

대기 이산화탄소 증가와 질소 시비가 백합나무 유묘의 성장과 탄소 흡수에 미치는 영향

정미숙^{1,2} · 한심희¹ · 김두현¹ · 이재천¹ · 김판기^{2*}
¹국립산림과학원 산림유전자원부, ²경북대학교 산림환경자원학과
(2012년 2월 15일 접수; 2012년 8월 28일 수정; 2012년 9월 7일 수락)

Effects of Elevated Atmospheric CO₂ and Nitrogen Fertilization on Growth and Carbon Uptake of Yellow Poplar Seedlings

Mi-Sook Chung^{1,2}, Sim-Hee Han¹, Du-Hyun Kim¹, Jae-Cheon Lee¹ and Pan-Gi Kim^{2*}

¹Department of Forest Genetic Resources, Korea Forest Research Institute, Suwon, 441-847, Korea
²Department of Forest Resources and Environment, Kyungpook National University, Sangju, 742-711, Korea
(Received February 15, 2012; Revised August 28, 2012; Accepted September 7, 2012)

ABSTRACT

To investigate the responses of yellow poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) seedlings to the interactive effects of the elevated atmospheric CO₂ level and nitrogen addition, we measured biomass, photosynthetic pigments, photosynthesis, and the contents of nitrogen (N) and carbon (C) from the seedlings after 16 weeks of the treatments. Yellow poplar seedlings were grown under the ambient (400 μmol mol⁻¹) and the elevated (560 and 720 μmol mol⁻¹) CO₂ concentrations with three different N addition levels (1.2, 2.4, and 3.6 g kg⁻¹) in the Open Top Chambers (OTC). The dry weight of the seedlings enhanced with the increased N levels under the elevated CO₂ concentrations and the increment of the dry weight differed among the different N levels. Photosynthetic pigment content of the yellow poplar leaves also increased with the increase of the CO₂ concentration levels. The effects of the N levels on the photosynthetic pigment content, however, were significantly different among the CO₂ levels. Photosynthetic rates were affected by the levels of CO₂ and N concentrations. Stomatal conductance and transpiration rates increased with increasing CO₂ concentration. The carboxylation efficiency of the seedlings without N addition increased under the higher CO₂ concentrations whereas that with N addition decreased under the elevated CO₂ concentrations. Nitrogen and carbon uptake in leaf, stem, and root increased with the elevated CO₂ concentration level and N addition. In conclusion, under the elevated CO₂ concentrations, physiological characteristics and carbon uptake of the yellow poplar seedling were improved and increased with N addition.

Key words: Biomass, Photosynthetic rate, Nitrogen fertilization, Stomatal conductance, Carboxylation efficiency

I. 서 론

이산화탄소(CO₂)는 기후변화에 영향을 미치는 메탄(CH₄), 이산화질소(N₂O), 수소불화탄소(HFC₃), 과불화

탄소(PFC₃), 육불화황(SF₆)과 같은 온실가스 중 하나이다(IPPC, 2007). 산림은 대기 중 CO₂ 흡원의 역할을 하며, 육상 생태계 탄소의 85% 이상을 흡수한다(Roy *et al.*, 2001). 이와 같이 산림의 기후변화에 대



* Corresponding Author : Pan-Gi Kim
(pgkim@knu.ac.kr)

한 중요한 역할 때문에, 대기 중 CO₂ 증가에 따른 수목의 반응에 대해 많은 연구들이 수행되어 왔다 (Ceulemans and Mousseau, 1994; Huang *et al.*, 2007).

대기 중 CO₂ 농도가 증가하면, 식물의 탄소 흡수, 광합성, 수분이용효율, 지상부 및 지하부의 생장이 증가한다는 'CO₂ 시비 효과'의 가설은 CO₂의 증가 처리 연구 및 연료연대학 연구를 통해서 증명되어 왔다 (Huang *et al.*, 2007). 그러나, 식물의 생장과 광합성은 광, 온도, 영양, 수분과 같은 많은 환경 요인에 영향을 받기 때문에, CO₂ 증가에 대한 식물의 반응은 환경 변화에 따라 복잡하고 다양해진다(Cao *et al.*, 2008; Huang *et al.*, 2007). 따라서 CO₂ 증가에 따른 수목의 반응을 정확히 이해하기 위해서는 CO₂ 단일 요인뿐만 아니라 다양한 요인에 대한 상호 작용에 관한 연구들이 필요하다.

질소는 식물 세포의 가장 중요한 구성물질로서, 모든 식물의 생장에 관여하고 있으며, 기후변화, 특히 CO₂ 농도가 증가된 환경에서 식물의 반응에 영향을 주는 중요한 요인 중 하나이다(Johnson, 2006; Lewis *et al.*, 2004). 최근 인류의 산업 활동이 활발해지면서, CO₂의 방출과 함께 대기 중 질소의 방출도 날로 증가하고 있다(IPPC, 2007). Thomas *et al.*(2010)은 대기로부터 유래된 질소 침적물(nitrogen deposition)에 의한 24가지 수종의 탄소 저장 능력을 비교 조사한 결과, 백합나무 등 11가지 수종이 질소 침적물에 의해 생장과 탄소 저장 능력이 증가하였다고 보고하였다. 또한, CO₂ 농도의 증가에 따른 식물 성장 촉진과 생체량 증가는 식물의 영양 상태에 따라 달라지게 된다. 따라서, CO₂ 농도 증가와 질소 간의 상호작용에 관한 연구가 많이 수행되어 왔다(Norby *et al.*, 1986; Johnson *et al.*, 1995; McGuire *et al.*, 1995; Stitt and Krapp, 1999; Huang *et al.*, 2007). CO₂ 농도와 영양분간의 상호작용은 Norby and O'Neill(1991)이 CO₂ 농도 증가와 액비를 처리한 후, 백합나무 유묘의 생장율, 광합성, 체내 양분의 변화 등을 조사하여 보고한 바 있다.

백합나무(*Liriodendron tulipifera* L.)는 목련과(Magnoliaceae)의 낙엽교목으로, 은행나무와 같이 1,000~16,000만년 전 신생대 화석 식물로도 알려져 있다. 이 수종은 미국 동부지방 전역에 분포하며, 생장이 빠르고, 잘 자라는 특징을 가지고 있으며, 목재 및 조경수로 널리 이용되고 있다. 우리나라에서는

1968년부터 종자를 도입하여 강원 춘천 등 전국 6개 지역에서의 적응성 검정 시험 결과, 한국 기후에 대한 적응력이 높고, 탄소 흡수 능력도 높은 것으로 평가되어, 2004년부터 주요 조림수종으로 선정되어 2008년에는 전국적으로 약 4,500ha면적에 조림되었다. 또한, 최근에는 산림청에서 화석연료 대체 및 탄소배출권 확보를 위한 2020년까지 바이오순환림 10만ha 조성계획의 주 조림수종으로 지정한바 있다(Ryu *et al.*, 2003; Ryu *et al.*, 2008).

본 연구는 기후변화 하에서 우리나라 기후와 산림토양에 적합한 수종을 개발하기 위해서, 최근에 설치된 대형 상부 개방형 온실(Open Top Chamber, OTC)을 이용하여, 최근 주요 조림 수종으로 널리 식재되고 있는 백합나무의 미래 환경 적응성을 평가하고자 실시하였다. 백합나무의 미래 환경 적응성 평가는 기후 변화의 주 요인인 CO₂ 농도의 변화와 성장 제한 요인으로 작용하는 질소 시비 농도 차이에 의한 생장, 광합성, 탄소 및 질소 축적 반응을 조사하여 실시하였다.

II. 재료 및 방법

2.1. 공시재료

공시 재료인 백합나무 종자는 국립산림과학원 산림유전자원부 구내에서 2010년 가을에 채취하였다. 백합나무 종자는 2010년 11월에 온실에 파종하여 발아시키고, 2011년 5월에 크기(평균 수고 6.7±0.6cm)가 일정한 묘목 40분을 선정하여 화분(직경 16 cm × 높이 20cm)에 옮겨 심었다. 화분에 옮겨 심은 묘목은 활착을 위하여 1개월간 야외에서 키웠다. 1개월이 경과한 후, 10분씩을 선정하여 처리 별로 배치하였다. 실험기간인 6월부터 9월까지의 대기 중 평균 온도는 23.5°C, 상대습도(RH)는 84%였다.

2.2. CO₂ 및 시비 처리

CO₂ 처리는 국립산림과학원 산림유전자원부 구내(수원시 권선구 오목천동 온정로 39번지)에 설치된 상부 개방형 온실(높이 7m, 직경 10m)을 이용하였다(Lee *et al.*, 2012). CO₂ 처리를 위한 OTC 시설은 대조구인 OTC 외부 시험구(NOTC), 대기와 동일 CO₂ 농도의 OTC 시험구(OTC1), 대기 CO₂ 농도의 1.4배 증가시킨 OTC 시험구(OTC2), 대기 CO₂ 농도의 1.8

배 증가시킨 OTC 시험구(OTC3)로 구성되어 있다.

OTC의 CO₂ 공급 장치는 순수 액화탄산가스와 대기 공기를 혼합하여 공급하는 송풍기와 공급 배관으로 구성되어 있으며, OTC 시스템의 내부와 외부 CO₂ 농도는 적외선 가스 분석기(ZRH type, Fuji Electric Systems Co. Ltd., Japan)를 이용하여 측정하였으며, 외부 CO₂ 농도에 따라 OTC의 내부 CO₂ 농도를 자동 조절하였다. CO₂ 농도 증가는 대기 농도의 변화에 따라 조절되며, IPPC 보고서에 근거하여 50년 후와 100년 후 CO₂ 상승 분을 고려하여 설정하였다(IPCC, 2007). CO₂ 노출(exposure)은 2011년 6월부터 9월까지 총 4개월 동안 실시하였으며, 노출 시간은 오전 8시부터 오후 6시까지 총 10시간으로 하였다.

실험에 사용된 토양은 국립산림과학원내 위치한 산림토양을 사용하였으며, 토양의 이화학적 특성은 pH 3.80, 총 질소 1.2g kg⁻¹, 유효인산 100.7mg kg⁻¹, 양이온치환능력(CEC) 15.7cmol_c kg⁻¹, K⁺ 0.37cmol_c kg⁻¹, Na⁺ 0.147cmol_c kg⁻¹, Ca²⁺ 1.877cmol_c kg⁻¹, Mg²⁺ 0.977cmol_c kg⁻¹이었다. 질소 시비는 요소 비료를 사용하였으며, 묘목이 식재된 토양의 질소 농도를 기준으로, 대조구 토양 질소 농도의 2배와 3배로 추가 시비 처리하였다.

2.3. 건중량 측정

각 처리에 따른 생장량을 비교하기 위하여, 처리 4개월 후 10개체를 수확하여, 잎, 줄기, 뿌리로 구분하여 세척하였고, 80°C의 건조기에서 48시간 동안 건조한 후, 부위별 건중량을 측정하였다. 부위별 측정값을 이용하여 백합나무의 지상부와 지하부의 생장 비(Shoot/Root)를 구하였다.

2.4. 광색소 함량 및 광합성 측정

각 처리에 따른 생리적 특성을 비교하기 위하여, 잎내 광색소 함량 측정은 dimethyl sulphoxide(DMSO)를 이용하여 추출하는 Hiscox and Israelstam(1978)의 방법을 사용하였다. 채취한 잎 시료(0.785cm²) 3개를 DMSO 10mL에 넣고, 70의 항온 수조에서 2시간 동안 유지하여, 색소를 추출하였다. 추출액은 470, 645, 663nm에서 흡광도를 측정하였으며, 5반복으로 측정한 후, 평균값을 이용하였다.

잎의 가스 교환 특성을 분석하기 위하여, 생장이 가장 왕성한 시기인 8월 중에 휴대용 광합성 측정기(Li-

6400, LI-COR Inc., USA)를 이용하여, 광합성 속도, 기공전도도, 증산속도를 측정하였다. 광합성 측정 시 잎 챔버의 온도는 25°C, 상대습도는 60%, 광량은 1200μmol m⁻² s⁻¹로 고정하였으며, 잎에 공급되는 CO₂ 농도는 각 처리구의 CO₂ 평균 농도를 기준으로 400, 560, 720μmol mol⁻¹에서 측정하였다. 광합성 측정은 줄기 끝에서 완전히 성숙된 4-6년 잎을 측정하여 평균값을 이용하였다. 탄소고정효율과 광호흡 속도는 CO₂ 농도에 따라서 광합성 속도가 직선적으로 증가하는 250μmol mol⁻¹ 이하의 값을 이용하여, 회귀식(y=a+bx)을 산출하여 구하였다(Kim and Lee, 2001). 회귀식에서 y의 절편인 a는 광호흡 속도이며, 기울기 b는 탄소고정효율이다.

2.5. 질소 및 탄소 함량

각 처리에 따른 백합나무의 탄소 흡수 능력을 비교하기 위하여, 조직 내 질소 및 탄소 함량을 측정하였다. 채취한 잎, 줄기, 뿌리는 건조하여 분쇄한 후, 원소분석기(FlashEA 1112 elemental analyzer, USA)를 이용하여, 조직 내 총 질소 및 탄소 농도를 측정하였다. 각 조직에서 측정된 질소와 탄소 농도에 건중량을 곱하여, 처리 별, 조직 별 질소 및 탄소 함량을 계산하였다.

III. 결 과

3.1. 건중량

백합나무의 건중량은 CO₂ 농도 변화에는 크게 영향을 받지 않았지만, 질소시비에 의해서는 뚜렷한 영향을 받았다(Table 1). 질소시비가 없었던 백합나무 유묘는 CO₂ 농도 증가와 함께 건중량이 증가하는 경향을 보였다. 그러나 질소를 2배 높게 시비한 백합나무 유묘의 건중량은 CO₂ 농도의 증가와 함께 감소하였으며, 질소를 3배 높게 시비한 유묘의 경우, CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)에서는 건중량이 증가하였으나, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서는 더 낮은 경향을 보였다. 반면, 모든 CO₂ 농도 하에서, 백합나무 유묘의 건중량은 질소 시비량의 증가와 함께 증가하였다. CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)에서, 질소를 3배 높게 시비한 백합나무 유묘의 잎, 줄기, 뿌리 건중량은 무시비구의 유묘보다 6.4, 6.6, 3.7배 높았으며, 총 건중량의 증가는 무시비구의 4.4배였다. 이와는 반대로, 질소시비에 대한 효과

Table 1. Changes in dry weights of *Liriodendron tulipifera* according to the elevated CO₂ and nitrogen fertilization levels

Treatment		Dry weight (g)				Shoot/Root
CO ₂	Nitrogen	Leaf	Stem	Root	Total	
NOTC (AA×1)	N(×1)	0.13±0.06	0.23±0.08	0.95±0.36	1.31±0.45	0.39±0.09
	N(×2)	0.84±0.50	0.64±0.31	2.48±1.00	3.69±1.28	0.58±0.10
	N(×3)	1.22±0.82	0.97±0.84	3.47±2.24	5.66±3.87	0.59±0.15
OTC1 (AA×1)	N(×1)	0.27±0.08	0.23±0.08	1.07±0.11	1.57±0.16	0.47±0.14
	N(×2)	1.38±0.97	1.02±0.71	3.97±2.27	6.37±3.92	0.57±0.11
	N(×3)	1.42±1.08	0.76±0.46	4.02±2.46	6.20±3.93	0.62±0.23
OTC2 (AA×1.4)	N(×1)	0.26±0.09	0.19±0.06	1.19±0.42	1.65±0.49	0.40±0.12
	N(×2)	1.01±0.68	0.57±0.28	2.99±2.19	4.56±3.12	0.57±0.09
	N(×3)	1.92±0.67	1.38±0.67	5.55±2.25	8.85±3.41	0.60±0.14
OTC3 (AA×1.8)	N(×1)	0.33±0.18	0.33±0.15	1.11±0.57	1.77±0.88	0.60±0.08
	N(×2)	0.92±0.25	0.75±0.13	2.40±0.76	4.07±1.10	0.72±0.17
	N(×3)	1.07±0.56	1.05±0.52	3.28±1.05	5.39±1.87	0.65±0.14
CO ₂		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*
Nitrogen		***	***	***	***	**
CO ₂ × nitrogen		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

NOTC (non-OTC control) is the control that locates at the outside of open-top-chamber (OTC) and ambient air (AA) condition. All the values are means of five replicates±SD, *p≤0.05, **p≤0.01, ***p≤0.001, and n.s: non-significance.

Table 2. Changes in photosynthetic pigment contents in the leaves of *Liriodendron tulipifera* according to the elevated CO₂ and nitrogen fertilization levels

Treatment		Chl a	Chl b	Chl a+b	Carotenoid	Chl a/b	Chl/Car
CO ₂	Nitrogen	µg/cm ²					
NOTC (AA×1)	N(×1)	10.7±1.8	9.0±0.9	19.7±2.5	5.1±0.7	1.19±0.14	3.91±0.47
	N(×2)	14.2±1.7	10.6±1.1	24.8±2.8	6.4±0.5	1.33±0.04	3.90±0.16
	N(×3)	13.9±4.5	10.1±1.5	23.9±5.8	6.1±0.9	1.35±0.25	3.86±0.38
OTC1 (AA×1)	N(×1)	11.2±1.6	9.4±0.5	20.6±1.6	5.0±0.5	1.20±0.18	4.18±0.21
	N(×2)	11.2±0.6	9.7±0.5	20.9±0.9	5.1±0.3	1.16±0.07	4.10±0.10
	N(×3)	16.1±1.0	10.7±0.5	26.8±1.4	6.7±0.7	1.50±0.04	4.01±0.24
OTC2 (AA×1.4)	N(×1)	12.3±2.2	9.2±0.4	21.5±2.6	5.4±0.4	1.33±0.18	3.98±0.43
	N(×2)	13.5±2.5	10.5±1.5	24.0±4.0	5.9±1.1	1.28±0.05	4.06±0.08
	N(×3)	17.8±2.8	11.5±1.1	29.3±3.9	7.1±0.8	1.55±0.09	4.15±0.15
OTC3 (AA×1.8)	N(×1)	12.8±0.6	10.1±0.6	22.9±0.8	5.4±0.4	1.27±0.11	4.27±0.32
	N(×2)	17.1±0.3	11.9±0.3	29.0±0.5	6.6±0.2	1.44±0.03	4.39±0.09
	N(×3)	24.1±1.9	12.7±1.4	36.8±2.2	8.5±0.4	1.92±0.27	4.33±0.36
CO ₂		***	***	***	***	***	***
Nitrogen		***	***	***	***	***	n.s.
CO ₂ × nitrogen		***	*	***	***	***	n.s.

NOTC (non-OTC control) is the control that locates at the outside of open-top-chamber (OTC) and ambient air (AA) condition. All the values are means of five replicates±SD, *p≤0.05, ***p≤0.001, and n.s: non-significance.

는 CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서 가장 낮았는데, 질소 시비에 의한 총 건중량의 증가율은 질소 2배, 3배 시비구에서 각각 무시비구의 1.3, 2.0배로 나타났으며, 이것은 대조구(NOTC)의 총 건중량 증가량인 1.8, 3.3배보다도 낮은 값이다.

지상부와 지하부의 비는 모든 CO₂ 처리구에서 질소

시비에 의하여 증가하였으며, 건중량의 증가와 같이 CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)의 질소 3배 시비구에서 가장 높았으며, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서는 증가폭이 매우 적었다. 또한 질소 시비에 의한 지상부와 지하부 비의 변화는 줄기보다 잎의 증가량에 더 큰 영향을 받았다.

3.2. 광색소 함량

백합나무 유묘의 잎에서 측정된 광색소 함량은 CO₂ 농도와 질소 시비에 따라 뚜렷한 변화를 나타냈다 (Table 2). 총 엽록소와 카로테노이드 함량은 모든 질소 시비구에서 CO₂ 농도 증가와 함께 증가하였으며, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서 가장 높았다. 그러나 질소 시비에 대한 효과는 CO₂ 농도에 따라 차이가 있었다. 대조구(NOTC)에서, 질소 시비구의 총 엽록소 함량은 무시비구보다 높았으나, 질소 3배 시비구는 질소 2배 시비구보다 오히려 낮았다. 대기 CO₂ 농도 (OTC1)의 경우, 질소 시비 효과는 질소 3배 시비구에서만 나타났으며, CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)의 경우, 질소 2배와 3배 시비구의 엽록소 함량은 무시비구보다 높았다. 반면, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서는 질소 시비에 의해 엽록소 함량이 가장 뚜렷하게 증가하였다. 이러한 결과는 카로테노이드 함량에서도 동일하였다. 질소 3배 시비된 유묘의 엽록소 a와 b의 비는 모든 CO₂ 처리구에서 무시비구보다 높았으나, 질소 2배 시비된 유묘의 엽록소 a와 b의 비는 대조구와 CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서는 무시비구보다 증가한 반면, 대기 CO₂ 농도(OTC1)와 CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)에서는 무시비구보다 감소하였다. 또한 엽록소와 카로테노이드의 비는 대조구(NOTC)와 대기 CO₂ 농도

(OTC1)에서는 질소 시비구가 무시비구보다 낮은 반면, CO₂ 1.4배와 1.8배 처리구(OTC2, OTC3)에서는 질소 시비구가 무시비구보다 높았다.

3.3. 광합성 특성

백합나무의 광합성 특성은 CO₂ 측정 농도, CO₂ 처리 농도 및 질소 시비 농도에 따라 차이를 보였다 (Table 3). CO₂ 400 μ mol mol⁻¹에서 측정된 백합나무 유묘의 광합성 속도는 CO₂ 농도가 증가하면서 감소하였으며, 감소율은 질소 시비 농도가 가장 높은 3배의 질소 시비구에서 가장 뚜렷하였다. CO₂ 560 μ mol mol⁻¹에서 측정된 광합성 속도는 질소 시비가 없는 상태에서 CO₂ 농도가 증가함에 따라 증가하는 경향을 보였으나, 대조구(NOTC)보다는 낮았다. 한편 질소 2배를 시비한 경우, CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)의 광합성 속도는 증가하였지만, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서는 감소하였으며, 질소 3배를 시비한 경우, 광합성 속도는 CO₂ 농도 증가와 함께 감소하였다. CO₂ 720 μ mol mol⁻¹에서 측정된 광합성 속도는 질소 시비가 없는 경우, CO₂ 처리 농도가 증가에 따라 광합성 속도는 증가하였으며, 질소를 2배 시비한 경우, CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)에서는 증가하였고, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서는 감소하였다. 질소 3배 시비구에서

Table 3. Changes in photosynthetic parameters in the leaves of *Liriodendron tulipifera* according to the elevated CO₂ and nitrogen fertilization levels

Treatment		Photosynthetic rate (μ mol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)			Stomatal conductance (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)			Transpiration rate (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)		
CO ₂	Nitrogen	400 ^a	560	720	400	560	720	400	560	720
NOTC (AA×1)	N (×1)	6.17±0.44	6.52±1.10	6.06±2.76	0.092±0.008	0.084±0.007	0.075±0.005	1.41±0.10	1.30±0.08	1.17±0.06
	N (×2)	4.94±0.59	6.25±0.99	6.88±1.22	0.054±0.010	0.043±0.010	0.034±0.010	0.90±0.13	0.71±0.13	0.56±0.15
	N (×3)	5.30±3.25	7.84±2.60	9.69±2.36	0.148±0.076	0.140±0.077	0.130±0.080	1.84±0.77	1.76±0.082	1.65±0.88
OTC1 (AA×1)	N (×1)	5.90±0.63	5.35±0.18	4.70±1.73	0.147±0.039	0.133±0.035	0.120±0.034	1.90±0.32	1.79±0.34	1.63±0.33
	N (×2)	6.46±0.83	8.46±1.22	9.68±1.31	0.105±0.034	0.093±0.033	0.079±0.028	1.55±0.43	1.40±0.45	1.22±0.41
	N (×3)	8.59±0.58	10.94±0.33	12.43±0.19	0.168±0.051	0.157±0.052	0.148±0.054	2.18±0.48	2.07±0.52	1.98±0.57
OTC2 (AA×1.4)	N (×1)	4.35±0.46	5.27±0.10	6.54±0.09	0.158±0.030	0.154±0.017	0.145±0.012	2.14±0.12	2.19±0.01	2.08±0.05
	N (×2)	6.27±0.83	9.01±0.65	10.15±0.81	0.153±0.007	0.137±0.006	0.109±0.004	2.22±0.14	2.00±0.08	1.73±0.04
	N (×3)	5.85±1.70	7.42±2.51	8.76±2.68	0.139±0.027	0.139±0.037	0.116±0.028	2.15±0.45	2.16±0.59	1.84±0.45
OTC3 (AA×1.8)	N (×1)	4.76±1.01	6.48±1.01	7.99±1.51	0.102±0.017	0.106±0.025	0.100±0.027	1.64±0.30	1.70±0.42	1.62±0.44
	N (×2)	4.80±0.26	6.69±1.37	7.39±1.39	0.102±0.050	0.087±0.048	0.063±0.036	1.57±0.69	1.31±0.65	1.07±0.59
	N (×3)	3.57±0.56	5.46±1.12	6.36±1.21	0.115±0.047	0.114±0.059	0.091±0.049	1.81±0.74	1.80±0.89	1.48±0.76
CO ₂		***	***	***	***	***	***	***	***	***
Nitrogen		n.s.	***	***	***	***	***	***	***	***
CO ₂ × nitrogen		***	***	***	***	**	***	*	n.s.	*

NOTC (non-OTC control) is the control that locates at the outside of open-top-chamber (OTC) and ambient air (AA) condition. ^aindicates CO₂ concentration in the chamber of portable photosynthesis analyzer during measurement. All the values are means of five replicates±SD, *p≤0.05, **p≤0.01, ***p≤0.001, and n.s.: non-significance.

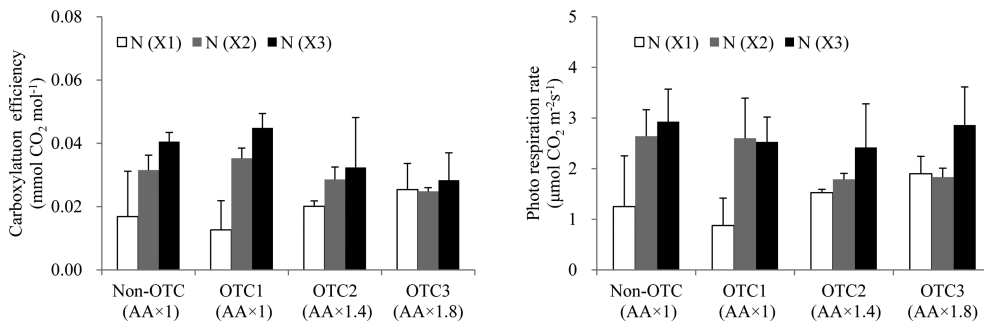


Fig. 1. Changes in carboxylation efficiency and photo-respiration rate in the leaves of *Liriodendron tulipifera* according to the elevated CO₂ and nitrogen fertilization levels. NOTC (non-OTC control) is the control that locates at the outside of open-top-chamber (OTC) and ambient air (AA) condition. All the values are means of five replicates ± SD.

는 CO₂ 농도가 증가함에 따라 광합성 속도는 감소하였다.

백합나무 유묘의 기공전도도는 모든 CO₂ 측정 농도에서 CO₂ 처리에 의해 증가하였다(Table 3). CO₂ 처리 농도 중 가장 높은 기공전도도를 나타낸 것은 CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)의 유묘들이며, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)의 유묘들은 대기 CO₂ 농도(OTC1)에서 자란 유묘들의 기공전도도보다 낮았다. 질소 2배 시비구의 경우, 모든 CO₂ 처리구의 기공전도도가 무시비구보다 감소하였으나, 질소 3배 시비구의 경우, 대조구(NOTC)와 대기 CO₂ 농도(OTC1)의 기공전도도는 무시비구보다 증가하였다. 반면, 질소 3배 시비구에서 CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)의 기공전도도는 무시비구보다 감소하였고, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)의 기공전도도 변화는 일정하지 않았다.

증산 속도는 기공전도도와 마찬가지로 CO₂ 처리에 의해 증가하였으며, 증산 속도의 증가율은 CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)에서 가장 높았다(Table 3). 그러나 CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)의 증산 속도는 CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)보다 낮았다. 모든 CO₂ 처리구에서 질소 2배 시비구의 증산 속도는 무시비구보다 감소하였으나, 질소 3배 시비구의 증산 속도는 무시비구보다 증가하거나 비슷한 수준을 유지하였다.

백합나무의 탄소고정효율은 질소 시비가 없는 상태에서 CO₂ 처리와 함께 증가하는 경향을 보였으나, 질소 시비구에서는 CO₂ 처리에 의해 오히려 감소하였다(Fig. 1). 반면, 질소 시비구의 탄소 고정효율은 대기 CO₂ 농도(OTC1)에서는 대조구(NOTC)보다 높았다. 또한 대조구(NOTC), 대기 CO₂ 농도(OTC1) 및 CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)의 탄소고정효율은 질소 시비가

증가함에 따라 증가하였으나, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서는 무시비구와 차이가 없었다. 백합나무의 광호흡 속도는 질소 시비가 없는 상태에서 탄소고정효율과 마찬가지로 CO₂ 처리와 함께 증가하였으나, 질소 시비구에서 CO₂ 처리된 유묘들의 광호흡 속도는 대조구보다 감소하였다(Fig. 1). 한편, 모든 CO₂ 처리구에서 질소 시비에 의해 광호흡 속도는 증가하였으며, 증가폭은 대조구에서 가장 컸다.

3.4. 질소와 탄소 함량

백합나무의 잎, 줄기, 뿌리에 축적된 질소와 탄소 함량은 CO₂ 처리와 질소 시비와 함께 증가하였다(Table 4). 무시비구의 경우, 백합나무의 조직 내 질소 함량은 CO₂ 처리와 함께 증가하였으며, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서 가장 높았다. 그러나 질소 2배 시비구의 경우, 대기 CO₂ 농도(OTC1)에서는 대조구(NOTC)보다 총 질소 함량이 증가하였으나, CO₂ 농도가 증가함에 따라 총 질소 함량은 대기 농도(OTC1)에서 자란 유묘의 질소 함량보다 감소하였다. 질소 3배 시비구에서는 CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)까지는 질소 함량이 증가하였으나, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서는 대기 농도(OTC1)보다 낮아져, 대조구(NOTC)와 유사한 수준을 보였다. 그러나 모든 CO₂ 처리구에서 질소 시비에 의해 조직 내 질소함량은 무시비구보다 증가하였다. 부위별로는 뿌리가 가장 높은 질소 함량을 나타냈으나, 질소 시비 농도가 높아짐에 따라, 잎과 줄기에 축적되는 질소 함량이 증가하여, 지상부와 지하부의 비를 증가시켰다.

탄소함량은 질소함량과 마찬가지로 CO₂ 처리와 질소 시비에 의해 증가하는 경향을 보였다(Table 4). 무

Table 4. Changes in nitrogen and carbon uptake of *Liriodendron tulipifera* according to the elevated CO₂ and nitrogen fertilization levels

Treatment		Nitrogen (g/seedling)					Carbon (g/seedling)				
CO ₂	Nitrogen	Leaf	Stem	Root	Total	Shoot/Root	Leaf	Stem	Root	Total	Shoot/Root
NOTC (AA×1)	N (×1)	0.16±0.01	0.34±0.02	1.23±0.04	1.74±0.04	0.42±0.02	5.7±0.1	10.4±0.1	39.0±0.1	55.2±0.1	0.41±0.01
	N (×2)	1.18±0.02	0.89±0.02	3.19±0.05	5.25±0.08	0.65±0.01	39.1±0.3	29.0±0.2	104.9±0.8	172.9±1.0	0.65±0.01
	N (×3)	1.73±0.05	1.26±0.08	4.46±0.01	7.45±0.14	0.67±0.03	56.4±0.1	45.2±0.2	146.2±0.5	247.8±0.3	0.69±0.01
OTC1 (AA×1)	N (×1)	0.35±0.01	0.31±0.01	1.30±0.03	1.97±0.02	0.51±0.01	12.2±0.1	10.0±0.1	44.7±0.8	66.9±0.8	0.50±0.01
	N (×2)	1.64±0.03	1.27±0.07	4.93±0.12	7.84±0.06	0.59±0.03	62.3±0.2	46.6±0.1	167.9±1.3	276.8±1.3	0.65±0.01
	N (×3)	2.06±0.02	1.02±0.1	5.24±0.04	8.31±0.3	0.59±0.01	65.1±0.1	35.0±0.1	171.5±1.3	271.6±1.5	0.58±0.01
OTC2 (AA×1.4)	N (×1)	0.37±0.01	0.29±0.01	1.43±0.02	2.10±0.3	0.46±0.01	11.4±0.1	8.6±0.1	48.4±0.2	68.4±0.3	0.41±0.01
	N (×2)	1.39±0.02	0.83±0.01	3.95±0.06	6.17±0.06	0.56±0.01	45.2±0.1	25.5±0.1	121.6±2.2	192.4±2.3	0.58±0.01
	N (×3)	2.92±0.03	1.71±0.04	6.78±0.11	11.41±0.14	0.68±0.01	86.2±0.2	62.2±0.3	233.3±1.2	381.7±1.0	0.64±0.01
OTC3 (AA×1.8)	N (×1)	0.41±0.01	0.44±0.01	1.28±0.01	2.13±0.02	0.66±0.01	14.7±0.1	14.3±0.1	44.4±0.8	73.5±0.9	0.65±0.01
	N (×2)	1.27±0.03	1.03±0.04	3.29±0.05	5.59±0.08	0.70±0.01	41.2±0.2	32.7±0.1	99.2±0.9	173.2±1.0	0.75±0.01
	N (×3)	1.60±0.03	1.49±0.04	4.53±0.05	7.63±0.05	0.68±0.01	48.5±0.1	46.8±0.1	138.4±1.5	233.7±1.5	0.69±0.01
CO ₂		***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
Nitrogen		***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
CO ₂ × nitrogen		***	***	***	***	***	***	***	***	***	***

NOTC (non-OTC control) is the control that locates at the outside of open-top-chamber (OTC) and ambient air (AA) condition. All the values are means of five replicates±SD. ***p≤0.001.

시비구의 경우, 총 탄소 함량은 CO₂ 처리와 함께 증가하였으나, CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)의 잎과 줄기와 CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)의 뿌리는 대기 농도(OTC1)의 것보다 낮았다. 질소 2배 시비구의 경우, CO₂ 1.4배(OTC2)와 1.8배 처리구(OTC3)에서 잎, 줄기, 뿌리 모두 대기 농도(OTC1)의 것보다 탄소 함량이 낮았으며, 질소 3배 시비구에서는 CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)가 대기 농도(OTC1)의 것보다 증가하였으나, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)는 대기 농도(OTC1)의 것보다 감소하였다. 질소 시비는 모든 CO₂ 처리구에서 탄소 함량을 증가시켰으며, 특히 뿌리에서 가장 높은 탄소 함량을 보였다. 또한 질소 시비는 잎과 줄기의 탄소함량을 증가시켜, 지상부와 지하부의 탄소함량 비를 증가시켰다.

IV. 고찰 및 결론

일반적으로 CO₂ 농도 증가는 식물의 생장을 촉진하지만, 생장 자극에 대한 효과는 토양의 영양 상태에 따라 다양하게 나타난다. 많은 연구에서 CO₂ 농도가 증가하면 수목의 생체량이 증가된 결과들을 제시하였으며, 이러한 반응은 토양 내 질소가 부족할 때 보다 질소가 충분할 때 더 뚜렷하였다(Norby *et al.* 1986; Johnson *et al.*, 1995; Tissue *et al.*, 1997). 본 연구에

서는 질소가 추가 공급되지 않은 상태에서 CO₂ 농도가 증가함에 따라, 백합나무의 총 건중량은 증가하였지만, 질소 추가 시비에 대한 효과는 매우 제한적이였다. 즉, 질소를 2배 시비한 경우, 건중량은 CO₂ 농도의 증가와 함께 감소하였으며, 질소를 3배로 추가 시비한 경우, CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)에서는 생장 증가를 보였지만, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서는 생장이 감소하였다. 이러한 결과는 CO₂ 농도와 질소의 시비 상태에 따라 백합나무의 생장 촉진 효과가 달라진다는 것을 의미하는데, 즉, 질소 추가 시비가 없는 상태에서 백합나무의 생장은 CO₂ 농도에 크게 영향을 받으며, 질소가 추가로 시비될 경우, CO₂ 농도와 질소 시비 효과가 동시에 나타나지만, 높은 CO₂ 농도에서 질소 추가 시비에 대한 효과는 상쇄되는 것으로 판단된다.

또한, CO₂ 농도 증가는 식물의 생체량 배분 양상에 영향을 주어, 지상부와 지하부의 비를 감소시키고, 잔가지의 발달을 유도하며, 개화를 촉진한다(Bazzaz and Fajer, 1992; Tissue *et al.*, 1997). 이와 같은 지상부와 지하부 비의 감소 현상은 질소가 제한된 식물에서 뚜렷하게 나타나며, 시비가 잘된 식물에서는 반대로 지상부와 지하부의 비가 증가한다(Baxter *et al.*, 1997). 본 연구의 경우, 백합나무의 지상부와 지하부 비는 CO₂ 농도와 질소 시비 수준에 따라 다양하였다.

무시비 상태에서 CO₂ 1.8배 처리(OTC3)는 지상부와 지하부 비를 증가시켰는데, 이것은 잎의 건중량 증가에 기인한 것이다. 반면, 추가 질소가 시비된 경우, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서 지상부와 지하부의 비가 증가한 것은 CO₂ 농도 증가에 따른 뿌리의 건중량 감소가 잎이나 줄기의 건중량 감소보다 컸기 때문이다. 한편, 질소 공급이 적은 상태에서 자라는 식물은 지상부의 생체량보다 지하부인 뿌리의 생체량이 더 높으며(Brouwer, 1962; Van de Werf and Nagel, 1996), 세근이 많이 발달한다(Grime *et al.*, 1991; Fichtner and Schulze, 1992).

엽록소는 식물의 엽록체에서 빛 에너지를 흡수하여 CO₂를 유기화합물인 탄수화물로 동화시키는 역할을 하며, CO₂가 높은 환경에서 자란 식물에서는 광합성 저해 또는 엽록체의 물리적 피해가 유발되는 것으로 보고된바 있으나 (DeLucia *et al.*, 1985), 일반적으로 CO₂ 농도와 질소 시비에 대한 식물의 엽록소 함량 변화는 일정한 반응을 보이지 않는다. CO₂ 농도 증가에 의한 성장 촉진은 엽록소 함량을 감소시킬 수 있으며, 수종에 따라 반응 차이가 크다(Sage *et al.*, 1989). 우리의 결과에서 보여 주듯이, 질소 시비는 모든 처리구에서 백합나무의 광색소 함량을 증가시켰지만, CO₂ 농도에 따라 광색소 함량의 증가 폭은 달랐다. 즉, 질소 시비에 의해 잎의 생장이 증가한 대조구(NOTC)의 질소 3배 처리구와 CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)의 질소 2배 시비구에서는 엽록소 함량의 증가 폭이 매우 적었다. 이것은 잎내 축적되었던 광색소들이 잎의 성장 증가와 함께 조직 내에서 희석되었기 때문인 것으로 판단된다. 이와는 반대로, CO₂ 농도 증가에도 불구하고 잎의 성장 증가가 크지 않았던 OTC3의 질소 2배와 3배 처리구의 광색소 함량은 무시비구와 비교해서 크게 증가하였는데, 이것은 질소의 추가 시비에도 불구하고, 잎의 성장 촉진이 제한됨으로써, 광색소들이 잎 조직 내에 축적되었기 때문인 것으로 판단된다.

한편, CO₂ 농도 증가는 탄소 고정 효율의 증가 및 Rubisco 산화의 감소를 통해 순광합성을 증가시키며, 탄수화물의 합성을 증가시킨다(Stitt, 1991; Bowes, 1996; Drake *et al.*, 1997). 본 연구에서는 추가 질소 시비가 없는 상태에서 CO₂ 농도 증가에 의한 광합성 속도와 탄소고정효율의 증가를 확인할 수 있었으나, 질소가 추가 시비된 상태에서는 질소 1.4배 시비

구에서만 광합성 속도의 증가를 확인할 수 있었다.

일반적으로 CO₂ 농도가 높아짐에 따라 광합성 속도는 일정하게 증가하지만, CO₂ 농도가 일정한 수준을 넘어서면 광합성 속도가 더 이상 증가하지 않는 순화 반응이 일어난다. 광합성 순화 반응은 Rubisco 단백질 함량과 활성의 감소에 의해 탄소고정효율의 감소를 가져온다(Tissue *et al.*, 1993; George *et al.*, 1996; Drake *et al.*, 1997). 그러나 본 연구에서, 질소 추가 시비가 없는 상태에서 위와 같은 광합성 순화 반응은 관찰되지 않았다. 오히려 질소가 추가 시비된 묘의 경우, CO₂ 농도의 증가에 따라 탄소고정효율이 감소하였고, CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서는 광합성 속도가 감소하였다. 기존의 연구 결과에 따르면, CO₂ 농도 증가에 의한 광합성 순화는 질소 시비가 충분한 조건보다 질소가 제한된 조건에서 더 뚜렷하게 나타난다(Wong 1979; Oberbauer *et al.*, 1986; Pettersson and MacDonald, 1994; Bowler and Press, 1996). 이와 같이 본 연구의 결과가 기존의 연구 결과와 상이한 것은 실험 조건의 차이에서 비롯된 것으로 판단된다. 즉, 본 연구에서 사용한 토양은 질소가 제한된 상태는 아니며, 본 연구에서 관찰된 CO₂ 농도의 증가에 의한 광합성 속도와 탄소고정효율의 감소 반응은 질소 제한에 의해 나타나는 광합성 순화 반응이라기보다는 CO₂ 농도가 높은 상태에서 잎의 기공이 닫히면서 나타난 결과로 판단된다. 본 연구에서 CO₂ 1.8배 처리구(OTC3)에서 나타난 잎의 기공전도도 감소는 이러한 결과를 뒷받침해주고 있다.

식물이 조직 내 C/N 비를 증가시키는 정도는 대기로부터 흡수할 수 있는 탄소의 량에 영향을 받는다. 본 연구에서 질소가 추가 시비되지 않은 상태에서 질소 함량은 CO₂ 농도 증가와 함께 증가하였으나, 질소 추가 시비 상태에서는 CO₂ 농도 증가에 의해 질소 함량이 감소하였다. 이와 같이 질소가 부족한 상태에서, CO₂ 농도 증가에 의해 조직 내 질소 함량이 증가하는 것은 질소 이용 효율이 증가되었기 때문이며, 이로 인해 식물의 생장은 증가하지만, 불균형적인 질소 배분 특성을 나타내게 된다(Norby *et al.*, 1986; O'Neill *et al.*, 1987).

본 연구의 결과와 같이, 질소가 충분한 상태에서 CO₂ 농도가 증가하면, 식물 조직의 질소 농도와 Rubisco 함량이 감소한다(Cotrufo *et al.*, 1998). 이러한 반응은 CO₂ 농도와 질소 시비에 의한 성장 증가

의 결과로 체내에 축적된 질소가 생장 증가에 의해 희석되었기 때문이다(Cao *et al.*, 2008). Roberntz and Stockfors(1998)는 CO₂ 농도가 증가된 환경에서 자란 독일가문비나무의 잎 내 질소 농도가 증가하지 않은 것은 잎의 질소가 다른 기관으로 이송되었기 때문이라고 보고하였다. 또한, CO₂ 농도 증가는 에너지 비용을 최적화하기 위하여 질소 배분을 변화시키는데, 지상부의 광합성 조직에 이용되는 질소는 적어지고 (Van Oosten and Besford, 1994), 지하부인 근계에 배분되는 질소는 증가한다(Billes *et al.*, 1993). 본 연구에서는 CO₂ 농도 증가에 의한 지상부의 질소 배분 감소와 지하부의 질소 배분 증가는 매우 제한적이었으며, 이러한 현상은 CO₂ 1.4배 처리구(OTC2)의 무시비구와 질소 2배 처리구에서만 관찰되었다.

한편, 백합나무 유묘의 조직 내 탄소함량은 질소시비와 함께 증가하였는데, 이것은 질소시비에 의한 생장 촉진의 결과로 판단되며, 질소 함량과 마찬가지로 CO₂ 농도 증가로 기공이 닫혔던 1.8배 처리구(OTC3)에서는 탄소 함량이 감소하였다. 또한, 탄소 함량은 질소 시비에 의해 지상부로의 배분이 증가하였으나, CO₂ 농도 증가에 의한 탄소 함량의 배분 특성은 CO₂ 농도와 질소 시비의 수준에 영향을 받는 것으로 판단된다.

결론적으로 백합나무의 생장 및 생리적 특성은 CO₂ 농도와 질소 시비의 상태에 따라 달라졌다. 즉, 질소 추가 시비가 없는 상태에서 백합나무의 생장은 CO₂ 농도에 크게 영향을 받았으며, 질소가 추가로 시비될 경우, CO₂ 농도와 질소 시비 효과가 동시에 나타났지만, 높은 CO₂ 농도에서 질소 추가 시비에 대한 효과는 상쇄되는 것으로 판단된다.

적 요

본 연구는 기후변화 하에서 우리나라 기후와 산림토양에 적합한 수종을 개발하기 위해서, 상부 개방형 온실(Open Top Chamber)을 이용하여, CO₂ 농도를 대기보다 1.4배와 1.8배 증가시킨 상태에서, 질소 농도에 따른 백합나무의 생리적 반응을 조사하고자 실시하였다. 백합나무 유묘의 건중량은 모든 CO₂ 농도 하에서, 질소 시비량의 증가와 함께 증가하였다. 그러나 CO₂ 농도 증가에 따른 백합나무 건중량 변화는 질소 시비 농도에 따라 다른 결과를 보였다. 총 엽록소와

카로테노이드 함량은 모든 질소 시비구에서 CO₂ 농도 증가와 함께 증가하였으나, 질소 시비에 대한 효과는 CO₂ 농도에 따라 차이가 있었다. 백합나무의 광합성 특성은 CO₂ 측정 농도, CO₂ 처리 농도 및 질소 시비 농도에 따라 차이를 보였으며, 기공전도도와 증산 속도는 CO₂ 처리에 의해 증가하였다. 백합나무의 탄소 고정효율은 CO₂ 농도 증가와 함께 증가하는 경향을 보였으나, 질소 시비구에서는 CO₂ 농도 증가에 의해 오히려 감소하였다. 백합나무의 잎, 줄기, 뿌리에 축적된 질소와 탄소 함량은 CO₂ 증가와 질소 시비와 함께 증가하였다. 결론적으로 CO₂ 농도가 높은 상태에서 백합나무의 생리적 특성과 탄소 흡수 능력은 질소 시비에 의해서 개선되거나 증가하였지만, CO₂ 농도에 따라 크게 영향을 받았다.

감사의 글

이 논문은 2011학년도 경북대학교 연구년 교수 연구비에 의하여 연구되었습니다.

REFERENCES

- Baxter, R., T. W. Ashenden, and J. Farrar, 1997: Effect of elevated carbon dioxide and nutrient status on growth, dry matter partitioning and nutrient content of *Poa alpina* var. *vivpara* L. *Journal of Experimental Botany* **48**, 1477-1486.
- Bazzaz, F. A., and E. D. Fajer, 1992: Plant life in a CO₂-rich world. *Scientific American* **266**, 68-74.
- Billes, G., H. Rouhier, and P. Bottner, 1993: Modifications of the carbon and nitrogen allocations in the plant (*Triticum aestivum* L.) soil system in response to increased atmospheric CO₂ concentration. *Plant and Soil* **157**, 215-225.
- Bowes, G., 1996: Elevated carbon dioxide. *Advances in Photosynthesis, Vol. 3. Environmental Stress and Photosynthesis*, N. Baker, (Ed.) Academic Press, Dordrecht Canadian, 387-407.
- Bowler, J. M., and M. C. Press, 1996: Effects of elevated carbon dioxide, nitrogen form and concentration on growth and photosynthesis of a fast- and slow-growing grass. *New Phytologist* **132**, 391-401.
- Brouwer, R., 1962: Nutrient influences on the distribution of the dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences* **10**, 399-408.
- Cao, B., Q. L. Dang, X. Yü, and S. Zhang, 2008: Effects of CO₂ and nitrogen on morphological and biomass traits of white birch (*Betula papyrifera*) seedlings. *Forest Ecology*

- and Management* **254**, 217-224.
- Ceulemans, R., and M. Mousseau, 1994: Tansley Review No. 71. Effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New phytologist* **127**, 425-446.
- Cotrufo, M. F., P. Ineson, and A. Scott, 1998: Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues. *Global Change Biology* **4**, 43-54.
- DeLucia, E. H., T. W. Sasek, and B. R. Strain, 1985: Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynth Res* **7**, 175-184.
- Drake, B. G., M. A. González-Meler, and S. P. Long, 1997: More efficient plants: a consequence of elevated carbon dioxide? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **48**, 607-640.
- Fichtner, K., and E. D. Schulze, 1992: The effect of nitrogen nutrition on annuals originating from habitats of different nitrogen availability. *Oecologia* **92**, 236-241.
- George, V., D. Gerant, and P. Dizengremel, 1996: Photosynthesis, Rubisco activity and mitochondrial malate oxidation in pedunculate oak seedlings grown under present and elevated atmospheric carbon dioxide concentrations. *Annales Des Sciences Forestieres (Paris)* **53**, 469-474.
- Grime, J. P., B. D. Campbell, J. M. L. Mackey, and J. C. Crick, 1991: Root plasticity, nitrogen capture and competitive ability. *Plant Root Growth: an Ecological Perspective*, D. Atkinson (Ed.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, 381-397.
- Hiscox, J. D., and G. F. Israelstam, 1978: A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany* **57**, 1332-1334.
- Huang, J. G., Y. Bergeron, B. Denneler, F. Berninger, and J. Tardif, 2007: Response of Forest Trees to Increased Atmospheric CO₂. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **26**, 265-283.
- IPCC, 2007: Climate Change 2007. The Physical Science Basis, Cambridge University Press.
- Johnson, D. W., 2006: Progressive N limitation in forests. Review and implications for long-term responses to elevated CO₂. *Ecology* **87**, 64-75.
- Johnson, R. H., T. Ball, and R. F. Walker, 1995: Effects of elevated CO₂ and nitrogen on nutrient uptake in ponderosa pine seedlings. *Plant and Soil* **168-169**, 535-545.
- Kim, P. G., and E. J. Lee, 2001: Ecophysiology of Photosynthesis I: Effects of light intensity and intercellular CO₂ pressure on photosynthesis. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **3**, 126-133.
- Lee, J. C., D. H. Kim, G. N. Kim, P. G. Kim, and S. H. Han, 2012: Long-term climate change research facility for trees: CO₂-enriched open top chamber system. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **14**, 19-27.
- Lewis, J. D., M. Lucash, D. M. Olszyk, and D. T. Tingey, 2004: Relationships between needle nitrogen concentration and photosynthetic responses of Douglas-fir seedlings to elevated CO₂ and temperature. *New Phytologist* **162**, 355-364.
- McGuire, A. D., J. M. Melillo, and L. A. Joyce, 1995: The Role of nitrogen in the response of forest net primary production to elevated atmospheric carbon dioxide. *Annual Review of Ecology and Systematics* **26**, 473-503.
- Norby, R. J., E. G. O'Neill, and R. J. Luxmore, 1986: Effects of atmospheric CO₂ enrichment on growth and mineral nutrition of *Quercus alba* seedlings in a nutrient poor soil. *Plant Physiology* **82**, 83-89.
- Norby, R. J., and E. G. O'Neill, 1991: Leaf area compensation and nutrient interactions in CO₂-enriched seedlings of yellow poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) *New Phytologist* **117**, 515-528.
- O'Neill, E. G., R. J. Luxmoore, and R. J. Norby, 1987: Elevated atmospheric CO₂ effects on seedling growth, nutrient uptake, and rhizosphere bacterial population of *Liriodendron tulipifera* L. *Plant and Soil* **104**, 3-11.
- Oberbauer, S. F., N. Sionit, S.J. Hastings, and W.C. Oechel, 1986: Effects of CO₂ enrichment and nutrition on growth, photosynthesis and nutrient concentration of Alaskan tundra plant species. *Journal of Botany* **64**, 2993-2998.
- Pettersson, R., and J. S. MacDonald, 1994: Effects of nitrogen supply on the acclimation of photosynthesis to elevated CO₂. *Photosynthesis Research* **39**, 389-400.
- Roberntz, P., and J. Stockfors, 1998: Effects of elevated CO₂ and nitrogen on net photosynthesis, stomatal conductance and needle respiration of field-grown Norway spruce trees. *Tree Physiology* **18**, 233-241.
- Roy, J., B. Saugier, and H. A. Mooney, 2001: *Terrestrial Global Productivity*, Academic Press, 529pp.
- Ryu, K. O., S. S. Jang, W. Y. Choi, and H. E. Kim, 2003: Growth performance and adaptation of *Liriodendron tulipifera* in Korea. *Jour. Korean For. Soc.* **92**(6), 515-525.
- Ryu, K. O., U. J. Kim, I. S. Kim, H. S. Choi, D. H. Lee, and Y. W. Kim, 2008. *Liriodendron tulipifera* L.-Growth characteristics and utilization technique-. Korea Forest Research Institute Research Note No. 320. 286pp.(in Korean).
- Sage, R. F., T. D. Sharkey, and J. R. Seemann, 1989: Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. *Plant Physiology* **89**, 590-596.
- Stitt, M., 1991: Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environment* **14**, 741-762.
- Stitt, M., and A. Krapp, 1999: The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: the physiological and molecular background. *Plant, Cell and Environment* **22**, 583-621.
- Thomas, R. Q., C. D. Canham, K. C. Weathers, and C. L. Goodale, 2010: Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the U.S. *Nature Geoscience* **3**, 13-

- 17.
- Tissue, D. T., R. B. Thomas, and B. R. Strain, 1993: Long-term effects of elevated CO₂ and nutrients on photosynthesis and Rubisco in loblolly pine seedlings. *Plant, Cell and Environment* **16**, 859-865.
- Tissue, D. T., R. B. Thomas, and B. R. Strain, 1997: Atmospheric CO₂ enrichment increases growth and photosynthesis of *Pinus taeda*, a 4 year experiment in the field. *Plant, Cell and Environment* **20**, 1123-1134.
- Van de Werf, A., and O. W. Nage1, 1996: Carbon allocation to shoots and roots in relation to nitrogen supply is mediated by cytokinins and sucrose. *Opinion in Plant Soil* **185**, 21-32.
- Van Oosten, J., and R. T. Besford, 1994: Sugar feeding mimics effect of acclimation to high CO₂ rapid down regulation of Rubisco small subunit transcripts but not of the large subunit transcripts. *Journal of Plant Physiology* **143**, 306-312.
- Wong, S. C., 1979: Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. I. Interactions of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C3 and C4 plants. *Oecologia* **44**, 68-74.