

온도 증가에 따른 일본잎갈나무와 거제수나무 유묘의 초기 생장과 생리 특성의 변화

한심희^{1*} · 김두현¹ · 김길남¹ · 이재천¹ · 윤충원²
¹국립산림과학원 산림유전자원부, ²국립공주대학교 산림자원학과
(2011년 11월 24일 접수; 2012년 3월 21일 수정; 2012년 6월 1일 수락)

Changes on Initial Growth and Physiological Characteristics of *Larix kaempferi* and *Betula costata* Seedlings under Elevated Temperature

Sim-Hee Han^{1*}, Du-Hyun Kim¹, Gil Nam Kim¹, Jae-Cheon Lee¹ and Chung-Weon Yun²

¹Department of Forest Genetic Resources, Korea Forest Research Institute, Suwon 441-847, Korea

²Department of Forest Resource, Kongju National University, Yesan 340-702, Korea

(Received November 24, 2011; Revised March 21, 2012; Accepted June 1, 2012)

ABSTRACT

Larix kaempferi and *Betula costata* seedlings were grown under an elevated temperature (27°C) for four weeks to understand initial changes on physiological characteristics caused by temperature rising in connection with global warming. At the end of the treatment, growth performance, leaf pigment content, antioxidative enzyme activities and malondialdehyde (MDA) content were measured and analyzed. Relative growth rates of the height of two tree species grown under elevated temperature (27°C) were lower than those of control (24°C) and dry weights of leaves, stems and roots were also reduced at higher temperature. Particularly, the root growth reduction of two tree species increased markedly at 27°C over the study period, which increased the ratio of shoot to root. Under higher temperature, leaf pigment contents decreased, whereas anti-oxidative enzyme activities such as ascorbate peroxidase (APX) and catalase (CAT) increased as compared with the control. But MDA content was not affected by elevated temperature. In conclusion, the elevated temperature leads to root growth reduction, restriction of nutrient uptake from soil and the reduction of leaf pigment contents, which can inhibit the aboveground growth. In addition, higher temperature might act as a stress factor that causes growth reduction through the increase of energy consumption during a growth period.

Key words: *Larix kaempferi*, *Betula costata*, Growth, Relative growth rate, Leaf pigment, Antioxidative enzyme

I. 서 론

지구의 대기 중 CO₂ 농도는 2100년까지 현재 대기 농도의 두배에 도달하고, 지구 평균 기온은

1.4~5.8°C 증가할 것으로 예측하고 있다(IPCC, 2007). 우리 나라는 1990년 이후 대기 중 CO₂ 함량이 증가하여 2008년에는 370.7~391.4ppm 이었으며, 1912년부터 2009년 사이에 연 평균온도는 1.7°C씩 증가하였



* Corresponding Author : Sim-Hee Han
(simhee02@forest.go.kr)

다. 이것은 세계 평균인 0.75°C의 두 배에 달하는 수치이다(Korea Meteorological Administration, 2011; Ministry of Environment, 2011).

온도는 광량, 강우량과 더불어 식물의 성장과 발달, 지리적 분포와 생존 등을 결정하는 요인 중의 하나이며, 대부분의 식물체는 성장과 발달에 필요한 최적 온도 범위를 가지고, 한계 온도에 가까워지면, 생장이 감소할 수 있고, 그 한계를 넘어서면 고사하게 된다(Kratsch and Wise, 2000).

지구 평균 온도의 증가는 산림 환경을 변화시키며, 토양뿐만 아니라 침·활엽수림의 여러 가지 생리적인 과정에 영향을 준다. 특히, 현대와 이한대에 위치한 산림은 온도 변화에 매우 민감하게 반응하며, 나무의 성장과 생존에 직접적인 영향을 준다(Matala *et al.*, 2006; Scholze *et al.*, 2006). 일반적으로, 온도 증가는 수목의 성장 기간을 연장시키고, 질소의 무기물화를 증가시켜, 수목의 성장을 촉진하는 것으로 알려져 있으며(Ceulemans and Mousseau, 1994; Hättenschwiler *et al.*, 1997; Kellomäki *et al.*, 1997; Peltola *et al.*, 2002; Kilpeläinen *et al.* 2004), 광합성 속도는 증가하고(Geissler *et al.*, 2009), 기공전도도는 감소한다(Leakey *et al.*, 2009). 또한, 증산속도가 감소하여 수분이용효율이 증가하게 된다(Kanemoto *et al.*, 2009).

위와 같이 많은 연구에서 지구의 평균 기온 상승에 따른 수목의 성장 반응에 대한 결과들을 제시해 왔고, 이러한 결과들은 지역에 따라, 수종에 따라 큰 차이가 있음을 보고하였다. Matala *et al.*(2006)은 토양 조건이 다른 지역에서 자라는 수목을 대상으로 온도와 CO₂ 증가에 대한 수목의 성장 반응을 조사하였고, 온도 변화에 따른 수목의 반응은 지역간, 수종간 크게 차이가 있다고 보고하였다. 또한 Reich and Oleksyn (2008)은 유럽에 광범위하게 분포하는 Scots pine 283 집단을 대상으로 기후 온난화 영향을 조사하였다. 이 연구에서 지구 온난화에 따른 Scots pine의 생존과 성장 반응은 집단간 큰 차이가 있음을 보고하였다. 이와 같이 수목의 성장에 직접적인 영향을 주는 온도에 대한 수목의 성장 반응은 수종간 큰 차이가 있을 뿐만 아니라 수목의 생육 환경에 따라 전혀 다르게 나타난다.

일반적으로 수목의 성장 반응은 환경 변화에 대한 생리적 반응의 최종적인 결과로 알려져 있다. 그러나 대부분의 성숙목들은 장기적으로 변화된 환경에 쉽게

적응하여 살아갈 수 있기 때문에, 환경 변화에 따른 생리적 변화를 정확히 이해하기 힘들다. 일반적으로 성장 기간이 긴 나무는 초기 생장이 후기의 성장에 영향을 주기 때문에, 초기 생리적 반응으로 수목의 후기 성장 특성을 예측할 수 있다(McGee and Loftis, 1986; Ryu *et al.*, 2004).

따라서 본 연구는 최근 전 지구적으로 문제시 되고 있는 지구 온난화 현상과 관련하여, 평균 온도 상승에 따른 수목의 초기 성장 및 생리적 반응 조사를 통하여, 후기 성장 변화를 예측하고자 하였다. 이를 위해서 과거 우리나라의 전역에 식재하였던 주요 조림 수종인 일본잎갈나무와 아고산 지역에 널리 분포하고 있는 거제수나무를 대상으로 온도 증가에 따른 성장 및 생리적 특성 변화를 조사 하였다.

II. 재료 및 방법

2.1. 공시재료 및 온도처리

공시 재료는 우리나라 주요 조림수종 중 하나로 1970년대부터 산림녹화를 위해 전국에 널리 심었으며, 용재수로 많이 이용되고 있으나, 높은 온도에서 유묘 생장이 부진한 것으로 알려진 일본잎갈나무(*Larix kaempferi*)와 우리나라의 평균 기온 상승 시 영향을 받을 수 있는 대표적인 아고산 수종인 거제수나무(*Betula costata*)를 대상으로 하였다. 일본잎갈나무의 종자는 국립산림품종관리센터의 채종원에서 채취된 2009년 종자를 이용하였고, 거제수나무 종자는 덕유산에서 2009년에 채취된 종자를 이용하였다. 두 수종의 종자는 2010년 2월 27일에 온실에서 파종하여 발아시켜, 3개월 동안 온실에서 키운 후 6월 5일에 크기가 일정한 묘목 20분을 선정하여 화분(직경 16cm × 높이 20cm)에 옮겨 심었다. 화분에 옮겨 심은 묘목을 활착을 위하여 1개월간 유리 온실에서 키웠다. 1개월이 경과한 후, 일본잎갈나무의 묘목의 평균 수고는 5.4 ± 1.9cm이었으며, 거제수나무 묘목의 평균 수고는 3.14 ± 0.5cm였으며, 온도 처리별로 10본씩 환경제어실로 옮긴 후 실험을 실시하였다. 온도 제어는 국립산림과 학원 산림유전자원부(경기도 수원시 권선구 오목천동 44-3)의 환경제어실 인공광 챔버를 이용하였으며, 처리 온도는 일반 대기 온도인 24°C와 50년 후 지구 평균 예상 온도인 27°C로 구분하였다(IPCC, 2007). 실험기간 동안 인공광 챔버 내 광량은 400 μmol · m⁻² · s⁻¹,

상대습도(RH)는 $68 \pm 10\%$ 였다. 실험 기간 동안 1주일에 한번씩 관수를 실시하였다.

2.2. 생장특성

수종 별 온도처리에 따른 초기 생장의 변화를 알아보기 위하여, 온도 처리가 시작된 후 1주일 간격으로 처리별로 10개체의 수고를 측정하고, 그 결과를 이용하여 상대생장율(relative growth rate)을 $[\ln(x_2) - \ln(x_1)] / (t_2 - t_1)$ 의 식에 의해 계산하였다(Beadle, 1993). 여기서 x_2 와 x_1 은 생장 종료 후(t_2)와 이식 초기(t_1)의 수고를 나타낸다. 또한 실험이 종료된 4주 후에 10개체를 수확하여, 잎, 줄기, 뿌리로 구분하여 세척하여 70°C에서 48시간 동안 건조시킨 후 건조량을 측정하였으며, 이를 이용하여 수목의 지상부와 지하부의 비(S/R)를 구하였다.

2.3. 광색소 함량 측정

엽 내 광색소 함량은 온도 처리가 종료된 4주 후에 수확하기 직전에 잎을 채취하고, dimethyl sulphoxide(DMSO)를 이용하여 추출하는 Hiscox and Israelstam(1979)의 방법을 사용하여 측정하였다. 두 종의 생엽 0.1g에 DMSO 10mL를 첨가하고, 70°C의 항온 수조에서 2시간 동안 유지하여 색소를 추출하였다. 추출액의 흡광도는 470, 645, 663nm에서 측정하였다. 광색소 함량은 5반복으로 측정 후 평균값을 이용하였다.

2.4. 항산화효소 활성 및 MDA 함량 측정

온도 처리가 종료된 4주 후에 항산화효소의 활성 측정을 위하여, 신선한 잎 0.1g의 시료를 채취하여 50mM phosphate buffer(pH 7.0), 10mM ascorbic acid(AsA)와 1.0%(w/v) polyvinylpyrrolidone(PVP) 혼합

액 1.5mL을 넣고 균질화시킨 후, 20,000×g에서 30분 동안 원심분리한 후 상등액을 효소 활성 분석에 사용하였다. 항산화효소인 superoxide dismutase(SOD), ascorbate peroxidase(APX), glutathione reductase(GR) 및 catalase(CAT)활성 분석은 Han *et al.*(2007)과 Kim *et al.*(2008)의 방법을 따랐다.

스트레스에 의한 조직의 손상 정도를 알아보기 위한 malondialdehyde(MDA) 함량은 Heath and Parker(1968)의 방법을 따랐다. 신선한 잎 0.1g에 62.5mM phosphate buffer(pH 7.8)를 넣고 균질화시킨 후, 12,000×g에서 20분간 원심분리를 실시하였다. 추출액 1mL와 0.5% 2-thiobarbituric acid 1mL를 첨가하여 15분간 가열한 후 빠르게 냉각시켰다. 흡광도는 532nm와 600nm에서 측정하여 MDA 함량을 결정하였다. 항산화효소 활성과 MDA 함량은 5반복으로 측정 후 평균치를 이용하였다.

III. 결과 및 고찰

3.1. 생장특성

온도 증가가 수목의 초기 생장에 미치는 영향을 알아보기 위해 일주일 간격으로 수고 생장을 측정한 결과, 일본잎갈나무의 상대생장률은 처리 1주 후, 24°C가 27°C보다 높았다(Fig. 1). 그러나 처리 2주 후에는 24°C가 27°C보다 낮은 생장률을 보였으며, 처리 3주 후에는 27°C의 생장률이 크게 감소하면서, 다시 24°C가 27°C보다 높은 값을 나타냈다. 거제수나무는 처리 1주 후, 24°C가 27°C보다 낮은 상대생장률을 보였으나, 처리 2주와 3주 후에는 24°C가 27°C보다 높게 나타났다(Fig. 1). 위와 같이 온도 증가에 따른 두 수

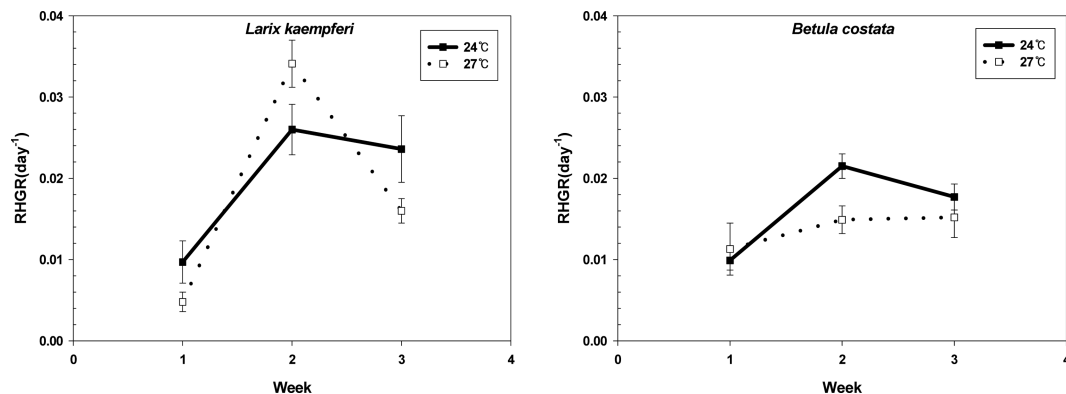


Fig. 1. Changes on relative height growth rate (RHGR) of two tree species under elevated temperature.

Table 1. Changes on the dry weight and the ratio of shoot to root (S/R) of two tree species under elevated temperature

Species	Week	Temperature	Dry weight (g)				S/R ratio
			Leave	Stem	Root	Total	
<i>Larix kaempferi</i>	1	24°C	0.06 ± 0.01a	0.02 ± 0.01a	0.03 ± 0.01a	0.11 ± 0.01a	2.33 ± 0.32a
		27°C	0.04 ± 0.01b	0.02 ± 0.01a	0.03 ± 0.01a	0.09 ± 0.01a	2.35 ± 0.22a
		%	-33	0	0	-18	1
	2	24°C	0.11 ± 0.01a	0.02 ± 0.01a	0.03 ± 0.01a	0.16 ± 0.01a	3.80 ± 0.39a
		27°C	0.06 ± 0.01b	0.02 ± 0.01a	0.02 ± 0.01b	0.10 ± 0.01b	3.33 ± 0.69a
		%	-45	0	-33	-38	-12
	3	24°C	0.10 ± 0.03a	0.02 ± 0.01a	0.04 ± 0.01a	0.16 ± 0.04a	2.97 ± 0.40a
		27°C	0.07 ± 0.02a	0.02 ± 0.01a	0.02 ± 0.01b	0.11 ± 0.03a	3.68 ± 1.51a
		%	-30	0	-50	-31	24
<i>Betula costata</i>	1	24°C	0.03 ± 0.02a	0.03 ± 0.01a	0.03 ± 0.01a	0.08 ± 0.03a	1.80 ± 0.35a
		27°C	0.04 ± 0.01a	0.04 ± 0.03a	0.05 ± 0.04a	0.13 ± 0.06a	2.32 ± 1.49a
		%	33	33	67	63	29
	2	24°C	0.07 ± 0.01a	0.03 ± 0.01a	0.03 ± 0.02a	0.12 ± 0.02a	3.32 ± 1.43a
		27°C	0.05 ± 0.02a	0.02 ± 0.01a	0.02 ± 0.01a	0.09 ± 0.03a	2.96 ± 1.47a
		%	-29	-33	-33	-25	-11
	3	24°C	0.11 ± 0.02a	0.05 ± 0.01a	0.08 ± 0.02a	0.24 ± 0.04a	2.08 ± 0.17b
		27°C	0.07 ± 0.02a	0.02 ± 0.01b	0.02 ± 0.01b	0.12 ± 0.04b	4.02 ± 0.47a
		%	-36	-60	-75	-50	93

All the values are means of ten replicates ±SD; Values with the different letter indicate significant differences between two treatments ($p \leq 0.05$).

종의 단기 수고 성장 특성은 매우 다르게 나타났다. 즉, 두 수종의 성장 증가는 성장 기간 동안 일정한 양을 보이지 않으며, 수종간 변화량은 전혀 달랐다. 즉, 일본잎갈나무는 성장 초기에 온도 증가에 민감한 반응을 보여, 상대생장율이 감소한 후 일정한 수준을 유지하였지만, 거제수나무는 성장 초기에는 온도 증가에 영향을 나타내지 않았던 반면, 시간이 지남에 따라 상대생장율이 감소하는 경향을 나타냈다.

수고 성장과 함께 잎, 줄기, 뿌리 각각의 건중량과 총 건중량을 분석한 결과, 일본잎갈나무의 총 건중량은 처리 1~3주 모두 24°C가 27°C보다 높았다. 거제수나무의 경우, 총 건중량은 처리 1주 후, 27°C가 높았으나, 처리 2~3주는 24°C에서의 건중량이 더 높았다(Table 1). 이것은 거제수나무의 수고 상대성장률 변화와 같은 경향이었다. 지상부와 지하부의 비(S/R)는 일본잎갈나무의 경우, 24°C에서 처리 2주까지 증가하다가 처리 3주 후에는 크게 감소하였지만, 27°C에서는 꾸준히 증가하였다. 거제수나무 역시 24°C에서 처리 2주까지는 증가하다가 3주 후에는 크게 감소하였지만, 27°C에서는 꾸준히 증가하는 결과를 보였다(Table 1).

많은 연구에서, 식물의 성장량은 온도가 증가에 따라 증가한다는 결과를 보여 주고 있지만(Morison and Lawlor, 1999; Lilley *et al.*, 2001), 반대의 결과도 제시되고 있다(Rehfeldt *et al.* 2004; Wilmking *et al.* 2004).

Ghannoum *et al.*(2010)은 대기 온도보다 4°C 높은 온도에서 유칼리투스(*Eucalyptus*)의 건중량 생산이 37%~52%까지 증가하였다고 보고하였으며, 유사한 온도에 노출된 독일가문비나무의 경우, 57%까지 생체량이 증가한 것으로 보고된 바 있다(Saxe *et al.*, 2001). 그러나 높은 온도에서 생체량 증가와는 반대로 상대성장률(RGR)은 감소하기도 한다(Loveys *et al.*, 2002). 이것은 단위 잎면적당 건중량 증가를 나타내는 동화 속도(net assimilation rate, NAR)가 낮았기 때문이며, 또한, 온도 증가로 호흡이 증가하였기 때문이다(Loveys *et al.*, 2002).

우리의 연구 결과에서, 27°C에서 생육한 두 수종의 성장량이 24°C보다 낮게 나타난 것은 온도 증가에 따른 생육 조건의 변화 때문인 것으로 보인다. Table 1에서 보여 주는 것처럼, 27°C에서 두 수종의 뿌리 생

장량은 시간이 지나면서 지속적으로 감소하였다. 즉, 온도 증가에 의한 뿌리의 생장 감소가 지상부 생장을 저해하는 주 요인이 되었을 것으로 추정된다. 이러한 현상은 S/R율에서 잘 보여 주고 있다. 두 수종의 S/R 율은 3주 후에 24°C보다 27°C에서 높은 값을 보였다. 이것은 시간이 지나면서 24°C에서는 지상부 생장과 함께 지하부 생장이 증가한 반면, 27°C에서는 시간이 지나면서 지하부의 생장이 감소한 결과이다.

온도 증가와 식물의 뿌리 생산량에 대한 연구는 매우 다양한 결과를 보여준다. Wan *et al.*(2004)은 온도가 증가하면, 단풍나무 유묘의 뿌리 생산량이 증가한다고 하였지만, Johnson *et al.*(2006)은 Douglas-fir의 세근 생산량은 온도 증가의 영향을 받지 않았다고 보고하였다. 한편, 온도가 증가하면, 수목의 뿌리 분해가 장기적으로 촉진될 수 있다(Chen *et al.*, 2008). 위의 연구 결과와 비교해 볼 때, 본 연구 결과에서, 두 수종의 뿌리 생산량이 감소한 것은 온도 증가로 인한 뿌리의 탈락 및 분해가 촉진된 결과로 판단된다.

3.2. 광색소 함량

일본잎갈나무와 거제수나무의 광색소 함량 변화는 Table 2에 나타났다. 엽록소 a함량은 수종간, 처리간 차이를 보였으며, 수종과 처리간 상호작용도 존재하였다. 두 수종 모두 27°C에서 뚜렷한 감소를 보였으며, 일본잎갈나무의 감소율은 -14%, 거제수나무의 감소율은 -11%를 나타냈다.

엽록소 b함량은 수종간 차이가 뚜렷하였다. 일본잎갈나무 앞의 엽록소 b 함량은 27°C에서 -13%의 감

소율을 보였으나, 거제수나무 앞의 엽록소 b함량은 온도 간 차이가 없었다. 총 엽록소 함량은 수종간, 처리간 차이를 보였으며, 수종과 처리간 상호작용도 존재하였다. 두 수종 모두 총 엽록소 함량은 엽록소 a 함량과 같이 27°C에서 뚜렷한 감소를 보였다. 카로테노이드 함량은 수종간 뚜렷한 차이 있었으며, 수종과 처리간 상호작용도 존재하였다.

광색소 함량은 스트레스를 받으면 감소하는 특징을 가지고 있어(Iglesias *et al.*, 2006; Han *et al.*, 2007), 스트레스 평가 지표로 널리 이용되고 있으며, 현재에도 많이 이용되는데, 수종 간 반응 차이도 매우 크게 나타나는 인자이다(Han *et al.*, 2009; Kim *et al.*, 2008). 본 연구에서는 높은 온도에서 엽록소 함량이 뚜렷한 감소를 보여 주어, 온도 증가가 스트레스로 작용했을 가능성을 보였다.

엽록소 a와 b함량의 비는 두 수종 모두 27°C에서 감소하였는데, 이것은 온도 증가 시, 엽록소 a 함량 감소가 엽록소 b 함량 감소보다 컸기 때문이다. 한편, 총 엽록소와 카로테노이드 함량과의 비에서도 두 수종 모두 온도간 뚜렷한 차이를 보였고, 온도 증가에 의해 비율이 감소하는 것으로 나타났다. 총 엽록소와 카로테노이드 함량 비의 감소율은 일본잎갈나무 -6%, 거제수나무 -5%를 나타냈다. 총 엽록소와 카로테노이드 함량의 비가 감소한 것은 27°C에서 총 엽록소 함량의 감소가 카로테노이드 함량의 감소보다 더 컸기 때문이다. 즉, 온도 증가는 엽록소 b 함량보다는 엽록소 a함량에 더 큰 영향을 주며, 카로테노이드 함량보다는 엽록소 함량에 더 큰 영향을 주는 것으로 판단된다.

Table 2. Changes on photosynthetic pigment contents of two tree species under elevated temperature

Species	Temperature	Chl a	Chl b	Chl a+b	Car	Chl a/b	Chl/Car
		mg g ⁻¹					
<i>Larix kaempferi</i>	24°C	0.77 ± 0.01a	0.30 ± 0.01a	1.07 ± 0.01a	0.17 ± 0.01a	2.62 ± 0.01a	6.10 ± 0.03a
	27°C	0.66 ± 0.01b	0.26 ± 0.01b	0.92 ± 0.01b	0.16 ± 0.01b	2.51 ± 0.02b	5.74 ± 0.02b
	%	-14	-13	-14	-6	-4	-6
<i>Betula costata</i>	24°C	0.66 ± 0.01a	0.24 ± 0.01a	0.90 ± 0.01a	0.14 ± 0.01a	2.77 ± 0.07a	6.25 ± 0.09a
	27°C	0.59 ± 0.01b	0.23 ± 0.01a	0.82 ± 0.01b	0.14 ± 0.01a	2.57 ± 0.04b	5.92 ± 0.06b
	%	-11	-4	-9	0	-7	-5
	Species(S)	***	***	***	***	*	ns
Pr>F	Temperature(T)	***	ns	**	ns	***	***
	S×T	***	***	***	***	***	***

All the values are means of five replicates ± SD; Values with the different letter indicate significant differences between two treatments ($p \leq 0.05$). ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$; and ns indicates non-significance.

Table 3. Changes on antioxidative enzyme activities of two tree species under elevated temperature

Species	Temperature	SOD (unit g ⁻¹)	APX (μmol g ⁻¹)	GR (nmol g ⁻¹)	CAT (unit g ⁻¹)
<i>Larix kaempferi</i>	24°C	866 ± 36a	313 ± 13b	817 ± 52b	326 ± 168a
	27°C	658 ± 244a	558 ± 8a	2078 ± 48a	408 ± 226a
	%	-24	78	154	25
<i>Betula costata</i>	24°C	436 ± 54a	465 ± 19b	373 ± 54a	239 ± 83a
	27°C	271 ± 69b	626 ± 19a	293 ± 58a	307 ± 164a
	%	-37	35	-21	28
Pr>F	Species(S)	***	***	***	ns
	Temperature(T)	ns	***	ns	ns
	S×T	***	***	***	ns

All the values are means of five replicates ± SD; Values with the different letter indicate significant differences between two treatments ($p \leq 0.05$). ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$; and ns indicates non-significance.

온도와 CO₂ 농도 증가가 엽록소 함량을 감소시켰다는 결과는 많은 연구에서 찾아 볼 수 있다(Hamid *et al.*, 2009; Kim and You, 2010). 우리의 연구 결과에서처럼, 온도 증가로 인한 잎의 엽록소 함량 감소는 잎의 질소 함량 감소와 관계가 깊다. 즉, 온도 증가로 뿌리의 생산량이 감소하면서, 질소 흡수가 감소하였고, 이로 인해 잎의 엽록소 함량이 감소한 것으로 판단된다.

3.3. 항산화효소 활성 및 MDA 함량

식물은 대기 오염물질, 저온, 고온, 건조 등의 환경 스트레스에 의해 체내에 활성산소가 생성되고, 그로 인해 산화 스트레스가 일어나는 것으로 보고되고 있다(Gabara *et al.*, 2003; Velikova *et al.*, 2000). 그러나 식물은 활성산소를 효과적으로 해독하기 위한 생화학적 방어기구를 가지고 있는데, SOD 등의 항산화효소들이 관여되어 있는 것으로 알려져 있다(Elstner, 1982).

온도 증가가 일본잎갈나무와 거제수나무의 스트레스 요인으로 작용하는지를 확인하기 위하여, 항산화효소 활성을 측정된 결과는 Table 3에 나타났다. SOD 활성은 두 수종 모두 27°C에서 감소하는 경향을 나타냈는데, 그 감소율은 일본잎갈나무가 -24%, 거제수나무가 -37%였다. APX 활성은 수종간, 처리간 뚜렷한 차이를 보였으며, 수종과 처리간 상호작용도 존재하였다. APX 활성은 두 수종 모두 27°C에서 증가하였으며, 그 증가율은 일본잎갈나무가 78%, 거제수나무가 35%였다. GR 활성은 일본잎갈나무의 경우, 27°C에서 154%의 뚜렷한 증가율을 보였으나, 거제수나무는

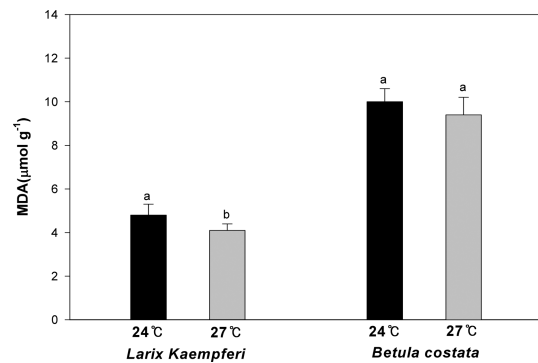


Fig. 2. Changes on malondialdehyde (MDA) content of two tree species under elevated temperature. All the values are means of five replicates ± SD; Values with the different letter indicate significant differences between two treatments ($p \leq 0.05$).

7°C에서 -21%의 감소율을 보이며 서로 반대의 경향을 나타냈다. CAT 활성은 두 수종 모두 27°C에서 증가하였으나, 뚜렷한 차이는 없었다.

일반적으로 항산화효소의 활성은 각종 스트레스에 의해 유도되거나 또는 증가하는 것으로 보고되고 있다(Anderson *et al.*, 1995; Hodges *et al.*, 1997). 그러나 이러한 식물의 반응은 스트레스의 강도나 기간뿐만 아니라 식물 종에 따라 매우 다양한 반응을 나타낸다(Rao *et al.*, 1996; Han *et al.*, 2007; Kim *et al.*, 2008). 본 연구에서도 일본잎갈나무의 경우, SOD 활성을 제외한 나머지 효소 활성이 27°C에서 증가되었으며, 거제수나무의 경우, APX 활성과 CAT 활성이 27°C에서 높은 값을 나타냈다.

MDA 함량은 스트레스 후 증가하여 생리적 피해를

측정하는 간접적인 인자로 이용되고 있는데(Iglesias *et al.*, 2006), 본 연구에서는 두 수종 모두 27°C에서 오히려 감소하는 경향을 보였다(Fig. 2). 기존의 많은 연구결과에서 수목에 인위적인 스트레스 처리 후 MDA 함량이 증가하는 결과를 보여주었지만, 그 반대의 결과도 제시되었다(Kim *et al.*, 2008). 본 연구에서는 일본잎갈나무에서 MDA 함량이 처리 별 뚜렷한 경향을 보여주고 있으나, 성장 및 생리적 인자들과의 연관성을 고려했을 때, 생리 평가 지표로서 적당하지 않은 것으로 판단된다.

적 요

지구온난화 현상과 관련하여 온도 상승에 따른 수목의 초기 생리 반응 변화를 이해하기 위하여, 일본잎갈나무와 거제수나무 유묘를 24°C와 27°C에서 4주간 키운 후, 이들의 성장, 광색소 함량, 항산화효소 활성 및 MDA 함량을 조사·분석하였다. 높은 온도(27°C)에서 생장한 두 수종의 수고 상대생장률은 대조구에 비해 낮았으며, 잎, 줄기, 뿌리의 건중량도 모두 낮았다. 특히 뿌리의 생장 감소는 시간이 지나면서 뚜렷하게 증가하였으며, 이로 인해 지상부와 지하부의 비는 높은 온도에서 증가하였다. 광색소 함량은 두 수종 모두 온도 증가로 감소하였으며, 항산화효소인 APX와 CAT의 활성은 높은 온도에서 증가하였다. 그러나 MDA 함량은 온도 변화에 영향을 받지 않았다. 결론적으로, 수목의 생육 온도 증가는 생육 초기에 뿌리의 생장을 감소시켜 양료 흡수를 제한하며, 엽록소 함량 감소와 지상부의 생장을 방해할 수 있다. 또한 온도 증가는 수목의 생장 기간 동안 스트레스 요인으로 작용하여 에너지의 소모를 증가시켜 생장 감소를 초래할 수 있다.

REFERENCES

- Anderson, M. D., T. K. Prasad, and C. R. Stewart, 1995: Changes in isozyme profiles of catalase, peroxidase, and glutathione reductase during acclimation to chilling in mesocotyls of maize seedlings. *Plant physiology* **109**, 1247-1257.
- Beadle, C. L., 1993: Growth analysis. *Photosynthesis and production in a changing environment, a field and laboratory manual*. D. O. Hall, J. M. O. Scurlock, H. R. Bolhar-Nordenkampf, R. C. Leegood, and S. P. Long (Eds.), Chapman Hall, London, 36-46.
- Ceulemans, R. and Mousseau, M., 1994. Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants: a review. *New Phytologist* **127**, 425-446.
- Chen, H., P. T. Rygielwicz, M. G. Johnson, M. E. Harmon, H. Tian, and J. W. Tang, 2008: Chemistry and long-term decomposition of roots of Douglas-Fir grown under elevated atmospheric carbon dioxide and warming conditions. *Journal of Environmental Quality* **37**, 1327-1336.
- Elstner, E. F., 1982. Oxygen activation and oxygen toxicity. *Annual Review of Plant Physiology* **33**, 73-96.
- Gabara, B., M. Sklodowska, A. Wyrwicka, S. Glinska, and M. Gapinska, 2003: Changes in the ultrastructure of chloroplasts and mitochondria and antioxidant enzyme activity in *Lycopersicon esculentum* Mill. Leaves sprayed with acid rain. *Plant Science* **164**, 507-516.
- Geissler, N., S. Hussin, and H. W. Koyro, 2009: Interactive effects of NaCl salinity and elevated atmospheric CO₂ concentration on growth, photosynthesis, water relations and chemical composition of the potential cash crop halophyte *Aster tripolium* L. *Environmental and Experimental Botany* **65**, 220-231.
- Ghannoum, O., N. G. Phillips, J. P. Conroy, R. A. Smith, R. D. Attard, R. Woodfield, B. A. Logan, J. D. Lewis, and D. T. Tissue, 2010: Exposure to preindustrial, current and future atmospheric CO₂ and temperature differentially affects growth and photosynthesis in Eucalyptus. *Global Change Biology* **16**, 303-319.
- Hamid, N., F. Jawaid, and D. Amin, 2009. Effect of short-term exposure to two different carbon dioxide concentrations on growth and some biochemical parameters of edible beans (*Vigna radiate* and *Vigna unguiculata*). *Pakistan Journal of Botany* **41**, 1831-1836.
- Han, S. H., D. H. Kim, J. C. Lee, and P. G. Kim, 2009: Effects of fertilization on physiological parameters in American sycamore (*Platanus occidentalis*) during ozone stress and recovery phase. *Journal of Ecology and Field Biology* **32**, 149-158.
- Han, S. H., D. H. Kim, K. Y. Lee, J. J. Ku, and P. G. Kim, 2007: Physiological damages and biochemical alleviation to ozone toxicity in five species of genus *Acer*. *Journal of Korean Forest Society* **96**, 551-560.
- Hättenschwiler, S., F. Miglietta, A. Rasch, and S. Körner, 1997: Thirty years of in situ tree growth under elevated CO₂: a model for future responses? *Global Change Biology* **3**, 463-471.
- Heath, R. L., and L. Parker, 1968: Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics* **125**, 189-198.
- 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.
- Hodges, D. M., C. J. Andrews, D. A. Johnson, and R.I. Hamilton, 1997: Antioxidant enzymes responses to chilling

- stress in differentially sensitive inbred maize lines. *Journal of Experimental Botany* **48**, 1105-1113.
- Iglesias, J. D., A. Calatayud, E. Barreno, E. Primo-Millo, and M. Talon, 2006: Responses of citrus plants to ozone: Leaf biochemistry, antioxidant mechanisms and lipid peroxidation. *Plant Physiology and Biochemistry* **44**, 125-131.
- IPCC. 2007. Climate change 2007: Mitigation of climate change. Contribution of working group III to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Johnson, M. G., P. T. Rygielwicz, D. T. Tingey, and D. L. Phillips, 2006: Elevated CO₂ and elevated temperature have no effect on Douglas-fir fine-root dynamics in nitrogen-poor soil. *New Phytologist* **170**, 345-356.
- Kanemoto, K., Y. Yamashita, T. Ozawa, N. Imanishi, N. T. Nguyen, R. Suwa, P. K. Mohapatra, S. Kanai, R. E. Moghaieb, J. Ito, H. Elshemy, and K. Fujita, 2009: Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ is dependent on N partitioning and transpiration in soybean. *Plant Science* **177**, 398-403.
- Kellomäki, S., T. Karjalainen, and H. Väisänen, 1997: More timber from boreal forests under changing climate? *Forest Ecology and Management* **94**, 195-208.
- Kilpeläinen, A., H. Peltola, A. Ryyppö, K. Sauvala, K. Laitinen, and S. Kellomäki, 2004: Wood properties of Scots pine (*Pinus sylvestris*) grown at elevated temperature and carbon dioxide concentration. *Tree Physiology* **23**, 889-897.
- Kim, D. H., S. H. Han, J. J. Ku, K. Y. Lee, and P. G. Kim, 2008: Physiological and biochemical responses to ozone toxicity in five species of genus *Quercus* seedlings. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **10**, 47-57.
- Kim, H. R., and Y. H. You, 2010: Effects of elevated CO₂ concentration and increased temperature on leaf related-physiological responses of *Phytolacca insularis* (native species) and *Phytolacca Americana* (invasive species). *Journal of Ecology and Field Biology* **33**, 195-204.
- Korea Meteorological Administration (KMA), 2011: Summary of Korea Global Atmosphere Watch 2010 Report. KMA, 8pp.
- Kratsch, H. A., and R. R. Wise, 2000: The ultrastructure of chilling stress. *Plant, Cell and Environment* **23**, 337-350.
- Leakey, A. D. B., E. A., Ainsworth, C. J. Bernacchi, A. Rogers, S. P. Long, and D. R. Ort, 2009: Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany* **60**, 2859-2876.
- Lilley, J. M., T. P. Bolger, and R. M. Gifford, 2001: Productivity of *Trifolium subterraneum* and *Phalaris aquatic* under warmer, high CO₂ conditions. *New Phytologist* **150**, 371-383.
- Loveys, B. R., I. Scheurwater, T. L. Pons, A. H. Fitter, and O. K. Atkin, 2002: Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast and slow-growing plant species. *Plant, Cell and Environment* **25**, 975-987.
- McGee, C. E., and D. L. Loftis, 1986: Planted oak perform poorly in North Carolina and Tennessee. *Northern Journal of Applied Forestry* **3**, 114-116.
- Matala, J., R. Ojansuu, H. Peltola, H. Raitio, and S. Kellomäki, 2006: Modelling the response of tree growth to temperature and CO₂ elevation as related to the fertility and current temperature sum of a site. *Ecological Modelling* **199**, 39-52.
- Ministry of Environment, 2011: Korea climate change evaluation report 2011, 635pp.
- Morison, J. I. L., and D. W. Lawlor, 1999: Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant, Cell and Environment* **22**, 659-682.
- Peltola, H., A. Kilpeläinen, and S. Kellomäki, 2002: Diameter growth of Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees grown at elevated temperature and carbon dioxide concentration under boreal conditions. *Tree Physiology* **22**, 963-972.
- Rao, M. V., G. Paliyath, and D. P. Ormrod, 1996: Ultraviolet-B and ozone-induced biochemical changes in antioxidant enzymes of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology* **110**, 125-136.
- Rehfeldt, G. E., N. M. Tchebakova, and E. I. Parfenova, 2004: Genetic responses to climate and climate-change in conifers of the temperate and boreal forests. *Recent Research Developments in Genetics and Breeding* **1**, 113-130.
- Reich, P. B., and J. Oleksyn, 2008: Climate warming will reduce growth and survival of Scots pine except in the far north. *Ecology Letters* **11**, 588-597.
- Ryu, K. O., O. W. Kwon, J. H. Song, and I. S. Kim, 2004: The variation of growth performance, timing of leaf burst, and leaf form among 23 provenances of *Quercus rubra* L. in Korea. *Journal of Korean Forest Society* **93**, 235-241. (In Korean with English abstract)
- Saxe, H., M. G. R. Cannell, B. Johnsen, M. G. Ryan, and G. Vourlitis, 2001: Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist* **149**, 369-399.
- Scholze, M., W. Knorr, N. W. Arnell, and I. C. Prentice, 2006: A climate-change risk analysis for world ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Science U.S.A.*, **103**, 13116-13120.
- Velikova, V., I. Yordanov, and A. Edreva, 2000: Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants; Protective role of exogenous polyamines. *Plant Science* **151**, 59-66.
- Wan, S. Q., R. J. Norby, K. S. Pregitzer, J. Ledford, and E. G. O'Neill, 2004: CO₂ enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots. *New Phytologist* **162**, 437-446.
- Wilmking, M., G. P. Juday, V. A. Barber, and H. S. J. Zald, 2004: Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds. *Global Change Biology* **10**, 1724-1736.