

광도 저하에 대한 5개 활엽수의 생리적 응답 반응

조민석¹ · 권기원^{1*} · 김길남¹ · 김판기²

¹충남대학교 산림자원학과, ²경북대학교 산림환경자원학과

Physiological Responses of the Five Deciduous Hardwood Seedlings Growing Under Different Shade Treatments

Min Seok Cho¹, Ki Won Kwon^{1*}, Gil Nam Kim¹ and Pan-Gi Kim²

¹Department of Environment and Forest Resources, Chungnam National University, Daejeon 305-764, Korea

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

요 약: 본 연구에서는 층층나무, 물푸레나무, 박달나무, 개벚나무, 고로쇠나무를 대상으로 차광처리를 통해 4가지 수준(상대 차광률: 전광처리구, 전광대비 65~72%, 29~40%, 7~12%)으로 광도 조건을 달리하여 광합성 특성을 조사하였다. 그 결과, 층층나무, 물푸레나무 및 박달나무는 차광처리에 의하여 광합성 능력과 엽록소 형광이 저하하여, 내음성 수준이 낮음을 시사하였다. 개벚나무는 조사 시기별 차이는 있었으나, 강피음 처리구를 제외한 나머지 세 처리구에서 좋은 광합성 능력을 나타내, 보통 수준의 내음성을 보였다. 한편 고로쇠나무는 전광대비 29~40% 처리구에서 가장 높은 광합성 능력과 엽록소 형광을 나타내, 내음성 수준이 공시수종 중에 가장 높음을 시사하였다.

Abstract: This present study was conducted to investigate photosynthetic responses and chlorophyll fluorescence performances of *Cornus controversa*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Betula schmidtii*, *Prunus leveilleana*, and *Acer mono* seedlings growing under four different light intensity regimes (full sun, and 65~72%, 29~40%, 7~12% of full sun). As result, *Cornus controversa*, *Fraxinus rhynchophylla*, and *Betula schmidtii* showed outstanding photosynthetic capacities in full sun and showed low shade tolerance. *Prunus leveilleana* showed good photosynthetic capacity in three treatment levels except for 7~12% of full sun and showed common shade tolerance. While, *Acer mono* showed good photosynthetic capacity and chlorophyll fluorescence in 29~40% of full sun. *Acer mono* showed the highest shade tolerance compared to the other four species.

Key words : *Cornus controversa*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Betula schmidtii*, *Prunus leveilleana*, *Acer mono*, shading, photosynthesis, chlorophyll fluorescence

서 론

자연재해에 대한 안정성과 지속적인 이용이 가능한 이상적인 산림은 종의 다양성이 유지되는 수평적 구조와 임관이 다층으로 이루어진 수직적 구조라 할 수 있다. 이러한 입체적 구조를 가진 산림을 조성 및 유지·관리하기 위해서는 임분의 광환경과 임분을 구성하는 수목의 내음성 기작과 생육 단계에 따른 내음성 수준의 변화를 이해하여야 한다. 특히, 산림 뿐 아니라 다양한 기능이 요구되어 복층 혼효림을 목표로 하는 도시숲과 가로수 등의 조성 및 유지·관리를 위해서도 수종에 따른 내음성 수준의

이해가 필요하다.

우선 임분의 광환경을 살펴보면, 임관의 상부는 전천광(sun light)을 그대로 수광(受光)하고 있으나, 임관을 통과하면서 식물의 광합성에 효율적인 적색광(red light)과 청색광(blue light) 영역의 빛이 흡수, 이용된다. 따라서 치수(seedling)가 생육하는 임상(林床)에 도달한 광은 상층목이 수광하는 노천광에 비하여 광도가 현저하게 저하되어 있다(Inada, 1980; Smith, 1995).

임상의 광환경에서는 내음성(耐陰性) 수준이 낮은 수종은 엽록소함량이 감소하고, 빛 흡수율과 광합성의 저하로 생장이 불량하게 된다(김판기 등, 2001; 김판기와 이은주, 2001b). 반면 내음성이 높은 수종 또는 중용수는 잎의 두께가 얇아지고, 면적이 넓어지는 형태적 변화가 나타나 수

*Corresponding author
E-mail: kiwon@cnu.ac.kr

광량(受光量)이 증대된다(권기원 등, 1996). 그리고 생장에 필요한 에너지를 생산하는 광합성에서는 암반응을 담당하는 탄소고정계의 효소와 활성이 저하하고, 명반응을 담당하는 광화학계의 색소와 활성이 증가하는 생화학적 변화가 나타나, 광합성에 대한 흡수된 빛의 이용효율이 증가된다. 이러한 현상은 낮은 광도조건에 적응하여 생존할 수 있는 내음성의 기작이 된다(Terasima and Hikosaka, 1995).

또한 광도변화에 대한 내음수 또는 중용수의 형태적·생화학적 변화는 광합성특성을 나타내는 광-광합성곡선에 반영되어, 암호흡속도, 광보상점, 광포화점, 최대 광합성속도, 광-광합성곡선의 초기 기울기(initial slope)를 나타내는 순양자수율(apparent quantum yield)을 변화시킨다(김판기와 이은주, 2001a; Terashima and Evans, 1988). 그리고 빛의 이용효율 증대를 위한 집광성 엽록소a/b-단백질복합체(light harvesting chl-protein complex)의 증가는 엽록소a/b와 카로티노이드(carotenoid)의 함량에 변화를 초래한다(김판기와 이은주, 2001b). 따라서 광도저하에 대한 광합성특성과 광합성색소의 함량변화는 수목의 내음성 수준을 나타내는 하나의 지표가 된다(Kimmins, 1997).

본 연구에서는 온대지방의 혼효·복층림 구성에 필요한 적정 수종을 구명하기 위한 연구의 일환으로, 층층나무(*Cornus controversa*), 물푸레나무(*Fraxinus rhynchophylla*), 박달나무(*Betula schmidtii*), 개벚나무(*Prunus levilleana*) 및 고로쇠나무(*Acer mono*)를 대상으로 광도 저하에 따른

광합성의 응답반응, 즉 내음성 지표를 조사하였다.

재료 및 방법

1. 실험 대상수종 및 피음처리 방법

1) 실험 대상수종

본 연구를 실시하기 위해 사용된 수종은 북부지방산림청 용문 양묘사업소와 동부지방산림청 연곡 양묘사업소에서 분양받은 층층나무(*Cornus controversa* Hemsl.) 1-0묘와 물푸레나무(*Fraxinus rhynchophylla* Hance), 개벚나무(*Prunus levilleana* Koehne), 고로쇠나무(*Acer mono* Maxim.) 1-1묘 및 박달나무(*Betula schmidtii* Regel) 1-1-1묘의 5수종이다.

2) 피음처리 방법

시험포지는 대전광역시 유성구 궁동에 위치한 충남대학교 농업생명과학대학 묘포장으로 2006년 4월에 피음처리를 위한 포장을 조성한 후, 15 cm×15 cm 간격으로 수종별, 처리별로 각각 4개 plot에 12~15주씩 총 48~60주의 묘목을 반복 식재하였다. 실험대상 수종을 6월 초까지 무피음 하에서 정상적인 생리 상태를 회복할 때까지 활착시킨 후, 차광률이 서로 다른 검정색 차광막을 이용하여 피음 수준을 전광 처리구(100%), 약피음 처리구(전광대비 65~72%), 보통피음 처리구(전광대비 29~40%), 강피음 처리구(전광대비 7~12%)의 4단계로 하는 인위적인 피음 처

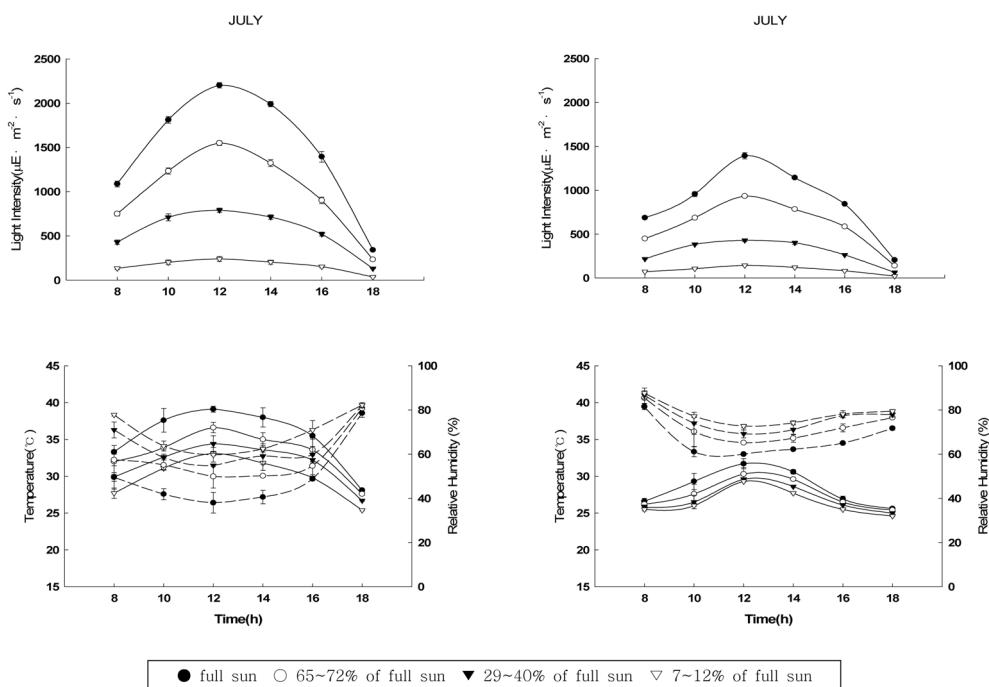


Figure 1. Diurnal changes of light intensity, air temperature (—), and relative humidity (···) following shading treatments in July (left; sunny days. right; cloudy days).

리를 실시하였다. 2006년 처리 1년차의 모든 측정이 끝난 후 10월 초 차광막을 제거하였으며, 2007년 6월 초 다시 차광막을 이용해 피음 처리를 실시하였다.

시험지의 피음 처리에 따른 환경요인의 변화를 알아보기 위하여 휴대용 광합성측정기(LI-250, LI-COR Inc., USA)와 온습도계(HM34C, Vaisala, Finland)를 이용하여 6월, 7월, 9월의 구름이 없는 맑은 날과 구름이 덮인 흐린 날에 피음망 하부의 환경조건을 2시간 간격으로 매회 40번 이상 반복 측정하였다. 피음망 하부의 광량은 지면과 수평으로 측정하였다(Figure 1).

2. 광합성 및 엽록소 형광 반응 조사

1) 광합성

수종별로 피음 처리 수준에 따른 광합성 차이를 조사하기 위하여 당년생 가지의 잎을 대상으로 연차별, 계절별로 총 6회에 걸쳐 휴대용 광합성 측정장치(Portable photosynthesis system, LI-6400, LI-COR Inc., USA)를 이용하여 광합성 속도, 광보상점, 광포화점 등을 수종별, 처리별로 조사 분석하였다. 광도를 임의로 조절할 수 있는 LED light source(LI-6400-02, LI-COR Inc., USA)를 이용하여 PPF(Photosynthetic Photon Flux Density) 0, 25, 50, 100, 200, 400, 600, 800, 1000, 1500, 2000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 11수준으로 차이를 두어 10:00시부터 14:00시 사이에 광합성 반응을 측정하였다. 광합성측정기의 leaf chamber에 유입되는 공기의 유량은 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, 온도는 25로 설정하여 외기의 환경변화로 인한 영향이 없도록 하였다. 또한 광합성측정기에 CO_2 injector system(LI-6400-01, LI-COR Inc., USA)을 부착하여 CO_2 농도를 $400\pm 2 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 범위 내에서 안정된 상태를 유지하도록 하였다(김판기 등, 2001; 임중환 등, 2006; 최정호, 2001). 광도별 광합성 속도를 측정하여 광-광합성곡선을 작성(시그마 플롯, 2000)하고, 이 곡선에서 순양자수율(apparent quantum yield), 광보상점, 광포화점 및 이때의 광합성 능력(photosynthetic capacity) 등을 산출하였다(김판기와 이은주, 2001a; Barker *et al.*, 1997; Valladares *et al.*, 1997).

2) 엽록소 형광 반응 특성

수종별 피음 처리 수준에 따른 엽록소 형광 반응을 조사하기 위하여 총 3회에 걸쳐 계절별로 엽록소 형광반응 측정기(Continuous source chlorophyll fluorometer, OSI 30P, ADC, UK)를 이용하여 측정하였다. 형광반응 측정은 광합성 측정과 동일한 잎을 대상으로 sample clip으로 광을 차단하여 측정 전 약 20분간 측정 대상 잎을 암적응시킨 후 측정하였다. 측정할 때는 2,000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 광을 조사하였다(최용봉과 김종희, 1995; Demmig and Björkman, 1987; Smillie and Hetherington, 1983). 초기 형광반응

(F_0), 최대 형광반응(F_m), 형광반응 최대 변화치 ($F_v=F_m-F_0$) 및 광화학반응 효율(F_v/F_m)의 변수를 측정하여 비교 분석하였다.

결과 및 고찰

1. 광합성 특성

1) 시기별 · 수종별 광합성 특성

생육 시기별로 광포화점과 광합성 능력은 실험 1년 차인 2006년에 대부분의 실험 대상 수종이 7월 > 9월 > 6월 순으로 나타났다. 이 결과는 소나무(김영환, 1999)와 상수리나무(우수영과 이돈구, 1992)의 경우에 수목의 생장이 왕성한 여름에 광합성 능력이 가장 높다는 결과와 일치하는 경향을 보였다. 그러나 다른 실험 대상 수종과는 달리 고로쇠나무는 9월 > 7월 > 6월 순으로 나타났다. 피음 처리 2년 차인 2007년 시기별 광포화점에서 층층나무는 6월 > 7월 > 9월, 물푸레나무는 9월 > 7월 > 6월 순으로 2006년의 결과와는 다른 경향이 나타났으며 박달나무, 개벚나무 및 고로쇠나무는 전년도와 같은 경향을 보였다. 광합성 능력에서 층층나무는 6월 > 7월 > 9월, 박달나무는 6월 > 9월 > 7월, 개벚나무는 7월 > 6월 > 9월 순이지만, 물푸레나무와 고로쇠나무는 2006년의 결과와 같은 경향이였다. 위의 결과에서 고로쇠나무는 다른 실험 대상 수종과는 달리 가장 늦게 생육활동을 시작하는 것으로 생각되어지며 8~9월 사이에 가장 왕성한 생육활동이 이루어졌다고 짐작된다.

전광 조건에서 생육한 실험 대상 수종들 간의 광합성 능력 비교에서는 피음 처리 실시 후 광합성 능력은 물푸레나무가 가장 높았으며, 개벚나무, 박달나무, 층층나무, 고로쇠나무 순으로 저하되었다. 물푸레나무, 개벚나무 및 박달나무는 층층나무와 고로쇠나무보다 약 2~3배 이상의 차이를 보이는 높은 광합성 능력을 보였다.

순양자수율은 약광 조건에서 광합성 능력의 지표가 되고 빛 에너지를 화학 에너지로 변화시키는 광화학계(photosystem)의 활성을 나타낸다(김판기 등, 2001). 수종별 순양자수율은 물푸레나무에서 가장 높았으며 개벚나무, 박달나무, 층층나무, 고로쇠나무 순으로 감소하였다. 이와 같은 결과는 수종별 광합성 능력의 결과와 같은 경향을 보인 것으로 높은 광화학계 활성에 의해서 우수한 광합성 능력이 나타나는 것이다.

수목의 내음성 수준을 판단 할 수 있는 광보상점은 고로쇠나무와 층층나무가 낮은 광보상점을 보여 다른 세 수종에 비해 내음성 높다고 판단된다. 수종별 광합성 능력과 광보상점에 관련된 내음성 특성은 서로 상반되는 결과를 보였다. 이는 내음성이 강한 식물은 낮은 광도에서 광합성에 필요한 광을 확보하기 위하여 양수성 수종과는 생리적으로 다른 특성을 나타내기 때문이라 판단된다(Table 1).

Table 1. Estimated values of photosynthetic parameters in the five deciduous hardwood species subjected to shade treatment.

Species	Season	Relative light intensity (%) ¹	Light compensation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)		Light saturation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)		Photosynthetic capacity ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)		Apparent quantum yield ($\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	
			2006	2007	2006	2007	2006	2007	2006	2007
<i>Cornus controversa</i>	May	A	37.0	32.8	726	1,039	5.0	9.1	34.8	44.9
		B		32.6		1,125		11.5		53.0
		C		27.0		812		8.6		45.0
		D		27.2		546		4.8		36.6
	July	A	20.8	20.9	1,429	867	7.1	8.3	31.6	45.3
		B	20.2	19.4	976	843	6.3	9.3	35.8	49.9
		C	16.6	13.1	687	703	5.4	6.7	28.4	40.6
		D	17.0	12.4	671	542	5.1	5.4	31.0	36.4
	September	A	29.6	3.9	593	484	6.4	6.3	49.0	46.0
		B	18.0	12.4	539	546	5.8	5.5	44.1	39.0
		C	11.0	9.2	445	976	5.3	5.1	48.0	22.4
		D	5.3	12.8	234	406	3.5	4.8	31.9	41.8
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	May	A	25.8	32.5	632	890	7.7	11.3	55.3	54.4
		B		41.4		1,046		11.3		52.2
		C		43.5		882		10.2		56.1
		D		39.6		679		8.3		56.3
	July	A	39.0	46.1	1,562	1,593	15.5	18.3	60.6	58.7
		B	42.6	25.4	1,382	1,335	13.3	18.1	56.3	69.8
		C	27.7	30.7	1,140	1,656	12.5	17.8	60.6	54.7
		D	21.5	20.0	742	1,156	7.7	12.1	49.2	53.8
	September	A	45.8	25.3	1,195	1,648	12.5	17.4	52.3	52.6
		B	46.0	14.6	1,046	1,687	10.3	18.9	54.6	58.3
		C	46.8	17.1	835	1,757	9.0	19.9	55.8	57.8
		D	26.3	15.5	593	1,562	8.4	12.4	56.7	41.0
<i>Betula schmidtii</i>	May	A	35.4	36.0	734	1,259	7.4	15.2	51.4	67.0
		B		38.7		914		13.5		70.6
		C		32.0		929		14.1		68.8
		D		33.0		937		13.2		64.8
	July	A	27.5	42.8	1,070	1,406	10.3	13.2	49.2	46.6
		B	23.0	26.0	859	1,031	8.1	10.5	52.7	51.3
		C	21.3	27.1	671	906	6.6	10.2	52.6	51.7
		D	12.5	33.3	421	687	5.4	5.4	42.3	34.3
	September	A	35.4	27.3	851	1,312	10.1	14.2	62.2	56.7
		B	26.6	17.1	867	1,367	10.4	11.5	58.9	45.9
		C	29.1	14.1	703	789	8.9	9.5	58.8	47.9
		D	14.0	10.2	632	781	8.0	5.0	52.2	26.5
<i>Prunus leveilleana</i>	May	A	21.4	50.1	703	1,406	8.3	14.9	49.6	51.4
		B		40.4		1,540		17.7		58.9
		C		42.1		1,507		16.3		54.4
		D		27.1		1,414		14.3		50.8
	July	A	31.2	37.6	1,187	1,460	12.7	15.4	60.5	53.6
		B	26.1	25.8	1,054	1,703	11.6	16.9	57.5	47.0
		C	30.4	37.9	1,375	1,687	16.3	14.5	67.0	42.7
		D	19.0	27.5	804	1,468	10.1	12.6	59.0	44.9
	September	A	35.8	33.6	867	1,445	10.2	12.3	54.4	45.4
		B	27.6	18.3	875	1,289	10.6	12.5	58.7	50.2
		C	34.7	19.4	1,146	1,085	12.4	11.7	63.2	54.2
		D	18.4	17.0	601	906	7.5	8.8	52.2	43.5

¹Relative light intensity; A: full sun, B: 65~72% of full sun, C: 29~40% of full sun, D: 7~12% of full sun

Table 1. Continue.

Species	Season	Relative light intensity (%) ¹	Light compensation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)		Light saturation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)		Photosynthetic capacity ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)		Apparent quantum yield ($\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	
			2006	2007	2006	2007	2006	2007	2006	2007
<i>Acer mono</i>	May	A	36.0	45.4	445	250	3.0	1.4	35.3	23.4
		B		41.1		257		1.8		27.9
		C		29.2		320		2.3		25.4
		D		40.3		203		1.6		28.8
	July	A	5.6	18.7	343	492	4.2	4.5	34.5	35.1
		B	11.3	12.9	351	773	4.6	9.5	39.8	50.4
		C	10.4	13.6	726	531	7.3	5.2	48.2	36.6
		D	6.4	9.9	679	468	6.8	4.5	46.7	35.3
	September	A	30.2	22.2	453	507	4.5	6.0	38.2	45.0
		B	21.2	16.2	406	895	5.5	7.6	49.2	37.6
		C	30.0	17.1	601	906	7.1	7.5	53.9	45.7
		D	24.6	15.4	507	523	6.3	6.3	51.6	44.7

2) 피음 처리가 광합성에 미치는 영향

2006년 7월에 층층나무에서 측정된 광보상점, 광포화점 및 광합성 능력은 피음 수준이 높아질수록 감소하는 경향을 보였다. 또한 9월에도 전광 처리구에서는 강피음 처리구보다 약 2~5배 높은 광보상점, 광포화점 및 광합성 능력을 보이면서 가장 높은 값을 보였다. 2007년 7월에 조사된 광합성 능력에서는 약피음 처리구가 강피음 처리구의 약 2배를 보이면서 가장 높은 값을 보였다. 피음 처리에 따른 순양자수율은 시기별 차이는 있지만 대부분 전광 처리구 또는 약피음 처리구에서 가장 높은 값을 나타냈다

(Figure 2). 광합성 초기단계에서 층층나무는 전광 처리구 또는 약피음 처리구에서 높은 광화합 효율을 보이면서 우수한 광합성 능력을 나타냈다. 이와 같이 층층나무는 피음 처리에 따라 전광 처리구 또는 전광대비 54~65%인 약피음 처리구에서 가장 좋은 광합성 능력을 보였지만, 광량이 지나치게 부족한 강피음 처리구는 나머지 세 처리구에 비해 현저히 낮은 광합성 능력을 나타냈으며, 실험의 연차가 지날수록 그 격차가 커지는 것을 볼 수 있다.

물푸레나무는 2006년 피음 수준이 높아질수록 광포화점과 광합성 속도가 낮아지는 전형적인 양수의 특성을 보

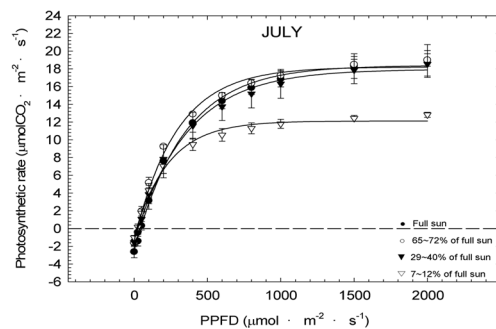
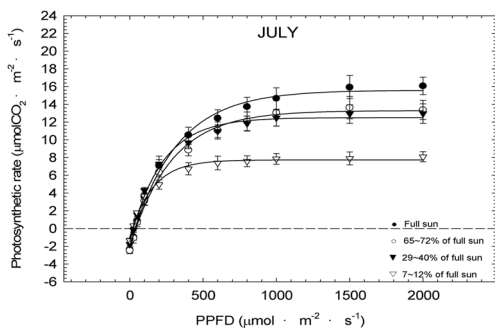


Figure 2. Effect of shade treatment on the photosynthetic rate of *Cornus controversa* seedlings (left; 2006, right; 2007).

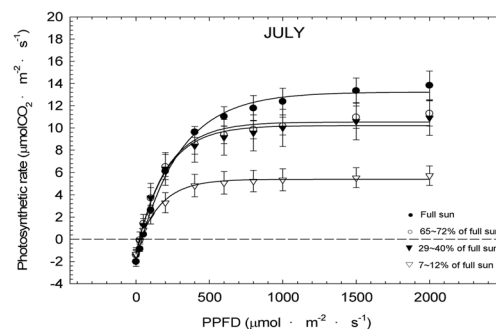
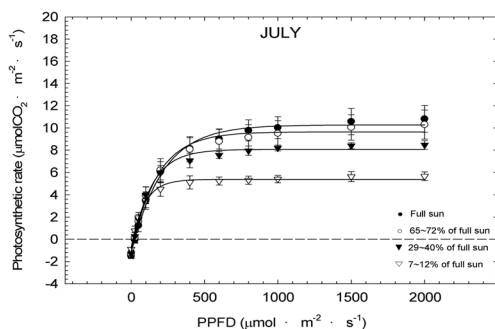


Figure 3. Effect of shade treatment on the photosynthetic rate of *Fraxinus rhynchophylla* seedlings (left; 2006, right; 2007).

였다. 2007년 7월 광합성 능력은 2006년과 같은 경향을 보였다. 그러나 위 결과와 다르게 9월 광포화점과 광합성 능력은 보통피음 처리구에서 가장 높았으며 약피음 처리구, 전광 처리구, 강피음 처리구 순으로 저하되었다. 피음 처리에 따른 순양자수율은 시기별 차이는 있지만 대부분 강피음 처리구에서 가장 낮은 값을 보였으며 전광 처리구와 약피음 처리구 및 보통피음 처리구의 순양자수율은 비슷한 수준을 나타냈다(Figure 3). 이상의 결과에서 물푸레나무는 피음 처리 1년 차인 2006년에 광합성 능력의 차이가 처리별로 나타났지만, 2007년에는 전광 처리구와 약피음 처리구 및 보통피음 처리구에서 광합성 능력의 차이가 거의 없었다. 이는 물푸레나무가 부족한 광 환경에 시간이 지날수록 보통피음 처리구(전광대비 29~40%) 수준까지 적응할 수 있다는 사실을 보여주고 있다. 그러나 강피음 처리구에서는 부족한 광 환경으로 광합성 능력이 다른 세 처리구에 비해 매우 낮아지는 것을 볼 수 있다.

피음 처리에 따른 박달나무의 광합성 특성에서 2006년 광보상점은 전광 처리구가 강피음 처리구보다 2배 이상 높았으며 광보상점, 광포화점 및 광합성 능력이 피음 수준이 높아질수록 낮아지는 경향을 보였다. 그러나 9월에는 약피음 처리구에서 가장 높은 광합성 능력을 보였다. 2007년 강피음 처리구에서의 광합성 능력은 전광 처리구의 1/3~1/4 수준을 보이면서 2006년과 같은 경향을 보였다. 피음 처리에 따른 순양자수율은 강피음 처리구에서 가장 낮은 값을 보였다. 그러나 강피음 처리구를 제외한 나머지 처리구에서는 처리 간에 뚜렷한 차이가 나타나지 않았다(Figure 4). 박달나무는 전광 처리구와 피음 처리구들 간의 광보상점, 광포화점, 광합성 능력이 확연한 차이를 나타내며 피음 수준이 높아질수록 광합성 능력이 감소하였다. 이와 같은 결과를 보면 양수인 박달나무가 광선요구도보다 적은 광 환경에서 성장함으로써 광합성 능력을 점점 상실해 가고 있는 것으로 생각된다. 이는 대표적인

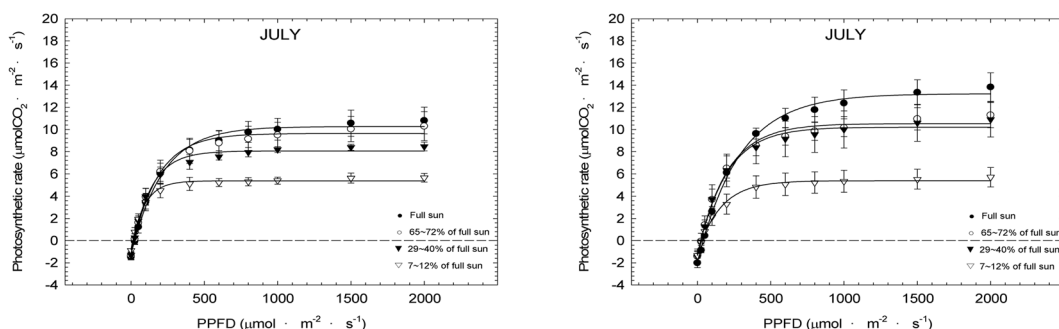


Figure 4. Effect of shade treatment on the photosynthetic rate of *Betula schmidtii* seedlings (left; 2006, right; 2007).

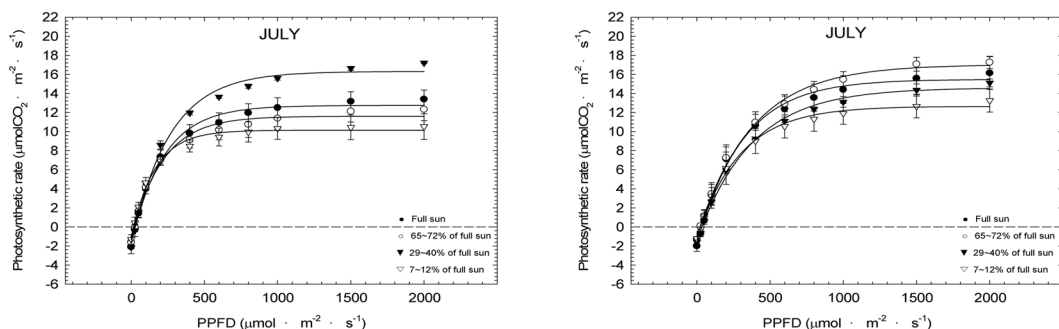


Figure 5. Effect of shade treatment on the photosynthetic rate of *Prunus levilleana* seedlings (left; 2006, right; 2007).

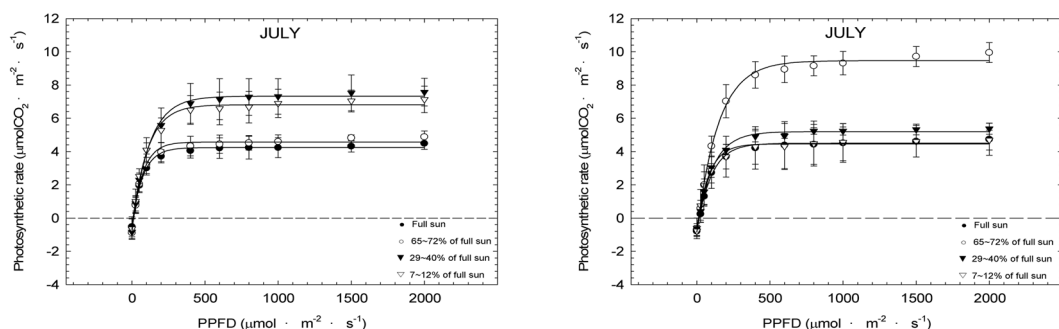


Figure 6. Effect of shade treatment on the photosynthetic rate of *Acer mono* seedlings (left; 2006, right; 2007).

양수인 이태리포플러(김판기 등, 2001), 자작나무(최정호, 2001) 및 펜들라자작나무(Laisk *et al.*, 2005)의 광합성 능력이 생육 광도의 저하로 낮아지는 결과와 유사한 경향을 보였으며, 실험 대상 수종 중 박달나무가 가장 현저하게 양수의 광합성 특성을 보여주는 결과로 판단된다.

피음 처리에 따른 개벚나무의 광합성 특성에서 2006년은 보통피음 처리구, 2007년은 약피음 처리구에서 광합성 능력이 가장 우수하였다. 또한 전광 처리구, 약피음 처리구 및 보통피음 처리구는 비슷한 광합성 능력을 보였으며, 상대적으로 강피음 처리구는 다른 처리구에 비해 현저히 낮은 광합성 능력을 보였다(Figure 5). 이는 산벚나무의 광합성 능력이 전광 처리구와 전광대비 30% 처리구에서 큰 차이가 나지 않았으며, 상대적으로 전광대비 8% 처리구에서 광합성 능력이 떨어지는 결과(Choi *et al.*, 2006)와 유사한 경향을 보인 것이다. 개벚나무가 전광대비 약 30%의 광 조건까지는 전광 조건에 못지않은 광합성 능력을 발휘할 수 있다고 생각되어지며, 양수의 특성 뿐만 아니라 어느 정도의 내음성을 지닌 음수의 특성을 같이 가지고 있다고 판단된다. 순양자수율에서 2006년은 보통피음 처리구에서 가장 높은 값을 보였으며, 광합성 능력의 결과와 같은 경향을 나타냈다. 2007년 7월은 전광 처리구, 9월은 보통피음 처리구에서 가장 높은 순양자수율을 보였다.

고로쇠나무는 2006년 위 네 수종과는 달리 보통피음 처리구에서 가장 높은 광합성 속도를 보였으며 강피음 처리구, 약피음 처리구, 전광 처리구의 순으로 낮은 값을 보였다. 2007년에는 광포화점과 광합성 속도가 약피음 처리구에서 가장 높았으며 보통피음 처리구, 강피음 처리구, 전광 처리구 순으로 이어졌다. 순양자수율에서 2006년은 보통피음 처리구, 2007년 7월은 약피음 처리구, 9월은 보통피음 처리구에서 가장 높은 순양자수율을 보였다. 고로쇠나무는 시기별 차이는 있지만 약피음 처리구 또는 보통피음 처리구에서 가장 좋은 광화학적 활성이 나타났으며, 이는 광합성 능력의 결과와 같은 경향을 보인 것이다. 고로쇠나무는 나머지 실험 대상 수종과는 달리 전광 처리구에

서 가장 낮은 광합성 능력을 보였다(Figure 6). 이는 고로쇠나무가 음수성이 강하기 때문에 강한 광도에서는 광저해(photoinhibition) 현상이 나타나 광합성 능력을 떨어뜨리는 결과를 나타낸 것이다(이철호 등, 2006; 제선미 등, 2006; Einhorn *et al.*, 2004). 이런 이유로 고로쇠나무는 약피음 처리구와 보통피음 처리구에서 광합성 능력이 가장 높았다고 생각되어지며, 실험 대상 수종 중 음수의 광합성 특성을 가장 강하게 보여주는 것이다. 그러나 고로쇠나무 역시 강피음 처리구에서 성장한 개체들에서는 광포화점과 광합성 속도가 약피음 처리구와 보통피음 처리구보다 낮아지는 모습을 보였다. 이와 같은 결과는 고로쇠나무와 같은 음수도 광량이 지나치게 부족한 환경에서는 광합성 기능이 저하될 수밖에 없다는 사실을 보여주고 있다(Lu *et al.*, 2003).

2. 엽록소 형광 반응 특성

서로 다른 4가지 광 환경에서 성장한 유묘를 대상으로 실험 2년 차인 2007년 피음 처리별, 시기별, 수종별로 엽록소 형광 반응 특성을 조사하여 광 스트레스에 대한 수종의 생리적 특성을 비교 분석 하였다(Figure 7).

생육 시기별 조사 대상 수종의 광화학 반응에 대한 순양자수율의 최대치(F_v/F_m)인 광화학효율은 대부분의 수종에서 9월 > 7월 > 6월 순으로 계절이 지남에 따라 광화학효율이 높아지는 경향을 보였다. 그러나 층층나무와 박달나무의 광화학효율은 9월 > 6월 > 7월 순으로 나타났다. 이는 대부분의 수목이 계절이 지남에 따라 엽록소 b의 함량이 증가하게 되며, 이에 따라 광화학효율도 증가되는 것이다. 식물의 건전한 잎은 0.83 정도의 광화학효율이 나타나지만(Krause and Weis, 1991), 본 실험의 대상 수종들은 이식 후유증 등의 스트레스로 인해 광화학효율이 건전 잎 수준에는 못 미쳤다. 그러나 시간이 지날수록 수종별로 적정 광 조건에 적응하여 스트레스가 감소하면서 광화학효율이 높아졌다.

수종별 광화학효율은 물푸레나무가 가장 높은 값을 보였으며, 개벚나무, 박달나무, 고로쇠나무, 층층나무의 순

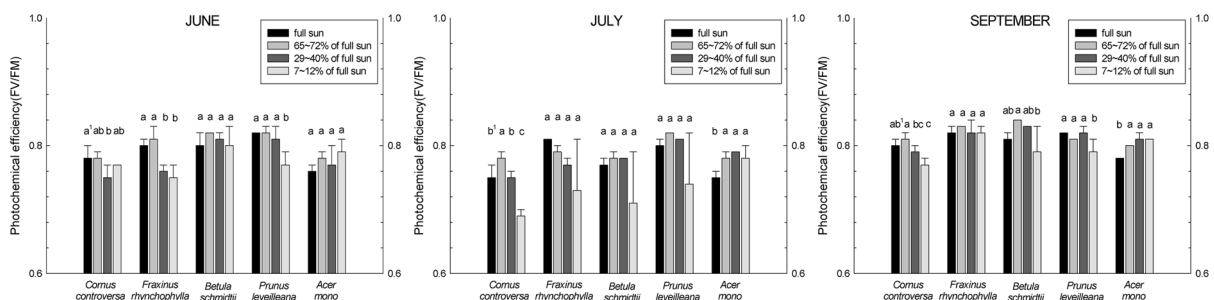


Figure 7. Chlorophyll fluorescence in the five deciduous hardwood species under different shading treatment (1; Different letters of a, b, and c on the a columns indicate statistical differences at the 5% level by Duncan's multiple range test).

으로 감소되었다. 수종별 광화학효율의 결과는 광합성 능력에서와 같은 결과를 나타냈다. 광합성 능력이 우수한 물푸레나무, 개벚나무 및 박달나무는 광화학효율이 나머지 두 수종에 비해 높았으며, 광합성 능력이 세 수종에 못 미치는 층층나무와 고로쇠나무는 광화학효율이 상대적으로 낮아지는 것을 알 수 있다. 이는 수종별 내음성 수준의 판단과도 연관이 있는 것으로 전광 조건에서 내음성을 지닌 음수는 양수에 비해 광화학효율이 낮다(Kitao *et al.*, 2003)는 결과와 같은 경향을 보였다. 또한 실제 임분에서도 양수성이 강한 물푸레나무는 전광 조건에서, 음수성이 강한 너도밤나무는 숲틈 또는 피음 지역에서 광화학효율이 높다(Einhorn *et al.*, 2004)는 결과와 같은 경향이 나타난 것이다. 또한 7월 고로쇠나무를 제외한 대부분의 수종이 강피음 처리구에서 광화학효율이 급격히 감소하는 경향을 보였다. 이는 광량이 지나치게 부족한 환경에서는 광 부족에 따른 스트레스가 급격히 증가하여 광화학효율이 낮아지고, 광합성 기능의 저하가 초래될 수밖에 없다는 것을 보여주고 있다.

층층나무의 형광 반응 특성에서 광화학효율은 약피음 처리구에서 가장 높게 나타났으며, 전광 처리구, 보통피음 처리구, 강피음 처리구 순으로 전광 처리구를 제외한 피음 처리구들에서는 피음 수준이 높아질수록 유의적 차이를 보이면서 광화학효율이 낮아지는 경향을 나타냈다. 물푸레나무의 형광 반응 특성은 세 시기 모두 피음 처리 수준이 높아질수록 광화학효율이 낮아지는 경향을 나타냈지만 유의적 차이는 보이지 않았다. 박달나무의 형광 반응 특성은 광화학효율이 약피음 처리구가 강피음 처리구에 비해 약 0.3~0.5 정도의 차이를 보이면서 가장 높은 값을 나타냈으며, 피음 수준이 약해질수록 광화학효율이 높아지는 층층나무와 유사한 경향을 나타냈다. 개벚나무의 형광 반응 특성은 세 시기 모두 강피음 처리구가 가장 낮은 광화학효율을 보였으며, 전광 처리구, 약피음 처리구 및 보통피음 처리구의 차이는 거의 나타나지 않았다. 이 결과는 앞에서 언급한 개벚나무의 광합성 특성과 유사한 경향을 나타낸 것이다. 고로쇠나무의 형광 반응 특성은 위에서 네 수종과는 다르게 보통피음 처리구 및 강피음 처리구에서 가장 좋은 광화학효율을 보였다. 이는 음수로 알려져 있는 고로쇠나무는 광 부족에 의한 스트레스로 광화학효율이 떨어지지 않는다는 것을 보여주는 결과이다. 반면에, 고로쇠나무는 음수성이 강하기 때문에 전광 처리구에서는 지나치게 강한 광도로 인해 광 저해(photoinhibition) 현상을 일으킬 수 있다. 이로 인해 광화학효율이 저하되어 광합성 능력을 떨어뜨리는 상반되는 결과를 나타낸 것이다(Lu *et al.*, 2003). 이는 양수인 자작나무는 전광 처리구, 신갈나무 및 고로쇠나무는 전광대비 5~10% 처리구에서 가장 높은 광화학효율을 나타낸 결과(Kitao *et al.*,

2000)와 비교하여 같은 경향을 나타낸 것이며, 광화학효율에 대한 각각의 수종별 적정 광도를 보여주는 것이다.

위 결과를 종합해 볼 때, 광화학효율은 광 스트레스에 대한 중요한 지표로서, 광합성 능력과 밀접한 관계가 있으며, 서로 비례하는 경향을 보였다. 본 실험의 결과에서도 각 피음 처리에 대한 수종별 광화학효율이 높은 처리구는 상대적으로 좋은 광합성 능력을 나타냈다. 이는 광화학효율이 광합성 특성에 영향을 주는 여러 가지 요인 중의 하나로서, 피음 처리에 따른 각 수종별 엽록소 형광 반응 특성과 그에 따른 광합성 특성을 나타낸 것이다.

결론

본 연구에서는 층층나무, 물푸레나무, 박달나무, 개벚나무, 고로쇠나무 등의 5개 활엽수종을 대상으로 피음 처리를 통해 4가지 수준(상대 차광율; 전광처리구, 전광대비 65~72%, 29~40%, 7~12%)으로 광도 조건을 달리하여 이들의 내음성 및 광 요구도에 관한 광합성 특성과 엽록소 형광 반응을 조사하여 각 수종별로 다양한 광 환경 영향을 분석하였다.

광합성 특성에서 생육시기별 광포화점과 광합성 능력은 대부분의 실험 대상 수종이 7월 > 9월 > 6월 순으로 감소하였다. 실험 대상 수종 간 광합성 능력 비교에서 피음 처리 실시 후 광합성 능력과 순양자수율은 물푸레나무에서 가장 높았으며, 개벚나무, 박달나무, 층층나무, 고로쇠나무 순으로 이어졌다. 물푸레나무, 개벚나무 및 박달나무는 층층나무와 고로쇠나무보다 약 2~3배 이상의 차이를 보이면서 높은 광합성 능력을 보였다. 한편, 수목의 내음성 수준을 판단 할 수 있는 광보상점을 보면 고로쇠나무와 층층나무가 다른 세 수종에 비해 강한 내음성을 나타냈다. 피음 처리별 광합성 능력에서 층층나무, 물푸레나무 및 박달나무는 전광 처리구(full sun)에서 가장 우수하였으며, 개벚나무는 시기별 차이는 있지만 강피음 처리구(7~12% of full sun)를 제외한 나머지 세 처리구에서 다 같이 비슷한 광합성 능력을 보였다. 고로쇠나무는 약피음 처리구(65~72% of full sun) 또는 보통피음 처리구(29~40% of full sun)에서 가장 좋은 광합성 능력을 나타냈다.

엽록소 형광 반응 특성에서 피음 처리별 광화학 반응에 대한 순양자수율의 최대치(F_v/F_m)인 광화학효율은 대부분의 수종에서 피음 수준이 높아질수록 낮아졌다. 그러나 고로쇠나무는 보통피음 처리구와 강피음 처리구에서 가장 높은 광화학효율을 보였다. 수종별 광화학효율은 물푸레나무가 가장 높은 값을 보였으며, 개벚나무, 박달나무, 고로쇠나무, 층층나무의 순으로 낮은 값을 보였다. 수종별

광화학효율의 결과는 수종별 광합성 능력 비교에서와 같은 결과를 보였다. 광합성 능력이 우수한 물푸레나무, 개벚나무 및 박달나무는 광화학효율이 나머지 두 수종에 비해 높았으며, 광합성 능력이 세 수종에 못 미치는 층층나무와 고로쇠나무는 광화학효율이 상대적으로 낮아지는 것을 알 수 있었다.

감사의 글

본 연구는 산림청 산림과학기술개발사업(S10107L0201004)의 지원으로 수행된 연구결과에 일부임을 밝힙니다.

인용문헌

- 권기원, 김선아, 이돈구. 1996. 인공 피음 처리 하에서 자라는 몇 가지 침엽수 및 활엽수 잎의 엽록소 함량에 미치는 광도 효과. 충남대학교 환경문제연구소 논문집 14: 42-49.
- 김영환. 1999. 숲틈에서 갱신 초기 단계 소나무의 생장 특성과 수관 형태. 서울대학교 대학원 박사학위논문. pp. 100.
- 김판기, 이용섭, 정동준, 우수영, 성주한, 이은주. 2001. 광도가 내음성이 서로 다른 3수종의 광합성 생리에 미치는 영향. 한국임학회지 90(4): 476-487.
- 김판기, 이은주. 2001a. 광합성의 생리상태(1) - 광도와 엽육내 CO₂분압 변화에 대한 광합성 반응 -. 한국농림기상학회지 3(2): 126-133.
- 김판기, 이은주. 2001b. 광합성의 생리상태(2) - 환경변화에 대한 광합성의 적응반응 -. 한국농림기상학회지 3(3): 171-176.
- 시그마 플롯. 2000. 필사이언스. pp. 136.
- 우수영, 이돈구. 1992. 광도와 양료 조건을 달리 했을 때 상수리나무묘목의 광합성과 Ribulose-Diphosphate Carboxylase의 활성에 미치는 영향. 한국임학회지 81(1): 11-20.
- 이철호, 신창호, 김규식, 최명석. 2006. 광강도에 따른 음나무 유묘의 생장 및 광합성 특성. 한국약용작물학회지 14(4): 244-249.
- 임중환, 우수영, 권미정, 천정화, 신준환. 2006. 한라산 구상나무 건전개체와 쇠약개체의 온도변화에 따른 광합성능력과 수분이용효율. 한국임학회지 95(6): 705-710.
- 제선미, 손석규, 우수영, 변광옥, 김찬수. 2006. 다른 광도에서 생육한 죽절초의 광합성 기구, 엽록소 함량차이. 농림기상학회지 8(2): 54-60.
- 최용봉, 김종희. 1995. 인공산성우의 처리에 따른 소나무와 곰솔 침엽의 엽록소 형광변화. 한국임학회지 84(1): 97-102.
- 최정호. 2001. 인공피음이 주요수종의 생장 및 수분특성과 광합성에 미치는 영향. 충남대학교 대학원 박사학위논문. pp. 152.
- Barker, M.G., M.C. Press, and N.D. Brown. 1997. Photosynthetic characteristics of dipterocarp seedlings in three tropical rain forest light environments: a basis for niche partitioning. *Oecologia* 112: 453-463.
- Choi, J.H., K.W. Kwon, and J.C. Chung. 2006. Changes in chlorophyll contents and photosynthetic characteristics of hardwood species according to artificial shade treatment. *J. Korean For. Soc.* 95(5): 614-620.
- Demmig, B. and O. Björkman. 1987. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. *Planta* 171: 171-184.
- Einhorn, K.S., E. Rosenqvist, and J.W. Leverenz. 2004. Photoinhibition in seedlings of *Fraxinus* and *Fagus* under natural light conditions: Implications for forest regeneration?. *Oecologia* 140(2): 241-251.
- Inada, K. 1980. Spectral absorption property of pigments in living leaves and its contribution to photosynthesis. *Jan. J. Crop Science* 49: 286-294.
- Kimmins, J.P. 1997. *Forest Ecology* (2nd ed.). Prentice Hall. New Jersey. pp. 596.
- Kitao, M., T.T. Lei, T. Koike, H. Tobita, and Y. Maruyama. 2000. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant, Cell and Environment* 23: 81-89.
- Kitao, M., H. Utsugi, S. Kuramoto, R. Tabuchi, K. Fujimoto, and S. Lihpai. 2003. Light-dependent photosynthetic characteristics indicated by chlorophyll fluorescence in five mangrove species native to Pohnpei Island, Micronesia. *Physiol. Plantarum* 117: 376-382.
- Krause, G.H. and E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis; The basics. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42: 313-349.
- Laisk, A., H. Eichelmann, V. Oja, B. Rasulov, E. Padu, L. Bichele, H. Pettai, and O. Kull. 2005. Adjustment of leaf photosynthesis to shade in a natural canopy: rate parameters. *Plant, Cell and Environment* 28: 375-388.
- Lu, Q., X. Wen, C. Lu, Q. Zhang, and T. Kuang. 2003. Photoinhibition and photoprotection in senescent leaves of field-grown wheat plants. *Plant Physiol. and Biochem.* 41: 749-754.
- Smillie, R.M. and S.E. Hetherington. 1983. Stress tolerance and stress induced injury in crop plants measured by chlorophyll fluorescence *in vivo*. Chilling, freezing, ice cover, heat and high light. *Plant Physiol.* 72: 1043-1050.
- Smith, H. 1995. Physiological and ecological function within the phytochrome family. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 46: 289-315.
- Terashima, I. and K. Hikosaka. 1995. Comparative ecology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 18(10): 1111-1128.
- Terashima, I. and J.R. Evans. 1988. Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosyn-

- thetic apparatus in spinach. *Plant and Cell Physiol.* 29(1): 143-155.
28. Valladares, F., M.T. Allen, and R.W. Pearcy. 1997. Photosynthetic responses to dynamic light under field condi-

tions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia* 111: 505-514.

(2008년 11월 6일 접수; 2008년 11월 24일 채택)