 위하여 측정 1시간 전에 충분한 관수를 하였다.

성장환경이 다른 Gap처리구와 대조구에서 1년 경과한 소나무 묘목의 광도의 변화에 따른 당년생 침엽의 광합성속도의 변화과정을 분석하고 광포화점과 광보상점을 비교하였으며 침엽의 호흡속도를 비교하였다. 그리고 소나무 묘목 당년생 침엽의 순광합성속도와 증산속도 측정결과를 이용하여 다음 식에 의해 광도별로 수분이용효율(water use efficiency, WUE)을 계산하였다(Field 등, 1983; Polley 등, 1996; Fay과 Knapp, 1996; Knapp와 Smith, 1987).

$$WUE(\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}) = \text{Pn}/\text{E}$$

Pn : net photosynthesis, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{fw s}^{-1}$
E : transpiration, $\text{mmol H}_2\text{O g}^{-1} \text{fw s}^{-1}$

結果 및 考察

1. 묘목의 근원경과 묘고 성장

실험구에 이식 후 1년 지난 소나무 묘목의 시기별 근원경과 묘고 성장 과정은 Fig. 1과 같다. Gap처리구에서 1년생 묘목은 4월말까지 근원경 생장이 매우 작았고 주로 5월부터 9월초사이에 근원경 생장이 이루어졌으며 9월 중순이후에도 근원경의 성장량은 작았는데 이러한 성장양상은 대조구와 비슷하였다. 그리고 근원경 성장량은 2mm 정도로 비교적 작았고 대조구에 비해 30% 정도밖에 안되었지만 묘고의 성장량은 10cm 정도로 대조구와 비슷하였고 성장 양상도 유사하였다. Gap처리구에서 2년 경과한 소나무 묘목의 근원경 성장량은 3mm 정도로 대조구의 7mm에 비해 60% 정도 작게 나타났고 묘고 성장량은 23cm 정도로서 대조구의 50cm에 비해 54% 정도 작게 나타났다(Fig. 2).

Gap처리구에서 2년 경과한 소나무 묘목의 묘고

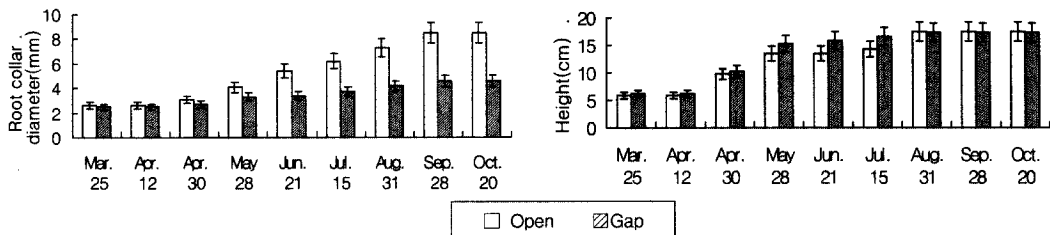


Fig. 1. Root collar diameter and height growth of the 1 year-old *Pinus densiflora* seedlings

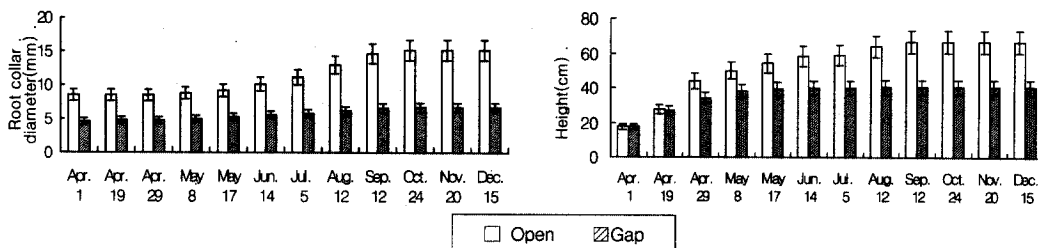


Fig. 2. Root collar diameter and height growth of the 2 year-old *Pinus densiflora* seedlings

생장은 주로 4월과 5월 사이에 이루어졌고 대조구와 비슷한 성장양상을 나타내었다. 묘고 성장량은 근원경 성장량에 비해 상대적으로 높게 나타났는데 이는 피음하에서 광합성산물이 직경보다는 수고 성장에 많이 배분되었기 때문이다(丹下 등, 1991). 광도가 동일한 경우, 활엽수림은 침엽수림에 비해 황색과 적색광 부근의 광이 많으며(稻田, 1984) 일반적으로 임내에서 Gap에는 대기중으로부터 유입되는 반사광은 없고 Gap으로 유입되는 광반에는 적색광의 비율이 높는데 이는 치수의 성장에 효율적이다(佐佐木, 1979). 그리고 고정생장을 하는 소나무는 전년도에 미리 형성된 既形成枝 (preformed shoot)를 당년 봄에 신장시키기 때문에(이경준, 1995) Gap처리구에서 첫해에는 대조구와 동일한 묘고 성장량을 나타내었지만 Gap처리구에서 1년 경과하였을 경우, 소나무 묘목의 동아는 대조구에 비해 낮은 광도하에서 형성되었기 때문에 이듬해의 묘고 성장량은 작게 나타난 것이라고 판단한다.

2. 1-1년생 묘목의 지상부 C/F비율 및 T/R비율의 변화

Gap처리구와 대조구에서 1년 지난 후 소나무 묘목의 평균 건중량은 각각 4.5g/본, 14.7g/본이었고 2년 경과한 후 처리구내 묘목의 연평균 건중량 성장량은 6.6g/본으로서 대조구의 51.7g/본에 비해 매우 작게 나타났다(Fig. 3). 이는 방크스소나무가 낮은 광도에서 건중량의 증가속도가 감소하였다는 Kimmins(1997)의 보고와도 일치하였는데 이는 Gap처리구에서는 성장초기에도 묘목의 건중량이 작았으며 주변 임목의 수관 광 차단에 의해 대조구에 비해 광도가 약해지고 광질 구성도 변화되었기 때문이라고 생각한다.

Fig. 4에서는 이식 후 2년 경과한 소나무 묘목의 시기별 지상부 C/F비율의 변화를 나타내었는

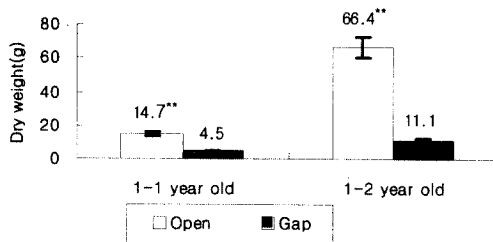


Fig. 3. The increase in dry weight of *Pinus densiflora* seedlings

** Significantly different from canopy gap at 1% level

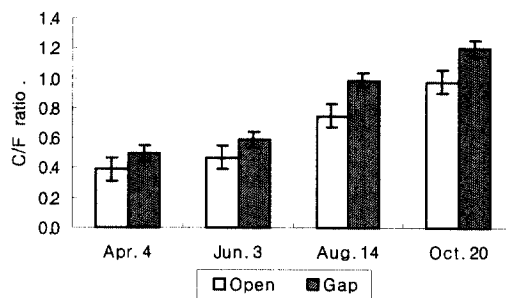


Fig. 4. C/F ratio of above ground biomass with seasons in the 2 year-old *Pinus densiflora* seedlings(C/F : the ratio of non-photosynthetic organs to photosynthetic ones in dry weight)

데 Gap처리구에서 소나무 묘목의 지상부 평균 C/F비율은 시기별로 모두 대조구에 비해 20%정도 높게 나타났다. 이는 소나무 묘목의 다른 식물과의 초기 경쟁에서 경쟁력을 제고시키고 생존을 위한 적응전략으로서(橫井, 1981) Gap처리구에서 소나무 묘목은 C/F비율의 증가에 따라 개체의 엽량은 상대적으로 적어지고 상호피음현상도 적어지는 것이다(Kupper, 1989).堀 등(1998)은 C/F비율의 증가를 통해 Gap내 묘목이 광합성기관을

더욱 윗부분으로 배치함으로써 묘木の 광도가 낮은 환경으로부터 탈출하는 능력을 증가시킨다고 하였다. 또한 Gap처리구에서 자란 묘木은 비동화 기관의 비중이 크기 때문에 수관을 기계적으로 지탱하는 능력도 제고된다(King, 1991).

Gap처리구에서 1년 경과한 후 소나무 묘木の T/R율은 평균 4.2이었고 대조구에 비해서는 2배 정도 높게 나타났다(Fig. 5). 묘木の 생장에 따라 처리구에서 T/R율은 8월까지 점차 증가하는 추이를 나타내었으며 8월의 T/R율은 4월초에 비해 평균 0.5배정도 증가하였고 증가폭도 대조구의 2.2배에 비해서는 더 작게 나타났다. 김태욱(1968)에 의하면 약한 피음상태에서 1년생 소나무 묘木の 줄기는 무처리에 비해 더 양호한 생장을 하였고 T/R율도 증가하였다. 根岸과 八木(1986)에 의하면

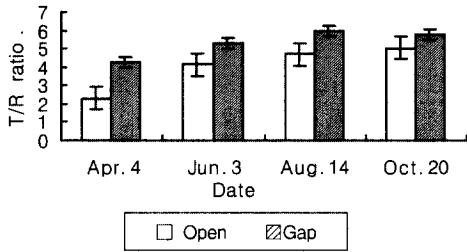
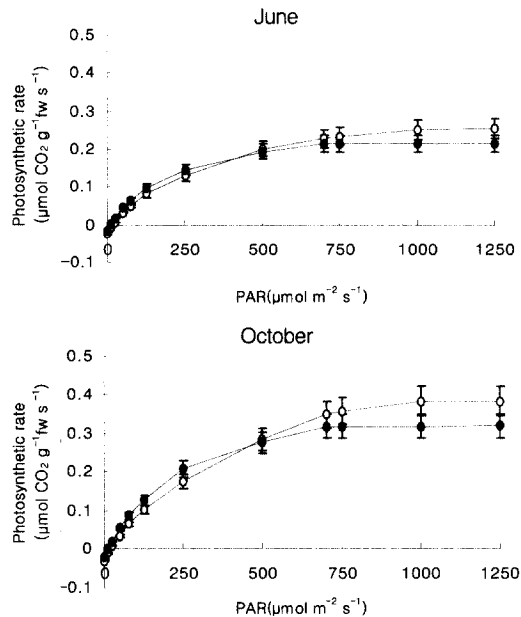


Fig. 5. T/R ratio with seasons in the 3-year-old *Pinus densiflora* seedlings



소나무와 삼나무 묘木の T/R율도 피음 처리에 의해 증가하였고 묘木이 작을수록 T/R율도 더 높아졌다. 이는 식물이 약한 광조건에서 순광합성량을 대부분 신장 생장에 이용함으로써 줄기/뿌리비율이 증가하고 수목이나 묘木の 경우, 약한 광조건에 적응하기 위하여 뿌리에 비해 줄기의 직경 생장이 상대적으로 감소하였기 때문이다(Kimmins, 1997).

3. 当年생 침엽의 광-광합성 속도

Gap처리구에서 2년 경과한 소나무 묘木の 当年생 침엽이 전개된 후 광합성을 진행하는 기간 조사시기별 광도의 변화에 따른 침엽의 광합성속도는 Fig. 6과 같다. 5월 이후부터 10월말까지 当年생 침엽의 생장기간 중 광도가 $400 \sim 450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 보다 높을 때 Gap처리구내 침엽의 광합성속도는 대조구에 비해 모두 낮게 나타났지만 이보다 낮은 광도하에서는 대조구에 비해 광합성속도가 모두 높게 나타났다. 또한 Gap처리구내 当年생 침엽은 생장기간에 광포화점이 $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로서 대조구에 비해 $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 정도 낮게 나타났다. 편백과 삼나무는 동일 수종의 경우, 음엽은 양엽보다 낮은 광도하에서 높은 광합성효율을 나타내고 있다(임경빈 등, 1987). 또한 Fabricius (1929)는 양수와 음수의 광과 수분조건에 관한 연구에서 음수는 낮은 광도하에서도 광합성을 하여

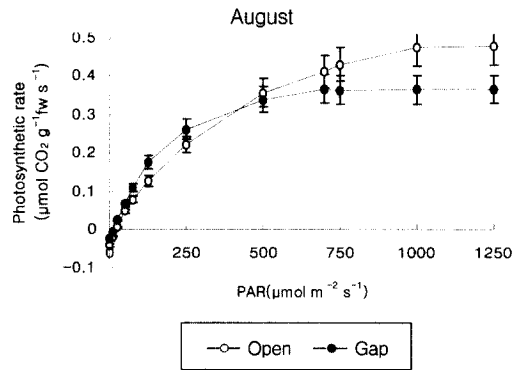


Fig. 6. Changes in total photosynthetic rate of the current-year needles with photosynthetically active radiation (PAR) in 2 year-old *Pinus densiflora* seedlings

근계를 잘 발달시킬 수 있으므로 자연조건에 더 잘 적응한다고 하였다. 따라서 이와 같은 결과는 소나무 묘목이 낮은 광도하에서 광에너지를 이용하는 효율이 높은 것으로서 소나무가 양수이지만 어린 단계에서는 음수의 성질을 나타낸다는 것을 말해준다.

4. 당년생 침엽의 광보상점, 호흡속도

Gap처리구에서 2년간 자란 소나무 묘목의 당년생 침엽의 광보상점은 6월에는 $10.82 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 이었고 8월에는 다소 증가하여 $12.29 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 를 나타내었으며 그후 10월까지 광보상점의 변화는 매우 작았다(Table 2). 또한 처리구내 당년생 침엽의 광보상점은 年 성장기간 중 대조구에 비해 모두 $9 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 정도 낮게 나타났다. Boardman (1977)은 숲내에서 성장한 개체는 全光 조건에서 성장한 개체에 비하여 낮은 광도에서 광보상점과 광포화점이 존재한다고 하였다. 광도가 강한 환경에서 성장한 식물은 강한 태양광선을 효율적으로 이용하고 약광하에서 자란 식물은 광보상점이 낮다(稻田, 1984). 이로부터 Gap에서 자란 소나무 묘목도 내음성을 나타내고 약한 광을 효율적으로 이용하는 것을 알 수 있다.

Table 2. Light compensation point in the current-year needles of 2 year-old *Pinus densiflora* seedlings (Unit : $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

	June	August	October
Open	$19.62 \pm 1.15^*$	21.72 ± 1.54	20.72 ± 1.84
Gap	10.82 ± 0.79	12.29 ± 0.81	11.79 ± 0.93

* indicates mean \pm standard deviation.

Fig. 7에서는 Gap처리구에서 조사시기별 소나무 묘목의 호흡속도를 나타내었다. 처리구에서 소나무 묘목의 당년생 침엽의 순 호흡량은 침엽의 성장기간 중 모두 낮게 나타났으며 동아가 자라서 당년생 침엽이 전개되는 성장초기에 침엽의 호흡량은 $0.022 \mu\text{molCO}_2 \text{g}^{-1} \text{fw s}^{-1}$ 정도로 가장 높았고 침엽의 성장에 따라 10월에는 $0.013 \mu\text{molCO}_2 \text{g}^{-1} \text{fw s}^{-1}$ 정도로서 40%정도 감소하였다. 이는 어린 조직일 수록 세포의 원형질량이 많아 호흡량이 크기 때문이다(임경빈 등, 1987). 6월부터 10월까지 처리구내 소나무 묘목의 당년생 침엽의 호흡량은 대조구내 호흡량의 60~70%를 나타내었는데 이로부터도

광도가 낮은 Gap 성장환경에서 침엽은 상대적으로 호흡에 의한 광합성물질의 이용량을 줄이면서 Gap 환경에 적응하는 과정을 보여주었다.

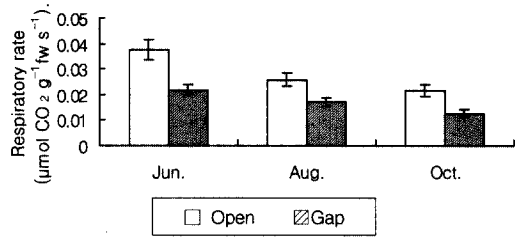


Fig. 7. Seasonal changes of respiratory rate in the current-year needles of 2 year-old *Pinus densiflora* seedlings

5. 당년생 침엽의 증산속도와 수분이용효율(WUE)

당년생 침엽의 개엽 후, 침엽 성장초기(6월)에 광포화상태에서 Gap처리구내 당년생 침엽의 증산속도는 $33 \mu\text{mol H}_2\text{O g}^{-1} \text{fw s}^{-1}$ 로서 대조구와 비슷하였다(Table 3). 침엽의 생장이 왕성한 8월에 처리구내 당년생 침엽의 증산량은 $43 \mu\text{mol H}_2\text{O g}^{-1} \text{fw s}^{-1}$ 로 6월에 비해 30%정도 높게 나타났고 10월에는 6월에 비해 10%정도 높게 나타났다. 그리고 6월부터 10월까지 당년생 침엽의 성장기간에 걸쳐 Gap처리구내 침엽은 대조구에 비해 $300\sim400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 이하의 낮은 광도하에서 광도의 변화에 따라 증산속도의 변화가 크게 나타났다(Fig. 8). 침엽의 증산속도 측정시 묘목의 수분공급이 충분하고 또한 측정 chamber내에 공급되는 공기의 온도와 습도가 동일하였기 때문에 광도의 변화에 따른 증산속도의 변화는 기공의 개폐반응속도로 볼 수 있다(Guo 등, 1998; 이갑연, 1998). 따라서 본 연구 결과로부터 Gap처리구에서 자란 소나무 묘목의 당년생 침엽은 광도 변화에 대한 기공의 반응 속도가 빠르다고 할 수 있으며 광도가 낮고 광질이 다른 Gap 환경에 대한 적응력을 나타내었다고 할 수 있다(Peng & Rabe, 1998).

Table 3. Seasonal changes of transpiration rate in the current-year needles of 2 year-old *Pinus densiflora* seedlings at light saturation (Unit : $\mu\text{mol H}_2\text{O g}^{-1} \text{fw s}^{-1}$)

	June	August	October
Open	33.1	38.9	38.9
Gap	34.3	43.3	38.1

Gap처리구에서 침엽의 증산속도는 $300\sim 400\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 이하의 낮은 광도하에서는 모두 광도의 증가에 따라 급속히 증가하는 경향을 나타내었지만 그 이상의 광도하에서 침엽의 증산속도는 광도의 증가에 따라 비교적 완만한 변화양상을 나타내었다(Fig. 8). 또한 대조구에서 자란 묘목의 경우, 당년생 침엽은 광도가 $300\sim 400\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 정도 이하일 때 Gap처리구에 비해 당년생 침엽의 증산속도는 광도의 증가에 따라 증가폭이 작게 나타났을 뿐 아니라 침엽의 생육활성이 다른 각 조사시기별로도 증산속도는 모두 작게 나타났다.

수목은 증산속도에 따라 수액의 이동속도나 토양으로부터 수분의 흡수속도가 결정된다(이경준, 1995). 그리고 광합성과정에서는 공기중의 CO_2 와 물을 원료로 하여 탄수화물을 만들어내기 때문에 임목에 있어서 제한된 수분을 효율적으로 이용하여야만 광합성 효율을 제고할 수 있다. 처리구내 당년생 침엽은 광포화상태에서 8월초부터는 수분이용효율이 생장 초기에 비해 30%정도 높게 나타났고 그 이후에는 수분이용효율의 변화도 비교적 작았으며 안정된 값을 유지하였다(Table 4). 이는 대조구내 당년생 침엽의 6월초, 8월초, 10월초의 수분이용효율에 비해 모두 시기별로 $1.2\sim 2.1\ \mu\text{mol CO}_2\ \text{mmol}^{-1}\ \text{H}_2\text{O}$ 정도씩 높은 것으로서 Gap처리구에서는 침엽이 동일 양의 수분을 이용하여 광합성을 통해 생산하는 탄수화물의 양이 더 많다는 것을 말해준다(Polley 등, 1996; Fay과 Knapp, 1996).

Table 4. Seasonal changes of water use efficiency (WUE) rate in the current-year needles of 3 year-old *Pinus densiflora* seedlings at light saturated state

(Unit : $\mu\text{mol CO}_2\ \text{mmol}^{-1}\ \text{H}_2\text{O}$)

	June	August	October
Open	7.5	10.5	9.5
Gap	6.3	8.4	8.3

Fig. 9에서는 Gap 처리구내 당년생 침엽의 조사시기별 광도의 변화에 따른 수분이용효율의 변화 양상을 나타내었다. 6월~10월 사이의 조사기간에 처리구내 당년생 침엽은 광도가 $120\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 정도이하의 낮은 광도하에서는 광도의 증가에 따라 모두 비교적 급격한 증가 추이를 나타내었고 광도가 $100\sim 120\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 정도일 때 수분이용효율은 $4\sim 6\ \mu\text{mol CO}_2\ \text{mmol}^{-1}\ \text{H}_2\text{O}$ 이었다. 그러나 광도가 $120\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 정도이상일 때는 광 포화상태의 광도에 도달할 때까지 수분이용효율은 서서히 증가하였고 광 포화상태이후의 광도에서는 수분이용효율의 변화가 비교적 작게 나타났다. 이는 대조구에서 자란 당년생 침엽의 수분이용효율이 광도의 증가에 따라 광 포화상태의 광도에 도달할 때까지 서서히 증가하는 양상과는 뚜렷한 차이를 보여주었다.

시기별로 Gap처리구내 당년생 침엽은 광도가 $400\sim 500\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 이하의 낮은 광도하에서 모

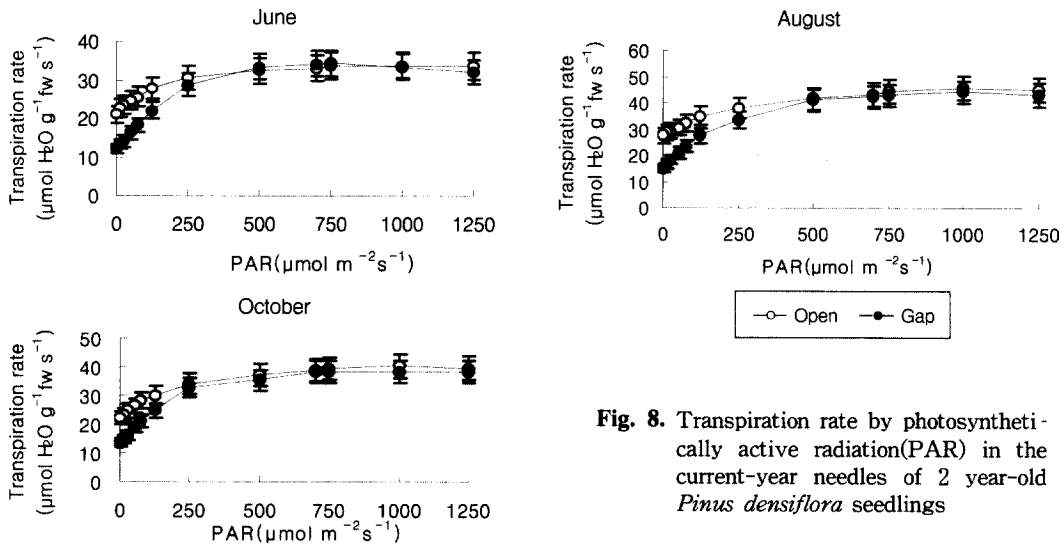


Fig. 8. Transpiration rate by photosynthetically active radiation(PAR) in the current-year needles of 2 year-old *Pinus densiflora* seedlings

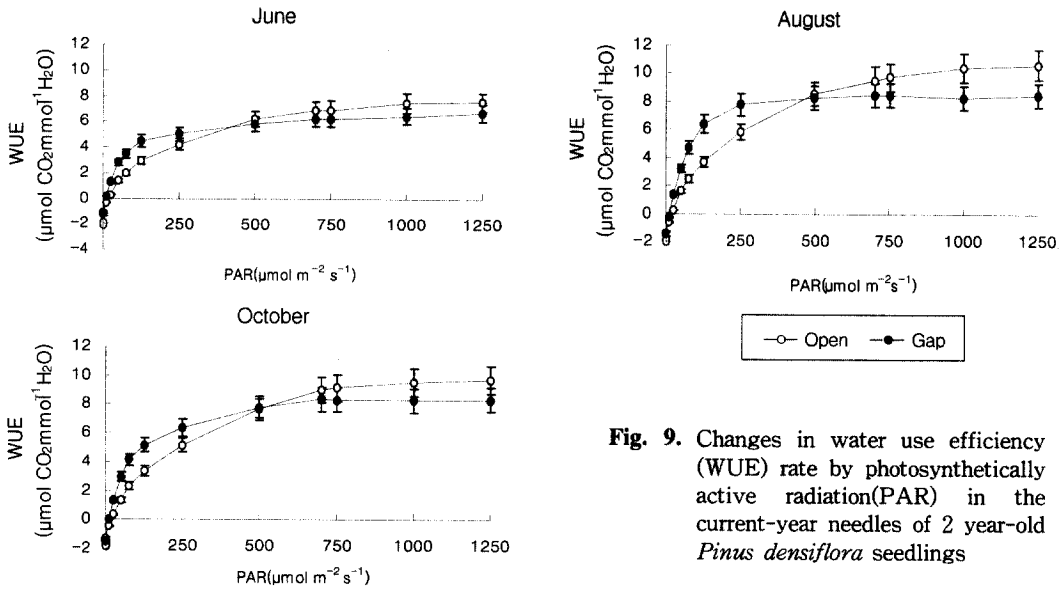


Fig. 9. Changes in water use efficiency (WUE) rate by photosynthetically active radiation(PAR) in the current-year needles of 2 year-old *Pinus densiflora* seedlings

두 대조구에 비해 수분이용효율이 다소 높게 나타났다(Fig. 9). 6월초와 10월초에 처리구와 대조구 내 당년생 침엽은 광도가 100~150 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 정도의 낮은 광도하에서 수분이용효율은 1.5~1.7 $\mu\text{mol CO}_2\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ 정도의 차이를 나타내었고 묘목의 생육 활성이 왕성한 8월에 수분이용효율의 차이는 2.1 $\mu\text{mol CO}_2\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ 로서 생장기간 중 가장 큰 차이를 보여주었다. Gap처리구내 소나무 묘목의 낮은 광도하에서 나타내는 높은 수분이용효율은 Gap 성장환경에 대한 적응전략으로서 Gap 환경에 대한 이러한 적응과정은 김영환(1999)의 침엽의 엽록소 함량과 광량자수율(Quantum yield)에 대한 분석 결과에서도 유사하게 나타났다.

結 論

Gap에서 천연갱신이 이루어지는 소나무는 갱신 초기단계에 Gap처리구에서 광합성산물이 직경생장보다는 높이생장에 많이 배분되어 묘목의 묘고생장량이 근원경생장량에 비해 상대적으로 더 높았다. 광도가 낮고 광질이 다른 Gap에서 소나무 묘목은 Open 성장환경에 비해 0.1~0.2정도 높은 지상부 C/F비율 및 상대적으로 높은 T/R비율을 유지하면서 Gap내 성장환경에 적응하였다. 소나무는 갱신 초기단계인 치수단계에 Gap처리구에서 400~450 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 보다 낮은 광도하에서 비교적

높은 광합성속도를 나타내었고 광포화점은 Open 성장환경에 비해 300 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 정도 낮았으며 광포상점도 40%정도 낮게 나타나 양수로서 내음성을 나타내었다. 또한 Gap처리구에서 400~450 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 보다 낮은 광도하에서 소나무 묘목은 증산속도가 작고 수분이용효율이 높기 때문에 광에너지를 효율적으로 이용하였다.

引用 文 獻

1. 김영환. 1999. 숲틈에서 갱신초기 소나무의 성장특성과 수관형태. 서울대학교 박사학위논문. 1-100.
2. 김태욱. 1968. 천연갱신 요건으로의 소나무, 삼나무 및 잣나무의 내음성조사. 서울대학교 농과대학 연습림보고 5 : 119-126.
3. 이갑연. 1998. 흑오미자의 생리생태, 번식 및 유전변이에 관한 연구. 강원대학교 박사학위논문. 1-135.
4. 이경준. 1995. 수목생리학. 서울대학교 출판부. pp71-72.
5. 이창석. 1995. 한국 소나무림에서의 교란후 재생과정. 한국생태학회지 18(1) : 189-210.
6. 임경빈 등. 1987. 조림학원론. 향문사. 185-188. 295-301.
7. 堀 良通·河原崎里子·小林 剛. 1998. アズマネザサの地上部C/F比の可塑性と生態的意

- 義. 日本林學會誌 80(3) : 165-169.
8. 根岸賢一郎・八木喜徳郎. 1986. 人工被陰下でのアカマツ、スギ、ヒノキ1年生苗木の生長, 東京大學演習林研究報告 75 : 11-31.
 9. 丹下 健・鈴木 誠・糟谷重夫・柏谷伊佐義. 1991. 被陰条件下で育てたヒノキ苗木の被陰解除前後の光合成特性と成長, 日本林學會誌 73(4) : 288-292.
 10. 稲田勝美 編著. 1984. 光と植物生育. 東京養賢堂. pp.45-46.
 11. 佐佐木恵顔. 1979. マレーシアの熱帯降雨林におけるフタバガキ科樹種の成長習性と環境. 森林立地 21 : 8-18.
 12. 横井洋太. 1981. 物質生産の過程と機構(植物の物質生産. 野本宣夫, 横井洋太編). 東海大學出版會. 34-96.
 13. Anderson, M.C. and E.F. Miller. 1974. Forest cover as a solar camera : penumbra effect in plant canopies. J. Appl. Ecol. 11 : 691-698.
 14. Boardman, N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 28 : 355-377.
 15. Canham, C.D., J.S. Denslow, W.J. Platt, J.R. Runkle, T.A. Spies and P.S. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. Can. J. For. Res. 20 : 620-631.
 16. Dai Xiaobing. 1996. Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration : a new gap light index and its application in a boreal forest in east-central Sweden. Forest Ecology and Management 84 : 187-197.
 17. Endler, J.A. 1993. The color of light in forests and its implications. Ecological Monographs 63 : 1-27.
 18. Fabricius, L. 1929. Forstliche Versuche VII. Neue versuche zur Feststellung des Einflusses von Wurzelwettbewerb und Lichtentzug des Schirmstandes auf den Jungwachs. Forstwiss. Centralbl. 49 : 329-345.
 19. Fay, P.H. and A.K. Knapp. 1996. Photosynthetic and stomatal responses to variable light in a cool-season and a warm-season prairie forb. Int. J. Plant Sci. 157 : 303-308.
 20. Field, C., J. Merino and H.A. Mooney. 1983. Compromises between water-use-efficiency and nitrogen-use-efficiency in five species of California evergreens. Oecologia 60 : 384-389.
 21. Geiger, R. 1965. The climate near the ground. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
 22. Guo, Z.H., B.S. Wang and H.D. Zhang. 1998. On the characteristics of transpiration and its responses to shade in *Ginkgo biloba*. Acta Botanica Sinica 40(6) : 567-572.
 23. Kimmins, J.P. 1997. Forest Ecology. The University of British Columbia, Macmillan Publishing Company. pp165-168.
 24. King, D. 1991. Correlations between biomass allocation, relative growth rate and light environment in tropical forest saplings. Functional Ecology 5 : 485-492.
 25. Knapp, A.K. and W.K. Smith. 1987. Stomatal and photosynthetic responses during sun/shade transitions in subalpine plants : influence on water use efficiency. Oecologia 74 : 62-67.
 26. Kriedemann, P.E., W.M. Kliewer and J.M. Harris. 1970. Leaf age and photosynthesis in *Vitis vinifera* L. Vitis 9 : 97-104.
 27. Kupperts, M. 1989. Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants : a question of cost-benefit relationships. Trends in Ecology and Evolution 4 : 375-379.
 28. Peng, Y.H. and E. Rabe. 1998. Influence of shading on growth and micro environment of container-grown *Citrus nursery* trees. Journal of Fruit Science 15(4) : 306-310.
 29. Polley, H. M., H. B. Johnson and H. S. Mayeux. 1996. Leaf and plant water use efficiency of C₄ species growth at glacial to elevated CO₂ concentrations. Int. J. Plant Sci. 157 : 164-170.
 30. Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology 70 : 536-538.
 31. Zhang, R.G. 1995. Gap dynamics in the Korean pine broad-leaved forests. Ph. D. Dissertation. Beijing Forestry University. pp.120.