

대기 중 CO₂ 농도의 상승에 대한 배추의 광합성과 생장 반응

오순자¹ · 손인창¹ · 위승환¹ · 송은영¹ · 고석찬^{2*}

¹농촌진흥청 국립원예특작과학원 온난화대응농업연구소, ²제주대학교 생물학과
(2016년 10월 6일 접수; 2016년 12월 10일 수정; 2016년 12월 25일 수락)

Photosynthetic and Growth Responses of Chinese Cabbage to Rising Atmospheric CO₂

Soonja Oh¹, In-Chang Son¹, Seung Hwan Wi¹, Eun Young Song¹ and Seok Chan Koh^{2*}

¹Agricultural Research Institute for Climate Change, National Institute of Horticultural and Herbal Science, RDA, Jeju 63240, Korea

²Department of Biology, Jeju National University, Jeju 63243, Korea

(Received October 6, 2016; Revised December 10, 2016; Accepted December 25, 2016)

ABSTRACT

The effects of elevated atmospheric CO₂ on photosynthesis and growth of Chinese cabbage (*Brassica campestris* subsp. *napus* var. *pekinensis*) were investigated to predict productivity in highland cropping in an environment where CO₂ levels are increasing. Vegetative growth, based on fresh weight of the aerial part, and leaf characteristics (number, area, length, and width) of Chinese cabbage grown for 5 weeks, increased significantly under elevated CO₂ (800 μmol · mol⁻¹) compared to ambient CO₂ (400 μmol · mol⁻¹). The photosynthetic rate (*A*), stomatal conductance (*g_s*), and water use efficiency (*WUE*) increased, although the transpiration rate (*E*) decreased, under elevated atmospheric CO₂. The photosynthetic light-response parameters, the maximum photosynthetic rate (*A_{max}*) and apparent quantum yield (ϕ), were higher at elevated CO₂ than at ambient CO₂, while the light compensation point (*Q_{comp}*) was lower at elevated CO₂. In particular, the maximum photosynthetic rate (*A_{max}*) was higher at elevated CO₂ by 2.2-fold than at ambient CO₂. However, the photosynthetic CO₂-response parameters such as light respiration rate (*R_p*), maximum Rubisco carboxylation efficiency (*V_{cmax}*), and CO₂ compensation point (CCP) were less responsive to elevated CO₂ relative to the light-response parameters. The photochemical efficiency parameters (*F_v/F_m*, *F_v/F_o*) of PSII were not significantly affected by elevated CO₂, suggesting that elevated atmospheric CO₂ will not reduce the photosynthetic efficiency of Chinese cabbage in highland cropping. The optimal temperature for photosynthesis shifted significantly by about 2°C under elevated CO₂. Above the optimal temperature, the photosynthetic rate (*A*) decreased and the dark respiration rate (*R_d*) increased as the temperature increased. These findings indicate that future increases in CO₂ will favor the growth of Chinese cabbage on highland cropping, and its productivity will increase due to the increase in photosynthetic affinity for light rather than CO₂.

Key words: Elevated CO₂, Optimal temperature, Photosynthetic rate (*A*), Vegetative growth



* Corresponding Author : Seok Chan Koh
(sckoh@jejunu.ac.kr)

I. 서 론

대기 중의 이산화탄소(CO_2) 농도는 산업혁명 이후 화석연료 사용의 증가, 삼림의 훼손 및 전용에 따른 손실 등 다양한 산업 활동의 영향으로 지속적으로 증가하고 있으며, 지구온난화와 이상기후 현상의 원인이 되고 있다. 1850년까지만 하더라도 대기 중 CO_2 의 농도는 약 280 ppm이었으나 현재는 394.5 ppm에 이르며(2010년 기상청 안면도 국가기후변화 감시센터 자료), 인구증가와 경제활동의 가속화로 인해 앞으로도 CO_2 방출량은 지속적으로 증가하고, 이로 인해 21세기 말 지구의 평균 표면온도도 약 $1.5\sim 2.0^\circ\text{C}$ 높아질 것으로 예측하고 있다(IPCC, 2014). 우리나라의 연평균 온도도 최근 30년(1981-2010) 동안 0.7°C 상승하였고, 앞으로도 지속적으로 상승할 것으로 예측된다(KMA, 2011).

대기 중 CO_2 농도 증가가 지구온난화를 야기하지만 C_3 식물 대부분에서는 광합성을 촉진하기 때문에 작물의 온실재배시 CO_2 농도를 높여 생산성을 향상시킬 수 있다(Poorter, 1993). 농작물의 CO_2 시비는 순광합성을 향상시킬 수 있으며, 대략 33%의 수율 증가로 이어지기도 한다(Kimball, 1985). 제주도의 일부 온실 농가에서는 작물의 생산성을 높이기 위하여 지하 40-80m 지점의 화산암층(암반층)에 분포하고 있는 화산쇄설층의 지하 공기 내 CO_2 를 이용하기도 한다(Kang et al., 2009). 대기 중 CO_2 농도 증가에 대한 농업분야의 연구는 대부분 작물의 CO_2 고정의 결과라고 할 수 있는 바이오매스 생산에 초점을 맞추고 있다. 더군다나, 시설 작물재배에 있어서 작물의 생산성을 극대화할 뿐만 아니라 조기 수확을 목적으로 시설 내부에 CO_2 농도를 인위적으로 높여서 재배하기도 한다. 하바네로 고추(*Capsicum chinense* Jacq.)의 경우 CO_2 농도 증가에 의해 수확량이 증가할 뿐만 아니라 과실 크기와 적색 고추 열매의 캡사이신 함량도 크게 증가하는 것으로 나타나 CO_2 농도가 이차 대사산물의 합성에도 관여하는 것으로 보고되었다(Garruña-Hernández et al., 2013).

배추(*Brassica campestris* subsp. *napus* var. *pekinensis*)는 십자화과(Cruciferae)에 속하는 식물이며, 김치의 주재료로써 우리나라에서 생산 및 소비가 높은 채소작물 중에 하나이며, 여러 작형을 통해 연중 재배되고 있다. 그 중 고랭지 여름배추의 재배면적은 전체 배추 재배면적의 약 10%이며, 강원도 등 해발 600m 이상의 고랭지 지역에서 재배하고 있다(Park and Park, 2013). 고랭지는 해발고도가 높아질수록 기온이 점차 낮아지는 기후 특

성 때문에 여름철에 고온다습으로 인해 평난지에서 재배하기 어려운 호냉성 작물인 배추를 재배하기에 적합하다. 고농도 CO_2 조건에서 배추의 광합성 특성과 생육에 대하여는 봄배추나 가을배추 재배시 연구가 진행된 바 있으나(Choi et al., 2011; Lee et al., 2006), 여름철 고랭지 환경 하의 고농도 CO_2 조건의 영향에 대하여는 연구된 바가 없다.

따라서, 본 연구는 대기 중 CO_2 농도가 증가하였을 때 배추의 생리적 특성과 광합성에 미치는 영향을 조사하여 미래의 CO_2 농도 증가 시 고랭지 배추의 생산성을 예측해보고자 수행하였다.

II. 재료 및 방법

2.1. 식물재료 및 재배조건

본 실험에 사용한 식물재료는 고랭지 여름 배추의 주품종인 춘광(*Brassica campestris* subsp. *napus* var. *pekinensis* cv. Chungwang)이며, 배양용 상토가 들어 있는 105구 육묘용 플러그 트레이에 종자를 1립 씩 파종하여 자연광 하에서 $20\pm 1^\circ\text{C}$ (day)/ $15\pm 1^\circ\text{C}$ (night)의 조건으로 재배하였다. 파종 30일 후에 본엽이 3-4매 나온 균일하게 자란 개체들을 선별하여 사각포트(용적 15L)에 정식하고, $20\pm 1^\circ\text{C}$, 60-70% 상대습도, $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (14h light/10h dark), $400 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ 로 유지되도록 설정된 환경제어챔버(GR96, EGC, Chagrin Falls, USA)에서 5일간 순화시켰다. 이후 건전한 상태의 개체들을 각각 10개체씩 무작위적으로 선별하여 고랭지 환경조건과 유사한 배양조건에서 챔버 내 CO_2 농도를 각각 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (ambient)과 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (elevated)로 다르게 설정한 환경제어 챔버에서 배양하면서 식물의 생육 및 광합성 특성 등을 조사하기 위한 재료로 사용하였다. 정식된 배추는 농촌진흥청 표준 영농재배법에 준하여 관리하였으며, 토양수분은 조사기간 동안 2일 간격으로 충분히 관수하였다. 챔버 내 CO_2 농도를 달리하여 처리한 후 5주째에 각 처리구에서 자라는 배추의 8~10번째 잎 중에서 엽색이 비슷하고 균일한 상태의 잎을 실험재료로 사용하였다.

챔버 내부의 주야간 대기온도는 대표적인 고랭지 배추 재배지역인 강원도 태백의 25년간(1983-2007) 기상자료 중에 생육기에 해당하는 6~7월의 기온자료를 토대로 1시간 간격으로 구현되도록 하였으며, 일출 시각부터 주간온도로, 일몰 시각부터 야간온도로 전환되도록 설정하였다. 챔버 내 CO_2 농도는 각각 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 과 800

$\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 로 유지되도록 조절하였다. 토양온도는 토심 10 cm에서 간이측정기(CS655, Campbell Scientific Inc., Logan, USA)를 사용하여 측정하였다. 재배기간 동안의 대기온도, 토양온도, 상대습도와 일사량은 데이터로거(CR1000, Campbell Scientific Inc., Logan, USA)를 이용하여 수집하였으며, 1시간 간격으로 나타내었다 (Fig. 1).

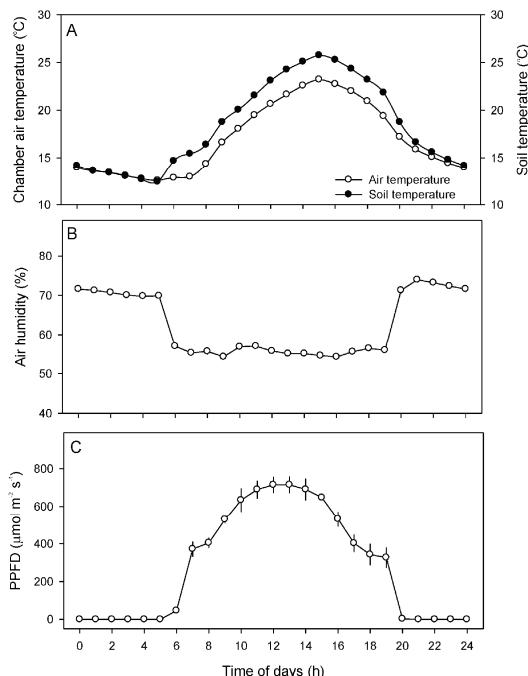


Fig. 1. Diurnal climatic (culture environmental conditions - chamber air and soil temperature, air humidity, photosynthetic photon flux density) variables during leaves development of Chinese cabbage plants under different culture CO₂ conditions. Each value represents the mean \pm SE measured from culture periods.

2.2. 생육특성 조사

배추의 생육특성은 챔버내 CO₂ 농도를 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 과 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 로 설정된 조건에서 5주간 배양한 후 각각 5개체를 선정하여 생체량, 개체당 엽수와 엽면적, 염장, 염폭, SPAD값을 측정하였다. 생체량은 뿌리를 제외한 지상부 무게를 측정하였으며, 엽수는 잎의 길이가 1cm 이상인 것을 모두 조사하였고, 엽면적은 이들 잎을 엽면적계(LI-3100, Li-Cor, USA)로 측정하였다. 그리고, 염장, 염폭과 SPAD값은 각 개체의 8~10

번째 잎을 대상으로 조사하였으며, SPAD값은 엽록소계(SPAD-502, Minolta Co. Ltd., Osaka, Japan)를 사용하여 측정하였다.

2.3. 광계II 활성 분석

광계II 활성은 엽록소형광분석기(Plant Efficiency Analyzer, Hansatech Instrument Ltd., King's Lynn, UK)를 이용하여 분석하였다. 챔버 내 CO₂ 농도를 달리 하여 처리한 후 5주째에 각각의 조건에서 자란 식물체를 대상으로 20분간 광을 차단하여 암적응시킨 배추의 잎에 1500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 의 광량을 5초간 조사하여 F₀, F_m, F_v/F_m, F_v/F₀ 등의 형광변수를 측정하였다.

2.4. CO₂ 고정률과 호흡률의 측정

CO₂ 고정률(A)은 휴대용 광합성 측정기 LCpro⁺ Portable Photosynthesis System (ADC Bio Scientific Ltd., Hoddesdon, UK)을 사용하여 조사하였으며, 측정 시에 leaf 챔버는 25±1°C, 1300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 의 포화광을 비추어 5분간 안정화시킨 후 측정하였다. 호흡률(R_d)은 CO₂ 고정률과 같은 방법으로 측정하였으며, 다만 포화광을 비추는 대신에 암조건을 유지하였다. CO₂ 고정률 측정 시 기공전도도(g_s)와 증산률(E)도 측정하였으며, 증산률에 대한 CO₂ 고정률로부터 수분이용효율(WUE)을 산출하였다. 그리고, 엽온에 대한 광합성 반응은 광합성측정기의 작동 매뉴얼에 따라 5°C 단위로 증가시켜 20~40°C 범위에서 상기한 광합성 측정과 동일한 방법으로 조사하였다.

2.5. 광반응 및 CO₂반응 곡선의 분석

광반응 곡선(A/PPFD curve)과 CO₂반응 곡선(A/Ci curve)을 작성하기 위한 각각 광합성률은 LED 광원과 CO₂ 분사시스템이 부착된 휴대용 광합성 측정기 LCpro⁺ Portable Photosynthesis System (ADC Bio Scientific Ltd., Hoddesdon, UK)과 Li-6400 Portable Photosynthesis System (Li-Cor Biosciences, Lincoln, NE, USA)을 사용하여 25±1°C 조건에서 측정하였으며, SigmaPlot 10.0 (Systat Software Inc., Erkrath, Germany)을 이용하여 non-rectangular hyperbolic equation을 유도하고 광반응 곡선과 CO₂반응 곡선을 작성하였다. 광반응 곡선을 토대로 최대광합성률(A_{max}), 암호흡률(R_d), 광보상점(Q_{comp}), 광포화점(Q_{sat}), 순양자수율(φ), 반포화상수(K) 등을 산출하였다(Marshall and Biscoe, 1980;

Oh *et al.*, 2015). 또한 CO₂반응 곡선을 토대로 최대전자 전달률(J_{max}), 광호흡률(R_p), CO₂보상점(CCP), CO₂포화점(CSP), 탄소고정효율(ACE), 최대카르복실화속도(V_{cmax}) 등을 산출하였다(Farquhar *et al.*, 1980).

2.6. 통계분석

산출된 변수들에 대한 모든 통계분석은 SPSS 통계 패키지 18.0(SPSS, Chicago, IL, USA)를 이용하여 수행하였으며, 통계적 검증은 *t*-test를 수행하여 *p*값이 0.05 이하인 경우만을 통계학적으로 유의성이 있는 것으로 판단하였다.

III. 결과 및 고찰

3.1. 배추의 생육조건과 생육특성

재배기간 동안 챔버 내 평균 대기온도는 17.1℃(주간 19.4℃, 야간 13.8℃)이며, 토양온도는 18.5℃(주간 21.7℃, 야간 14.1℃)로 대기온도보다 대략 1.4℃ 높았다(Fig. 1A). 그리고 상대습도는 평균 62.2%(주간 56.6%, 야간 70.0%)이며, 낮시간의 광량은 700 μmol · m⁻² · s⁻¹를 상회하였다(Fig. 1B와 1C). 고농도의 CO₂(800 μmol · mol⁻¹)에서 5주간 재배된 배추의 지상부 생체량, 엽수, 엽면적, 엽장, 엽폭은 모두 대기 CO₂농도 조건(400 μmol · mol⁻¹)에서 재배되었을 때 보다 높게 나타났으며, SPAD 값은 오히려 낮았다(Table 1). 특히, 엽면적, 엽장과 SPAD값은 챔버내 CO₂농도에 따라 유의한 차이를 보였다. 이러한 결과는 양배추(*Brassica oleracea* subsp. *capitata* cv. Lennox), 고추(*Capsicum annuum*),

무(*Raphanus sativus*) 등의 다른 재배 작물에서도 보고된 바 있다(Vuorinen *et al.*, 2004; Piñero *et al.*, 2014; Lee *et al.*, 2009). 양배추의 경우 대기 중 CO₂ 농도가 증가하였을 때 건체량이 증가하였으며(Vuorinen *et al.*, 2004), 고추나 무에서도 엽수가 증가하거나 엽장과 엽면적이 증가하는 등 고농도의 CO₂가 작물의 생장을 촉진시키는 것으로 알려지고 있다(Piñero *et al.*, 2014; Lee *et al.*, 2009). 이처럼, CO₂ 농도 증가는 식물체에 직접적이면서 중요하게 작용하는데, 가장 일반적인 반응은 식물의 생육 속도를 대략 37% 증가시키는 시비효과이다(Poorter, 1993). 고농도의 CO₂에서 바이오매스의 증가는 잎의 확장과 엽두께가 두껍게 발달하는 등의 형태적 특징에서 비롯되며, 야생종보다 재배 작물에서 더 명확하게 나타난다(Pritchard *et al.*, 1999; Poorter, 1993).

3.2. 광계II 활성과 광합성 특성의 변화

초기형광수율(F_0)과 최대형광수율(F_m)은 고농도의 CO₂(800 μmol · mol⁻¹)에서 재배하였을 때 증가하였으며, 광계II의 최대 광화학적 효율(F_v/F_m)과 잠재적 광합성능(F_v/F_0)은 챔버내 CO₂ 농도에 따라 유의한 차이를 보이지 않았다. 그리고 CO₂ 고정률(A), 기공전도도(g_s)와 수분이용효율(WUE)도 고농도의 CO₂(800 μmol · mol⁻¹)에서 높았으며, 증산률(E)은 다소 낮았다(Table 2). 엽록소형광 변수, 특히 F_v/F_m 과 F_v/F_0 값의 변화가 없는 것으로 보아 고농도 CO₂에 의해 식물체가 스트레스를 받고 있지 않은 것으로 보이며, 오히려 기공저항(L_s)이 낮고, C_i/C_a 가 높아 CO₂ 고정이 더 활발하게 이루어지고 있음을 알 수 있다. 그리고 CO₂ 농도가 높아짐으로

Table 1. Growth characteristics of Chinese cabbage plants grown under different culture CO₂ conditions (ambient, 400 μmol · mol⁻¹; elevated, 800 μmol · mol⁻¹) at 5 weeks after treatment. Each value represents the mean ± SE measured from 5 independent plants

Growth parameters	Growth CO ₂ conditions		<i>P</i> values
	Ambient CO ₂ (400 μmol · mol ⁻¹)	Elevated CO ₂ (800 μmol · mol ⁻¹)	
Fresh weight of aerial part (g · shoot ⁻¹)	223.0±8.5	277.2±33.8	0.159
Number of leaves (no. · plant ⁻¹)	27.6±0.9	28.5±1.6	0.628
Leaf area (cm ² · shoot ⁻¹)	2648.2±108.8	3458.7±248.8	0.017
Leaf length (cm)	23.7±0.40	25.9±0.66	0.008
Leaf diameter (cm)	18.5±0.30	19.2±0.47	0.214
SPAD value	67.6±1.3	61.7±1.8	0.032

Data show mean values ± standard error of six independent plants. Statistical differences between CO₂ treatments were tested with a one-way analysis of variance.

Table 2. Characteristics of the chlorophyll fluorescence and photosynthetic parameters of Chinese cabbage plants grown under different culture CO₂ conditions (ambient, 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$; elevated, 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) at 5 weeks after treatment. Each value represents the mean \pm SE measured from 10 independent plants

Parameters	Growth CO ₂ conditions		<i>P</i> values
	Ambient CO ₂ (400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	Elevated CO ₂ (800 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	
F _o (ratio)	412 \pm 8.1	439 \pm 5.0	0.014
F _m (ratio)	2307 \pm 33.9	2420 \pm 25.0	0.016
F _v /F _m (ratio)	0.82 \pm 0.003	0.82 \pm 0.002	0.495
F _v /F _o (ratio)	4.42 \pm 0.09	4.30 \pm 0.06	0.287
<i>A</i> ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	18.6 \pm 0.18	41.9 \pm 0.38	0.000
<i>g_s</i> ($\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.31 \pm 0.001	0.48 \pm 0.001	0.000
<i>E</i> ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	4.85 \pm 0.03	4.77 \pm 0.07	0.295
<i>WUE</i> ($\text{mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)	3.83 \pm 0.03	8.78 \pm 0.08	0.000
<i>ITE</i> ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)	60.6 \pm 1.26	87.0 \pm 1.04	0.000
<i>L_s</i>	0.42 \pm 0.006	0.35 \pm 0.004	0.000
<i>C_i/C_a</i>	0.58 \pm 0.006	0.65 \pm 0.004	0.000

Data show mean values \pm standard error of six independent plants. Statistical differences between CO₂ treatments were tested with a one-way analysis of variance.

써 광합성률은 증가하고 증산률은 감소시켜 수분이용효율은 증가하는 것으로 보인다. 고농도 CO₂ 하에서 수분이용효율과 CO₂ 고정률의 증가는 Table 1에서처럼 배추의 생장을 촉진시켜 결과적으로 바이오매스 증가를 야기하는 것으로 보인다. 특히, 광합성은 세포 간극과 대기 중 이산화탄소 농도의 차이에 큰 영향을 받으며 대기 중 이산화탄소 농도의 증가는 이 차이를 증가시켜 식물은 같은 양의 수분을 증산하면서도 광합성을 증가시키는데(Norby et al., 1995), 본 연구에서도 고농도의 CO₂ (800 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)에 의한 시비효과가 나타났다. 식물의 광합성 속도가 상승하게 되면 건체량이 증가하게 된다(Pooter, 1993). *Brassica*속의 양배추(*B. oleracea* subsp. *capitata* cv. Lennox)도 고농도의 CO₂에서 재배되었을 때 건체량이 증가하는 것으로 보고되었다(Vuorinen et al., 2004). 본 연구에서도 Table 1에서 보는 바와 같이 지상부 생체량, 엽수, 엽면적, 엽장, 엽폭 등 배추의 생육이 고농도의 CO₂에서 재배되었을 때 증가하여 우호적으로 작용하고 있음을 확인할 수 있었으며, 특히 엽면적이 30% 이상 증가하였다.

3.3. 광반응 곡선과 CO₂ 반응 곡선의 분석

배추 잎의 광반응 곡선(A/PPFD curve)과 CO₂반응곡선(A/C_i curve)을 작성하고(Fig. 2), 이로부터 여려가

지 광합성 특성을 조사하였다(Table 3). 광반응 곡선(Fig. 2A)으로부터 얻은 광합성 특성 중 최대광합성률(*A_{max}*)은 대조구인 대기 중 CO₂ 농도(400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)에서 재배된 배추에서보다 고농도의 CO₂ 조건(800 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)에서 재배된 배추에서 2.2배 더 높았다. 광보상점(*Q_{comp}*)은 대조구에서보다 고농도의 CO₂ 조건에서 재배되었을 때 다소 낮았으며, 순양자수율(ϕ)은 오히려 높았다(Table 3). 이러한 결과는 식물에서의 광합성률은 0-1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 범위에서 CO₂ 농도가 높아질수록 증가한다는 보고와 일치하며(Mortensen, 1987), 대기 중 CO₂ 상승이 배추의 생산성을 향상시킬 수 있음을 나타내 준다. 실제 토마토(*Lycopersicon esculentum*), 오이(*Cucumis sativus*), 고추(*Capsicum annuum*) 등의 재배시 광합성률을 증가시키기 위하여 주간에 CO₂ 농도를 1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 로 높여 주기도 한다(Nederhoff and Vegter, 1994). 그러나, 반포화상수(*K*)가 고농도의 CO₂ 조건에서 재배되었을 때 대조구에서 보다 더 높아서 광합성 능력을 극대화하기 위해서는 더 많은 빛이 필요함을 나타내 주고 있다. 따라서 미래의 대기 중 CO₂ 증가는 고랭지 재배시 배추의 생육에 있어서 엽면적, 순양자수율(ϕ)을 증가시켜 빛의 흡수량과 광합성에 대한 이용효율을 높이는 형태의 적응 반응을 나타낼 것으로 보인다. CO₂반응 곡선(Fig. 2B)으로부터 얻은 광합성 특

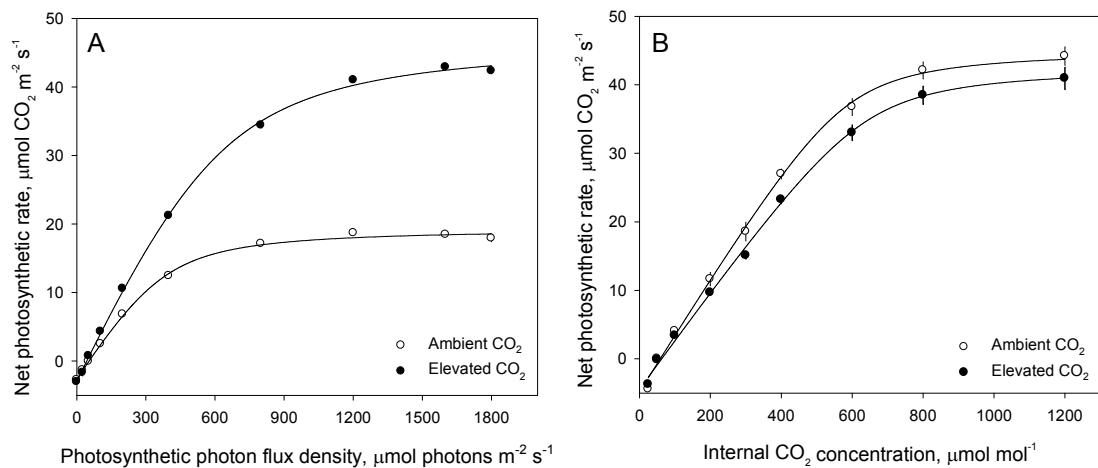


Fig. 2. Photosynthetic light-response curves and atmospheric CO_2 concentration (C_i) obtained from leaves of Chinese cabbage plants grown under different culture CO_2 conditions (ambient, $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$; elevated, $800 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$). The curves were fitted with the non-rectangular hyperbola. Each value represents the mean \pm SE measured from 4 independent plants.

Table 3. Characteristics of the photosynthetic light-response curves and CO_2 -response curves obtained from leaves of Chinese cabbage plants grown under different culture CO_2 conditions (ambient, $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$; elevated, $800 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$).

Photosynthetic parameters	Growth CO_2 conditions		<i>P</i> values
	Ambient CO_2 ($400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	Elevated CO_2 ($800 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	
A_{\max} ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	22.1 ± 0.49	49.4 ± 0.41	0.000
R_d ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	-2.64 ± 0.01	-2.95 ± 0.14	0.065
Q_{comp} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	55.2 ± 2.11	45.2 ± 2.08	0.009
Q_{sat} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	960.4 ± 86.3	1122.9 ± 26.2	0.109
K ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	335.0 ± 9.6	472.0 ± 4.6	0.000
ϕ ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1}$ photons)	0.050 ± 0.002	0.069 ± 0.001	0.000
θ	0.861 ± 0.031	0.869 ± 0.005	0.798
J_{\max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	49.9 ± 0.052	46.9 ± 0.87	0.008
R_p ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	-4.78 ± 0.27	-4.38 ± 0.08	0.195
CCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	61.5 ± 2.02	62.2 ± 0.46	0.721
CSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	673.0 ± 20.9	750.2 ± 8.9	0.009
ACE ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.083 ± 0.001	0.071 ± 0.001	0.000
V_{cmax} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	26.1 ± 2.19	25.4 ± 1.79	0.803

A_{\max} , net photosynthetic rate under light saturated conditions; R_d , dark respiration rate at zero irradiance; Q_{comp} , light compensation point; Q_{sat} , light saturation point; K , half saturation constant; ϕ apparent quantum yield; θ , convexity of the non-rectangular hyperbola curve.

J_{\max} , maximum electron transport driving regeneration of RuBP; R_p , mitochondrial respiration rate in the light; V_{cmax} , maximum Rubisco carboxylation efficiency; CCP , CO_2 compensation point; CSP , CO_2 saturation point; ACE , apparent carboxylation efficiency.

Each value represents the mean \pm SE of four independent plants. Statistical differences between CO_2 treatments were tested with a one-way analysis of variance.

성들은 CO₂ 농도에 따라서 차이가 없거나 있더라도 미미하였다(Table 3). 즉, 광호흡률(R_p), 최대카르복실화 속도(V_{cmax}), CO₂ 보상점(CCP) 등은 CO₂ 농도 처리간에 통계학적으로 유의한 차이가 없었으며, 최대전자전달률(J_{max})과 탄소고정효율(ACE)은 고농도 CO₂에서 재배하였을 때 대기 CO₂ 농도 조건에서 재배되었을 때보다 다소 낮았다. 그리고, CO₂ 포화점(CSP)은 오히려 고농도 CO₂에서 다소 높았다. 그러나 이러한 결과는 앞에서 대기 중 CO₂ 농도와 고농도 CO₂에서 자란 배추 간에 광반응 양상이 크게 다른 것과 비교하였을 때 CO₂ 반응은 차이가 크지 않음을 보여주고 있다.

3.4. 엽온별 광합성의 변화

엽온을 달리하였을 때 CO₂ 고정률은 모든 온도에서 고농도 CO₂ (800 μmol · mol⁻¹)에서 재배된 배추 잎이 대기 CO₂ 농도(400 μmol · mol⁻¹)에서 재배된 배추보다 1.5배 가량 더 높았으며, 광합성을 위한 최적 온도는 대기 CO₂ 농도와 고농도 CO₂에서 각각 27°C, 29°C로 나타났다(Fig. 3A). 그리고, 각각의 온도 조건에서 배추의 CO₂ 고정률은 대기 CO₂ 농도에서 자란 잎에서 20.2 μmol · m⁻² · s⁻¹이며, 고농도 CO₂ 농도에서 자란 잎에서는 37.6 μmol · m⁻² · s⁻¹를 상회하였다. 봄철 노지에서 재배되는 배추의 경우 광합성은 15-30°C 범위에서는 엽온이 증가함에 따라 광합성 속도가 증가하나 30°C 이상

의 온도에서는 감소하고, 광합성을 위한 최적의 온도가 26.1°C임이 보고된 바 있는데(Oh et al., 2015), 본 연구에서도 대기 CO₂ 조건에서 이와 유사한 최적온도를 나타내고 있음을 확인할 수 있었다. 갈풀(*Phalaris arundinacea*), 강낭콩(*Phaseolus vulgaris*), 유칼립투스(*Eucalyptus globulus*)에서도 CO₂ 농도가 증가하였을 때 광합성을 위한 최적의 온도가 다소 높아졌을 뿐만 아니라 지상부와 지하부의 생산량 또한 증가하는 것으로 보고되었다(Körner and Bazzaz, 1996; Crous et al., 2013; Ge et al., 2012; Prasad et al., 2002). 본 연구에서도 광합성을 위한 최적의 온도도 Fig. 3A에서처럼 고농도 CO₂에서 다소 상승하였으며 Table 1과 Table 2에서 살펴본 바와 같이 고농도 CO₂에서 자란 배추가 대기 CO₂ 농도에서 재배된 것보다 생체량, 엽면적과 엽장이 증가하였다. 반면에, 암호흡률(R_d)은 배추가 자라는 CO₂ 농도 조건에 관계없이 온도 증가에 비례하여 증가하였으며, 30°C 이상의 높은 온도에서는 고농도 CO₂ 조건에서 좀 더 높았다(Fig. 3B). 이는 Fig. 3A에서 CO₂ 고정률이 최적온도 이상에서 감소하는 것은 일정 부분 암호흡률의 증가와 관련이 있음을 나타내 준다.

이상의 결과로부터 미래의 대기 중 CO₂ 증가는 고랭지 재배시 배추의 생육에 있어서 수광량을 증가시켜 광합성에 우호적으로 작용하고 생산성을 향상시킬 것으로 보인다. 더군다나 광계II의 최대 광화학적 효율(F_v/F_m)

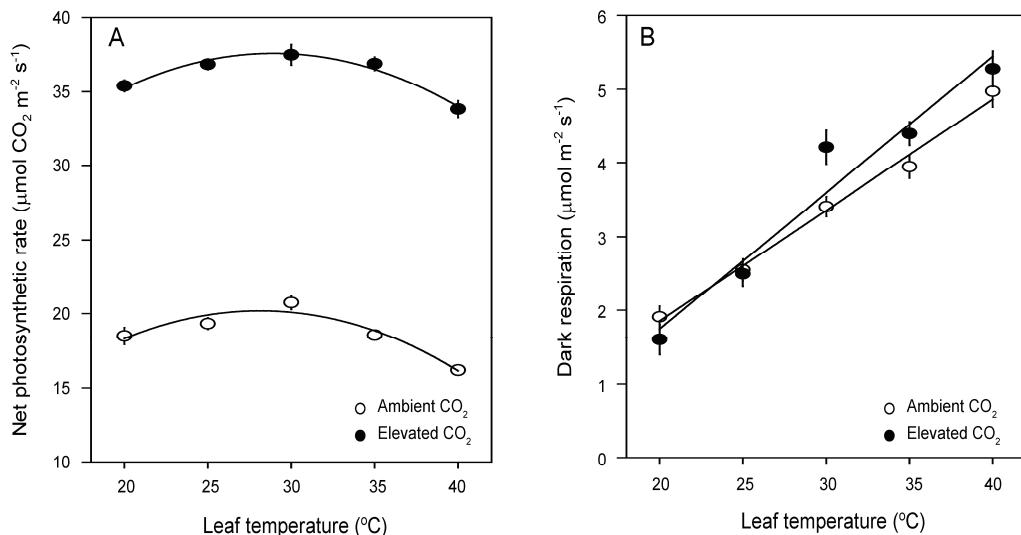


Fig. 3. Temperature response curves of foliar net photosynthetic rate and dark respiration in leaves of Chinese cabbage plants grown under different culture CO₂ conditions (ambient, 400 μmol · mol⁻¹; elevated, 800 μmol · mol⁻¹). Each value represents the mean ± SE measured from 5 independent plants.

과 잠재적 광합성능(F_v/F_o)이 CO_2 농도에 따라 유의한 차이를 보이지 않아 고농도 CO_2 조건이 고랭지 배추의 생육에 스트레스로 작용하고 있지 않을 것으로 보인다. 그리고, 고농도 CO_2 에서 재배되는 고랭지 배추는 엽면적과 생체량이 증가하는 등 빠른 생장을 보여, 수광량이 증대되고 빛의 흡수이용효율과 수분이용효율을 높일 것으로 나타났다. 다만, 최적온도 이상에서는 암호흡률의 증가로 인하여 CO_2 고정률의 감소가 있을 것으로 보인다. 그러나 식물의 생장과 광합성은 대기 중 CO_2 증가뿐만 아니라 광, 온도, 수분, 영양물질과 같은 많은 환경 요인에 의해 영향을 받기 때문에, CO_2 증가에 대한 고랭지 배추의 반응은 환경 변화에 따라 복잡하고 다양해질 수 있다. 따라서 미래의 CO_2 증가에 의한 고랭지 배추의 광합성과 생장 반응을 이해하기 위해서는 차후에 CO_2 농도뿐만 아니라 다양한 환경 요인들 간의 복합적인 상호 작용에 관한 연구가 필요할 것으로 보인다. 그리고 본 연구에서 축적된 자료는 배추의 광합성, 기공전도도, 증산량 등을 예측할 수 있는 모형 개발 및 평가에 유용할 것으로 사료된다.

적 요

본 연구는 대기 중 CO_2 농도의 증가가 배추(*B. campestris* subsp. *napus* var. *pekinensis*)의 광합성과 생리적 특성에 미치는 영향을 조사하여 미래의 대기 중 CO_2 농도 증가로 인한 고랭지 배추의 생산성을 예측해 보고자 수행하였다. 대기 CO_2 농도를 달리하여 배추를 5주 동안 재배하였을 때, 지상부 생체량, 엽수, 엽면적, 엽장, 엽폭은 모두 대기 CO_2 농도 조건($400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)에서 재배된 배추에서보다 고농도의 CO_2 조건($800 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)에서 재배된 배추에서 더 높게 나타났다. 그리고 증산률(E)이 다소 낮았지만, CO_2 고정률(A), 기공전도도(g_s)와 수분이용효율(WUE)도 고농도의 CO_2 에서 높았다. 최대광합성률(A_{\max})은 대조구인 대기 중 CO_2 농도에서보다 고농도의 CO_2 조건에서 2.2배 더 높았다. 광보상점(Q_{comp})은 대조구에서보다 고농도의 CO_2 조건에서 다소 낮았다. 순양자수율(ϕ)은 고농도의 CO_2 조건에서 재배된 배추에서 높았다. 그러나, CO_2 반응 곡선으로부터 얻은 광호흡률(R_p), 최대카르복실화속도(V_{\max}), CO_2 보상점(CCP), 최대전자전달률(J_{\max}), 탄소고정효율(ACE) 등은 CO_2 농도에 따라서 차이가 없거나 있더라도 미미하였다. 그리고, 광계II의 최대 광화학적 효율(F_v/F_m)과 잠재적 광합성능(F_v/F_o)이 CO_2 농도에 따라 유의한 차

이를 보이지 않아 고농도 CO_2 조건이 고랭지 재배시 배추의 생육에 스트레스로 작용하지 않는 것으로 보인다. 배추의 광합성을 위한 최적온도는 고농도 CO_2 에서 2°C 정도 더 높았으며, 최적온도 이상의 조건에서는 대기 CO_2 와 고농도 CO_2 에서 모두 CO_2 고정률은 감소하고 암호흡은 증가하는 양상을 보였다. 이상의 결과로부터 미래의 대기 중 CO_2 증가는 고랭지 재배시 배추의 생육에 있어서 스트레스 요인으로 작용하지는 않으며 수광량의 증가가 생산성을 향상시킬 것으로 보인다.

감사의 글

본 연구는 농촌진흥청 연구사업 “기온변화에 따른 배추, 고추, 마늘의 생리·생육반응 모니터링(세부과제번호: PJ009292022914)”의 지원에 의해 이루어진 것임.

REFERENCES

- Choi, E. Y., T. C. Seo, S. G. Lee, I. H. Cho, and J. Stangoulis, 2011: Growth and physiological responses of Chinese cabbage and radish to long-term exposure to elevated carbon dioxide and temperature. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* **52**(4), 376-386.
- Crous, K. Y., A. G. Quentin, Y. S. Lin, B. E. Medlyn, D. G. Williams, C. V. Barton, and D. S. Ellsworth, 2013: Photosynthesis of temperate *Eucalyptus globulus* trees outside their native range has limited adjustment to elevated CO_2 and climate warming. *Global Change Biology* **19**(12), 3790-3807.
- Farquhar, G. D., S. von Caemmerer, and J. A. Berry, 1980: A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta* **149**(1), 78-90.
- Garruña-Hernández R., M. Monforte-González, A. Canto-Aguilar, F. Vázquez-Flota, and R. Orellana, 2013: Enrichment of carbon dioxide in the atmosphere increases the capsaicinoids content in Habanero peppers (*Capsicum chinense* Jacq.). *Journal of the Science of Food and Agriculture* **93**(6), 1385-1388.
- Ge, Z. M., X. Zhou, S. Kellomäki, C. Zhang, H. Peltola, P. J. Martilainen, and K. Y. Wang, 2012: Acclimation of photosynthesis in a boreal grass (*Phalaris arundinacea* L.) under different temperature, CO_2 , and soil water regimes. *Photosynthetica* **50**(1), 141-151.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), 2014: Climate Change 2014, Mitigation of climate change-contribution of working group III to the fifth

- assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge, New York, USA.
- Kang, B. R., G. P. Kim, and S. J. Kim, 2009: Characteristics of regional underground air distribution for various geothermal utilization. *Rep. JERI* 2, 223-237.
- Kimball, B. A., 1985: Adaptation of vegetation and management practices to a higher carbon dioxide world. US Department of Energy, Washington, USA, 185-204 pp.
- Korea Meteorological Administration (KMA), 2011: Automatic weather system (AWS). <http://www.kma.go.kr>
- Körner, C., and F. A. Bazzaz, 1996: Carbon dioxide, populations, and communities. San Diego, CA: Academic Press.
- Lee, S. G., J. H. Moon, Y. A. Jang, S. Y. Kim, and K. D. Ko, 2009: Change of photosynthesis and cellular tissue under high CO₂ concentration and high temperature in radish. *Korean Journal of Horticultural Science & Technology* 27(2), 194-198.
- Lee, J. W., S. Y. Kim, Y. A. Jang, J. H. Moon, and W. M. Lee, 2006: Growth Response and CO₂ Biomass of Chinese Cabbage and Radish under High Temperature and CO₂ Concentration. *Journal of Bio-Environment Control* 15, 364-368.
- Marshall, B., and P. V. Biscoe, 1980: A model for C₃ leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *Journal of Experimental Botany* 31(1), 29-39.
- Nederhoff, E. M., and J. G. Vegter, 1994: Photosynthesis of stands of tomato, cucumber, and sweet pepper measured in greenhouses under various CO₂-concentration. *Annals of Botany* 73(4), 353-361.
- Norby, R. J., S. D. Wullschleger, C. A. Gunderson, and C. T. Nietch, 1995: Increased growth efficiency of *Quercus alba* trees in a CO₂-enriched atmosphere. *New Phytologist* 131(1), 91-97.
- Oh, S., K. H. Moon, E. Y. Song, I. C. Son, and S. C. Koh, 2015: Photosynthesis of Chinese cabbage and radish in response to rising leaf temperature during spring. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* 56(2), 159-166.
- Park, J. Y., and Y. G. Park, 2013: The development of Chinese cabbage and radish forecast models. Report M125 on Korea Rural Economic Institute, KREI, Seoul, Korea.
- Piñero, M. C., F. Houdusse, J. M. Garcia-Mina, M. Garnica, and F. M. del Amor, 2014: Regulation of hormonal responses of sweet pepper as affected by salinity and elevated CO₂ concentration. *Physiologia Plantarum* 151(4), 375-389.
- Poorter, H., 1993: Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Vegetatio* 104(1), 77-97.
- Prasad, P. V., K. J. Boote, L. H. Allen, and J. M. Thomas, 2002: Effects of elevated temperature and carbon dioxide on seed-set and yield of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Global Change Biology*, 8(8), 710-721.
- Pritchard, S. G., H. H. Rogers, S. A. Prior, and C. M. Peterson, 1999: Elevated CO₂ and plant structure: a review. *Glob Change Biology* 5(7), 807-837.
- Vuorinen, T., G. V. P. Reddy, A. M. Nerg, and J. K. Holopainen, 2004: Monoterpene and herbivore-induced emissions from cabbage plants grown at elevated atmospheric CO₂ concentration. *Atmospheric Environment* 38(5), 675-682.