

ORIGINAL ARTICLE

대기 중 CO₂ 상승 조건에서 재배되는 콩의 광합성과 성장 반응의 분석

오순자 · 고석찬^{1)*}

농촌진흥청 국립원예특작과학원 온난화대응농업연구소, ¹⁾제주대학교 생물학과

Photosynthesis and Growth Responses of Soybean (*Glycine max* Merr.) under Elevated CO₂ Conditions

Soonja Oh, Seok Chan Koh^{1)*}

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

¹⁾Department of Biology, Jeju National University, Jeju 63241, Korea

Abstract

The effects of elevated atmospheric CO₂ on growth and photosynthesis of soybean (*Glycine max* Merr.) were investigated to predict its productivity under elevated CO₂ levels in the future. Soybean grown for 6 weeks showed significant increase in vegetative growth, based on plant height, leaf characteristics (area, length, and width), and the SPAD-502 chlorophyll meter value (SPAD value) under elevated CO₂ conditions (800 μmol/mol) compared to ambient CO₂ conditions (400 μmol/mol). Under elevated CO₂ conditions, the photosynthetic rate (A) increased although photosystem II (PS II) photochemical activity (F_v/F_m) decreased. The maximum photosynthetic rate (A_{max}) was higher under elevated CO₂ conditions than under ambient CO₂ conditions, whereas the maximum electron transport rate (J_{max}) was lower under elevated CO₂ conditions compared to ambient CO₂ conditions. The optimal temperature for photosynthesis shifted significantly by approximately 3°C under the elevated CO₂ conditions. With the increase in temperature, the photosynthetic rate increased below the optimal temperature (approximately 30°C) and decreased above the optimal temperature, whereas the dark respiration rate (R_d) increased continuously regardless of the optimal temperature. The difference in photosynthetic rate between ambient and elevated CO₂ conditions was greatest near the optimal temperature. These results indicate that future increases in CO₂ will increase productivity by increasing the photosynthetic rate, although it may cause damage to the PS II reaction center as suggested by decreases in F_v/F_m, in soybean.

Key words : Vegetative growth, Elevated CO₂, Photosynthetic rate (A), PS II photochemical activity (F_v/F_m), Optimal temperature, Dark respiration rate (R_d)

Received 22 February, 2017; Revised 3 April, 2017;

Accepted 10 April, 2017

*Corresponding author : Seok Chan Koh, Department of Biology, Jeju National University, Jeju 63241, Korea

Phone : +82-64-754-3528

E-mail : sckoh@jejunu.ac.kr

The Korean Environmental Sciences Society. All rights reserved.
© This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

1. 서론

대기 중의 이산화탄소(CO₂) 농도는 산업혁명 이후 화석연료 사용, 삼림의 훼손 및 전용 등 다양한 산업 활동의 영향으로 지속적으로 증가하고 있으며, 이는 지구온난화와 이상기후 현상의 원인이 되고 있다. 1850년까지만 하더라도 대기 중 CO₂의 농도가 약 280 $\mu\text{mol/mol}$ 이었으나, 2010년 우리나라의 대기 중 CO₂의 농도는 기상청 안면도 지구대기 감시센터(Korea Global Atmosphere Watch Center, KGAWC) 자료에 따르면 394.5 $\mu\text{mol/mol}$ 에 이르며, 인구증가와 경제활동의 가속화로 인해 앞으로도 CO₂ 방출량은 지속적으로 증가할 것으로 보인다. 이러한 추세라면 2100년에는 CO₂의 농도가 약 2배(800 $\mu\text{mol/mol}$)로 증가하고, 온실효과가 심화되어 지구의 평균 표면온도도 약 1.5°C 이상 높아질 것으로 예측되고 있다(Collins et al., 2013). 식물의 많은 생리작용들은 기온 및 CO₂ 농도의 변화에 민감하게 반응한다. 특히 작물은 특정 기후나 환경에 적합하도록 지속적으로 개량되어 왔기 때문에 기후나 재배환경 등이 변할 경우 예상치 못한 피해가 나타날 수 있다. Lobell and Asner(2003)은 생장기 기온이 1.0°C 상승할 때 마다 미국에서 콩과 옥수수 생산량이 17% 감소할 것이라고 보고하였다. 그리고 CO₂ 농도의 증가는 특히 콩과 같은 C₃ 식물에서 광합성, 생장, 수확량을 증가시킨다고 보고하고 있다(Gray and Brady, 2016).

대기 중 CO₂ 농도 증가가 지구온난화를 야기하지만 C₃ 식물 대부분에서는 광합성을 촉진시키기 때문에 작물의 온실재배시 CO₂ 농도를 높여 생산성을 향상시킬 수 있다(Poorter, 1993). 농작물의 CO₂ 시비는 광합성을 향상시킬 수 있으며, 대략 33%의 수율 증가로 이어지기도 한다(Kimball, 1985). 대기 중 CO₂ 농도 증가에 대한 농업분야의 연구는 대부분 작물의 CO₂ 고정 결과라고 할 수 있는 바이오매스 생산에 초점을 맞추고 있다. 더군다나, 시설 작물재배에 있어서 작물의 생산성을 극대화할 뿐만 아니라 조기 수확을 목적으로 시설 내부에 CO₂ 농도를 인위적으로 높여서 재배하기도 한다. 제주도의 일부 온실 농가에서는 작물의 생산성을 높이기 위하여 지하 40-80 m 지점의 화산암층(암반층)에 분포하고 있는 화산쇄설층

의 지하공기 내 CO₂를 이용하기도 한다(Kang et al., 2009). 하바네로 고추(*Capsicum chinense* Jacq.)의 경우 CO₂ 농도 증가에 의해 수확량이 증가할 뿐만 아니라 과실 크기의 증가, 적색 고추 열매의 캡사이신 함량도 크게 증가하는 것으로 나타나 CO₂ 농도가 이차 대사산물의 합성에도 관여하는 것으로 보고되고 있다(Garruña-Hernández et al., 2013).

콩(*Glycine max* Merr.)은 단백질과 기름 생산을 위해 전세계적으로 재배되는 가장 중요한 작물 중 하나이며, 대략 40%의 단백질과 20%의 지질로 구성되어 있다(Hartmann et al., 2011). 우리나라에서도 여러 품종들이 생산 및 소비가 되고 있다. 주로 된장, 간장, 청국장, 콩나물 등의 다양한 식품으로 이용되고 있으며, 두부, 두유, 식용유 등 가공제품의 원료로도 사용되고 있다. 콩은 우리나라 기후여건에 적합하여 재배가 용이하고, 다른 작물과의 윤작 작부체제로 지역 유지 및 증진에 효과적일 뿐만 아니라 뿌리의 질소고정 능력으로 인해 화학질소 비료의 사용을 줄여 친환경재배가 가능하다.

본 연구에서는 대기 중 CO₂ 농도가 증가하였을 때 콩의 생장과 광합성에 미치는 영향을 조사하여 미래의 CO₂ 농도 증가 시 작물의 생육을 예측해보고자 수행되었다.

2. 재료 및 방법

2.1. 식물재료 및 재배조건

본 실험에 사용한 식물재료는 장류용 증만생종 품종인 대원콩(*Glycine max* Merr. cv. Daewon)이며, 배양 상토가 들어 있는 사각포트(용적 15 L)에 파종하고, 주·야간 온도 20±1/15±1°C, 상대습도 50/70%, 광량 800 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ (14 h light/10 h dark), CO₂ 농도 400 $\mu\text{mol/mol}$ 로 설정된 환경제어챔버(GR96, EGC, Chagrin Falls, USA)에서 1개월 간 재배하였다. 이후 건전한 상태의 개체들을 각각 20개체 씩 무작위적으로 선발하여 앞서와 동일한 재배조건에서 대조구로서 챔버 내 CO₂ 농도 400 $\mu\text{mol/mol}$ 인 조건과 CO₂ 상승 조건으로서 800 $\mu\text{mol/mol}$ 로 설정한 배양실로 옮겨서 재배하면서 식물의 생육 및 광합성 특성 등을 조사하였다. 토양수분은 재배기간 동안 2일 간격으로 포트 당

4 L씩 충분히 관수하였으며, 기타 재배관리는 농촌진흥청 표준영농재배법에 준하여 관리하였다.

2.2. 생육특성 조사

콩의 생육특성은 챔버내 CO₂ 농도를 달리한 조건에서 6주간 재배한 후 각각 10개체를 선정하여 초장, 줄기직경, 엽면적, 엽길이, 엽폭, 엽두께, SPAD 값을 측정하였다. 엽면적과 SPAD 값은 각각 엽면적계(LI-3100, Li-Cor, USA)와 엽록소계(SPAD-502, Minolta Co. Ltd., Osaka, Japan)를 사용하여 측정하였다.

2.3. 광계II 활성 및 광합성 특성의 분석

광계II 활성은 엽록소형광분석기(Plant Efficiency Analyzer, Hansatech Instrument Ltd., King's Lynn, UK)를 이용하여 측정하였다. 챔버 내 CO₂ 농도를 달리하여 처리한 후 6주째에 각각의 조건에서 자란 식물체를 대상으로 하였으며, 20분간 광을 차단하여 암적응시킨 뒤에 1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 의 광량을 5초간 조사하여 F_0 , F_m , F_v/F_m , F_v/F_0 등의 형광변수를 측정하였다.

광합성 특성은 LCpro⁺ Portable Photosynthesis System (ADC Bio Scientific Ltd., Hoddesdon, UK)을 사용하여 조사하였으며, 측정하기 전에 leaf 챔버를 25±1 °C, 1200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 의 포화광을 5분간 비추어 안정화시켜 광합성률(photosynthetic rate, A), 기공전도도(stomatal conductance, gs), 증산률(transpiration rate, E) 등을 측정하였다. 수분이용 효율은 내재적 수분이용 효율(intrinsic Water Use Efficiency, WUEi)과 순간증산효율(Instantaneous Transpiration Efficiency, ITE)로 구분하여 나타내었으며, 각각 증산률과 기공전도도에 대한 광합성률로 산출하였다.

2.4. 광반응 및 CO₂반응 곡선의 분석

광반응 곡선(A-PPFD curves)은 각 처리별로 LED 광원이 부착된 LCpro⁺ Portable Photosynthesis System (ADC Bio Scientific Ltd., Hoddesdon, UK)을 이용하여 광량 변화에 대한 광합성 반응을 측정하여 작성하였으며, 이로부터 최대광합성률(A_{max}), 호흡률(R_d), 광보상점(Q_{comp}), 광포화점(Q_{sat}), 양자수율(Φ), 반포화상수(K) 등을 산출하였다(Marshall and Biscoe, 1980; Oh et al., 2015). CO₂반응 곡선(A-Ci curves)은 각 처

리별로 LED 광원과 CO₂ 분사시스템이 부착된 Li-6400 Portable Photosynthesis System (Li-Cor Biosciences, Lincoln, NE)을 사용하여 엽육 내 CO₂ 농도 변화에 대한 광합성 반응을 측정하여 작성하였으며, 최대전자전달률(J_{max}), 광호흡률(R_p), 최대카르복실화속도(V_{cmax})을 산출하였다(Farquhar et al., 1980). 광합성 반응 측정시에 leaf 챔버는 25±1 °C, 1200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 의 포화광을 조사하였다. 광반응과 CO₂반응 곡선은 SigmaPlot 10.0 (Systat Software Inc., Erkrath, Germany)을 이용하여 작성하였다.

2.5. CO₂ 농도와 온도 상승시 광합성률과 호흡률의 측정

엽온의 상승에 대한 광합성률(A)과 호흡률(R_d)은 LCpro⁺ Portable Photosynthesis System (ADC Bio Scientific Ltd., Hoddesdon, UK)을 사용하여 조사하였으며, CO₂ 농도를 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 또는 800 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 로 설정하고, 엽온을 5 °C 단위로 증가시키면서 20-40 °C 범위에서 조사하였다. 광합성률은 설정한 CO₂ 농도와 엽온 하에서 1200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 의 포화광을 비추어 측정하였으며, 호흡률은 광합성률과 같은 방법으로 측정하였으며, 다만 포화광을 비추는 대신에 암조건을 유지하였다.

2.6. 통계분석

산출된 변수들에 대한 통계분석은 SPSS 통계 패키지 18.0 (SPSS, Chicago, IL, USA)를 이용하여 수행하였으며, CO₂ 처리 조건 간의 통계적 유의성은 *t*-test를 수행하여 나타내었다.

3. 결과 및 고찰

3.1. 생육특성

콩을 CO₂ 상승조건인 800 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 의 농도에서 6주간 재배하였을 때 초장은 40.4 cm로 대조조건인 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 의 농도에서 재배되었을 때의 31.7 cm보다 더 길었다. 그리고, 엽면적, 엽장, 엽폭도 모두 800 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 조건에서 재배되었을 때 더 증가하였으며, SPAD 값도 더 높았다(Table 1). 이러한 결과는 대기 중 CO₂ 농도가 상승하였을 때 콩의 바이오매스가 증가할 수 있음을 알려주고 있다. 대기 중 CO₂ 농도 증가에 의한 효과의 농업분야의 연구는 대부분

Table 1. Growth characteristics of soybean (*Glycine max* Merr.) plants grown under different CO₂ conditions (ambient, 400 μ mol/mol; elevated, 800 μ mol/mol) at 6 weeks after treatment. Each value represents the mean \pm SE measured from 10 independent plants

Growth parameters	CO ₂ conditions		P values
	Ambient CO ₂	Elevated CO ₂	
Plant height (cm)	31.7 \pm 1.10	40.4 \pm 1.13	0.001
Stem diameter (cm)	5.0 \pm 0.15	4.9 \pm 0.26	0.669
Leaf area (cm ² /leaf)	61.5 \pm 3.38	77.6 \pm 5.82	0.029
Leaf length (cm)	11.6 \pm 0.35	12.8 \pm 0.34	0.021
Leaf width (cm)	7.5 \pm 0.23	8.6 \pm 0.35	0.017
Leaf thickness (mm)	0.33 \pm 0.01	0.37 \pm 0.02	0.140
SPAD value	43.1 \pm 1.03	51.3 \pm 0.87	0.001

Data show mean values \pm standard error of 10 independent plants. A two-tailed student's t-test was performed to compare the two CO₂ treatment groups

탄소고정과 호흡에 의한 대사의 결과인 바이오매스 생산에 초점을 맞추고 있다. 콩(*G. max* L. cv. Pana)에 대한 다른 연구에서도 대기 중 CO₂ 농도의 증가는 엽면적 지수나 엽 마디 수의 증가와 동시에 지상부의 바이오매스를 증대시키는 것으로 보고된 바 있다 (Dermody et al., 2006; Gray and Brady, 2016). 양배추(*Brassica oleracea* subsp. capitata cv. Lennox)에서도 CO₂ 농도가 증가하였을 때 건체량이 증가하였으며(Vuorinen et al., 2004), 고추(*Capsicum annuum*),

배추(*Brassica campestris* subsp. napus var. *pekinensis* cv. Chungwang)와 무(*Raphanus sativus*)에서도 엽수가 증가하거나 엽장과 엽면적이 증가하는 등 작물의 생장을 촉진시켰다(Lee et al., 2009; Piñero et al., 2014; Oh et al., 2016).

3.2. 광계II 활성과 광합성 특성의 변화

광계II의 최대 광화학적 효율(F_v/F_m)은 고농도 CO₂ 조건인 800 μ mol/mol에서 재배하였을 때 대조구인

Table 2. Characteristics of the chlorophyll fluorescence and photosynthetic parameters of soybean (*Glycine max* Merr.) plants grown under different CO₂ conditions (ambient, 400 μ mol/mol; elevated, 800 μ mol/mol) at 6 weeks after treatment. Each value represents the mean \pm SE measured from 10 independent plants

Photosynthetic parameters	CO ₂ conditions		P values
	Ambient CO ₂	Elevated CO ₂	
F _o (ratio)	492 \pm 11.4	549 \pm 18.8	0.015
F _m (ratio)	2347 \pm 37.7	2265 \pm 76.0	0.343
F _v /F _m (ratio)	0.79 \pm 0.006	0.75 \pm 0.015	0.023
F _v /F _o (ratio)	3.57 \pm 0.13	3.01 \pm 0.24	0.055
A (μ mol/m ² /s)	16.5 \pm 0.51	18.0 \pm 0.98	0.095
g _s (mol/m ² /s)	0.28 \pm 0.016	0.15 \pm 0.013	<0.001
E (mmol/m ² /s)	3.44 \pm 0.12	1.99 \pm 0.10	<0.001
WUE _i (mmol/mol)	4.83 \pm 0.06	9.02 \pm 0.12	<0.001
ITE (μ mol/mol)	60.4 \pm 2.06	123.9 \pm 4.24	<0.001

Data show mean values \pm standard error of 10 independent plants. A two-tailed student's t-test was performed to compare the two CO₂ treatment groups

Table 3. Characteristics of the photosynthetic light-response curves and CO₂-response curves obtained from leaves of soybean (*Glycine max* Merr.) plants grown under different CO₂ conditions (ambient, 400 μmol/mol; elevated, 800 μmol/mol) at 6 weeks after treatment

Photosynthetic parameters	CO ₂ conditions		P values
	Ambient CO ₂	Elevated CO ₂	
A _{max} (μmol/m ² /s)	16.9±1.75	17.2±0.21	0.880
R _d (μmol/m ² /s)	-0.33±0.07	-1.37±0.05	<0.001
Q _{comp} (μmol/m ² /s)	14.7±0.46	29.2±2.15	<0.001
Q _{sat} (μmol/m ² /s)	1223.9±46.4	1372.0±37.2	0.048
K (μmol/m ² /s)	283.0±29.6	275.4±34.5	0.871
φ (μmol/μmol photons)	0.042±0.001	0.046±0.004	0.417
J _{max} (μmol/m ² /s)	20.9±1.62	18.0±2.30	0.338
R _p (μmol/m ² /s)	-2.71±0.02	-2.44±0.40	0.520
V _{cmax} (μmol/m ² /s)	14.4±0.95	16.5±1.02	0.175
J _{max} /V _{cmax}	1.48±0.16	1.10±0.14	0.128

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
 J_{max}, maximum electron transport driving regeneration of RuBP; R_p, mitochondrial respiration rate in the light; V_{cmax}, maximum Rubisco carboxylation point; J_{max}/V_{cmax}, ratio of J_{max} to V_{cmax} on intercellular (Ci) basis
 Each value represents the mean ± SE of four independent plants. A two-tailed student's t-test was performed to compare the two CO₂ treatment groups

400 μmol/mol에서 재배되었을 때 보다 다소 감소하였다. 잠재적 광합성능(F_v/F_o) 또한 800 μmol/mol 조건에서 다소 감소하였다. 이와 같이 F_v/F_m과 F_v/F_o의 감소는 최대형광수율(F_m)의 변화 보다는 초기형광수율(F_o)의 증가에서 기인한 것으로 보인다. 이와 같은 F_o의 증가에 의한 F_v/F_m의 감소는 고농도 CO₂ 조건에서 광계II 반응중심의 손상이 있을 수 있음을 나타내 주고 있다(Keutgen et al., 1997). 광합성률(A)은 800 μmol/mol 조건에서 다소 증가하였으나 통계적으로 유의한 차이를 보이지는 않았다. 기공전도도(g_s), 증산률(E)과 탄소고정효율(CE)은 800 μmol/mol 조건에서 낮았으며, 내재적 수분이용효율(WUE_i)과 순간증산효율(ITE)은 오히려 더 높았다(Table 2). 대기 CO₂ 농도를 달리하여 재배하였을 때 식물은 광합성, 호흡, 생화학적 조성, 형태적인 다양성을 포함하여 많은 차이를 보인다. CO₂는 광합성에서 가장 중요한 기질이며, 특정 농도 범위 내에서 증가된 CO₂ 농도는 광합성률을 촉진시키고(Ward and Strain, 1999), 이로 인해 건물

생산성이 증대된다(Poorter, 1993; Norby et al., 1995). 통계적으로 무의하지만 본 실험에서도 800 μmol/mol의 조건 하에서 광합성률(A)이 증가하였다. 이러한 광합성률의 증가가 Table 2에서 보는 바와 같이 지상부의 길이, 엽장, 엽폭 등의 생체량 증가에 일조한 것으로 보인다. 생산량의 증가는 광합성의 증가 뿐만 아니라 수분손실의 감소와도 밀접한 관련이 있다. 고농도 CO₂는 식물체에 삼투스트레스를 유도하여 기공전도도를 낮추고 수분이용효율을 증가시킨다(Leymarie et al., 1999). 본 연구에서도 800 μmol/mol 조건에서 기공전도도가 감소하였는데 이러한 기공전도도의 감소가 수분이용효율의 증가를 야기하고 증산률을 낮춘 것으로 해석된다.

3.3. 광량 및 엽육 내 CO₂ 농도 변화에 대한 광합성 반응

광반응 곡선으로부터 얻은 최대광합성률(A_{max})은 400 μmol/mol CO₂ 농도 조건에서보다 800 μmol/mol 조건에서 다소 높았으나 챔버내 CO₂ 농도에 따라

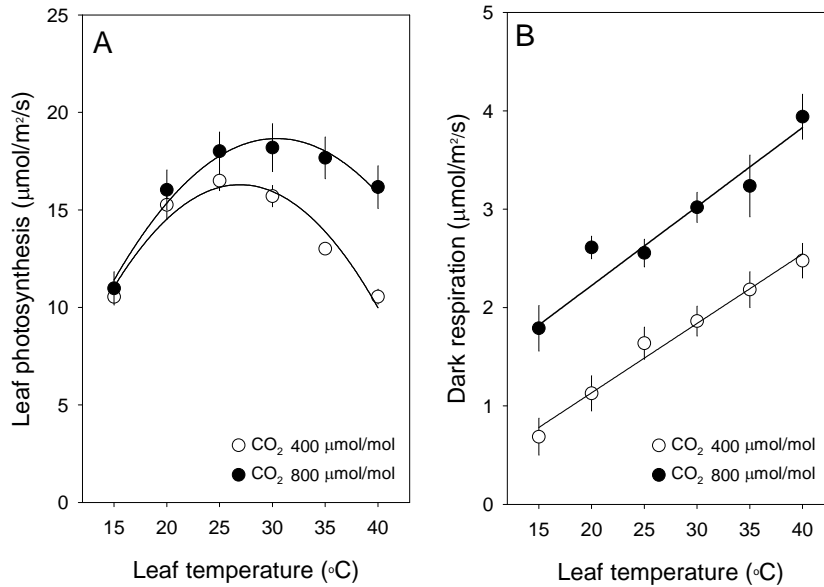


Fig. 1. Temperature response curves of foliar net photosynthetic rate and dark respiration in leaves of soybean (*Glycine max* Merr.) plants grown under different CO₂ conditions (ambient, 400 µmol/mol; elevated, 800 µmol/mol). Each value represents the mean ± SE measured from five independent plants.

유의한 차이를 보이지는 않았다. 그러나 호흡률(R_d)은 800 µmol/mol 조건에서 1.37 µmol/m²/s로 400 µmol/mol 조건에서의 0.33 µmol/m²/s 보다 4배 가량 더 높았다. 광보상점(Q_{comp})과 광포화점(Q_{sat})도 800 µmol/mol 조건에서 재배되었을 때 다소 높았으며, 반포화상수(K)와 양자수율(ϕ)은 두 처리구간에 유의한 차이를 보이지 않았다(Table 3). CO₂ 반응곡선으로부터 얻은 최대전자전달률(J_{max})과 광호흡률(R_p)은 800 µmol/mol 조건에서 재배하였을 때 400 µmol/mol 조건에서 재배되었을 때보다 다소 낮았으나 통계적으로 유의한 차이는 보이지 않았다. 그리고 최대카르복실화속도(V_{cmax})는 800 µmol/mol 조건에서 다소 높았으나 두 처리구간에 유의한 차이를 보이지 않았다(Table 3). 이는 두 조건 모두에서 식물이 빠르게 자라고 광합성산물에 대한 수용부의 제한이 없기 때문인 것으로 보인다. 그러나 작물의 광합성적 순응은 고농도의 CO₂에 장기간 노출되었을 때 나타날 수 있으며, 재배 품종이나 식물의 발달단계 등에 따라서 반응이 다양하게 나타날 수 있다(Sreeharsha, 2015).

3.4. CO₂ 농도 및 온도 상승 시 광합성률의 변화

광합성률은 콩이 자라는 챔버 내 CO₂ 농도와 관계없이 15-30°C 범위의 엽온에서는 온도가 증가함에 따라 증가하고 30°C 이상의 온도에서는 감소하였으며, 온도가 증가함에 따라 CO₂ 농도에 따른 광합성률의 차이가 더 커졌다(Fig. 1A). 콩의 광합성을 위한 최적 온도는 800 µmol/mol의 CO₂ 조건에서는 30.3°C로 400 µmol/mol의 CO₂ 조건에서의 26.9°C보다 3°C 정도 더 높았다. 이는 콩의 광합성 작용에 CO₂ 농도의 증가와 더불어 재배 온도조건의 중요함을 나타내주고 있다. 그리고, 각각의 최적 온도에서 콩의 광합성률은 800 µmol/mol 조건에서 자란 잎에서 18.2 µmol/m²/s으로 400 µmol/mol 조건에서 자란 잎에서의 16.5 µmol/m²/s을 상회하였다. 이러한 결과는 상승된 CO₂ 조건에서는 세포 내 CO₂ 농도가 높아져 더 큰 광합성 능력을 허용하기 위해 광합성을 위한 최적온도가 상향 조정되어 재배 환경 조건을 개선하는 것으로 보인다(Bagley et al., 2015). 반면에, 호흡률(R_d)은 콩이 자라는 챔버 내 CO₂ 농도에 관계없이 온도가 증가함에 따라 지속적으로 증가하였다(Fig. 1B). 이러한 결과는

광합성률이 온도가 증가함에 따라 최적온도 이하에서는 증가하고 최적온도 이상에서 감소하는 것이 일정 부분 호흡률의 증가와 관련이 있음을 나타내 준다. Fig. 1A에서 광합성률이 온도가 높아짐에 따라 800 $\mu\text{mol/mol}$ 과 400 $\mu\text{mol/mol}$ 의 CO₂ 조건 간의 차이가 커지는 반면에, 호흡률(R_d)은 CO₂ 농도에 관계없이 온도가 증가함에 따라 지속적으로 증가하지만 400 $\mu\text{mol/mol}$ 과 800 $\mu\text{mol/mol}$ 조건 간의 차이가 0.92~1.48 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ 에 불과하였다. 이로부터 적어도 최적 온도까지는 고농도 CO₂ 조건에서 온도가 높을수록 광합성률의 증가가 호흡률의 증가를 훨씬 상회하여 콩의 생산성을 높이는 데 기여할 것으로 해석된다. Table 2와 3에서 CO₂ 농도 증가에 의한 광합성률의 미미한 증가가 Table 1에서 바이오매스의 증가를 가져온 것으로 보이며, 최적온도에서는 CO₂ 농도 증가가 콩의 광합성률 뿐만 아니라 생산성의 증가를 크게 가져올 것으로 예상된다. 그러나, Table 2에서 보는 바와 같이 F₀의 증가와 이로 인한 F_v/F_m의 감소가 고농도 CO₂ 조건에서 광계II 반응중심의 손상을 야기할 수 있는 바, CO₂ 농도 증가에 따른 광계II의 반응에 대한 연구가 필요하다.

이상의 결과로부터 미래의 대기 중 CO₂ 농도의 증가는 콩의 생산성을 높이는 결과를 가져올 것으로 보인다. 그러나, 현재 전세계적으로 논의되고 있는 지구 온난화는 CO₂ 농도, 광량, 온도, 상대습도 등 식물의 광합성능에 영향을 주는 여러 요소들을 변화시킬 것으로 보이는 바, 차후 이들 요소들의 복합적인 작용에 대한 식물의 생장과 광합성 반응에 대한 심도있는 연구가 진행되어야 할 것으로 보인다.

4. 결론

본 연구는 대기 중 CO₂ 농도가 증가하였을 때 콩 (*Glycine max* Merr.)의 생장과 광합성에 미치는 영향을 조사하여 미래의 CO₂ 농도 증가 시 작물의 생육을 예측해보고자 수행되었다. 대기 중 CO₂ 농도를 달리 한 조건에서 콩을 6주간 재배하였을 때, 초장, 엽면적, 엽장, 엽폭, SAPD 값은 모두 대조구인 400 $\mu\text{mol/mol}$ 의 CO₂ 조건에서 보다 CO₂ 상승 조건인 800 $\mu\text{mol/mol}$ 에서 재배된 식물에서 더 높았다. 광계II의 최

대 광화학적 효율(F_v/F_m)은 800 $\mu\text{mol/mol}$ 조건에서 감소하였으나, 광합성률(A)은 다소 높았다. 최대광합성률(A_{max})은 800 $\mu\text{mol/mol}$ 조건에서 다소 높고 최대 전자전달률(J_{max})은 다소 낮았으나 통계적으로 유의한 차이를 보이지는 않았다. 콩의 광합성을 위한 최적 온도는 400 $\mu\text{mol/mol}$ 조건에서 보다 800 $\mu\text{mol/mol}$ 조건에서 3°C 정도 더 높았다. 광합성률은 CO₂ 농도와 관계 없이 15-30°C 범위의 엽온에서는 온도가 증가함에 따라 증가하고 30°C 이상의 온도에서는 감소하였으며, 호흡률(R_d)은 CO₂ 농도에 관계없이 온도가 증가함에 따라 지속적으로 증가하여, 최적온도 근처에서는 400 $\mu\text{mol/mol}$ 조건에서와 800 $\mu\text{mol/mol}$ 에서의 광합성률의 차이가 더 커졌다. 이상의 결과로부터 미래의 대기 중 CO₂ 농도의 증가는 콩의 생육에 있어서 광계II 반응중심의 손상을 야기할 수 있으나 광합성률을 증가시켜 생산성을 높일 것으로 보인다.

감사의 글

이 논문은 2016학년도 제주대학교 학술진흥연구비 지원사업에 의하여 연구되었습니다.

REFERENCES

- Bagley, J., Rosenthal, D. M., Ruiz Vera, U. M., Siebers, M. H., Kumar, P., Ort, D. R., Bernacchi, C. J., 2015, The influence of photosynthetic acclimation to rising CO₂ and warmer temperatures on leaf and canopy photosynthesis models, *Global Biogeochem. Cyc.*, 29, 194-206.
- Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichet, T., Friedlingstein, P., Gao, X., Gutowski, W. J., Johns, T., Krinner, G., Shongwe, M., Tebaldi, C., Weaver, A. J., Wehner, M., 2013, Long-term climate change: Projections, commitments and irreversibility, In: Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G. K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, B., Midgley, B. M. (eds.), *Climate change 2013: The physical science basis - IPCC working group I contribution to AR5*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1029-1136.
- Dermod, O., Long, S. P., DeLucia, E. H., 2006, How does

- elevated CO₂ or ozone affect the leaf area index of soybean when applied independently?, *New Phytol.*, 169, 145-155.
- Farquhar, G. D., von Caemmerer, S., Berry, J. A., 1980, A Biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species, *Planta*, 149, 78-90.
- Garruña-Hernández, R., Monforte-González, M., Canto-Aguilar, A., Vázquez-Flota, F., Orellana, R., 2013, Enrichment of carbon dioxide in the atmosphere increases the capsaicinoids content in Habanero peppers (*Capsicum chinense* Jacq.), *J. Sci. Food Agric.*, 93, 1385-1388.
- Gray, S. B., Brady, S. M., 2016, Plant developmental responses to climate change, *Dev. Biol.*, 419, 64-77.
- Hartman, G. L., West, E. D., Herman, T. K., 2011, Crops that feed the world 2, Soybean worldwide production use, and constraints caused by pathogens and pests, *Food Secur.*, 3, 5-17.
- Kang, B. R., Kim, G. P., Kim, S. J., 2009, Characteristics of regional underground air distribution for various geothermal utilization, *Rep. Jeju Environ. Res. Inst.*, 2, 223-237.
- Keutgen, N., Chen, K., Lenz, F., 1997, Responses of strawberry leaf photosynthesis, chlorophyll fluorescence and macronutrient contents to elevated CO₂, *J. Plant Physiol.*, 150, 395-400.
- Kimball, B. A., 1985, Adaptation of vegetation and management practices to a higher carbon dioxide world, US Department of Energy, Washington, USA, 185-204.
- Lee, S. G., Moon, J. H., Jang, Y. A., Kim, S. Y., Ko, K. D., 2009, Change of photosynthesis and cellular tissue under high CO₂ concentration and high temperature in radish, *Kor. J. Hort. Sci. Technol.*, 27, 194-198.
- Leymarie, J., Lascève, G., Vavasour, A., 1999, Elevated CO₂ enhances stomatal responses to osmotic stress and abscisic acid in *Arabidopsis thaliana*, *Plant Cell Environ.*, 22, 301-308.
- Lobell, D. B., Asner, G. P., 2003, Climate and management contribution to recent trends in U.S. agricultural yields, *Science*, 299, 1032.
- Marshall, B., Biscoe, P. V., 1980, A Model for C₃ leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance, *J. Exp. Botany*, 31, 29-39.
- Norby, R. J., Wullschleger, S. D., Gunderson, C. A., Nietch, C. T., 1995, Increased growth efficiency of *Quercus alba* trees in a CO₂-enriched atmosphere, *New Phytol.*, 131, 91-97.
- Oh, S., Moon, K. H., Song, E. Y., Son, I. C., Koh, S. C., 2015, Photosynthesis of Chinese cabbage and radish in response to rising leaf temperature during spring, *Hort. Environ. Biotechnol.*, 56, 159-166.
- Oh, S., Son, I. C., Wi, S. H., Song, E. Y., Koh, S. C., 2016, Photosynthetic and growth responses of Chinese cabbage to rising atmospheric CO₂, *Kor. J. Agric. Forest Meteorol.*, 18, 357-365.
- Piñero, M. C., Houdusse, F., Garcia Mina, J. M., Garnica, M., del Amor, F. M., 2014, Regulation of hormonal responses of sweet pepper as affected by salinity and elevated CO₂ concentration, *Physiol. planta.*, 151, 375-389.
- Poorter, H., 1993, Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration, *Vegetatio*, 104, 77-97.
- Sreeharsha, R. V., Sekhar, K. M., Reddy, A. R., 2015, Delayed flowering is associated with lack of photosynthetic acclimation in Pigeon pea (*Cajanus cajan* L.) grown under elevated CO₂, *Plant Sci.*, 231, 82-93.
- Vuorinen, T., Reddy, G. V. P., Nerg, A. M., Holopainen, J. K., 2004, Monoterpene and herbivore-induced emissions from cabbage plants grown at elevated atmospheric CO₂ concentration, *Atmos. Environ.*, 38, 675-682.
- Ward, J. K., Strain, B. R., 1999, Elevated CO₂ studies: Past, present and future, *Tree Physiol.*, 19, 211-220.