

광환경 변화에 대한 네 참나무 수종의 광합성 반응

김선희^{1*} · 성주한¹ · 김영걸¹ · 김판기²

¹국립산림과학원 산림환경부, ²경북대학교 산림환경자원학과

(2008년 11월 19일 접수; 2008년 12월 12일 수정; 2008년 12월 25일 수락)

Photosynthetic Responses of four Oak Species to Changes in Light Environment

Sun-Hee Kim^{1*}, Ju-Han Saung¹, Young-Kul Kim¹ and Pan-Gi Kim²

¹Department of Forest Environment, Korea Forest Research Institute, Seoul 130-712, Korea

²Department of Forest Resources and Environment, Kyungpook National University, Sangju 742-711, Korea

(Received November 19, 2008; Revised December 12, 2008; Accepted December 25, 2008)

ABSTRACT

This study was conducted to investigate the photosynthetic responses of four Oak species (*Quercus mongolica*, *Q. serrata*, *Q. acutissima* and *Q. variabilis*) by shading treatment. We investigated light response curve, photosynthesis (A)-intercellular CO₂ concentration (Ci) curve, leaf growth and chlorophyll content at the level of 35, 55 and 75% shading treatments and under the full sunlight. In our results, *Q. variabilis* and *Q. acutissima* showed increased leaf growth, chlorophyll content and net apparent quantum yield but reduced chlorophyll a/b and carboxylation efficiency under the low light intensity. Therefore, light absorption and light utilization efficiency were improved under the low light intensity. *Q. mongolica* showed the similar responses that *Q. variabilis* and *Q. acutissima* showed, but net apparent quantum yield was reduced. The effects of shading treatment on *Q. serrata* were lower than those of other three species.

Key words : Photosynthetic responses, Shading treatment, *Quercus* spp.

I. 서 론

산림생태계는 임지(林地)에 생육하는 산림식물과 이를 둘러싼 토양, 기후 등의 환경과의 상호작용을 하면서 역동적인 변화를 한다. 특히 교란으로 이차천이(遷移)의 초기단계에 있는 산림은 생육환경의 변화가 급속하게 이루어지고, 이러한 변화에 따라서 서식공간을 점유하는 식물의 종도 다양하게 변화한다. 이러한 서식 종의 변화에는 빛의 환경 변화에 대한 식물의 순응 또는 적응 반응의 결과가 매우 큰 영향을 미친다.

산불 등에 의한 교란 지역에서는 개방된 임관이 맹

아(萌芽) 또는 실생(實生)에 의하여 이차림(secondary forest)이 형성되어 임관이 울폐된다. 임관의 울폐와 더불어 임상의 광환경은 광합성에 효율적인 적색광과 청색광 영역의 광도가 현저하게 저하된다(Inada, 1980; Smith, 1995). 이러한 임상의 광환경에서는 내음성(耐陰性)이 낮은 수종은 엽록소함량이 감소하고 빛 흡수율과 광합성의 저하로 생장이 불량하게 된다(Kim *et al.*, 2001; Kim and Lee, 2001b). 반면 내음성이 높은 수종 또는 중용수는 개엽의 면적이 넓어져 수광량이 증대되고, 집광단백질복합체를 구성하는 색소 함량이 증가하여 빛의 흡수이용 효율이 높아진다. 이러한 탄소동화기관의 형태적생화학적 변화는 낮은 광도조건

* Corresponding Author : Sun-Hee Kim (sands02@forest.go.kr)

에서 효율적인 광합성을 수행하기 위한 적응반응으로 알려져 있다(Kim *et al.*, 2001, Kim and Lee, 2001b). 그리고 광도 저하에 대한 적응반응의 차이는 이차림의 입체적 종구성에도 영향을 미쳐, 임관의 상층은 내음성이 낮은 선구수종으로 구성되고, 임관 상층에 비하여 상대적으로 광도가 낮은 임관의 하부는 중용수 또는 내음성이 높은 수종으로 구성된다.

우리나라 산림의 이차림은 참나무류가 우점하는 산림이 일반적이는데, 이들 이차림의 종구성을 살펴보면, 임관 상층부를 구성하는 우점종의 중요도가 졸참나무 > 굴참나무 > 신갈나무 > 상수리나무의 순서를 나타낸다. 그리고 하층 임관을 이루는 수종은 졸참나무 > 신갈나무 > 굴참나무 순이며 상수리나무는 임관 하층에서 찾아보기 어렵다(Ministry of Agriculture and Forestry, 2003; Kwon *et al.*, 2003). 이러한 현상을 하나의 환경 요인만으로 해석할 수는 없으나, 임관 상층과 하층의 광환경과 이에 대한 적응반응의 차이가 군락의 입체적 구성을 달리하는 요인으로 작용했으리라 추측된다.

본 연구에서는 우리나라 이차림에서 일반적으로 출현하는 참나무류의 종 조성 특성과 군락의 유지 기작을 이해하기 위한 연구의 일환으로 광도저하에 대한 네 참나무 수종의 탄소동화기관의 형태적 변화와 광합성 특성의 변화를 밝히고 하였다.

II. 재료 및 방법

2.1. 공시수종 및 시험구 설치

공시수종은 신갈나무(*Quercus mongolica*) 3년생, 졸참나무(*Q. serrata*), 상수리나무(*Q. acutissima*), 굴참나무(*Q. variabilis*) 1년생 묘목을 포트(직경 30cm, 깊이 35cm)에 2004년 2월 식재하였다.

시험구는 서울 국립산림과학원 구내 묘포장에 노천광을 모두 수광하는 처리구(이하 전광처리구)와 시중에서 생산하는 검은색 피옴막을 사용하여 35, 55, 75% 피옴처리구를 각각 설치하고 2004년 3월 31일부터 2005년 10월 31일까지 수종 별로 5개체씩 피옴처리하였다. 각 처리구의 광 환경은 전광처리구 광도 $1600 \pm 14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 을 기준으로, 35% 피옴처리구는 $921 \pm 29 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 55% 피옴처리구는 $599 \pm 31 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 75% 피옴처리구는 $392 \pm 22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 의 평균 광도를 나타냈다.

2.2. 엽록소함량 및 잎의 형태적 특성 조사

각 처리구에서 성장한 네 가지 참나무 수종의 엽록소함량 및 엽생장 조사는 모든 개체에서 동일한 시기에 전개한 성숙엽을 대상으로 하였다. 광도 저하가 엽록소함량에 미치는 영향을 조사하기 위하여 각 피옴처리구에서 엽면적당 엽록소함량 a, b, a+b와 엽록소 a/b를 조사하였다. 엽록소함량은 남쪽 수관의 성숙엽 2매씩을 채취하여 중앙 엽맥을 중심으로 선단부의 좌우에서 1cm^2 엽편을 채취한 후 10mL의 DMSO(dimethyl sulfoxide) 용액이 들어있는 20mL 유리병에 넣어 65°C 로 설정된 항온기에서 6시간 색소를 추출하였다(Hiscox and Israelstam, 1979). 추출한 용액의 흡광도는 자외선/가시광선(UV/VIS) 분광광도계(model 8452A, HP)로 측정하여 Arnon(1949)의 방법에 따라서 엽면적(g m^{-2})당 엽록소 a, b 함량을 구하였고 엽록소 a+b 함량 및 엽록소 a/b를 산출하였다.

광환경 변화에 따른 잎의 형태적 특성 변화를 알아보기 위한 엽생장 조사는 수종별로 모든 개체에서 성숙엽 3매의 길이와 폭을 측정하였다.

2.3. 광합성 조사

광도 변화에 대한 광합성 반응(광도 9단계 $0 \sim 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, CO_2 농도 $400 \pm 2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)과 엽육내 CO_2 농도 변화에 대한 광합성 반응(CO_2 농도 7단계 $0 \sim 1200 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$, 광도 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)을 측정하기 위하여 LED 광원(6400-02, Li-Cor)와 CO_2 분사시스템(6400-01, Li-Cor)이 부착된 휴대용 광합성 측정기(Li-6400, Li-Cor)를 사용하였다. 이때 공통된 측정 조건은 챔버로의 유입 공기유량을 $500 \mu\text{mol s}^{-1}$, 온도를 $25 \pm 2^\circ\text{C}$ 로 하였다.

각 처리구별로 광도 변화에 대한 광합성 반응을 측정하여 Kim and Lee(2001a)가 제시한 방법으로 '광반응 곡선'을 작성하고 이를 이용하여 광보상점, 광포화점, 암호흡, 최대광합성량, 순양자수율(純量子收率)을 구하였다. 광반응 곡선 중 광도 $0 \sim 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 영역에서는 광과 광합성의 관계가 직선적이고 그 직선 회귀식은 $y = a + bx$ 가 되는데, 여기서 y절편인 a는 호흡 속도이고, x절편인 $-a/b$ 는 광보상점, 기울기 b는 순양자수율을 나타낸다.

또한 엽육내 CO_2 농도(C_i) 변화에 대한 광합성 반응을 측정하여 '엽육내 CO_2 농도-광합성(A- C_i) 곡선'을 작성하고 CO_2 보상점, 광호흡, 최대광합성량, 탄소 고

정효율을 구하였다. A-Ci 곡선 중 엽육내 CO₂ 농도에 따른 광합성속도의 상승이 직선적으로 증가하는 구간의 회귀식은 $y=a+bx$ 가 되는데, 여기서 y절편인 a는 엽육내 CO₂ 농도가 0일 때의 CO₂ 교환속도인 광호흡속도를 의미하고 x절편인 $-a/b$ 는 CO₂ 보상점, 기울기 b는 탄소고정효율을 나타낸다. A-Ci 곡선은 광합성계의 암반응에 속하는 탄소 고정시스템의 능력을 평가하는 방법으로서 일반적으로 사용된다(Farquhar *et al.*, 1980).

III. 결 과

3.1. 엽생장과 엽록소함량 변화

생육 광도 저하에 의한 엽 성장 변화는 졸참나무를 제외한 다른 참나무 3종에서 전광처리구에 비하여 피음처리구의 엽장과 엽폭이 모두 증가하였다. 신갈나무는 75% 피음시 전광처리구 대비 1.8배로 큰 성장을 나타냈고, 상수리나무와 굴참나무는 55% 피음시 전광처리구 대비 평균 1.6배 이상 큰 성장을 보였다(Table 1). 이는 낮은 광환경에 의한 적응반응으로 수광 면적을 높이려는 (+) 반응을 나타낸 것이다. 수종별 광도 저하에 의한 엽 성장의 증가 반응은 전광처

리구 대비 신갈나무(1.53배)>굴참나무(1.41배)>상수리나무(1.39배)>졸참나무(0.84배) 순이었다.

단위면적당 광합성 능력과 비례하는 엽록소 a+b 함량은 네 참나무 수종 모두 피음도가 높아질수록 증가하는 경향을 보여 75% 피음처리구에서 가장 큰 값을 나타냈다. 피음처리에 따른 수종별 엽록소 a+b 함량의 증가 반응은 전광처리구와 비교하여 상수리나무(1.9배)>신갈나무, 굴참나무(1.3배)>졸참나무(1.2배)순이었다(Table 1).

엽록소 a/b는 음엽화와 노화의 지표가 되는 값으로, 네 참나무 종의 엽록소 a/b는 굴참나무를 제외한 세 수종이 전광처리구에 비하여 35%와 55% 피음처리구에서 작은 값을 나타내 피음처리에 의해 엽록소 a보다 엽록소 b의 함량이 더 증가함을 알 수 있었다. 특히 신갈나무는 피음도가 높아짐에 따라 엽록소 b 함량을 점진적으로 증가시켜 75% 피음처리구의 엽록소 a/b가 전광처리구 대비 1/2로 감소하였다. 상수리나무와 굴참나무는 엽록소 a, b 함량을 모두 증가시키는 (+) 적응 반응을 나타냈다.

3.2. 광도변화에 따른 광합성 반응

각 피음처리구에서 측정된 광도증가에 따른 광합성

Table 1. Leaf growth and chlorophyll content of four Oak species under four different shading treatments. Values are mean \pm standard deviation

Species	Plot	Leaf growth (cm)		Chlorophyll content (g m ⁻²)			Chlorophyll a/b
		Length	Width	a	b	a+b	
<i>Quercus mongolica</i>	Full sunlight	7.5 \pm 1.4 c*	4.1 \pm 1.2 c	3.53 \pm 0.29 b	2.74 \pm 0.12 c	6.27 \pm 0.40 b	1.29 \pm 0.05 a
	35%	10.5 \pm 1.2 b	5.8 \pm 0.6 b	2.91 \pm 0.37 c	3.58 \pm 0.29 b	6.48 \pm 0.66 b	0.81 \pm 0.04 c
	Shaded 55%	10.8 \pm 0.8 b	5.7 \pm 0.4 b	3.98 \pm 0.19 a	3.84 \pm 0.16 b	7.82 \pm 0.36 a	1.04 \pm 0.01 b
	75%	12.9 \pm 0.5 a	7.4 \pm 0.3 a	3.41 \pm 0.28 b	4.95 \pm 0.87 a	8.36 \pm 0.59 a	0.71 \pm 0.19 c
<i>Quercus serrata</i>	Full sunlight	8.1 \pm 0.6 a	3.0 \pm 0.4 a	3.17 \pm 0.47 b	2.97 \pm 0.25 b	6.14 \pm 0.72 b	1.06 \pm 0.07 a
	35%	6.5 \pm 0.2 b	2.2 \pm 0.3 b	2.77 \pm 0.99 b	3.61 \pm 0.46 a	6.38 \pm 1.46 ab	0.75 \pm 0.18 c
	Shaded 55%	6.4 \pm 1.2 b	2.6 \pm 0.5 ab	3.26 \pm 0.24 b	3.59 \pm 0.38 a	6.84 \pm 0.63 ab	0.91 \pm 0.03 b
	75%	7.2 \pm 0.6 ab	2.7 \pm 0.2 ab	4.04 \pm 0.04 a	3.47 \pm 0.00 a	7.51 \pm 0.04 a	1.17 \pm 0.01 a
<i>Quercus acutissima</i>	Full sunlight	5.5 \pm 0.9 c	2.3 \pm 0.3 b	2.21 \pm 0.49 c	2.37 \pm 0.61 c	4.59 \pm 1.10 b	0.94 \pm 0.04 a
	35%	6.6 \pm 0.8 ab	2.8 \pm 0.4 b	2.20 \pm 0.56 c	3.10 \pm 0.55 b	5.30 \pm 1.11 b	0.70 \pm 0.06 b
	Shaded 55%	7.9 \pm 1.1 a	4.7 \pm 0.9 a	3.09 \pm 0.03 b	4.71 \pm 0.41 a	7.80 \pm 0.44 a	0.66 \pm 0.05 b
	75%	6.8 \pm 0.9 ab	2.7 \pm 0.4 b	4.37 \pm 0.32 a	4.45 \pm 0.20 a	8.82 \pm 0.52 a	0.98 \pm 0.03 a
<i>Quercus variabilis</i>	Full sunlight	5.9 \pm 0.8 b	2.2 \pm 0.3 c	2.41 \pm 0.24 b	2.97 \pm 0.20 b	5.38 \pm 0.44 b	0.81 \pm 0.03 a
	35%	8.1 \pm 1.5 a	2.8 \pm 0.5 b	3.60 \pm 0.51 a	3.36 \pm 0.21 b	6.96 \pm 0.72 a	1.07 \pm 0.09 a
	Shaded 55%	8.8 \pm 0.8 a	3.7 \pm 0.7 a	3.45 \pm 0.93 a	3.42 \pm 0.59 b	6.87 \pm 1.52 a	1.00 \pm 0.10 a
	75%	7.9 \pm 0.6 a	2.9 \pm 0.3 b	3.00 \pm 0.21 ab	4.06 \pm 0.17 a	7.06 \pm 0.39 a	0.74 \pm 0.02 b

*Differences in letters in vertical columns indicate differences at 5% level for Duncan's multiple range test.

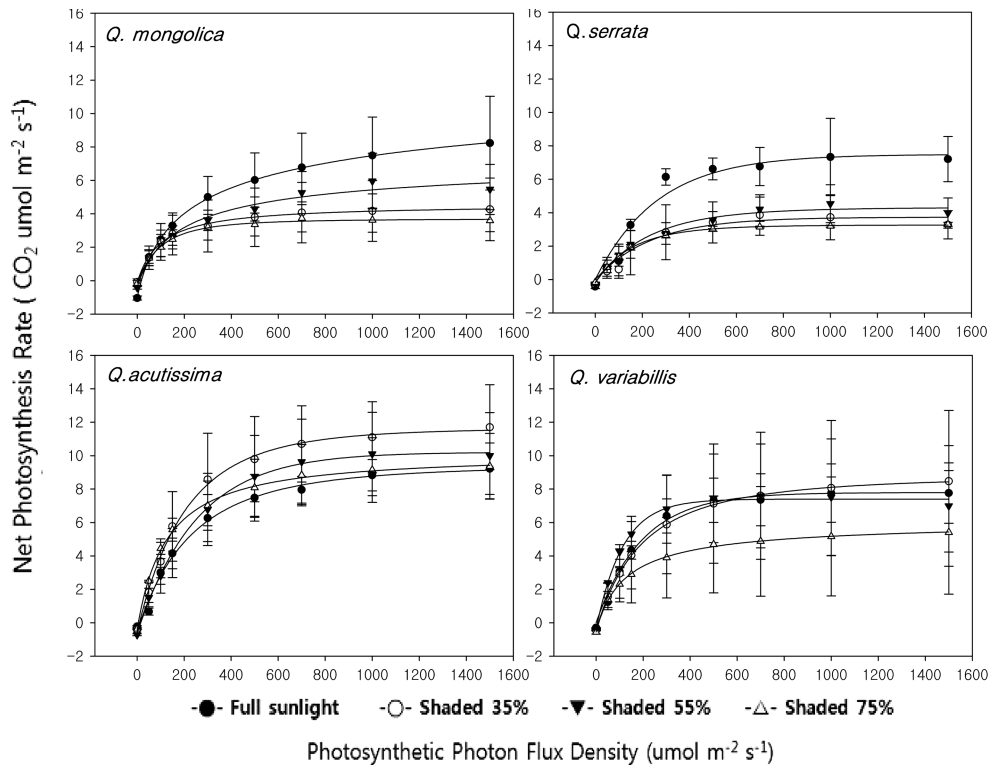


Fig. 1. Light response curves of four Oak species under four different shading treatments. Measurements were made at 25°C chamber temperature, 36 Pa CO₂ partial pressure and 65~70% RH.

반응을 광반응 곡선으로 나타내고(Fig. 1), 이 곡선을 토대로 광보상점, 광포화점, 암호흡속도, 광합성 능력, 순양자수율을 산출한 결과, 네 참나무 수종의 광보상점과 광포화점은 모든 피음처리구가 전광처리구에 비하여 낮은 광도에서 나타났으며, 신갈나무와 졸참나무의 광보상점은 피음도가 높아질수록 점차적으로 낮아지는 경향을 보였다(Table 2).

굴참나무는 피음도 35% 이상 처리구에서 전광처리구보다 평균 20% 낮아졌고 상수리나무는 75% 피음처리구에서 전광처리구보다 70% 낮은 광보상점을 나타냈다. 피음처리에 따른 광포화점은 네 수종 모두 피음도가 높아질수록 점차 낮아지는 경향을 보여, 75% 피음처리구에서는 전광처리구보다 45±5% 낮은 광도에서 포화점에 이르렀다.

생명유지와 새로운 조직을 구성하기 위한 에너지를 획득하는 과정인 암호흡은 신갈나무와 졸참나무에서 35% 피음처리구부터 전광처리구에 비하여 각각 70%, 40% 감소하였고 굴참나무는 55% 피음처리구부터 20% 이상 낮은 값을 나타냈다. 상수리나무는 55% 피

음처리구에서 다른 처리구보다 3.4배 높은 암호흡을 하였다.

신갈나무와 졸참나무의 최대광합성량은 전광처리구에서 가장 높은 값을 나타냈으며 피음처리구에서 전광처리구보다 각각 평균 46±12%, 58±4% 감소하였다. 상수리나무는 35%, 55% 피음처리구에서 높은 광합성량을 나타냈고 굴참나무는 55% 피음처리까지는 평균 7.8±0.6 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹를 유지하다가 75% 피음처리구에서 5.41 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹로 감소하였다.

약광 조건(<100 μmol m⁻²s⁻¹)에서의 광합성 능력을 나타내는 지표이며, 빛 에너지를 화학 에너지로 변환시키는 광화학계의 활성을 반영하고 있는 순양자수율(Evans, 1987; Wilmotte and Moore, 1973)은 신갈나무와 졸참나무의 피음처리구가 전광처리구보다 낮은 값을 나타낸 반면, 상수리나무와 굴참나무는 피음처리구가 전광처리구에 비하여 높은 값을 나타내 피음처리에 의해서 광화학계의 반응이 상승됨을 알 수 있었다. 피음처리에 따른 수종별 순양자수율의 증가 반응은 전광처리구와 비교하여 상수리나무(3.5배)>굴참나무(1.4

Table 2. Light response characteristics of four Oak species under four different shading treatments (calculated from Figure 1). Values are mean \pm standard deviation

Species	Plot	Light compensation point ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Light saturation point ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Dark respiration rate ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Maximum Photosynthesis rate ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Net apparent quantum yield ($\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)
<i>Quercus mongolica</i>	Full sunlight	31.67 \pm 7.31 a*	1260 \pm 144 a	0.98 \pm 0.10 a	8.23 \pm 2.29 a	35.40 \pm 3.67 a
	Shaded 35%	23.04 \pm 4.80 ab	1227 \pm 142 a	0.29 \pm 0.19 b	4.27 \pm 1.53 b	24.30 \pm 8.23 b
	Shaded 55%	20.97 \pm 7.34 ab	1167 \pm 137 a	0.39 \pm 0.09 b	5.46 \pm 1.22 b	25.61 \pm 4.87 b
	Shaded 75%	16.50 \pm 8.80 b	730 \pm 142 a	0.26 \pm 0.17 b	3.59 \pm 0.53 b	21.90 \pm 2.99 b
<i>Quercus serrata</i>	Full sunlight	25.22 \pm 11.01 a	1367 \pm 153 a	0.32 \pm 0.04 a	8.56 \pm 1.11 a	25.61 \pm 8.26 a
	Shaded 35%	21.75 \pm 5.77 ab	1120 \pm 104 b	0.20 \pm 0.02 bc	3.63 \pm 0.69 b	14.94 \pm 4.68 b
	Shaded 55%	20.18 \pm 6.03 ab	963 \pm 72 b	0.21 \pm 0.03 b	3.98 \pm 0.74 b	17.70 \pm 5.86 b
	Shaded 75%	12.46 \pm 1.71 b	940 \pm 285 b	0.16 \pm 0.01 c	3.30 \pm 0.10 b	15.56 \pm 1.11 b
<i>Quercus acutissima</i>	Full sunlight	20.23 \pm 6.25 a	1473 \pm 6 a	0.31 \pm 0.04 bc	9.22 \pm 1.26 c	32.55 \pm 2.22 c
	Shaded 35%	14.93 \pm 4.61 a	1317 \pm 99 a	0.35 \pm 0.03 b	11.70 \pm 2.07 ab	41.06 \pm 11.14 b
	Shaded 55%	17.10 \pm 7.34 a	1120 \pm 199 b	0.65 \pm 0.04 a	10.00 \pm 2.11 bc	35.66 \pm 8.10 c
	Shaded 75%	6.73 \pm 0.58 a	953 \pm 181 b	0.29 \pm 0.01 c	13.30 \pm 1.61 a	55.16 \pm 2.63 a
<i>Quercus variabilis</i>	Full sunlight	10.79 \pm 0.04 a	1220 \pm 69 a	0.39 \pm 0.00 a	7.36 \pm 1.06 c	34.06 \pm 0.01 b
	Shaded 35%	8.99 \pm 0.51 b	1183 \pm 203 a	0.38 \pm 0.03 a	12.70 \pm 2.12 a	48.78 \pm 0.34 a
	Shaded 55%	7.94 \pm 0.45 c	903 \pm 357 ab	0.29 \pm 0.09 b	10.60 \pm 1.68 ab	51.53 \pm 3.91 a
	Shaded 75%	9.23 \pm 0.48 b	843 \pm 298 b	0.43 \pm 0.06 a	9.11 \pm 1.85 bc	38.61 \pm 4.79 b

*Differences in letters in vertical columns indicate differences at 5% level for Duncan's multiple range test.

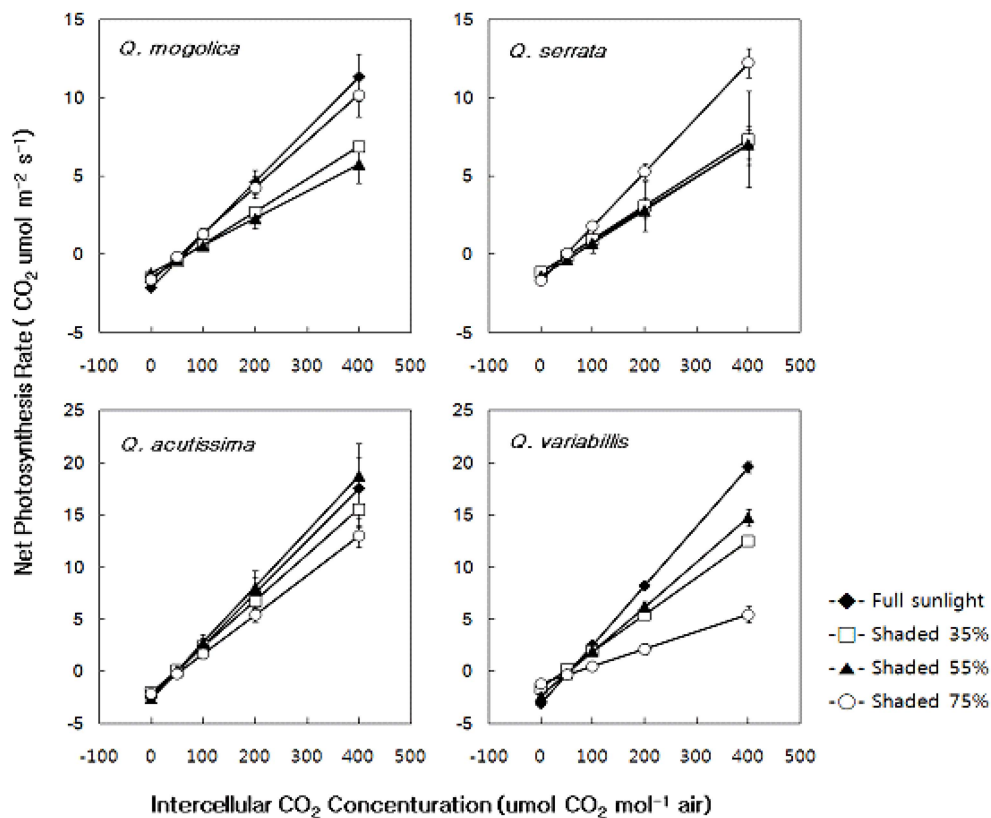


Fig. 2. A-Ci curves of four Oak species under four different shading treatments. Measurements were made at 25°C chamber temperature, 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ quanta and 65–70% RH.

배) >신갈나무(0.7배)>졸참나무(0.6배)순이었다.

3.3. 엽육내 CO₂ 농도에 대한 광합성 반응

A-Ci 곡선을 이용하여 CO₂ 보상점, 광호흡속도, 광합성 능력, 탄소고정효율을 산출한 결과(Fig. 2), 엽육내 CO₂ 농도에 대한 신갈나무와 졸참나무의 CO₂ 보상점은 75% 피음처리구에서 가장 낮은 반면, 굴참나무는 75% 피음처리구에서 가장 높은 값을 나타냈다. 상수리나무의 처리구별 CO₂ 보상점은 평균 51±4 μmol mol⁻¹의 범위로 차이가 크지 않았다(Table 3).

졸참나무를 제외한 세 수종의 광호흡은 전광처리구보다 피음처리구에서 낮은 값을 나타냈으며, 졸참나무는 Ci가 높아질수록 작아지는 경향을 보였다.

전광처리구의 탄소고정효율은 상수리나무와 굴참나무가 다른 두 수종에 비하여 높은 값을 나타냈으며, 굴참나무>상수리나무>신갈나무>졸참나무의 순으로 나타났다. 가장 높은 탄소고정효율을 나타낸 굴참나무는 35%, 55% 피음처리구에서 전광처리구의 평균 69±9%로 감소하고 75% 피음처리구에서는 29%로 가장 크게 감소하였다. 신갈나무는 35%, 55% 피음처리구에서 전광처리구의 평균 57±8%로 감소하였고 상수리

나무는 75% 피음처리구에서 75%로 감소한 반면, 졸참나무의 탄소고정효율은 전광처리구보다 피음처리구가 더 높아 75% 피음처리구에서 전광처리구보다 1.7배 큰 값을 나타냈다. 이에 탄소고정효율이 높은 수종일수록 생육광도 저하에 따른 탄소고정효율의 저하가 현저하게 이루어짐을 알 수 있었다.

IV. 고 찰

낮은 광환경에 의한 식물의 반응은 광형태형성학적 측면과 생리생태학적 측면으로 나누어 생각할 수 있다. 우선 광형태형성학적 측면에서 보면, 낮은 광도에서는 지상부에 대한 광합성 산물의 배분이 높아져서 지상부의 생장이 상대적으로 촉진되는 경우와 수광면적을 높이기 위한 적응반응으로 개체당 엽면적이 넓어져서 물 질생산량이 증가하는 경우이다(Kim *et al.*, 2001; Kim and Lee, 2001b). 네 참나무 수종의 광형태형성학적 적응반응은 졸참나무를 제외한 세 수종에서 엽장과 엽폭을 증가시킴으로써 수광면적을 넓히려는 적응 반응을 나타냈으며 그 반응량은 신갈나무가 가장 컸고, 그 다음이 굴참나무, 상수리나무 순이었다. 낮은 광도

Table 3. Several photosynthetic characteristics of four Oak species under four different shading treatments (calculated from Fig. 2). Values are mean±standard deviation

Species	Plot	CO ₂ compensation point (μmol CO ₂ mol ⁻¹)	Photo respiration rate (μmol m ⁻² s ⁻¹)	Maximum Photosynthesis rate (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	Carboxylation efficiency (mmol mol ⁻¹)	
<i>Quercus mongolica</i>	Full sunlight	63.80 ± 8.04 a*	2.11 ± 0.04 a	11.89 ± 0.90 b	33.52 ± 3.66 a	
	Shaded	35%	71.06 ± 8.51 a	1.48 ± 0.14 b	12.85 ± 0.25 a	20.91 ± 0.48 b
		55%	70.91 ± 14.00 a	1.19 ± 0.03 c	7.05 ± 0.66 c	17.31 ± 2.89 b
		75%	56.28 ± 5.96 a	1.53 ± 0.08 b	11.85 ± 0.15 b	29.53 ± 3.32 a
<i>Quercus serrata</i>	Full sunlight	57.60 ± 11.06 ab	1.14 ± 0.05 c	9.95 ± 0.65 b	20.29 ± 2.96 b	
	Shaded	35%	59.66 ± 13.75 ab	1.17 ± 0.14 c	10.80 ± 1.13 b	21.31 ± 7.36 b
		55%	67.54 ± 10.13 a	1.40 ± 0.06 b	8.44 ± 1.23 b	21.10 ± 2.24 b
		75%	48.46 ± 5.77 b	1.67 ± 0.10 a	14.50 ± 0.69 a	34.78 ± 2.05 a
<i>Quercus acutissima</i>	Full sunlight	52.38 ± 7.21 a	2.57 ± 0.04 a	15.20 ± 0.60 b	50.11 ± 8.80 a	
	Shaded	35%	47.03 ± 3.20 a	1.85 ± 0.06 b	15.15 ± 0.85 b	44.01 ± 4.24 ab
		55%	49.94 ± 6.16 a	2.34 ± 0.05 a	11.60 ± 0.30 c	44.40 ± 7.52 ab
		75%	56.09 ± 4.73 a	2.12 ± 0.29 b	20.00 ± 0.10 a	37.66 ± 1.99 b
<i>Quercus variabilis</i>	Full sunlight	55.30 ± 2.53 b	3.14 ± 0.18 a	30.50 ± 0.20 a	56.75 ± 0.87 a	
	Shaded	35%	45.87 ± 2.33 b	1.62 ± 0.08 c	10.90 ± 0.71 c	35.30 ± 0.63 c
		55%	55.68 ± 4.18 b	2.39 ± 0.21 b	15.20 ± 0.50 b	42.84 ± 1.55 b
		75%	71.64 ± 12.64 a	1.20 ± 0.27 d	4.59 ± 0.64 d	16.59 ± 1.26 d

*Differences in letters in vertical columns indicate differences at 5% level for Duncan's multiple range test.

에서 자란 수목의 잎은 엽면적을 넓히고 엽록소 함량을 높여 수광량과 빛의 흡수 및 이용효율을 높인다 (Adams *et al.*, 1990; Evans, 1994). 이 때 엽록소 함량은 잎의 질소함량 및 광합성 능력과 양(+)의 상관관계를 갖는다(Terashima and Evans, 1988; Hikosaka and Terashima, 1995).

생리생태학적 측면으로 보면, 낮은 광도에서 성장한 식물은 광합성 능력 및 기공전도도가 낮고(Ellsworth and Reich, 1992; Hikosaka *et al.*, 1998), 호흡 속도가 낮으며(Fredeen and Field, 1991; Noguchi *et al.*, 1996), 순양자수율은 높아지고 광합성계 단백질인 rubisco(ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase)의 활성과 엽록소 a/b가 낮아지는 현상(Makino *et al.*, 1997; Terashima and Evans, 1988) 등을 나타낸다. 특히, 엽록소 a/b는 음엽화의 지표로서 낮은 광도조건하에서 대부분 엽록소 b 함량을 높여(Fails *et al.*, 1982) 엽록소 a가 흡수하지 못하는 광 영역을 떠맡으면서 그 값이 작아진다(Thomas *et al.*, 1996; Verhoeven *et al.*, 2005). 이러한 현상들은 낮은 광도조건에서 생존할 수 있는 내음성의 기작이 된다(Terashima and Hikosaka, 1995).

네 참나무 수종의 생리생태학적 적응반응은, 신갈나무가 피음처리에 의해서 광보상점과 광포화점이 피음도가 높아질수록 낮아지고, 생명유지와 물질의 합성에 필요한 에너지 공급에 기여하는 광호흡과 암호흡이 35% 피음처리구부터 모두 감소하였으며 엽록소 a/b값과 광합성계 단백질인 rubisco의 활성이 반영된 탄소고정효율이 낮아지는 내음성 반응을 나타냈다. 보통 동일 환경조건에서 생육한 수목에서는 광보상점과 광포화점이 낮을수록 내음성이 강하다(Hinckley *et al.*, 1978). 신갈나무는 높아지는 피음도에 반응하여 점진적으로 광보상점과 광포화점을 낮춰 내음성 반응이 상대적으로 민감한 수종으로 판단된다. 굴참나무는 35% 피음처리구부터, 상수리나무는 75% 피음처리구부터 광보상점과 광포화점이 크게 낮아졌으며, 두 수종은 피음처리에 의해 공통적으로 암호흡에서만 호흡속도의 감소가 나타났으며, 순양자수율이 증가하고 탄소고정효율은 감소하여 탄소고정계의 활성을 낮추는 반응을 나타냈다. 이 때 엽록소 a/b값의 감소 반응은 상수리나무에서 나타났다. 졸참나무는 35% 피음처리부터 암호흡과 순양자수율을 낮춘 반면, 광호흡과 탄소고정효율은 75% 피음처리구부터 증가시켜 탄소고정계 반응

을 강화하는 적응반응을 나타냈다. 광호흡은 광합성의 탄소고정계에서 발생하는 호흡으로 암호흡과 마찬가지로 생명유지와 물질의 합성에 필요한 에너지 공급에 기여하는 것으로 알려져 있다(Werf *et al.*, 1988).

탄소고정효율은 광합성에서 CO₂ 고정계 효소인 rubisco의 활성 또는 함량을 반영하고 있다(Farquhar *et al.*, 1980). 졸참나무를 제외한 다른 세 수종은 피음처리에 의해 rubisco의 활성이 감소하는 한편 탄소고정효소인 rubisco가 CO₂뿐만 아니라 O₂를 RuBP에 고정시켜 광호흡을 낮추는 적응 반응을 나타냄을 알 수 있다.

이러한 결과를 종합하면, 신갈나무, 굴참나무, 상수리나무는 엽면적, 엽록소함량, 순양자수율을 증가시켜 빛의 흡수량과 광합성에 대한 이용효율을 적극적으로 높이는 적응반응을 나타냈으며, 졸참나무는 광화학계 및 탄소고정계의 내음성 반응이 상대적으로 작은 수종이었다.

적 요

피음처리에 의한 네 참나무 수종(신갈나무, 졸참나무, 상수리나무, 굴참나무)의 광합성 반응 특성을 조사하기 위하여, 차광막으로 전천광을 35%, 55%, 75% 차광 처리한 조건과 전광조건에서 엽생장과 엽록소함량을 측정하고 광-반응 곡선과 A-Ci 곡선을 통하여 광합성계의 특성을 조사하였다. 그 결과, 굴참나무와 상수리나무는 엽생장, 엽록소함량, 순양자수율을 증가시키고 엽록소 a/b와 탄소고정효율을 감소시켜 빛의 흡수량과 광합성에 대한 이용효율을 높이는 적응 반응을 나타냈다. 신갈나무는 굴참나무와 상수리나무와 같은 경향의 적응반응을 보였지만 광합성 광화학계 활성의 저하로 낮은 광합성 능력을 나타냈다. 졸참나무는 가장 낮은 내음성 적응반응을 나타냈다.

REFERENCES

- Adams III, W. W., K. Winter, U. Schreiber, and P. Schramel. 1990: Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in relationship to changes in pigment and element composition of leaves of *Platanus occidentalis* L. during autumnal leaf senescence. *Plant Physiology* **93**, 1184-1190.
- Amon, D. I. 1949: Copper enzymes in isolated chloroplasts, polyphenoloxidase in *Betula vulgaris*. *Plant Physiology*

- 24, 1-15.
- Ellsworth, D. S., and P. B. Reich. 1992: Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. *Functional Ecology* **6**, 423-435.
- Evans, J. R. 1987: The dependence of quantum yield on wavelength and growth irradiance. *Australian Journal of Plant Physiology* **14**, 69-79.
- Evans, J. R. 1994: Developmental constraints on photosynthesis : effects of light and nutrition. 281-304. In : N. R. Baker, ed. Photosynthesis and the environment. Kluwer Academic Press. Dordrecht.
- Fails, B. S., A. J. Lewis and J. A. Barden. 1982: Anatomy and morphology of sun- and shade-grown *Ficus benjamina*. *Journal of American Society Horticultural Science* **107**, 754-757.
- Farquhar, G. D., S. von Caemmerer and J. A. Berry. 1980: A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* **149**, 78-90.
- Fredeen, A. L. and C. B. Field. 1991: Leaf respiration in *Piper* species native to a Mexican rainforest. *Physiologia Plantarum* **82**, 85-92.
- Hikosaka, K. and I. Terashima. 1995: A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant Cell Environment* **18**, 605-618.
- Hikosaka, K., Y. T. Hanba, T. Hirose, and I. Terashima. 1998: Photosynthetic nitrogen use efficiency in woody and herbaceous plants. *Functional Ecology* **12**, 896-905.
- Hinckley, T. M., R. G. Alsin, R. R. Aubuchon, C. L. Metcalf, and J. E. Roberts. 1978: Leaf conductance and photosynthesis in Four species of the oak hickory forest type. *Forest Science* **24**, 73-84.
- Hiscox, J. D. and G. F. Israelstam. 1979: A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany* **57**, 1332-1334.
- Inada, K. 1980: Spectral absorption property of pigments in living leaves and its contribution to photosynthesis. *Japanese Journal of Crop Science* **49**, 286-294.
- Kim, P.-G. and E. J. Lee. 2001a: Ecophysiology of photosynthesis 1: Effects of light intensity and intercellular CO₂ pressure on photosynthesis. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **3**(2), 126-133.
- Kim, P.-G. and E. J. Lee. 2001b: Ecophysiology of photosynthesis 2: Adaptation of the photosynthetic apparatus to changing environment. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **3**(3), 171-176.
- Kim, P.-G., Y.-S. Yi, D.-J. Chung, S.-Y. Woo, J. H. Sung and E. J. Lee. 2001: Effects of light intensity on photosynthetic activity of shade tolerant and intolerant tree species. *Journal of Korean Forest Society* **90**(4), 476-487. (in Korean with English abstract)
- Kwon, K. W., J. H. Choi, H. K. Song, and J. C. Chung. 2003: Studies on the Stand Characteristic and Seedling Growth of the Oak Stands. Proceedings of the 2003 Annual Meeting of the Korean Forest Society, 285-287.
- Makino, A., T. Sato, H. Nakano and T. Mae. 1997: Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances. *Plant* **203**, 390-398.
- Ministry of Agriculture and Forestry. 2003: The Study of Eco-physiological Properties and Biomass of Oaks for their Highly Value-Added Utilization and Exploitation of their Application Technology. 374pp.
- Noguchi, K., K. Sonoike and I. Terashima. 1996: Acclimation of respiratory properties of leaves of *Spinacia oleracea* L., a sun species, and of *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. Don., a shade species, to changes in growth irradiance. *Plant Cell Physiology* **37**, 377-384.
- Smith, H. 1995: Physiological and ecological function within the phytochrome family. *Annual Review of Plant physiology and Plant Molecular Biology* **46**, 289-315.
- Terashima, I. and J. R. Evans. 1988: Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. *Plant Cell Physiology* **29**, 143-155.
- Terashima, I. and K. Hikosaka. 1995: Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant Cell and Environment* **18**, 1111-1128.
- Thomas T., Lei R. T., Kitao M., Koike T. 1996: Functional relationship between chlorophyll content and leaf reflectance, and light-capturing efficiency of Japanese forest species. *Physiologia Plantarum* **123**, 482-434.
- Verhoeven A. S., Swanberg A., Thao M., Whiteman J. 2005: Seasonal changes in leaf antioxidant systems and xanthophylls cycle characteristics in *Taxus x media* growing in sun and shade environments. *Physiologia Plantarum*. **96**, 411-418.
- Werf van der, A., A. Kooijman, R. Welschen and H., Lambers. 1988: Respiratory energy costs for the maintenance of biomass, for growth and for ion uptake in roots of *Carex diandra* and *Carex acutiformis*. *Physiologia Plantarum*. **72**, 483-491.
- Wilmotte, A. and Moore, P. D. 1973: Adaptation to light intensity in *Silene alba* and *S. dioica*. *Oikos* **24**, 458-464.