



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

농학석사 학위논문

상부 개방형 온실에서 대기 중
이산화탄소 농도 증가에 따른
소나무(*Pinus densiflora*),
물푸레나무(*Fraxinus rhynchophylla*),
팥배나무(*Sorbus alnifolia*) 잎의
형태적 변화와 광합성 특성

2015년 8월

서울대학교 대학원
산림과학부 산림환경학전공
류 다 운

초 록

상부 개방형 온실을 이용하여 현재 대기의 이산화탄소 (ambient), 현재 농도의 1.4배(~ 550 ppm) 및 1.8배(~ 700 ppm)로 증가된 대기 환경에서 대기 중 이산화탄소 농도 증가에 대한 수목의 생리적인 반응을 알아보기 위해 이 연구를 수행하였다.

첫 번째 장에서는 2009년 식재된 소나무(*Pinus densiflora*), 물푸레나무(*Fraxinus rhynchophylla*), 팔배나무(*Sorbus alnifolia*)를 대상으로 하여 잎의 형태적인 특성과 광합성 특성을 연구하였다. 이를 위해 2013년 4월 ~ 9월의 연구 기간 동안 각 수종의 기공 크기·밀도·면적, 최대 광합성 속도, 최대 카르복실화 속도, 최대 전자전달 속도 및 직경 성장을 측정하였다. 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 물푸레나무의 기공 크기가 유의하게 증가하였고 팔배나무의 기공 밀도가 증가하였다. 기공 면적의 경우 소나무는 감소한 반면 팔배나무는 증가하는 등 수종에 따라 다양한 반응을 보였다. 하지만 최대 광합성 속도는 모든 수종에서 대기 중 이산화탄소 농도에 따라 대체로 증가하는 경향을 나타냈는데 팔배나무에서는 계절이 지남에 따라 그 차이가 더 커져 최대 43.5%까지 증가하였다. 그러나 4년에 걸친 비교적 장기간의 폭로에도 불구하고 이산화탄소 시비에 의한 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도의 저감 효과는 모든 수종에서 나타나지 않았다. 특히 팔배나무의 경우 잎의 질소 농도가 높아지는 개엽 시기에는 높은 이산화탄소 농도하에서 일시적으로 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도가 향상되어 저감과는 반대의 양상을 나타냈다. 모든 수종에서 개체목간의 변이로 인해 연구 기간 중 이산화탄소 농도에 따른 직경성장량은 유의한 차이를 보이지 않았으나 약 4년간 누적된 직경의 크기와 생체량에서는 모든 수종에서 유의한 차이를 보였으며 팔배나무 직경의 경우 대조구에 비해 1.8배에서 최대 59.0%까지 크게 나타났다.

두 번째 장에서는 우리나라에서 가장 대표적인 침엽수종인 소나무를

대상으로 2013년 연중일 114일부터 316일까지의 대기 중 이산화탄소 농도에 대한 수목의 수분 이용 및 순일차생산량에 대하여 분석하였다. 그 래니어 타입의 센서를 이용하여 개체목 단위의 수액유목밀도를 측정하였으며 이로부터 증산량, 기공전도도를 계산하였고 기공전도도와 환경간의 관계를 분석하였으며, 마지막으로 각 처리구별 수분 이용 효율에 대해 알아보았다. 수액속밀도는 대기 중 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 감소하는 경향을 나타냈고, 개체목 증산량은 증가하는 경향을 나타냈으나 모두 통계적으로 유의하지는 않았다. 엽면적 당 증산량은 수액속밀도의 경향과 마찬가지로 농도에 따라 감소하였으나 통계적으로 유의하지 않았고, 연구 기간 중 연속적인 강우 발생 이후, 처리구별 토양 수분의 차이가 비교적 적은 기간에는 엽면적 당 증산량이 처리구간에 유사하게 나타났다. 로그 스케일로 나타낸 단위기압포차 변화에 대한 기공전도도의 변화 속도간의 관계식에서 전체 평균 기울기는 0.57로 계산되었으며 수증기압포차가 1 kPa일 때의 기공전도도인 기준 기공전도도는 대조구와 현재 대기 농도 이산화탄소 처리구에서 가장 크게 나타났다. 또한 기준 기공전도도는 토양 수분이 증가할수록 증가하는 경향을 보였는데, 현재 대기 농도 이산화탄소 처리구를 제외하고는 그 관계가 통계적으로 유의하지 않았다. 이와 같은 결과는 소나무의 증산에 토양 수분이 유의미한 영향을 미칠 정도의 제한 인자가 아니기 때문에 토양 수분 보다는 수증기압포차가 소나무의 증산에 더 큰 영향을 미치는 것으로 판단된다. 따라서 주간 수증기압포차의 증가에 따른 엽면적 당 증산량은 기준 기공전도도가 가장 높은 대조구가 가장 높았고 이산화탄소 농도 처리에 따라 감소하였다. 처리구별 기준 기공전도도의 상대적인 변화율은 온실 효과로 인해 약 20.4% 감소, 이산화탄소 농도 처리로 인해 약 35.3%의 감소가 나타났으나 1.4배 처리구와 1.8배 처리구 간에는 약 9.3%로 나타나 감소율이 비교적 적은 것으로 조사되었다. 마지막으로 수분 이용 효율은 대기 중 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 유의하게 증가하였으며 특히, 1.8배 처리구의 경우 1배 처리구와 비교하여 수분 이용량이 10.8% 더 높은 것으로 나타났다.

주요어 : 기후 변화, 상부 개방형 온실, 광합성, 기공, 생장, 수분 이용
학 번 : 2011-23503

목 차

제 1 장 기공 특성과 광합성 특성	1
1.1 서론	1
1.2 재료 및 방법	4
1.2.1. 연구 대상지	4
1.2.2. 잎의 기공 특성	5
1.2.3. 광합성 특성	5
1.2.4. 생장	6
1.2.5. 통계분석	7
1.3 결과 및 고찰	8
1.3.1. 환경 인자	8
1.3.2. 잎의 기공 특성	11
1.3.3. 광합성 특성	14
1.3.4. 생장	19
1.4 결론	22
제 2 장 수분 이용	23
2.1 서론	23
2.2 재료 및 방법	26
2.2.1. 연구 대상지	26
2.2.2. 수액 유속 밀도 측정	28
2.2.3. 생체량 및 엽면적 추정	29
2.2.4. 증산량 계산	30
2.2.5. 기공전도도 계산	30
2.2.6. 경계선 분석(Boundary line analysis)	31
2.2.7. 수분 이용 효율	32

2.2.8. 통계 분석.....	33
2.3 결과 및 고찰.....	34
2.3.1. 환경 인자.....	34
2.3.2. 증산량.....	36
2.3.3. 기공전도도에 대한 환경의 영향 평가.....	38
2.4 결론.....	45
참고문헌.....	47
Abstract.....	60

표 목 차

[Table 1.1] Species description	7
[Table 1.2] Characteristics of stomatal morphology	13
[Table 2.3] Individual tree description of <i>P.densiflora</i>	27
[Table 2.4] Parameters for allometry equation	29

그림 목차

[Fig. 1.1] Daily environment	10
[Fig. 1.2] Maximum photosynthesis rate	15
[Fig. 1.3] J_{\max} and $V_{C_{\max}}$	16
[Fig. 1.4] Diameter growth	21
[Fig. 2.5] Granier type sapflow sensor	28
[Fig. 2.6] Boundary line analysis	32
[Fig. 2.7] Daily environment	35
[Fig. 2.8] Seasonal pattern of J_s , E_T , E_L	37
[Fig. 2.9] Sensitivity analysis	38
[Fig. 2.10] $G_{S_{\text{ref}}}$ vs. Soil water content	40
[Fig. 2.11] E_L vs. D_z	41
[Fig. 2.12] Relative change in $G_{S_{\text{ref}}}$ & LA	42
[Fig. 2.13] Water use efficiency	43

제 1 장 기공 특성과 광합성 특성

1.1 서론

산업화와 산림파괴로 인해 급격하게 증가하고 있는 대기 중 이산화탄소 농도는 지구온난화와 이상기후 현상의 원인이 되고 있으며 이에 따라 식물의 광합성을 통한 대기 중 이산화탄소 농도의 저감은 산림의 중요성을 한층 더 부각시키고 있다(IPCC, 2013). 광합성은 흔히 Ficken의 식을 이용하여 설명하는데,

$$A_{net} = g_s C_a \left(1 - \frac{C_i}{C_a}\right) \quad \text{식 1.1}$$

여기서 A_{net} 은 순광합성량(Net assimilation, $\text{g C m}^{-2}\text{s}^{-1}$), g_s 는 기공전도도(Stomatal conductance, $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), C_a 는 대기 중 이산화탄소 농도(Atmospheric CO_2 concentration, $\mu\text{mol mol}^{-1}$), C_i 는 식물체 내 세포 간극 사이의 이산화탄소 농도(Intercellular CO_2 concentration, $\mu\text{mol mol}^{-1}$)를 나타낸다. 즉, 광합성량은 잎 내·외부의 이산화탄소 농도 차와 기공전도도의 곱으로 계산할 수 있다. 이 중 기공전도도는 기공이 열린 정도를 나타내며, 이는 기공의 크기와 밀도에 의해 결정된다. 기공은 환경에 의한 영향을 많이 받아 잎이 처한 광환경(e.g. Lichtenthaler *et al.*, 1981; Kubínová, 1991; Liu *et al.*, 2014), 온도(e.g. Beerling and Chaloner, 1993; Apple *et al.*, 2000; Luonala *et al.*, 2005), 토양수분(e.g. Bosabalidis and Kofidis, 2002; Limin *et al.*, 2007; Xu and Zhou, 2008), 토양의 염도(e.g. Kemp and Cunningham, 1981; Curtis and Läuchli, 1987; Bray and Reid, 2002; Çavuşoğlu *et al.*, 2007), 염령(e.g. Ceulemans *et al.*, 1995; Zhou *et al.*, 2012) 등에 따라 그 크기와 위치

그리고 밀도에 차이가 나타난다. 또한 대기 중 이산화탄소도 기공의 변화에 영향을 미치는데 농도가 높을수록 기공의 크기가 증가하고 기공 밀도가 감소한다는 보고가 있으나 수종에 따라 그 반응은 다양하게 나타난다(Woodward and Kelly, 1995; Reid et al., 2003; Ogaya et al., 2011). 기공밀도의 경우 대기 중 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 *Pinus uncinata* (Peñuelas and Matamala, 1990), *Taxodium distichum* (Ogaya et al., 2011), *Metasequoia glyptostroboides* (Ogaya et al., 2011), *Betula pendula* (Peñuelas and Matamala, 1990), *Pinus sylvestris* (Lin et al., 2001) 등에서는 감소하였고, *Liquidambar styraciflua* (Thomas and Harvey, 1983), *Populus euramericana* (Ceulemans and Mousseau, 1994) 등에서는 기공 밀도가 증가하였으며 *Fagus sylvatica*(Woodward and Kelly, 1995)의 경우 증감의 양상을 모두 나타냈다. 기공 크기의 경우에도 자작나무에서는 증가(e.g. Franks and Beerling, 2009), *Taxodium distichum*에서는 감소(Ogaya et al., 2011)하였으며 포플러류에서는 기공 구경(stomatal pore length)에 변화가 없는(Radoglou and Jarvis, 1990) 등 다양한 결과가 보고되었다.

위에서 언급한 바와 같이 광합성량은 기공전도도 외에도 세포 간극과 대기 중 이산화탄소 농도의 차이에 큰 영향을 받으며 대기 중 이산화탄소 농도의 증가는 이 차이를 증가시켜 식물은 같은 양의 수분을 증산하면서도 광합성량을 증가시키는데 이를 흔히 이산화탄소 시비효과(CO₂ fertilization effect)라고 한다(Norby et al., 1995). 하지만 이렇게 광합성에 유리한 환경은 식물의 광합성능력을 저하시키는 저감(acclimation)을 가져오기도 하는데(Woodward and Kelly, 1995; Morison, 1998) 이러한 광합성능력의 저하는 흔히 대표적인 광합성효소인 루비스코(Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)의 활성을 나타내는 최대 카르복실화 속도(Maximum carboxylation rate, V_{Cmax})와 광합성 암반응에서 CO₂의 수용체인 리블로오스 이인산(Ribulose-1,5-bisphosphate, RuBP)의 재생산을 결정하는 최대 전자전달 속도(Maximum electron transport rate, J_{max})의 감소로 나타난다(e.g.

Turnbull *et al.*, 1998; Urban, 2003; Ainsworth *et al.*, 2004; Aranjuelo *et al.*, 2005; Leakey *et al.*, 2009). 특히 이러한 저감은 장기간 고농도 이산화탄소에 노출된 식물체에서 자주 보고된 바 있으나(Lewis *et al.*, 1996; Rey and Jarvis, 1998; Irigoyen *et al.*, 2014) 수종별 변이가 커 수종에 따라 저감유무가 다르다(e.g. DeLucia and Thomas, 2000; Herrick and Thomas, 2001; Tissue *et al.*, 2001; Rogers and Ellsworth, 2002; Zott *et al.*, 2005; Ainsworth and Rogers, 2007).

이산화탄소 시비효과로 인한 광합성량의 증가는 식물의 생장에 직접적인 영향을 미쳐 설령 광합성능력의 저감이 일어난다 하더라도 대부분의 연구에서 식물의 성장량은 늘어나는 것으로 알려져 있다(e.g. Field *et al.*, 1995; Samarakoon and Gifford, 1996; Poorter and Navas, 2003; Nowak *et al.*, 2004; Ainsworth and Long, 2005). 그러나 성장량 역시 질소, 인과 같은 영양분, 수종별 성장활성, 온도, 수분 이용, 공생생물 등과 같은 환경 변수에 의해 많은 영향을 받으며(Hocking and Meyer, 1991; Oren *et al.*, 2001; Zak *et al.*, 2003; Norby *et al.*, 2005; Palmroth *et al.*, 2013), 높은 이산화탄소 농도와 함께 상호작용하여 다양한 결과를 가져올 수 있다.

이렇듯 대기 중 이산화탄소의 농도가 높은 미래 대기 환경에서 식물의 생리적 반응은 다양하며 이러한 다양한 반응을 이해하는 것은 생태계 변화를 예측하는데 필수적이다. 하지만 기존의 국내 연구의 대부분은 화분이나 성장상과 같은 개체목 수준에서 단기간에 진행된 이산화탄소 폭로 실험으로 이루어져, 실제 생태계와 유사한 자유 대기 이산화탄소 폭로(Free Air CO₂ Enrichment, FACE)(e.g. Hebeisen *et al.*, 1997; Miglietta *et al.*, 2001; McCarthy *et al.*, 2010; Norby and Zak, 2011)나 상부 개방형 온실(Open top chamber, OTC)(e.g. Drake *et al.*, 1989; Leadley and Drake, 1993; Taylor *et al.*, 2001)과 같은 대규모 공간에서 장기간 이루어진 실험은 부족한 실정이다. 따라서 이 연구에서는 상부 개방형 온실에서 장기간 성장한 우리나라의 대표적인 온대 수종을 대상으로 하여 대기 중 이산화탄소 농도가 증가한 상태에 장기 노출되었을 때, 수목의 기

공의 형태적인 변화와 광합성 반응 및 이에 따른 생장량의 변화를 알아 보기 위해 수행되었다.

1.2 재료 및 방법

1.2.1. 연구 대상지

이 연구는 경기도 수원시 국립산림과학원 산림유전자원부(북위 37°15′ 04″, 동경 126°57′ 29″)에 위치한 상부 개방형 온실 3개동과 약 10 m 정도 떨어진 외부의 대조구를 대상으로 하여 2013년 4월부터 9월에 걸쳐 수행되었다. 온실은 대기 중 이산화탄소의 농도에 따라 3개의 처리구로 구별하였다. 각 온실의 이산화탄소 농도는 현재 대기 중 이산화탄소 농도(~ 400 ppm), 현재 농도의 1.4배(~ 550 ppm), 현재 농도의 1.8배(~ 700 ppm)를 유지하였다. 온실의 이산화탄소 농도는 적외선 가스 분석기(ZRH type, Fuji Electric System Co. Ltd., Japan)를 이용하여 외부 이산화탄소 농도를 측정 후 순수 액화탄산가스와 대기 공기를 혼합하여 공급하는 방식으로 내부의 이산화탄소 농도를 조절하였다. CO₂는 식물의 증산작용이 이루어지는 오전 8시부터 오후 6시까지 폭로하였고 동일한 토양특성 하에서 실험하기 위해 2009년, 지면으로부터 1 m 깊이까지 굴착하여 동일 지역의 산림토양으로 교체하였다(Lee *et al.*, 2012). 지름 10 m, 높이 7 m 크기의 정십각형 온실 내에는 우리나라의 대표적인 온대 수종인 소나무(*Pinus densiflora*), 물푸레나무(*Fraxinus rhynchophylla*), 팔배나무(*Sorbus alnifolia*), 당단풍나무(*Acer pseudosieboldianum*), 산사나무(*Crataegus pinnatifida*), 상수리나무(*Quercus acutissima*)의 동일 클론을 선정하여 2009년 9월에 온실 내 동일한 위치에 3 그루씩 식재되었으며 이 연구에서는 소나무, 물푸레나무, 팔배나무를 연구대상으로 하였다(Table 1.1). 복사량(Solar irradiation, R_s , $W m^{-2}$), 대기 온도(Air temperature, T_{air} , °C), 토양 온도(Soil temperature, T_s , °C), 강수(Precipitation, P , mm)의 환경인자들은 온실 내·외부에 설치된 자동기상

관측장치로부터 수집된 데이터를 이용하여 처리구별로 측정하였다. 연구 기간 동안 발생한 데이터의 손실은 다른 온실동의 데이터와 비교하여 결정계수가 가장 높은 회귀식으로($r^2 = 0.9945$) 보정하여 메꾸었으며 복사, 강우량계와 같이 측정 장치가 1개인 경우 최단거리에 위치한 기상대 자료를 이용하여 회귀식으로 보정하여 메꾸었다. 6월 초에 각 온실별로 토양 수분 측정기 CS616(Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA)을 추가로 설치하여 지면에서 30cm 깊이의 평균 토양 수분(Soil water content, SWC, %)을 측정하였다. 모든 자료는 자료집록기(Data-logger, model CR1000, Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA)를 이용하여 수집되었고 광, 대기온도는 5분 평균값을 수집하였으며 온실 내 환경자료는 30분 평균값을 수집하였다.

1.2.2. 잎의 기공 특성

잎의 기공밀도와 기공크기를 측정하기 위해 2013년 9월에 각 처리구의 양엽을 약 20개씩 채취하였다. 채취한 잎의 뒷면에 투명 매니큐어를 얇게 도포하여 말린 후 투명 테이프를 이용하여 떼어 내어 슬라이드 글라스에 부착하였다. 200배율의 광학현미경(BH-2, Olympus, Tokyo, Japan)으로 화면에 나타난 완전한 모든 공변세포의 장축과 단축, 단위면적당 밀도를 최소 4회 이상 반복 측정하여 단위면적당 기공의 면적을 계산하였다.

1.2.3. 광합성 특성

광합성 특성은 휴대용 광합성 측정 장비인 LI-6400(LI-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)을 이용하여 수종별로 5, 6, 7월간 월 1회씩 A/C_i 곡선(Photosynthetic CO_2 response curve)을 3회 반복 측정하였다. 항상 동일한 가지에서 광량이 충분한 양엽만을 대상으로 하였고 A/C_i 곡선을 측정하기 이전에 LED 광원(6400-02, LI-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)으

로 광반응 곡선(Light response curve)을 측정하여 광 포화점을 나타내는 광량($1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)을 확인한 후 A/C_i 곡선 측정시 이를 적용하였다. 공급 CO_2 의 설정은 각 온실의 기준 농도에 맞추어 Sampler CO_2 를 설정하고 챔버(cuvette)에 잎을 물린 후 안정된 상태에서 측정을 시작하였으며 측정점마다 잎에 공급되는 농도를 달리하였다. 잎 온도는 광합성 추정에 가장 적절한 온도인 25°C 로 설정하였고, 상대습도는 40% ~ 70%로 유지하였다. 측정은 오전 9시에 시작하여 수분 스트레스로 인한 정상적인 A/C_i 곡선이 측정되지 않을 때까지 지속하였다. 동일한 챔버를 이용하여 침엽수인 소나무도 측정하였는데 8월에 모든 측정을 마친 후 잎을 채취하여 실제 챔버내에 포함된 엽면적을 측정 후 재계산한 값을 이용하였다. A/C_i 곡선의 해석은 Sharkey *et al.*, (2007)에 의해 개발된 엑셀시트를 이용하여 최대 전자전달 속도와 최대 카르복실화 속도를 도출하였고 현 이산화탄소 농도에서 광포화 상태일 때 측정된 광합성량을 최대광합성속도로 하였다.

1.2.4. 생장

각 처리구별로 생장을 시작하기 전인 4월 말부터 생장이 끝난 10월까지 5회(4월 30일, 5월 23일, 6월 26일, 7월 30일, 10월 25일)에 걸쳐 직경과 수고를 측정하였다. Table 1.1에는 대상 수종이 생장을 시작하기 전에 측정한 수고와 직경을 정리하여 나타내었다. 수고는 절척을 이용하여 측정하였고 직경의 경우 각 수종별로 항상 같은 위치에서 측정하도록 지면으로부터 일정한 높이를 줄기에 표기 하여 디지털 방식의 버니어 캘리퍼스(CD-10CPX, Mitutoyo, Kawasaki, Japan)로 2회 반복 측정한 평균값을 사용하였다.

Table 1.1 Species average (\pm standard errors) of height and diameter of each treatment in April 2013

Species	Chamber	Height (m)	Diameter (mm)
<i>Pinus densiflora</i>	Control	1.27 \pm 0.06 _b	39.89 \pm 2.69 _b
	Ch1 (ambient)	1.86 \pm 0.01 _a	48.42 \pm 4.53 _a
	Ch2 (~ 500 ppm)	1.79 \pm 0.06 _a	56.39 \pm 0.88 _a
	Ch3 (~ 700 ppm)	2.15 \pm 0.21 _a	60.46 \pm 5.53 _a
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	Control	1.53 \pm 0.04 _c	17.61 \pm 1.36 _b
	Ch1 (ambient)	2.97 \pm 0.33 _b	22.87 \pm 3.44 _b
	Ch2 (~ 500 ppm)	2.88 \pm 0.27 _b	32.11 \pm 4.37 _a
	Ch3 (~ 700 ppm)	3.79 \pm 0.16 _a	32.84 \pm 1.76 _a
<i>Sorbus alnifolia</i>	Control	0.68 \pm 0.07 _b	11.76 \pm 1.78 _d
	Ch1 (ambient)	1.49 \pm 0.03 _a	17.63 \pm 1.57 _c
	Ch2 (~ 500 ppm)	1.68 \pm 0.12 _a	23.56 \pm 1.54 _b
	Ch3 (~ 700 ppm)	1.85 \pm 0.18 _a	28.48 \pm 1.30 _a

Each characteristics in subscript represent the statistical differences at the level of $p < .05$

1.2.5. 통계 분석

처리구별 환경인자의 차이는 대응표본 T 검정(paired t-test)을 통해 비교하였고 각 수종의 잎의 기공 특성 및 광합성 특성, 생장은 분산분석(ANOVA)을 통해 유의차가 나타날 경우 사후분석(Duncan)하여 처리구별로 비교 분석한 후 농도에 따른 경향을 보기 위하여 선형회귀분석(linear regression analysis)을 실시하였다. 모든 통계분석은 SAS 통계 프로그램 9.3 버전(SAS Institute Inc., Cary, NC, USA)을 이용하였다.

1.3 결과 및 고찰

1.3.1. 환경 인자

강수를 제외한 모든 환경인자는 2013년 4월부터 9월까지의 일 평균값을, 강수의 경우에는 일 총량을 처리구별로 Fig. 1.1에 나타내었다. 일조시간 동안의 태양복사는 자료 손실이 있는 날을 제외하고 9월 말에 일평균 527.09 W m^{-2} 로 최대 복사량을 나타냈고 최대강수량 134.25 mm 를 기록한 6월 중순에 28.33 W m^{-2} 로 최저 복사량을 나타냈으며 연구기간 중 평균 326.63 W m^{-2} 로 나타났다. 대조구의 대기 온도(T_a)는 4월 초에 최저점(5.03°C)을, 8월 중순에 최고점(30.87°C)을 나타내었고 연구기간 동안의 평균값은 20.95°C 로 나타났다.

대기 온도(T_a)는 모든 처리구가 대조구보다 유의하게 높았으며($p < .001$) 대조구와 비교하여 처리구가 평균 0.74°C 더 높고 일조시간이 가장 긴 기간인 6월 중순에는 최고 1.44°C 까지 차이가 나타났다. 복사량이 증가할수록 처리구와 대조구의 차이가 증가하였는데($p < .001$, 자료 제시하지 않음) 이는 복사량이 증가함에 따라 온실 효과도 비례하게 증가하는 것으로 생각된다. 토양 온도는 대기온도와 경향은 비슷하였으나 온도가 낮아질수록 대기온도보다 변화의 폭이 작게 나타났다.

강수량(P)은 연구기간인 4월에서 9월까지 총 894.6 mm 가 내렸으며 6월 중순에 일일 최대강수량 67.23 mm 를 기록하였고 여름철 장마기간인 7월 초에서 8월 초순 사이에 강우 빈도가 가장 높아 전체 실험기간대비 약 46%인 410.5 mm 의 강우가 발생하였다.

토양 수분(SWC)은 대조구인 외부가 가장 높았으며 다음으로 온실 1(ambient)이 높게 나타났고 온실 2($\sim 550 \text{ ppm}$)와 온실 3($\sim 700 \text{ ppm}$)이 비슷하게 나타났으나 시간이 흐름에 따라 온실 3의 토양수분이 가장 낮게 나타나 대조구 > 온실 1 > 온실 2 > 온실 3의 순서로 유의한 차이를 보였다(maximum $p < .001$). 토양 수분은 강수에 가장 큰 영향을 받았는데, 온실의 경우 상부 25%가 막혀 있는 구조이므로(Lee *et al.*, 2012) 강수가 차단되어 온실 내로 공급되는 강수량이 적고 이와는 대조

적으로 대조구는 외부에 완전 노출된 상태이므로 처리구보다 토양 수분이 강수에 민감하게 반응한 것으로 생각된다. 또한 대기 온도가 상승함에 따라 포화증기압(Saturated vapor pressure)은 지수형태로 증가하는데 대기 중에 포함된 수증기의 양이 동일할 경우, 온도가 높은 온실의 증기압포차(Vapor pressure deficit, D)가 대조구보다 증가하고 이로 인해 온실의 증발량이 대조구보다 높아져 토양수분이 더 낮게 나타날 수 있다(Campbell and Norman, 1998).

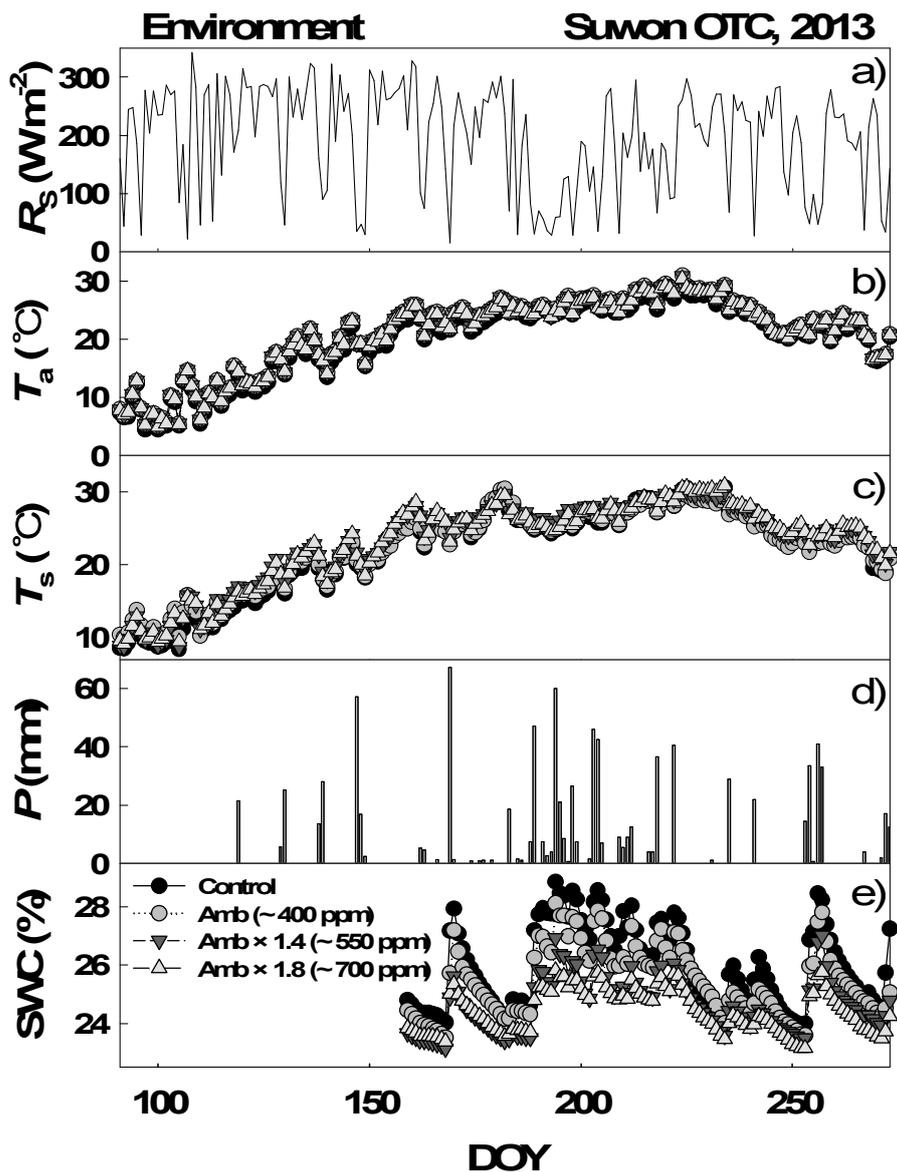


Fig. 1.1 Daily environmental data a) R_s : Solar irradiation, b) T_{air} : Air temperature, c) T_{soil} : Soil Temperature, d) P : Precipitation, and e) SWC :Soil water content from April to September 2013. P was the daily total and the others are daily average values. Solid circle (●), gray circle (●), deep gray inverse triangle (▼) and gray triangle (▲) represent control, ambient (~ 400 ppm), ambient \times 1.4 (~ 550 ppm), ambient \times 1.8 (~ 700 ppm) CO_2 concentrations, respectively.

1.3.2. 잎의 기공 특성

수종별 기공의 크기와 밀도는 Table 1.2에 나타내었다. 기공 크기의 범위는 소나무의 경우 $2208.36 \pm 113.61 \sim 2594.07 \pm 122.56 \mu\text{m}^2$ 로 가장 크게 나타났고 다음으로 물푸레나무가 $1319.26 \pm 38.75 \sim 1901.35 \pm 66.90 \mu\text{m}^2$ 이며, 팔배나무는 $1225.93 \pm 38.40 \sim 1435.74 \pm 112.83 \mu\text{m}^2$ 로 가장 작게 나타났다. 기공 밀도는 소나무가 $30.53 \pm 3.40 \sim 41.10 \pm 3.11 \mu\text{m}^2$ 로 가장 작게 나타났고, 물푸레나무, 팔배나무가 각각 $87.84 \pm 5.75 \sim 104.28 \pm 6.49 \mu\text{m}^2$ 와 $46.19 \pm 2.90 \sim 84.55 \pm 4.76 \mu\text{m}^2$ 로 나타났다.

소나무의 기공 크기는 대기 중 이산화탄소 농도가 400 ppm인 온실 1에서는 평균 $2483.89 \pm 124.69 \mu\text{m}^2$, 550 ppm인 온실 2에서는 평균 $2268.18 \pm 126.19 \mu\text{m}^2$, 700 ppm인 온실 3에서는 평균 $2208.38 \pm 113.61 \mu\text{m}^2$ 로 대기 중 이산화탄소 농도가 증가할수록 처리구에 따라 기공 크기가 감소하는 경향을 나타냈으나 통계적으로 유의하지는 않았다($p = 0.0919$). 기공 밀도는 대기 중 이산화탄소 농도에 따른 경향을 나타내지 않았을 뿐만 아니라 통계적으로도 차이가 없었다($p = 0.7259$). 기공 크기와 기공 밀도를 곱하여 계산한 기공 면적은 대조구에 비해 온실 2와 온실 3이 유의하게 낮은 값을 보였고 그 중에서도 온실 2가 가장 낮은 값을 나타냈다(maximum $p = .0011$).

물푸레나무의 기공 크기는 대조구와 온실 1, 온실 2 간에는 차이가 없었고 온실 3이 온실 2, 대조구와 비교하여 유의한 차이를 나타내 이산화탄소 농도가 가장 높은 온실 3에서 기공 크기가 가장 컸다(maximum $p = .0507$). 기공 밀도에서는 농도에 따라 감소하는 경향을 나타냈으나 통계적으로 유의하지 않았다($p = 0.3076$). 위에서 언급한 바와 같이 이산화탄소 농도의 증가에 따라 물푸레나무의 기공은 크기가 증가하면서 밀도는 감소하는 서로 반대의 경향을 나타냈기 때문에 이 둘의 곱으로 나타나는 기공 면적에서는 그 차이가 상쇄되어 농도에 따른 통계적인 차이가 없었다($p = 0.2245$).

팔배나무의 기공 크기는 이산화탄소가 700 ppm인 온실 3에서 가장 작았으나 통계적으로는 근소한 차이로 유의하지 않았다($p = 0.0504$). 기공 밀

도는 온실 1(ambient)에서 50.26 ± 6.15 No./mm², 온실 2에서 63.88 ± 3.33 No./mm², 온실 3에서 84.55 ± 4.76 No./mm²과 같이 대기 중 이산화탄소 농도가 증가할수록 유의하게 증가하였다($p < .001$). 따라서 기공 면적은 기공 크기의 유의한 증가에 영향을 받아 이산화탄소 농도에 따라 유의하게 증가함을 알 수 있었는데 온실 1과 대조구가 가장 낮았으며 온실 3이 가장 높게 나타났다.

결론적으로 이 연구결과에서 기공 특성은 대기 중 이산화탄소 농도에 따라 세 수종이 모두 다른 반응을 나타냈다. 소나무의 기공 크기는 통계적으로 유의하지 않았지만 3년간 고농도 이산화탄소에 노출된 *Pinus sylvestris*(Beerling, 1997)와 같이 농도 증가에 따라 감소하는 경향을 나타냈으며 기공 면적은 농도에 따라 유의하게 감소하는 경향을 나타냈다. 또한 고농도 이산화탄소에 4년간 노출된 *P. sylvestris*는 기공 밀도가 감소하였으며(Lin *et al.*, 2001) 이는 침엽의 크기 증가에 의한 표피세포의 증가에 기인한다(Ceulemans *et al.*, 1995). 이 외에도 *Pinus banksiana*(Stewart and Hoddinott, 1993), *Pinus pinaster*(Picon *et al.*, 1996)와 같이 반대의 경향을 나타내는 선행연구도 보고된 바 있다. 물푸레나무는 기공의 크기는 농도에 따라 증가하였으나 기공 밀도는 농도에 따라 감소한다는 선행연구의(Bettarini *et al.*, 1998) 결과와 달리 통계적으로 차이가 없어 기공 면적에서도 유의한 차이가 없었고 팔배나무는 농도에 따라 기공의 크기가 경향이 없었으나 밀도가 유의하게 증가하여 기공의 면적이 유의하게 증가하였다.

Table 1.2 The average (\pm standard errors) stomatal size, stomatal density and stomatal area per unit leaf area of individual species in each treatment

Species	Chamber	Stomatal size (μm^2)	Stomatal density (No./ mm^2)	Stomatal area per unit leaf area ($\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$)
<i>Pinus densiflora</i>	Control	2594.07 \pm 122.56 ns	40.26 \pm 2.39 ns	119851.05 \pm 4495.40 a
	Ch1 (ambient)	2483.89 \pm 124.69 ns	41.10 \pm 3.11 ns	103182.61 \pm 9996.50 ab
	Ch2 (\sim 550 ppm)	2268.18 \pm 126.19 ns	30.53 \pm 3.40 ns	70315.89 \pm 6938.48 c
	Ch3 (\sim 700 ppm)	2208.36 \pm 113.61 ns	41.10 \pm 2.58 ns	90484.09 \pm 6363.33 bc
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	Control	1319.26 \pm 38.75 b	96.77 \pm 6.54 ns	137070.20 \pm 8490.64 ns
	Ch1 (ambient)	1592.54 \pm 114.81 ab	104.28 \pm 6.49 ns	142563.07 \pm 11793.02 ns
	Ch2 (\sim 550 ppm)	1512.22 \pm 155.67 b	90.66 \pm 7.40 ns	130516.00 \pm 8892.80 ns
	Ch3 (\sim 700 ppm)	1901.35 \pm 66.90 a	87.84 \pm 5.75 ns	184789.57 \pm 13510.06 ns
<i>Sorbus alnifolia</i>	Control	1435.74 \pm 112.83 ns	46.19 \pm 2.90 c	67629.56 \pm 7799.75 b
	Ch1 (ambient)	1384.04 \pm 66.04 ns	50.26 \pm 6.15 bc	75728.92 \pm 11732.00 b
	Ch2 (\sim 550 ppm)	1425.83 \pm 62.09 ns	63.88 \pm 3.33 b	91842.31 \pm 5245.18 ab
	Ch3 (\sim 700 ppm)	1225.93 \pm 38.40 ns	84.55 \pm 4.76 a	103604.01 \pm 5783.42 a

Each characteristics in subscript represent the statistical differences at the level of $p < .05$

ns: non-significant

1.3.3. 광합성 특성

Fig. 1.2에 소나무, 물푸레나무, 팔배나무의 월별 최대 광합성 속도를 처리구별로 나타내었다. 각 처리구의 이산화탄소 농도 하에서 $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 광도에서 측정된 최대 광합성 속도는 모든 수종에서 대조구와 온실 1(ambient) 사이에 차이가 없어(minimum $p > 0.8568$) 이산화탄소 농도별 분석에서는 대조구와 온실 1의 자료를 통합하여 사용하였다. 대체로 모든 수종과 처리구에서 계절이 변함에 따라 최대 광합성 속도(Maximum photosynthesis rate, A_{max})는 증가하였다. 특히, 대기 중 이산화탄소의 농도가 가장 높은 온실 3(~ 700 ppm)의 경우 그 경향이 더 뚜렷하였는데 소나무의 경우 온실 3의 최대 광합성 속도의 시기별 평균값은 5월에 $19.03 \pm 3.80 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 7월에 $30.57 \pm 3.76 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 약 38%, 물푸레나무는 $13.30 \pm 1.2 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 $18.03 \pm 2.64 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 약 26%, 팔배나무는 $11.53 \pm 1.53 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 $17.53 \pm 2.59 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 약 35% 증가하였다.

각 측정월별로 이산화탄소 농도에 따른 최대 광합성 속도를 선형회귀 분석한 결과, 소나무의 5월 달 측정값을($p = 0.5321$) 제외하고 각 시기별로 세 수종 모두 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 최대 광합성 속도가 유의하게 증가하였다(maximum $p = .0406$). 소나무의 경우 이산화탄소 농도별 최대 광합성 속도의 차이가 나타난 6월, 7월의 평균값은 온실 1이 $17.83 \pm 2.58 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 온실 2(550 ppm)가 $23.22 \pm 2.33 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 온실 3이 $28.48 \pm 2.20 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로, 대기 중 이산화탄소 농도가 400 ppm에서 550 ppm, 700 ppm으로 상승함에 따라 최대 광합성 속도가 각각 23.2%, 37.39% 증가하였다. 모든 측정 월에 유의한 차이가 나타난 물푸레나무와 팔배나무의 경우 물푸레나무는 각각 15.1%, 36.8%씩 증가하였고 팔배나무는 각각 14.3%, 32.4%씩 증가한 것으로 나타났다. 소나무와 팔배나무는 이산화탄소 농도의 증가에 따른 최대 광합성 속도의 증가 폭이 시간이 흐름에 따라 증가하였으나 물푸레나무의 경우 일정한 것으로 드러났다.

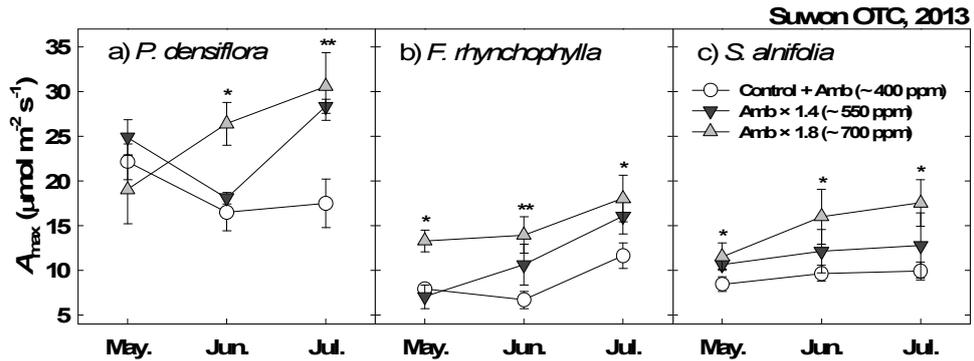


Fig. 1.2 Monthly average (\pm standard errors) maximum photosynthesis rate of a) *Pinus densiflora*, b) *Fraxinus rhynchophylla* and c) *Sorbus alnifolia* in each treatment. Open circle, deep gray inverse triangle and gray triangle represent control + ambient (~ 400 ppm), ambient $\times 1.4$ (~ 550 ppm) and ambient $\times 1.8$ (~ 700 ppm) CO₂ concentrations, respectively. *, ** represent statistical differences at $p \leq .1$ and $p \leq .05$ level, respectively.

대다수의 기존 연구결과와 유사하게 소나무, 물푸레나무, 팔배나무의 최대 광합성 속도는 대기 중 이산화탄소 농도에 따라 증가하였다(e.g. Arp and Drake, 1991; Idso and Kimball, 2001; Ainsworth *et al.*, 2002; Adam *et al.*, 2004). 하지만 최대 광합성 속도는 각 온실대기의 이산화탄소 농도하에서 측정하므로 이산화탄소 시비 효과에 의하여 처리구에서 이산화탄소 농도가 높은 것은 타당한 결과이다. 따라서 이보다는 수종별 광합성 능력, 즉 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도의 변화, 특히 장기간 고농도 이산화탄소에 노출되었을 때 발생하는 저감 유무에 대한 고찰이 필요하다(Medlyn *et al.*, 1999; Ainsworth and Rogers, 2007). 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도는 최대 광합성 속도와 마찬가지로 대조구와 온실 1(ambient)간의 차이가 유의하지 않은 경우 통합하여 나타내었는데 6월 달에 소나무와 물푸레나무에서 각각 최대 카르복실화 속도 측정값과 최대 전자전달 속도의 측정값이 유의한 차이를 보여 기호로 구분하였다(Fig. 1.3). 최대 카르복실화 속도는 모든 수종과 처리

구에서 계절의 변화에 따라 감소하였는데 각 시기별로 5월에 높고 6월에는 낮아 소나무의 경우 5, 6, 7월에 최대 카르복실화 속도의 평균값이 각각 $131.44 \pm 34.62 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $63.05 \pm 4.72 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $94.35 \pm 12.22 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 이었으며, 최대 전자전달 속도가 $167.87 \pm 21.22 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $104.05 \pm 5.74 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $131.90 \pm 14.11 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 나타나 뚜렷한 V자형 그래프를 확인할 수 있었다. 물푸레나무와 팔배나무도 유사한 경향을 보여 5월이 가장 높았고 다음으로 7월, 6월이 가장 낮은 V자형을 그렸다.

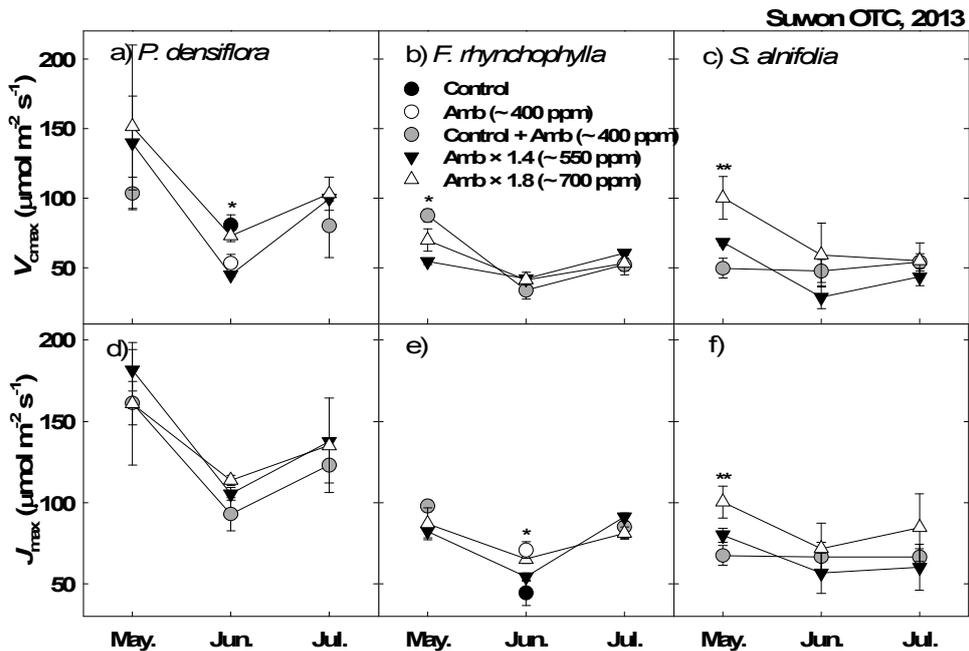


Fig. 1.3 Monthly average (\pm standard errors) maximum carboxylation and electron transport rates of a), d) *Pinus densiflora*, b), e) *Fraxinus rhynchophylla* and c), f) *Sorbus alnifolia* in each treatment. Gray circle, solid circle, open circle, solid inverse triangle and open triangle represent control + ambient (~ 400 ppm), ambient (~ 400 ppm), ambient $\times 1.4$ (~ 550 ppm), ambient $\times 1.8$ (~ 700 ppm) CO_2 concentrations and control, respectively. *, ** represent statistical differences at $p \leq .1$ and $p \leq .05$ level, respectively.

광합성 능력은 양분, 수분부족, 개엽 및 엽령 등에 많은 영향을 받는데 (Grassi *et al.*, 2005) 5월 중에는 소나무에서는 신초 성장, 물푸레나무와 팔배나무에서는 개엽 등과 같은 생장으로 인해 체내 질소가 주로 광합성 기관으로 분배되는 것으로 알려져 있다(Adams *et al.*, 1987; Jones *et al.*, 1991; Kwon *et al.*, 2014). 엽내 질소는 개엽 시기에 가장 높는데, 개엽 이후에는 증가한 엽면적과 광합성으로 생성된 물질들로 인하여 질소 농도가 희석되어 감소하기 때문이다. 따라서 개엽 시기인 5월에 엽내 높은 질소량으로 인해 광합성 능력이 높게 나타난 것으로 판단되며 5월 이후 시간이 흐름에 따라 생장률이 감소하여 안정화되면서 광합성능력이 감소한 것으로 추정된다.

또한 수분 스트레스 상태에서도 광합성 능력의 저하가 흔히 나타나는데 (Tezara *et al.*, 2002) 이 연구결과에서 광합성 능력이 가장 낮은 6월은 장마 시작 전, 토양 수분이 낮아지는 시기로 수목이 수분 스트레스를 받았을 가능성이 높다. 실제로 6월은 7월에 비해 토양 수분이 약 5.3% 유의하게 낮게 나타나($p < .001$) 수분 스트레스 하에서 광합성 능력이 저하된다는 기존의 연구들과 유사하였다(Bota *et al.*, 2004; Flexas *et al.*, 2004).

광합성 능력의 연구 결과는 Fig. 1.3에 나타난 것과 같이 3개월(5, 6, 7월) 동안 세 수종을 대상으로 측정된 최대 카르복실화 속도와 최대 전자 전달 속도는 전체 측정점 18개 중 5개의 측정점만이 온실별로 유의한 차이를 보였으나 이 중 팔배나무의 5월 측정값 2개를 제외하고 하나의 측정값에서만 농도에 따라 일정한 경향을 나타냈고($p = .0172$), 나머지 2개 측정값은 농도에 따라 일정한 경향을 나타내지는 않았다(minimum $p = .0626$). 더불어 유의한 경향을 나타낸 팔배나무의 5월 측정값에서도 높은 이산화탄소 농도에서 자란 식물의 광합성 능력이 저하된다는 일반적인 연구 결과(e.g. Curtis, 1996; Saxe *et al.*, 1998; Medlyn *et al.*, 1999; Ainsworth and Long, 2005; Wang *et al.*, 2012)와는 다르게 대기 중 이산화탄소 농도에 따라 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도가 향상되었다(maximum $p = .0073$). 따라서 이 연구대상지에서는 광합성 능

력의 저감이 전혀 발생하지 않은 것으로 보인다.

이 같은 결과와는 달리 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 광합성 능력이 감소한다는 연구결과가 여럿 보고 된 바 있다. 일반적으로 광합성이 증가하면 루비스코의 최대 카르복실화 속도가 감소하며(Drake *et al.*, 1997), 6년간 고농도 이산화탄소 농도에 폭로된 *Pinus ponderosa*의 경우에는 이산화탄소 농도 증가에 따라 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도가 36%, 21%씩 감소하였고(Tissue *et al.*, 1999), *Picea abies*는 최대 카르복실화 속도가 약 19% 감소하였다(Uddling and Wallin, 2012). 심지어 고농도 이산화탄소 농도 하에서 성장한 수목이 광합성 속도의 저감을 나타내는 경우도 있었다. *B. pendula*(Rey and Jarvis, 1998)의 최대 광합성 속도는 대기 중 이산화탄소가 증가한 환경에서 엽령이 증가함에 따라 성장기간 동안 지속적으로 감소하였고 포플러류(Will and Ceulemans, 1997; Ceulemans and Deraedt, 1999)와 참나무류(Badeck *et al.*, 1997)에서도 비슷한 양상을 보였으며 *P. ponderosa*의 경우 대조구와 비교하여 최대 광합성 속도가 20%까지 감소하였다(Tissue *et al.*, 1999). 또한 광합성의 저감은 이산화탄소 농도의 폭로 기간에 따라서도 차이가 나타났는데 *Citrus aurantium*은 3년간 폭로에서는 광합성의 저감이 나타나지 않았으나 10년 후 광합성의 저감이 나타났다(Idso and Kimball, 2001; Adam *et al.*, 2004). 광합성의 저감은 루비스코, 엽록소와 수용성 단백질의 농도 감소, 엽내 질소 함량 등과 같은 광합성 구성요소의 감소로 인한 것으로 알려져 있다(Tissue *et al.*, 1999). 하지만 대부분의 연구 결과는 설령 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도와 같은 광합성 능력이 감소하여도 실제 광합성 속도는 이산화탄소 시비 효과로 인해 증가하는 것으로 나타났다(e.g. Norby *et al.*, 1995). 또한 다수의 선행연구에서 장기간 고농도 이산화탄소의 노출에도 불구하고 광합성 능력에는 차이가 없다고 보고된 바 있다(Gunderson *et al.*, 1993; Teskey, 1995; Kellomäki and Wang, 1996; Scarascia Mugnozza *et al.*, 1996; Goodfellow *et al.*, 1997; Zhou *et al.*, 2012). 이와 같이 미래 대기 환경하에서 광합성 능력은 변화가 없거나 감소하는 것으로 예상되지만, 이 연

구 결과 팔배나무의 5월 측정값에서 대기 중 이산화탄소의 농도에 따라 일시적으로 광합성 능력이 증가한 것으로 나타났다. 이후 6월과 7월에는 다시 유의한 차이가 나타나지 않아 지속적인 모니터링이 요구되며 각 수종과 생장 환경에 맞는 장기 연구가 수행된 이후 이에 대한 적절한 예측이 가능할 것으로 보인다.

1.3.4. 생장

연구기간 중 측정한 직경 생장량과 직경을 정리하여 Fig. 1.4에 나타내었다. 모든 수종에서 대기 중 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 직경 생장량이 증가하는 경향을 보였으나 개체간의 변이가 커 통계적으로 유의한 차이를 나타내지는 않았다(minimum $p = 0.0881$). 하지만 직경의 경우 누적된 차이로 인해 개체간의 변이에도 불구하고 농도에 따라 뚜렷한 차이를 보였을 뿐만 아니라(수종별 minimum $p = .0073$) 온실효과로 인해 물푸레나무를 제외하고 대조구와 온실 1(ambient)간에도 유의한 차이가 나타났다(maximum $p = .0023$). 소나무의 경우 직경이 가장 작은 대조구에서 생장 시작 전인 4월에는 37.36 ± 3.16 mm, 생장이 끝난 10월에는 49.24 ± 3.35 mm로 나타났으며 직경이 가장 큰 온실 3(~ 700 ppm)은 57.53 ± 4.32 mm에서 74.08 ± 6.93 mm까지 증가하였다. 이 둘 간의 차이는 계절이 흐름에 따라 증가하여 측정 첫날인 4월 30일 20.18 mm에서 10월 말에는 24.84 mm까지 약 19% 증가하였다. 물푸레나무와 팔배나무도 이와 유사한 경향을 나타내 대조구에 비해 온실 3에서 각각 약 7%와 12%의 직경 생장량의 증가를 보였으나 통계적으로는 유의하지 않았다. 그러나 이산화탄소 농도에 따른 뚜렷한 경향에도 불구하고 직경 생장량이 이산화탄소 농도에 따른 차이를 보이지 않은 것은 먼저, 개체별 변이가 큰 것에 기인하며 둘째, 4년간의 이산화탄소 폭로로 인해 일반적으로 직경이 큰 온실 2와 3의 경우 큰 직경으로 인해 같은 면적의 변재가 증가하는 경우 상대적으로 직경 증가량이 작아지기 때문이다. 예를 들어 직경이 4cm인 나무의 직경이 1cm 증가하면 변재의 면적이 약 7cm^2 증가

하는 반면, 직경이 6cm의 나무가 1cm 증가하려면 약 10cm²의 변재의 면적 증가가 필요하기 때문이다. 이러한 차이는 직경을 생체량으로 변환하여 비교해 보면 그 차이를 쉽게 확인 할 수 있다. 측정된 소나무의 직경(D, cm)을 Son *et al.*(2014)에 의해 개발된 소나무 상대생장식(줄기 = $0.235D^{2.071}$, 가지 = $0.004D^{2.748}$, 잎 = $0.054D^{1.561}$)에 대입하여 지상부 생체량을 추정 한 결과, 온실 3은 온실 1과 비교하여 약 35% 높게 나타났고 온실 2(~ 550 ppm)는 약 25% 높은 것으로 나타나 대기 중 이산화탄소 농도가 생체량의 증가에 영향을 미침을 알 수 있었다. 또한 온실 1과 대조구간에는 온실 1이 34% 더 높은 것으로 나타나 온실 시설이 생체량 증가에 영향을 끼친 것으로 생각할 수 있다. 고농도 이산화탄소 농도 하에서 자란 수목의 생체량이 대조구에 비해 25% ~ 37% 더 크다는 많은 선행연구들이 있으며(e.g. Bunce, 1992; Turnbull *et al.*, 1998), 이 중 상부 개방형 온실 실험 하에서는 지상부 생체량이 약 20% ~ 60% 증가한 것으로 나타났다(El Kohen *et al.*, 1993; Zak *et al.*, 1993; De Graaf *et al.*, 2006).

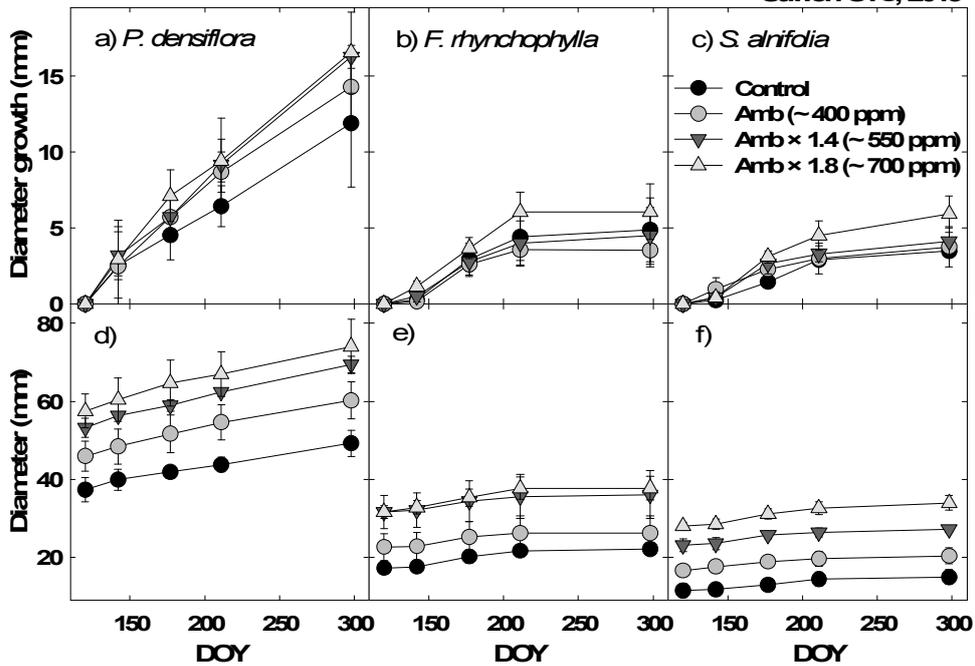


Fig. 1.4 Diameter growth and diameter of a), d) *Pinus densiflora*, b), e) *Fraxinus rhynchophylla* and c), f) *Sorbus alnifolia* in each treatment. Solid circle, gray circle, deep gray inverse triangle and gray triangle represent control, ambient (~ 400 ppm), ambient × 1.4 (~ 550 ppm) and ambient × 1.8 (~ 700 ppm) CO₂ concentrations, respectively.

지금까지의 연구결과는 각 수종 내에서 농도와 시기에 따른 분석만을 중점으로 수행하였으나 간단히 수종별로 비교하면, 소나무의 최대 광합성 속도와 최대 카르복실화 속도 및 최대 전자전달 속도 모두 다른 두 수종에 비해 절댓값이 크게 나타났으며 직경 또한 크기와 증가량이 다른 수종보다 크게 나타났다. 이는 이 연구 대상지는 유묘를 식재한 후 잡초 제거 등 지속적인 관리가 이루어지고 있어 수관이 울폐하지 않아 개방된 상부로 인해 풍부한 광 조건이 소나무에 적합한 성장 환경을 갖추었기 때문으로 생각된다. 그러나 보다 장기적인 연구를 통해 수관이 울폐될 경우 성장 환경의 변화가 수목에 어떠한 영향을 미치는지에 대한 연구가

필요하다.

1.4 결론

대기 중 이산화탄소 농도의 지속적인 증가로 인한 기후변화와 잦은 기상 이변에 따른 생태계의 교란이 심각해지고 있지만 수종에 따라 그 반응과 적응 기작이 다르기 때문에 미래 대기환경에서의 생태계 변화를 예측하기는 어렵다. 이 연구는 기존에 우리나라에서 수행된 단기간 소규모의 실험과는 달리 직경 10 m 크기의 상부 개방형 온실을 이용하여 비교적 실제 생태계와 유사한 환경 하에서 우리나라 중부 지방의 대표적인 수종인 소나무, 물푸레나무, 팔배나무를 대상으로 이산화탄소 농도의 증가에 따른 형태적·생리적 반응에 관한 연구를 수행하였다. 대기 중 이산화탄소 농도에 따른 기공의 형태적인 특성은 세 수종에서 모두 다르게 나타났다. 광합성 속도는 성장 기간 중 계절이 흐름에 따라 대체로 유의하게 증가하였고 광합성 능력은 농도에 따른 경향을 보이지 않아 저감이 나타나지 않았지만 비슷한 폭로기간 동안 저감이 일어났다는 선행연구들이 존재하여 보다 장기적인 연구가 필요한 것으로 생각된다. 특히 팔배나무의 경우 잎의 질소 농도가 높은 개엽 시기인 5월에 이산화탄소 농도가 높은 환경에서 광합성 능력이 높게 나타나 추가 연구를 통한 확인과 그 생태적 의의에 대한 고찰이 필요하다. 모든 수종에서 4년간 누적된 직경의 크기와 생체량은 대기 중 이산화탄소 농도의 증가에 따라 유의한 차이가 나타났다. 이렇듯 수종별로 다양한 형태적·생리적 결과를 통해 대기 중 이산화탄소의 증가에 의한 생태계의 변화 및 적응을 예측하기 위해서는 지속적인 모니터링을 실시하여 다양한 수종, 다양한 환경에서의 장기 연구가 필요함을 시사한다.

제 2 장 수분 이용

2.1 서론

전지구적인 규모의 물 순환에 있어서 산림 생태계는 중요한 부분을 차지한다. 기후변화, 산림파괴, 태양복사 감소와 식물 증산량에 미치는 대기 이산화탄소의 영향 등으로 인해 지난 세기동안 유출량은 지속적으로 증가하고 있다(Labat *et al.*, 2004). 이 중 대기 이산화탄소 농도의 증가는 기공전도도가 감소함에 따라 산림생태계의 증산량이 감소하면서 강물 유출량을 증가시키는 것과 같이 직접적인 영향을 끼치고 있다(N. Gendney, 2006). 이에 따라 전지구적 물 순환을 이해하는데 있어 대기 중 이산화탄소 농도의 증가에 따른 식물의 기공전도도의 변화를 발견하는 것은 중요하다. 따라서 대기 중 이산화탄소 농도의 증가로 인한 생태계의 반응을 구명하기 위해서 화분이나 성장상을 이용한 단기 연구 혹은, FACE(Free Air CO₂ Enrichment)와 같은 대규모 시설을 이용한 장기 연구가 수행되어왔다(Medlyn *et al.*, 2001; Ainsworth and Long, 2005). Curtis and Teeri(1992)는 OTC에서 현재 대기 농도의 두배인 이산화탄소 조건에서 자란 *Populus grandidentata*의 반응에 대한 장기연구를 수행하였고, Battipagila *et al.*(2013)은 FACE 사이트에서 *Larix styraciflua*, *Pinus taeda*, *Poplar*의 수분 이용에 관한 연구를 수행하였다. 그러나 이 외에도 다양한 수종, 가뭄, 양분 부족, 시비 혹은 온도 증가와 같은 다양한 제한 조건에서 수행된 연구가 존재하며 대기과 엽내 이산화탄소 농도차의 증가에 따른 기공의 가스 교환 반응은 수종이나 환경 등에 따라 다양하게 보고되고 있다(Sage, 1994; Curtis, 1996). 유묘를 이용한 초기의 단기 연구에서는 기공전도도(G_s)가 30-40% 감소하고 탄소 축적이 증가하여 수분이용효율과 순간증산효율이 급격하게 증가하는 것으로 나타났다(Morison, 1987; Eamus, 1991; Field *et al.*, 1995; Ward

et al., 2012). 일반적으로 대기 이산화탄소 농도의 증가는 기공의 크기와 밀도를 감소시켜 기공전도도는 감소하고 순동화량(A_{net})은 증가시키는 것으로 알려져 있으며 이에 대한 이견은 거의 없다(Norby *et al.*, 1995; De Graaf *et al.*, 2006). 그러나 최근 보고된 장기 연구에서는 실험 초기에 나타난 높은 탄소 축적이 지속되지 않는 것으로 나타났다(생태계 항상성으로). 게다가 대기 이산화탄소 농도 증가로 기공전도도의 감소가 발견되지 않았음에도 즉, 장기연구에서 고농도 이산화탄소 농도에 대한 기공전도도의 적응에 대한 증거가 없었음에도, 이러한 감소가 전체 생태계의 증산량에 중요한 영향을 미치는지 아닌지에 대해 논란은 계속되고 있다. 이러한 논란은 특히 침엽수종에서 많이 나타나는데, 활엽수종이나 초본류와는 달리 침엽수종에서는 고농도 이산화탄소에 장기간 노출되었음에도 기공전도도의 감소가 작거나 유의하지 않게 나타나는 등 그 반응이 다르게 보고되고 있다(Ellsworth *et al.* 2011).

기공전도도의 변화는 환경에 의해 영향 받는데, 수증기압포차, 광, 토양수분, 대기 이산화탄소 농도가 가장 널리 알려진 요인이다(Jarvis 1976). 또한 대기 이산화탄소 농도가 증가한 환경하에서 식생 기능 형태(functional type)에 따라 기공전도도의 반응 역시 다르게 나타났고(Saxe *et al.*, 1998) 활엽수종보다 침엽수종이 기공전도도가 덜 감소한다(Medlyn *et al.*, 2001).

이와 같은 연구의 대부분은 침엽수종 중에서도 테다소나무(*Pinus taeda*)나 구주소나무(*Pinus sylvestris*)를 대상으로 하고 있는데, 소나무속은 북반구에서 가장 넓게 분포하는 수종 중 하나로 특히 테다소나무는 상업적인 수종으로써 전세계적으로 분포하는 수종이다(Critchfield, 1966; 김진수).. 우리나라의 경우, 소나무속 중에서 소나무(*Pinus densiflora*)가 전체 산림 면적 6,369 천ha 중 다른 수종에 비해 가장 넓은 면적(23.5%, 1,447 천 ha)을 차지하는 수종으로(임업통계연보, 2014) 위도상 제주도에서 함경북도까지, 경도상 울릉도에서 백령도까지 그 분포 범위 또한 넓어(KFRI, 2012; 2014 김진수), 우리나라 산림 전반에 미치는 영향이 큰 수종이라 할 수 있다. 따라서 우리나라 산림생태계의 수분이용에 대해

논의하기 위해서는 소나무에 대한 연구가 필요하다.

2.2 재료 및 방법

2.2.1. 연구 대상지

연구 대상지는 제1장과 동일하게 3개의 상부 개방형 온실과 1개의 대조구로 이루어져 있다. 상부 개방형 온실은 현재 대기 이산화탄소 농도, 현재의 1.4배인 500 ppm, 현재의 1.8배인 700 ppm으로 주간 이산화탄소 농도가 유지되고 있으며 상부 개방형 온실에서 약 10m 떨어진 대조구로 구성되어 있다. 각 처리구와 대조구에는 동일한 클론의 유묘 소나무 (*Pinus densiflora*) 3 그룹이 2009년에 식재되어 자라고 있으며 2013년 연구 시작 전 측정한 각 개체목별 수고(H_t , Height, cm), 근원경(Root Collar Diameter, RCD, mm), 엽면적(Leaf Area, LA, m^2 , 2.2.2. 참조)을 Table 2.3에 나타내었다.

연구 기간은 수액속센서 설치 직후인 2013년 연중일(Day Of Year, DOY) 114일부터 센서의 시그널이 유의미하게 유지되는 316일까지 실시되었으며 제1장에서 언급한 바와 같이 처리구 내외부의 자동기상관측장치를 이용하여 강수량(Precipitation, P , mm), 복사량(Solar irradiation, R_s , $W m^{-2}$), 대기 온도(Air Temperature, T_{air} , $^{\circ}C$), 토양 수분(Volumetric soil water content, θ_{0-30cm} , $m^3 m^{-3}$), 상대 습도(Relative humidity, RH, %)를 30분 단위로 측정하였다. 제1장과 마찬가지로 측정장비가 1개인 복사량, 강수량계의 데이터 손실이 발생하여 반경 3.5km 이내에 위치한 수원기상대(북위 $37^{\circ}16'20''$, 동경 $126^{\circ}59'07''$)의 데이터를 이용해서 보정하여 메꾸었다. 강수량의 경우, 연중일 295일 ~ 316일에 데이터 손실이 발생하였으며($r^2 = 0.9317$) 복사량은 연중일 265일 ~ 316일에 데이터 손실이 발생하여($r^2 = 0.97$) 회귀식으로 보정한 후 메꾸었다. 또한 각 처리구별 수증기압포차(Vapor Pressure Deficit, D , kPa)는 상대 습도와 대기 온도를 이용하여 다음 식 2.2, 2.3, 2.4에 의해 계산하였다.

$$D = e_s - e_a \quad \text{식 2.2}$$

$$e_s = 0.6108 \times \exp\left(\frac{17.27 \times T_{\text{air}}}{T_{\text{air}} + 273.3}\right) \quad \text{식 2.3}$$

$$e_a = \frac{\text{RH}}{100} \times e_s \quad \text{식 2.4}$$

여기서, e_s (kPa)는 포화수증기압, e_a (kPa)는 현재 대기 수증기압이다.

Table 2.3 Measurement value of height (H_t), root collar diameter (RCD) and leaf area (LA) of individual *Pinus densiflora* in each treatment in April 2013

Chamber	No. of <i>Pinus densiflora</i>	H_t (cm)	RCD (mm)	LA (m ²)
Control	1	129	48.59	0.80
	2	136	42.55	0.41
	3	116	37.44	0.43
	Avg. (\pm S.E.)	127 \pm 4.78	42.86 \pm 2.633	0.55 \pm 0.10
Ch1 (ambient)	1	185	44.92	0.49
	2	187	54.47	1.01
	3	186	85.80	1.28
	Avg. (\pm S.E.)	186 \pm 0.471	61.73 \pm 10.07	0.93 \pm 0.19
Ch2 (\sim 550 ppm)	1	168	56.01	1.10
	2	189	66.90	1.59
	3	180	59.30	1.18
	Avg. (\pm S.E.)	179 \pm 4.97	60.74 \pm 2.635	1.29 \pm 0.12
Ch3 (\sim 700 ppm)	1	199	54.63	0.92
	2	189	64.25	1.72
	3	257	70.96	2.55
	Avg. (\pm S.E.)	215 \pm 17.3	63.28 \pm 3.869	1.73 \pm 0.38

2.2.2. 수액 유속 밀도 측정

변재의 단위면적 당 수액 흐름(Sap flux density, J_s)을 측정하기 위해서 2013년 4월 23일에 Fig. 2.5와 같이 소나무 줄기부의 1cm 깊이에 Granier에 의해 고안된 열손실 탐침(Thermal Dissipation Probe, TDP) 형식의 수액속 센서를 설치하였다(Granier, 1978). 모든 센서는 줄기의 북쪽 방향에 위치하였고 그 위에 알루미늄 포일로 감싼 덮개를 씌워 직사광선에 의한 피해를 방지하였으며, 열 간섭을 최소화하기 위해 두 탐침 사이에 10cm 간격을 두고 수액이 흐르는 변재부를 수직으로 관통하도록 설치하였다. 열전대(thermocouple)를 포함하는 이 센서는 길이가 10mm이고 직경은 2mm로 이루어진 두 개의 탐침이 한 쌍으로 이루어져 있으며, 위쪽의 탐침에만 열을 가하여 두 탐침 사이의 온도 차이(ΔT)를 측정한다.

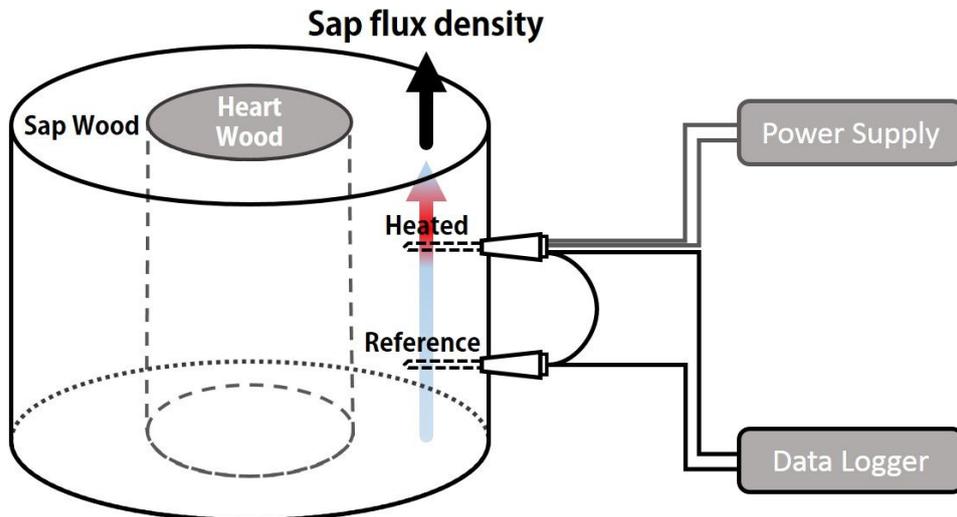


Fig. 2.5 Mimetic diagram of granier type sapflow sensor

수목이 증산 작용을 하면 수간에 수액이 흘러 발열 탐침의 열을 빼앗아가므로 두 탐침 사이의 온도 차이가 감소하고, 증산 작용을 하지 않으면 수액이 흐르지 않아 두 탐침 사이의 온도 차이가 최대(ΔT_m)가 된다. 수

액 유속 밀도의 계산은 온도 차이가 최대일 때의 수액 유속 밀도를 0으로 하여 다음 식 2.5 에 의해 계산하였다.

$$J_s = 119 \times \left(\frac{\Delta T_m - \Delta T}{\Delta T} \right)^{1.231} \quad \text{식 2.5}$$

2.2.3. 생체량 및 엽면적 추정

부위별 생체량은 송수진(2014)에 의해 발표된 8년생 소나무의 부위별 상대생장식에 근원경(RCD, cm)을 대입하여 잎, 줄기와 전체 생체량(Biomass, kg)을 추정하였다($\ln(\text{Biomass}) = a + b \ln(\text{RCD})$)(Table 2.4). 각 개체목의 직경은 지표면에서 일정 높이(약 20cm)를 줄기에 표기하여 디지털 방식의 버니어 캘리퍼스(CD-10CPX, Mitutoyo, Kawasaki, Japan)로 연구 기간 동안 총 5회(연중일 120일, 143일, 172일, 212일, 298일) 측정하였고, 매 측정마다 2회 반복 측정하였다. 각 개체목의 근원경은 2015년 6월과 7월에 직경과 근원경을 동시에 측정하여 구한 비율을 측정 직경에 곱하여 구하였다.

Table 2.4 Parameters of allometry equation for *Pinus densiflora* (from Song (2014))

Components	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i> ²
Stem	-3.9687	2.2612	0.822
Needle	-5.6200	2.6910	0.924
Total Biomass	-3.5670	2.5700	0.951

줄기 생체 증가량과 전체 생체 증가량은 마지막 측정과 첫 측정간의 차이로 계산하였다. 엽면적의 경우 연중일 120일과 298일의 근원경을 잎

상대생장식에 대입하여 당년과, 다음해 3월의 잎 생체량을 각각 구한 뒤 신초 성장, 낙엽 등에 의한 계절 변화를 고려한 Kinerson *et al.*(1974)의 계절에 따른 변화율을 적용하여 잎 생체량의 연중 일변화를 나타내었다. Kinerson *et al.*(1974)의 잎 계절변화 비율은 잎 수명이 2년인 테다 소나무(*P. taeda*)를 대상으로 하였기 때문에 잎 수명이 3년인 소나무(*P. densiflora*)에 맞게 수정하여 적용하였다.

잎 생체량에 잎의 단위 무게 당 단위 엽면적을 나타내는 엽면적비 (Specific Leaf Area, SLA, $\text{cm}^{-2} \text{g}$)를 곱하여 일별 엽면적을 추정하였다.

2.2.4. 증산량 계산

그라니어 센서를 이용하여 측정된 후 계산한 수액유속밀도(J_S , $\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$)에 변재부의 면적(A_S , m^{-2})을 곱하여 개체목 단위의 증산량(E_T , g s^{-1})을 구하였고 이를 다시 엽면적으로 나누어 각 개체목의 잎 단위 증산량(E_L , $\text{g m}^{-2} \text{leaf area s}^{-1}$)을 구하였다(식 2.6, 2.7). 변재부 면적은 측정 직경을 지름으로 하는 원의 면적으로 하여 계산하였다.

$$E_T = J_S \times A_S \quad \text{식 2.6}$$

$$E_L = E_T / LA \quad \text{식 2.7}$$

일별 개체목 증산량(E_T , kg d^{-1})의 계산은 30분 평균값에 1800(60초 × 30분)을 곱하여 초단위로 변환한 뒤 일별로 합하였다. 일별 잎 증산량 (E_L , $\text{kg m}^{-2} \text{d}^{-1}$) 역시 일별 개체목 증산량과 동일한 방법으로 구하였다.

2.2.5. 기공전도도 계산

잎 단위의 기공전도도(G_S , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)는 Monteith and Unsworth(1990)의 선행연구에 근거하여 잎 증산량(E_L)과 수증기압포차(D)를 이용하여 다음 식 2.8 에 의해 계산하였다.

$$G_S = \frac{K_G (T_{\text{air}}) E_L}{D} \quad \text{식 2.8}$$

여기서, $K_G(\text{kPa m}^3 \text{ kg}^{-1})$ 는 전도도 계수로, $115.8+0.4236T_{\text{air}}$ 이다(Phillips, 1998). 측정 오차를 줄이기 위해서 기공전도도는 수증기압포차가 0.6 kPa 이상인 경우에 한정하여 계산하였다(Ewers *et al.*, 2001).

2.2.5. 경계선 분석 (Boundary line analysis)

기공전도도에 대한 광, 수증기압포차, 토양 수분 등에 대한 영향은 흔히 기공전도도의 경계선 분석을 통하여 구명한다(e.g. Ewers *et al.*, 2000; Kim *et al.*, 2008). 기공전도도의 경계선 분석은 아래와 같은 순서로 수행하였다(Schafer *et al.*, 2000).

- 1) 수증기압포차의 범위를 등간격으로 5그룹으로 나누었다.
- 2) 각 수증기압포차 그룹의 평균 기공전도도와 표준 편차를 구하였다.
- 3) 각 그룹의 데이터 중 평균으로부터 원하는 표준편차 이상의 데이터만을 선발하여, 선발된 데이터의 평균을 계산하였다.

위와 같은 과정으로 얻은 데이터는 같은 수증기압포차 구간 내에서 높은 값만을 선발한 것으로, 최적의 환경조건하에서의 기공전도도를 나타낸다. 각 구간별로 선발된 데이터를 통합하여 식 2.9와 같이 로그회귀식으로 나타낸 후 기울기(m)와 절편(G_{Sref})을 얻었다. 이 때, 기준 기공전도도 (G_{Sref})는 수증기압포차가 1일 때의 기공전도도이며, m 은 $dG_S/d\ln(D)$ 로 로그 스케일에서 단위기압포차 변화에 대한 기공전도도의 변화 속도로 정의된다.

$$G_S = G_{\text{Sref}} - m \ln(D) \quad \text{식 2.9}$$

Fig. 2.6에 경계선 분석을 통해 정리한 온실 1 자료의 기준 기공전도도 (G_{Sref}) 예시를 나타내었다. 여기서 나타난 로그 회귀식의 변수를 G_{Sref} 와 m 으로 하였다.

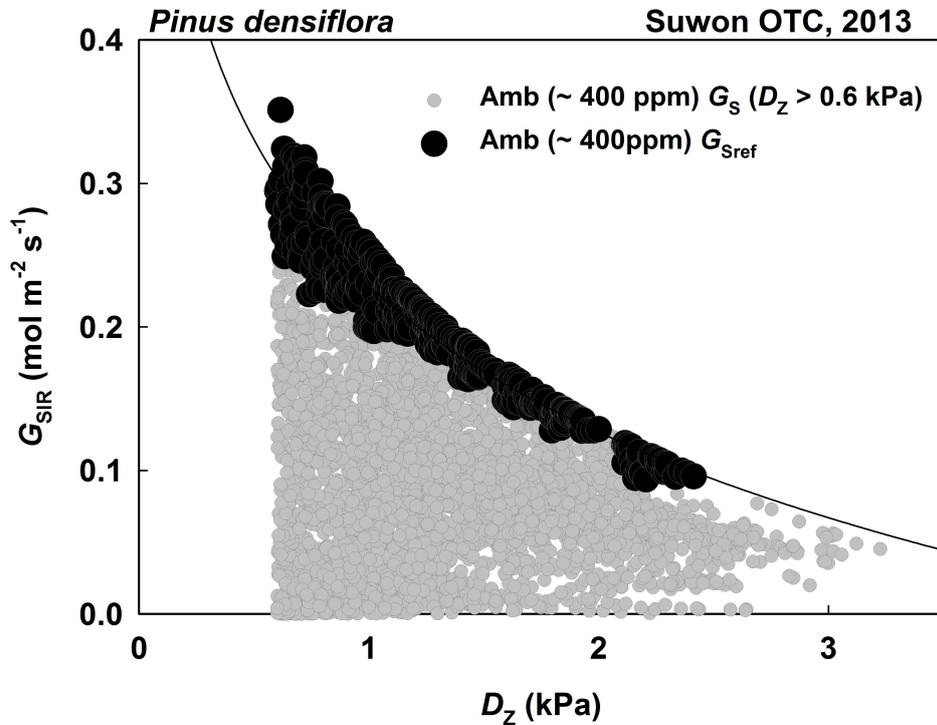


Fig. 2.6 Process of boundary line analysis. Reference stomatal conductance of individual tree in Chamber 1 versus vapor pressure deficit at daytime.

2.2.7. 수분 이용 효율

수분 이용 효율(WUE, Water Use Efficiency, $g\ kg^{-1}H_2O$)은 연구 기간 동안의 전체 생체 증가량을 동일 기간의 증산량 총합으로 나누어 계산하였다.

$$WUE = \frac{\text{net biomass production}}{E_T} \quad \text{식 2.10}$$

2.2.8. 통계 분석

모든 통계 분석은 IBM SPSS Statistics Version 21 프로그램(IBM Corp., Armonk, NY, USA)을 이용하였으며 처리구별 환경 인자의 차이는 대응 표본 T 검정(paired t-test) 방법으로, 연구 기간 동안의 처리구별 측정 인자의 총량 비교는 일변량 분산분석(ANOVA) 방법을 이용하여 검정하였다. 그리고 민감도 분석, 처리구별 대기 이산화탄소 농도에 따른 변화량과 수분 이용 효율은 선형회귀분석(linear regression analysis)을 통해 검정하였다.

2.3 결과 및 고찰

2.3.1. 환경 인자

Fig. 2.7에 연중일 114일부터 316일까지 연구 기간 동안의 환경 인자를 일별, 처리구별로 나타내었다. 복사량(R_s), 수증기압포차(D), 대기 온도(T_{air}), 토양 수분(θ_{0-30cm})은 일 평균값으로 나타내었고, 강수량(P)은 일 총량으로 나타내었다. 복사량과 수증기압포차는 연중 비슷한 경향으로 변동하고 있고, 강수량과는 반대의 경향을 나타내고 있다. 연중일 160일에 327.59 W m^{-2} 으로 최대 일복사량을 기록하였고 연중일 169일에 두 번째로 가장 낮은 일복사량 15.98 W m^{-2} 을 기록하였으며, 이 때 수증기압포차 0 kPa 로 연구 기간 중 최저였으며 반대로 강수량은 66.5 mm 로 연구 기간 중 일강수량 최고값을 나타내었다. 토양 수분은 강수량 발생 시 급격히 증가하였다가 이후 서서히 감소하는 경향을 나타냈다. 최대 강수량이 발생한 연중일 169일보다 강수량이 12일 중 4일, 2일, 4일 연속으로 발생한 연중일 194일에 최대 토양 수분 $0.3099 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ 을 나타내었다. 토양 수분은 처리구에 따라 통계적으로 유의한 차이를 나타내었는데 외부의 대조구가 가장 높았고, 이산화탄소 농도가 높은 순서대로 토양 수분이 낮게 나타났다(대조구 > 온실 1 > 온실 2 > 온실 3). 대조구와 온실 1 간에는 온실 1의 토양 수분이 평균 $0.0139 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ 더 낮았으며($p < .0001$), 온실 1과 온실 2 간에는 온실 2의 토양 수분이 평균 $0.0277 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ 더 낮았고($p < .0001$), 온실 3과 비교하였을 때는 온실 1 보다 온실 3의 토양 수분이 평균 $0.0336 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ 더 낮게 나타났다($p < .0001$). 대기 온도는 온실 1과 온실 2 간에는 통계적인 차이가 없었으며($p = 0.975$), 온실 3 보다는 크게 나타났고($p < .0001$) 온실 처리구와 비교하였을 때는 대조구의 대기 온도가 가장 낮았다($p < .0001$)(대조구 < 온실 3 < 온실 1 = 온실 2).

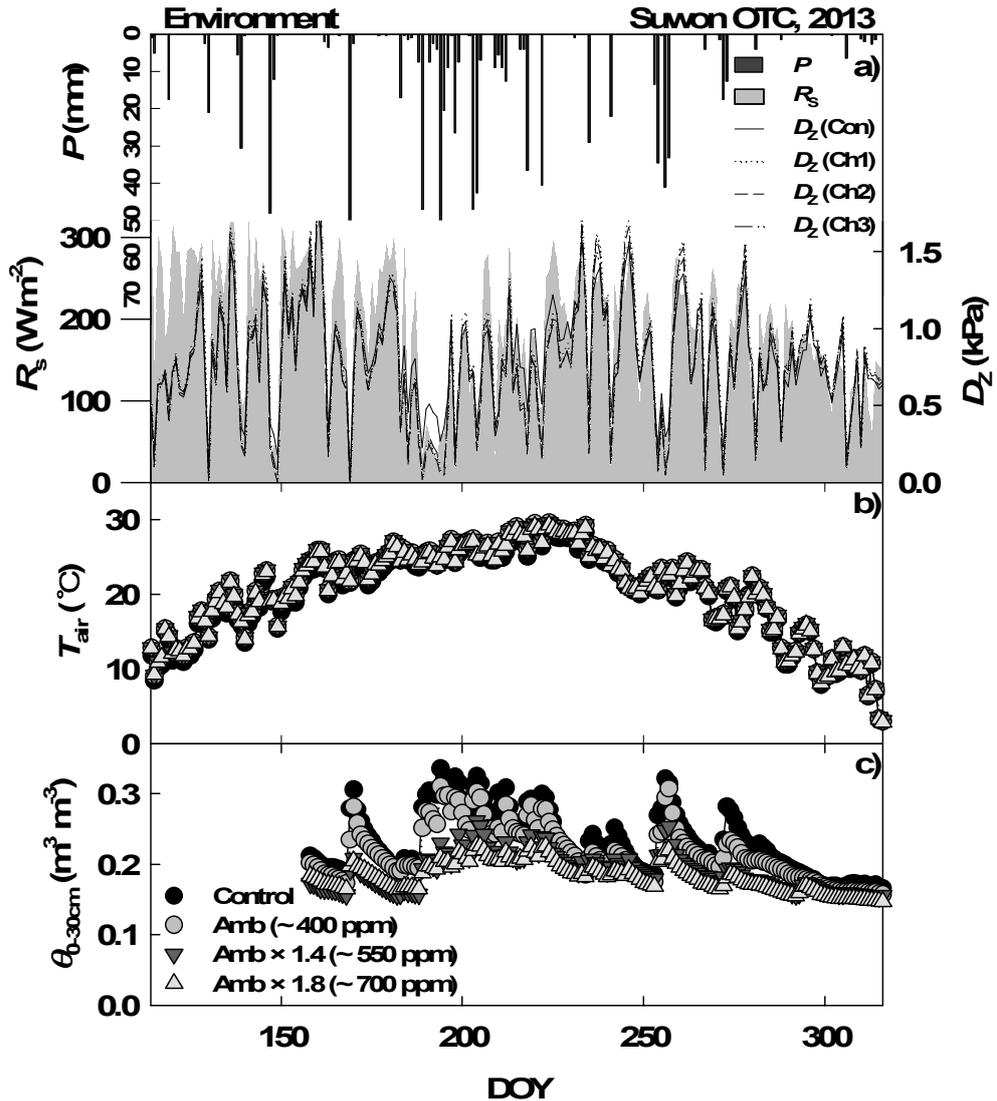


Fig. 2.7 Daily environmental data a) P : Precipitation, R_s : Solar irradiation, D_z : Vapor pressure deficit at daytime, b) T_{air} : Air temperature, c) θ_{0-30cm} : Soil water content from DOY 114 to 316 2013. P was the daily total and the others are daily average values. Solid circle (●), gray circle (●), deep gray inverse triangle (▼) and gray triangle (▲) represent control, ambient (~ 400 ppm), ambient $\times 1.4$ (~ 550 ppm), ambient $\times 1.8$ (~ 700 ppm) CO_2 concentrations, respectively.

2.3.2. 증산량

연구 기간 동안의 일별 수액유속밀도(J_S), 개체목 증산량(E_T), 엽면적 당 증산량(E_L)을 Fig. 2.8에 나타내었다. J_S 는 평균값으로 계산하여 나타내었고, E_T 과 E_L 은 일별 총합으로 나타내었다. 2013년 연중일 114일부터 316일까지의 증산량은 앞의 Fig. 2.7에서 나타낸 복사량과 유사한 경향을 나타내고 있다. 연중일 188일에서 195일까지 지속적인 강우와 함께 복사량의 총 합이 423.01 W m^{-2} 으로 낮게 나타난 총 8일 동안 증산량 역시 연중일 188일에 급격히 감소하여 195일까지 유지되었다.

처리구별 반응은 증산량의 측정 수준에 따라 다르게 나타났다. J_S 의 경우, 온실별로는 연중일 114일에서 187일까지 대조구의 수액 유속 밀도가 가장 높다가 연속적인 강우가 끝난 이후 토양 수분이 증가하면서 처리구별로 거의 비슷하게 나타났다. 누적값으로 비교하면, 대조구 > 온실 1 > 온실 2 > 온실 3으로 이산화탄소 농도에 따른 경향을 나타내었지만 개체목간의 변이가 커 통계적인 유의성은 없었다(ANOVA, $p = 0.269$).

E_T 는 J_S 의 반응과는 반대로, 연중일 187일 강우발생 이전까지는 비슷한 수준을 유지하다가, 강우 발생 이후 연중일 196일에 대조구가 가장 낮고, 온실 1 < 온실 3 < 온실 2의 순서로 높게 나타났다. 이산화탄소 비료효과로 인해 온실 3의 개체목 크기가 가장 크고 엽면적이 많기 때문에 토양 수분이 풍부한 기간에는 증산량의 차이가 난 것으로 보인다. 그러나 총 연구 기간 동안 E_T 의 누적량을 변수로 하여 일변량 분산분석한 결과, J_S 의 누적량과는 반대로 이산화탄소 농도에 따라 증가하였으나 큰 개체 변이로 인하여 통계적으로는 유의미하지 않았다($p = 0.09$).

E_T 를 엽면적으로 나누어 단위 엽면적당 증산량을 분석한 결과, 대조구가 가장 높게 나타났고 강우 이후 처리구별 토양 수분의 차이가 비교적 적은 기간에는 E_L 이 비슷한 것으로 나타났다. E_L 의 처리구별 누적량은 J_S 와 동일한 경향을 나타냈으나 이 또한 통계적으로는 유의하지 않았다(ANOVA, $p = 0.35$).

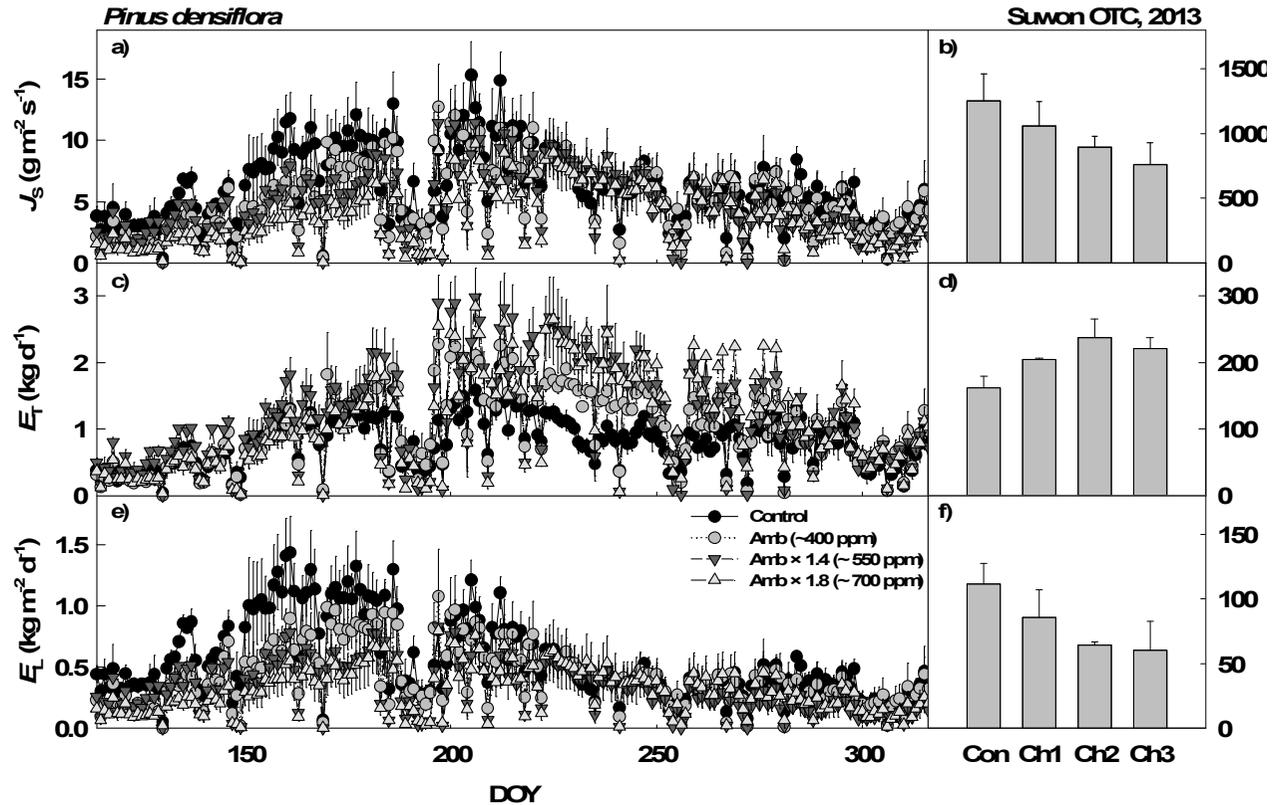


Fig. 2.8 Seasonal patterns of a) daily mean sap flux density, b) cumulative values of J_S (c) daily tree transpiration (d) cumulative values of E_T (e) daily leaf transpiration and (f) cumulative values of EL from DOY 114 to 316 in each treatment.

2.3.3. 기공전도도에 대한 환경의 영향 평가

소나무 수종에서 모든 처리구를 통합하여 구한 기준 기공전도도(G_{Sref})와 로그 스케일로 나타낸 단위기압포차 변화에 대한 기공전도도의 변화 속도($dG_S/d\ln D$)간의 관계식의 기울기는 $0.57(r^2 = 0.9256, p < .0001)$ 로 Fig. 2.9에 나타내었으며, 선행 연구에서 수행된 다양한 수종의 평균 기울기인 0.6과 유사하였다(Oren *et al.*, 1999; Ewers *et al.*, 2000; Kim *et al.*, 2008).

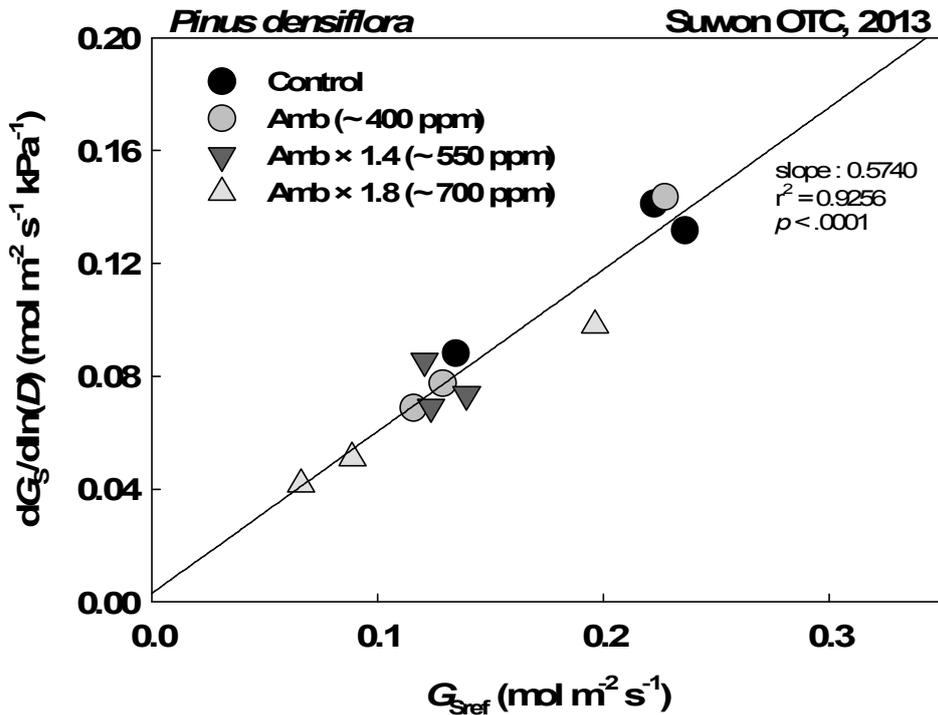


Fig. 2.9 Sensitivity of sap flux scaled, $dG_S/d\ln(D)$ versus stomatal conductance at $D = 1$ kPa (G_{Sref}) in individual tree, solid line represent the average of all points.

Medlyn *et al.*(2001)이 수행한 13개의 연구를 대상으로 한 메타 분석에서는 고농도 이산화탄소 환경에 장기 노출된 경우, 기공전도도가 유의하

게 21% 감소한 것으로 나타났다. 반대로, Curtis and Wang(1998)의 메타 분석에 따르면 48개의 연구에서 고농도 이산화탄소 조건에 노출된 경우, 기공전도도가 11% 감소하였으나 통계적으로 유의하지는 않았다. 이를 종합한 메타 분석에서는 1년 이상 지속된 장기 연구인 경우에 23% 유의한 감소를 나타냈고 고농도 이산화탄소에 노출된 기간이 길어질수록 감소율이 증가하는 것으로 나타났다(Medlyn *et al.*, 2001). 위의 선행연구 결과와 마찬가지로 대기 이산화탄소 농도의 1.8배인 온실 3의 평균 G_{Sref} 가 가장 낮게 나타났고 대기 수준의 이산화탄소 농도로 폭로되는 온실 1의 평균 G_{Sref} 에 비해 약 25.6% 낮았고 대조구에 비해서는 약 40.8% 낮았다. 따라서 평균 G_{Sref} 의 값이 높은 대조구와 온실 1이 증산에 더 유리한 조건인 것으로 추정되며 이는 높은 토양 수분에 기인한 것으로 판단된다(Kim *et al.*, 2008).

따라서 G_{Sref} 와 토양 수분과의 관계를 처리구별로 분석하였는데 처리구에서 토양 수분이 증가함에 따라 G_{Sref} 도 함께 증가하였다. 동일 토양 수분에서 대조구의 G_{Sref} 가 가장 높았으며 다음으로 온실 1이 높게 나타났다. Fig. 2.10에 토양 수분을 $0.02 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ 간격으로 하여 D 가 1 kPa 일 때의 G_S 인 G_{Sref} 값을 나타내었다. 그러나 온실 1($p = .0124$, $r^2 = 0.9069$)을 제외하고는 토양 수분의 증가에 따라 G_{Sref} 가 증가하는 관계식이 유의하게 나타나지는 않았다($p = 0.1023$, $p = 0.2014$, $p = 0.1333$). 이러한 결과는 각 측정 인자별로 강우 발생 전후에 따른 처리구의 J_S , E_T , E_L 의 반응에서 그 근거를 찾을 수 있다(Fig. 2.8).

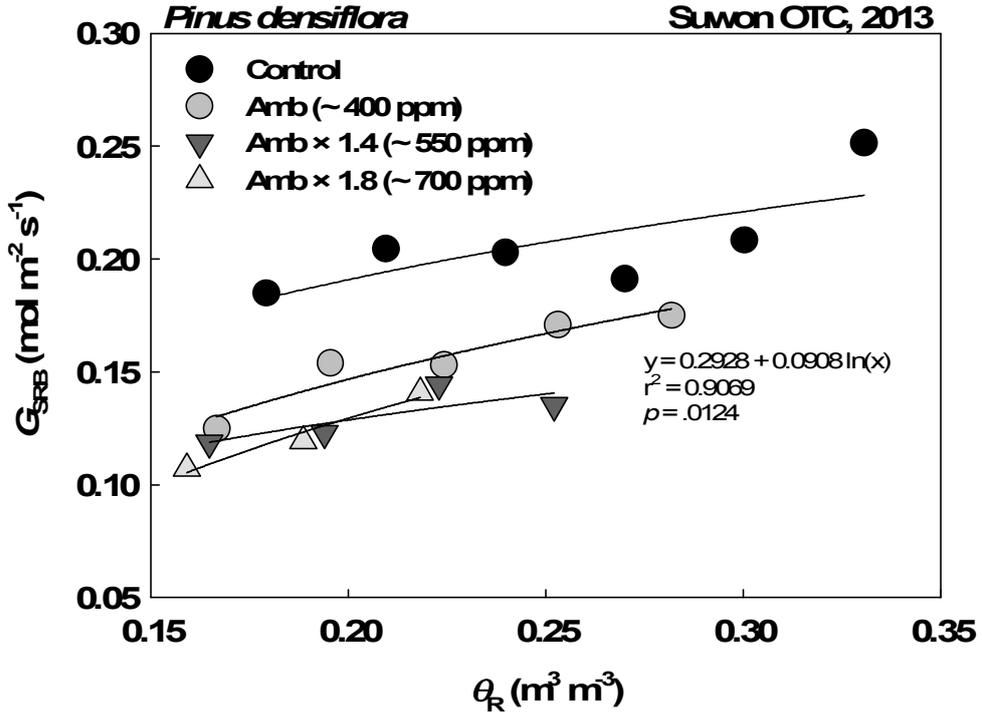


Fig. 2.10 Boundary line calculated, stomatal conductance at $D = 1$ kPa (G_{Sref}) versus volumetric soil water content in each treatment

토양 수분의 증가에 따라 G_{Sref} 값이 유의하게 증가하지 않았다는 것은 즉, 토양 수분이 G_{Sref} 의 제한 인자가 아니라는 뜻이다(Fig. 2.10). 따라서 증산에 있어서 기공전도도에 의한 영향이 더 크게 나타나 G_{Sref} 가 가장 높은 대조구의 EL이 수증기압포차가 증가함에 따라 가장 크게 나타났 다. Fig. 2.11에 주간 수증기압포차(D_z)와 일별 E_L 과의 관계를 나타내었 으며 모든 처리구는 D_z 와 유의하였고($p < .0001$), 온실 2와 온실 3의 E_L 은 다른 처리구보다 낮은 값에서 포화되었다.

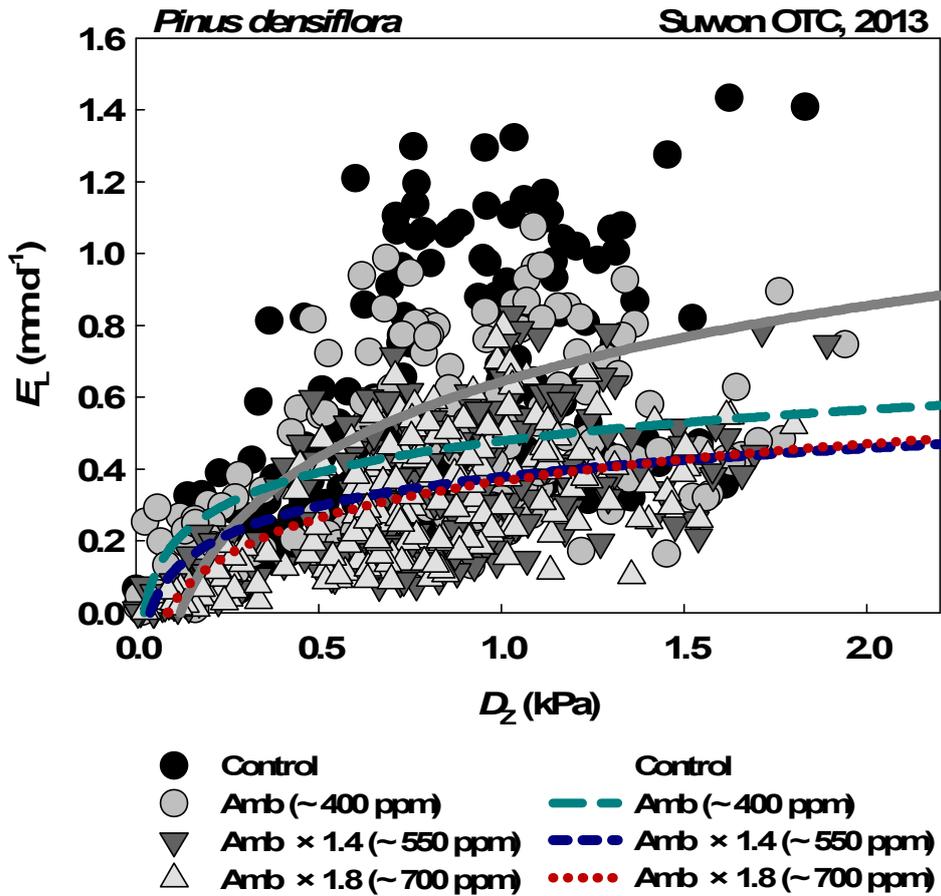


Fig. 2.11 Transpiration per leaf area versus at vapor pressure deficit daytime in each treatment

이 외에도 G_{Sref} , LA에 대한 처리구별 상대적인 반응을 알아보기 위해 Timmer *et al.*(1985)에 근거한 진단 분석(Diagnostic analysis)을 실시하여 Fig. 2.12에 벡터로 나타내었다. 각 처리구별 기준은 온실 1의 경우 대조구를 기준(1, 1)으로 두고 상대적인 변화율을 나타내었으며, 온실 2와 온실 3은 온실 1을 기준으로 하여 상대적인 변화율을 분석하였다.

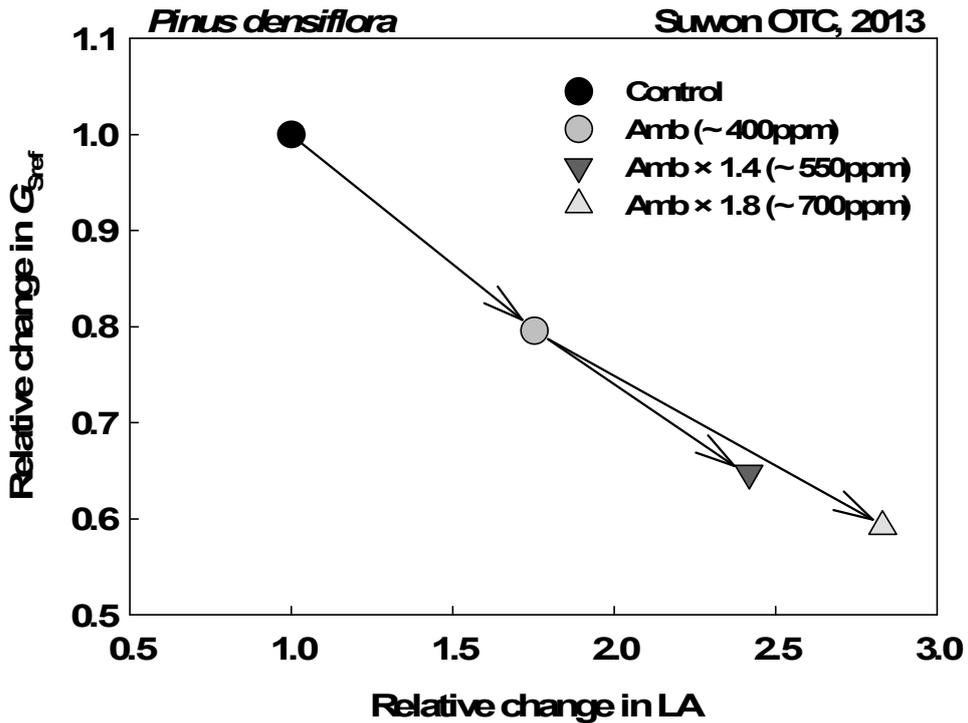


Fig. 2.12 Relative change in G_{Sref} versus relative change in leaf area

처리구별 엽면적(LA) 증가 반응을 살펴보면, 대조구와 온실 1을 비교하여 온실 1의 엽면적이 약 75.5% 높게 나타났고 동시에 G_{Sref} 가 약 20.4% 까지 감소한 것으로 나타나 온실 시설물에 따라 차이가 나타난 것으로 보인다. 외부에 노출된 대조구에 비해 온실 1의 평균 대기 온도가 약 0.73°C 더 높기 때문에 증산량이 많아지고 이에 대한 수분 스트레스가 발생한 것이 기공의 닫힘을 유발하여 G_{Sref} 의 감소에 영향을 미친 것으로 보인다. 온실 간에는 온실 1과 비교하여 온실 2의 엽면적이 약 41.8% 높게 나타났고 G_{Sref} 는 35.3% 감소하였다. 온실 1과 온실 2의 가장 큰 환경적인 차이인 주간 대기 이산화탄소 농도는 온실 1에 비해 온실 2의 평균값이 약 23.1% 더 높게 나타난 것이 기공전도도의 감소에 영향을 미친 것으로 보인다. 온실 3의 엽면적은 온실 1에 비해 약 83.2% 높게 나

타났으며 G_{Sref} 는 약 40.8% 감소하여 대기 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 G_{Sref} 의 감소와 엽면적의 증가가 나타났음을 알 수 있다. 온실 3은 온실 1과 비교하여 온실 2보다 주간 대기 이산화탄소 농도의 평균이 약 12.6% 더 높게 나타난 것이 G_{Sref} 감소에 영향을 미친 것으로 생각된다. CO_2 농도 차이는 크지만, 이로 인한 G_{Sref} 의 감소폭은 농도 차이와 비례해서 변화하지 않았다.

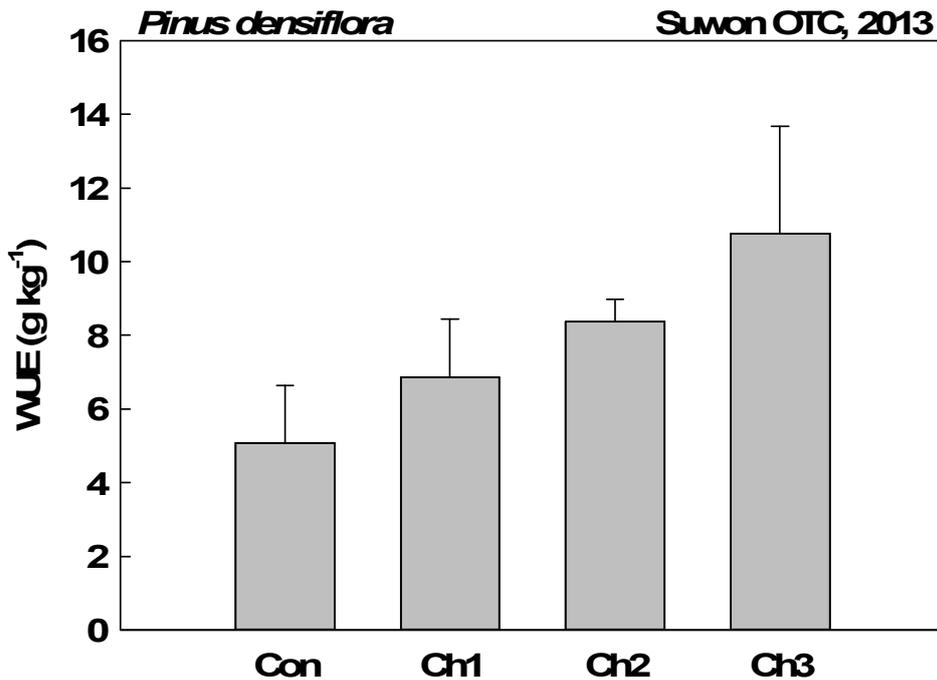


Fig. 2.13 Water use efficiency in each treatment

연구 기간 동안의 총 생체 증가량을 증산량 총합으로 나누어 구한 수분 이용 효율은 Fig. 2.13과 같다. 처리구별로 대기 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 수분 이용 효율이 증가하였고 통계적으로 유의하게 나타났다 ($p = .042$). 대조구와 온실 1의 물 사용량은 온실 1이 약 20.6% 더 많

은 것으로 나타났으며 온실 2는 온실 1에 비해 약 16.3% 물 사용량이 더 많았다. 또한 온실 3은 온실 1에 비해서 약 10.8% 더 많은 물을 사용하였으나 온실 2와 비교해서는 약 0.93% 더 적게 사용하였다.

Warren *et al.*(2011)에 따르면 수목은 고농도 대기 이산화탄소 하에서 증산량이 감소하여 토양 수분 흡수가 감소하고 동시에 세균의 생성을 증가시키는데 이러한 고농도 이산화탄소에 대한 생리적인 반응은 건조 조건에 완충하도록 대항하는 것이며 그렇게 함으로써 잠재 생장을 늘릴 수 있다. 따라서 온실 3의 낮은 토양 수분이 소나무의 수분 스트레스를 주어 증산량은 감소하였으나 증가한 대기 이산화탄소가 비료 역할을 하였기 때문에 탄소 고정량은 증가하여 수분 이용 효율이 증가하는 결과를 가져온 것으로 판단된다. 엽면적이 포화된 산림의 경우, 이산화탄소 농도가 증가하면 감소한 기공전도도가 토양수분을 증가시키고 이것이 기공의 열림을 유지시켜 탄소의 축적이 증가한다고 알려져 있다. 그러나 이 연구에서는 대기 이산화탄소 농도가 증가한 조건에서 토양 수분이 감소하였다. 이는 대상목의 수령이 10년 미만으로 연구 대상지 내에서 개체목 사이의 공간이 충분했기 때문에 개체목 생장의 차이가 확연하게 드러났고 증발산에 미치는 영향 또한 큰 것으로 생각된다. 처리구내에서 비교하면 고농도 이산화탄소를 폭로한 온실의 토양 수분이 비교적 낮았지만 수목의 기공전도도에 영향을 끼칠 만큼 낮은 상태는 아니었기 때문에 토양 수분이 수목의 증산작용에서 제한 인자로 작용하지는 않은 것으로 보인다.

2.4 결론

증가하는 대기 중 이산화탄소 농도에 대한 산림생태계의 반응은 수분 이용 효율에 좌우된다. 고농도 이산화탄소 조건에서 수목의 잠재 생장에 대한 반응은 상대적으로 잘 알려져 있지만, 제한 환경 인자와 관련한 광합성과 기공전도도에 대한 반응은 여전히 불확실하다.

이 연구는 우리나라 산림에서 가장 많은 비율을 차지하는 소나무 수종을 대상으로 대기 중 이산화탄소 농도에 따른 수분 이용에 관한 연구를 수행하였다. 대기 중 이산화탄소 농도가 증가할수록 개체목 증산량은 증가하는 경향을 나타냈으나 생장 역시 함께 증가하여 결과적으로 엽면적 당 증산량은 대기 중 이산화탄소 농도 증가에 따라 감소하는 경향으로 나타났다. 대기 중 이산화탄소 농도의 증가와 함께 기공전도도의 감소가 발견되었고 수분 이용 효율이 증가하였다. 환경에 대한 기공전도도의 반응은 토양 수분에 영향을 받았지만 기준 기공전도도가 제한 받지 않은 것으로 보아 처리구내 토양 수분의 수준이 생육에 필요한 조건을 충족하는 것으로 판단된다. 또한 대기 이산화탄소 농도와는 매우 유의한 관계를 보였으며 1.4배 처리구와 1.8배 처리구 간의 기준 기공전도도의 반응이 크게 다르지 않아 반응의 포화구간이 1.4배와 1.8배 부근에 존재함을 추정할 수 있다.

그러나 본 연구 결과를 국내 산림의 소나무 전반에 적용하기에는 더 많은 연구가 필요한 것으로 보인다. 상부 개방형 온실을 이용한 연구의 특성상, 대기 이산화탄소를 고농도로 유지하기 쉽고, 단독 개체목이거나 유묘와 같은 어린 나무를 대상으로 하기 때문에 대기 이산화탄소 농도 증가에 따른 반응이 더 크고 명확하게 나타날 수 있다. 또한 국내의 경우 외부 환경에서 고농도 이산화탄소를 유지할 수 있는 시설물이 제한되어 반복수나 가뭄, 시비 등과 같은 다양한 환경에서의 데이터 수집이 어렵기 때문에 장기 연구를 통해 정립해야 할 필요가 있다.

참 고 문 헌

- 국립산림과학원, 2012: 경제수종(1) 소나무, 국립산림과학원 연구신서 **59**, 250.
- 김진수. 2014: 소나무의 과학-DNA에서 관리까지, 고려대학교 출판부.
- 송수진. 소나무 유령림의 임목밀도 조절이 탄소 동태에 미치는 영향. 광주: 전남대학교 대학원; 2014
- 임업통계연보. 2014
- Adam, N. R., Wall, G. W., Kimball, B. A., Idso, S. B. and Webber, A. N., 2004: Photosynthetic down-regulation over long-term co₂ enrichment in leaves of sour orange (*citrus aurantium*) trees. *New Phytologist* **163**(2), 341-347.
- Adams, M., Campbell, R., Allen, H. and Davey, C., 1987: Root and foliar nutrient concentrations in loblolly pine: Effects of season, site, and fertilization. *Forest Science* **33**(4), 984-996.
- Ainsworth, E. A., Davey, P. A., Bernacchi, C. J., Dermody, O. C., Heaton, E. A., Moore, D. J., Morgan, P. B., Naidu, S. L., Yoo Ra, H. s. and Zhu, X. g., 2002: A meta-analysis of elevated [co₂] effects on soybean (*glycine max*) physiology, growth and yield. *Global Change Biology* **8**(8), 695-709.
- Ainsworth, E. A. and Long, S. P., 2005: What have we learned from 15 years of free-air co₂ enrichment (face)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising co₂. *New Phytologist* **165**(2), 351-372.
- Ainsworth, E. A. and Rogers, A., 2007: The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [co₂]: Mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell & Environment* **30**(3), 258-270.
- Ainsworth, E. A., Rogers, A., Nelson, R. and Long, S. P., 2004: Testing the “source-sink” hypothesis of down-regulation of photosynthesis in elevated [co₂] in the field with single gene substitutions in *glycine max*. *Agricultural and*

- Forest Meteorology* **122**(1), 85-94.
- Apple, M. E., Olszyk, D. M., Ormrod, D. P., Lewis, J., Southworth, D. and Tingey, D. T., 2000: Morphology and stomatal function of douglas fir needles exposed to climate change: Elevated co₂ and temperature¹. *International Journal of Plant Sciences* **161**(1), 127-132.
- Aranjuelo, I., Perez, P., Hernandez, L., Irigoyen, J. J., Zita, G., Martinez-Carrasco, R. and Sanchez-Diaz, M., 2005: The response of nodulated alfalfa to water supply, temperature and elevated co₂: Photosynthetic downregulation. *Physiologia Plantarum* **123**(3), 348-358.
- Arp, W. and Drake, B., 1991: Increased photosynthetic capacity of scirpus olneyi after 4 years of exposure to elevated co₂. *Plant, Cell & Environment* **14**(9), 1003-1006.
- Badeck, F.-W., Liozon, R., Gently, B., Meyer, S. and Saugier, B., 1997: *On the significance of internal resistance in tree leaves for gas exchange under elevated co₂*. 35-39.
- Berling, D., 1997: Carbon isotope discrimination and stomatal responses of mature pinus sylvestris trees exposed in situ for three years to elevated co₂ and temperature. *Acta Oecologica* **18**(6), 697-712.
- Berling, D. J. and Chaloner, W. G., 1993: The impact of atmospheric co₂ and temperature changes on stomatal density: Observation from quercus robur lammas leaves. *Annals of Botany* **71**(3), 231-235.
- Bettarini, I., Vaccari, F. P. and Miglietta, F., 1998: Elevated co₂ concentrations and stomatal density: Observations from 17 plant species growing in a co₂ spring in central italy. *Global Change Biology* **4**(1), 17-22.
- Bosabalidis, A. M. and Kofidis, G., 2002: Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Science* **163**(2), 375-379.
- Bota, J., Medrano, H. and Flexas, J., 2004: Is photosynthesis limited by decreased rubisco activity and rubp content under progressive water stress? *New*

- Phytologist* **162**(3), 671-681.
- Bray, S. and Reid, D. M., 2002: The effect of salinity and CO₂ enrichment on the growth and anatomy of the second trifoliate leaf of *Phaseolus vulgaris*. *Canadian Journal of Botany* **80**(4), 349-359.
- Bunce, J., 1992: Stomatal conductance, photosynthesis and respiration of temperate deciduous tree seedlings grown outdoors at an elevated concentration of carbon dioxide. *Plant, Cell & Environment* **15**(5), 541-549.
- Campbell, G. S. and Norman, J. M., 1998: *An introduction to environmental biophysics* (2nd ed.). Springer Science & Business Media, 286pp.
- Çavuşoğlu, K., Kılıç, S. and Kabar, K., 2007: Some morphological and anatomical observations during alleviation of salinity (NaCl) stress on seed germination and seedling growth of barley by polyamines. *Acta Physiologiae Plantarum* **29**(6), 551-557.
- Ceulemans, R. and Deraedt, W., 1999: Production physiology and growth potential of poplars under short-rotation forestry culture. *Forest Ecology and Management* **121**(1), 9-23.
- Ceulemans, R. and Mousseau, M., 1994: Tansley review no. 71 effects of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytologist* **127**(3), 425-446.
- Ceulemans, R., Praet, L. v. and Jiang, X., 1995: Effects of CO₂ enrichment, leaf position and clone on stomatal index and epidermal cell density in poplar (*Populus*). *New Phytologist* **131**(1), 99-107.
- Critchfield, W. B. and E. L. Little. 1996: *Geographic distribution of the pines of the world*.
- Curtis, P. S. and J. A. Teeri, 1992: Seasonal response of leaf gas exchange to elevated carbon dioxide in *Populus grandidentata*. *Canadian Journal of Forest Research* **22**(9), 1320-1325.
- Curtis, P., 1996: A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. *Plant, Cell & Environment* **19**(2), 127-137.

- Curtis, P. S. and Lauchli, A., 1987: The effect of moderate salt stress on leaf anatomy in hibiscus cannabinus (kenaf) and its relation to leaf area. *American Journal of Botany*, 538-542.
- Curtis, P. S. and X. Wang, 1998: A meta-analysis of elevated co2 effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* **113**(3), 299-313.
- De Graaff, M. A., Van Groenigen, K. J., Six, J., Hungate, B. and van Kessel, C., 2006: Interactions between plant growth and soil nutrient cycling under elevated co2: A meta-analysis. *Global Change Biology* **12**(11), 2077-2091.
- DeLucia, E. H. and Thomas, R. B., 2000: Photosynthetic responses to co2 enrichment of four hardwood species in a forest understory. *Oecologia* **122**(1), 11-19.
- Drake, B., Leadley, P., Arp, W., Nassiry, D. and Curtis, P., 1989: An open top chamber for field studies of elevated atmospheric co 2 concentration on saltmarsh vegetation. *Functional Ecology*, 363-371.
- Drake, B. G., Gonzalez-Meler, M. A. and Long, S. P., 1997: More efficient plants: A consequence of rising atmospheric co2? *Annu Rev Plant Biol* **48**(1), 609-639.
- Eamus, D., 1991: The interaction of rising co2 and temperatures with water use efficiency. *Plant, Cell & Environment* **14**(8), 843-852.
- El Kohen, A., Venet, L. and Mousseau, M., 1993: Growth and photosynthesis of two deciduous forest species at elevated carbon dioxide. *Functional Ecology*, 480-486.
- Ellsworth, D. S., R. Thomas, K. Y. Crous, S. Palmroth, E. Ward, C. Maier, E. DeLucia and R. Oren, 2012: Elevated co2 affects photosynthetic responses in canopy pine and subcanopy deciduous trees over 10 years: A synthesis from duke face. *Global Change Biology* **18**(1), 223-242.
- Ewers, B. E., R. Oren, K. H. Johnsen and J. J. Landsberg, 2001: Estimating maximum mean canopy stomatal conductance for use in models, *Canadian Journal of Forest Research* **31**(2), 198-207.

- Field, C., Jackson, R. and Mooney, H., 1995: Stomatal responses to increased co₂: Implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell & Environment* **18**(10), 1214-1225.
- Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., Mariano E. J., Galmés, J., Gulías, J., Leei, E. K., Martínez-Cañellas, S. F., Moreno M. T., Rivas-Carbó, M., Riera, D., Sampol, R., and Medrano, H., 2004: Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: Future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Annals of applied Biology* **144**(3), 273-283.
- Franks, P. J. and Beerling, D. J., 2009: Maximum leaf conductance driven by co₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**(25), 10343-10347.
- Gedney, N., P. M. Cox, R. A. Betts, O. Boucher, C. Huntingford and P. A. Stott, 2006: Detection of a direct carbon dioxide effect in continental river runoff records. *Nature* **439**(7078), 835-838.
- Goodfellow, J., Eamus, D. and Duff, G., 1997: Diurnal and seasonal changes in the impact of co₂ enrichment on assimilation, stomatal conductance and growth in a long-term study of mangifera indica in the wet-dry tropics of australia. *Tree Physiology* **17**(5), 291-299.
- Granier, A., 1987: Evaluation of transpiration in a douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology* **3**(4), 309-320.
- Grassi, G., Vicinelli, E., Ponti, F., Cantoni, L. and Magnani, F., 2005: Seasonal and interannual variability of photosynthetic capacity in relation to leaf nitrogen in a deciduous forest plantation in northern italy. *Tree Physiology* **25**(3), 349-360.
- Gunderson, C., Norby, R. and Wullschleger, S., 1993: Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated co₂: No loss of photosynthetic enhancement. *Plant, Cell & Environment* **16**(7), 797-807.
- Hebeisen, T., Lüscher, A., Zanetti, S., FISCHER, B., HARTWIG, U., Frehner, M., HENDREY, G. and Blum, H., 1997: Growth response of trifolium repens l.

- And lolium perenne l. As monocultures and bi-species mixture to free air co2 enrichment and management. *Global Change Biology* **3**(2), 149-160.
- Herrick, J. and Thomas, R., 2001: No photosynthetic down-regulation in sweetgum trees (*liquidambar styraciflua* l.) after three years of co2 enrichment at the duke forest face experiment. *Plant, Cell & Environment* **24**(1), 53-64.
- Hocking, P. and Meyer, C., 1991: Effects of co2 enrichment and nitrogen stress on growth, and partitioning of dry matter and nitrogen in wheat and maize. *Functional Plant Biology* **18**(4), 339-356.
- Idso, S. B. and Kimball, B. A., 2001: Co2 enrichment of sour orange trees: 13 years and counting. *Environmental and Experimental Botany* **46**(2), 147-153.
- IPCC, Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group i to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013.
- Irigoyen, J. J., Goicoechea, N., Antolin, M. C., Pascual, I., Sanchez-Diaz, M., Aguirreolea, J. and Morales, F., 2014: Growth, photosynthetic acclimation and yield quality in legumes under climate change simulations: An updated survey. *Plant Sci* **226C**, 22-29.
- Lee, J. C., Kim, D. H., Kim, G. N., Kim, P. G., Han, S. H., 2012: Long-term climate change research facility for trees: Co2-enriched open top chamber system. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **14**(1), 19-27. (in Korean with English abstract)
- Jarvis, P. G. 1976: Ther interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **273**(927), 593-610.
- Jones, J. B., Jr., Wolf, B. and Mills, H. A., 1991: *Plant analysis handbook. A practical sampling, preparation, analysis, and interpretation guide.*
- Kellomäki, S. and Wang, K.-Y., 1996: Photosynthetic responses to needle water

- potentials in scots pine after a four-year exposure to elevated co₂ and temperature. *Tree Physiology* **16**(9), 765-772.
- Kemp, P. R. and Cunningham, G. L., 1981: Light, temperature and salinity effects on growth, leaf anatomy and photosynthesis of *distichlis spicata* (L.) Greene. *American Journal of Botany*, 507-516.
- Kim, H.-S., R. Oren and T. M. Hinckley, 2008: Actual and potential transpiration and carbon assimilation in an irrigated poplar plantation, *Tree Physiology* **28**(4), 559-577
- Kinerson, R. S., K. O. Higginbotham and R. C. Chapman, 1974: The dynamics of foliage distribution within a forest canopy. *Journal of Applied Ecology* **11**(1), 347-353.
- Kubínová, L., 1991: Stomata and mesophyll characteristics of barley leaf as affected by light: Stereological analysis. *Journal of Experimental Botany* **42**(8), 995-1001.
- Kwon, B., Kim, H. S., Park, P. S. and Yi, M. J., 2014: Nutrient use traits(strategies) of *carpinus cordata* saplings growing under different forest stand conditions. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology special*. (in Korean with English abstract)
- Labat, D., Y. Godderis, J. L. Probst and J. L. Guyot, 2004: Evidence of global runoff increase related to climate warming. *Advances in Water Resources* **27**(6), 631-642.
- Leadley, P. W. and Drake, B. G., 1993: *Open top chambers for exposing plant canopies to elevated co₂ concentration and for measuring net gas exchange*. 3-16.
- Leakey, A. D. B., Ainsworth, E. A., Bernacchi, C. J., Rogers, A., Long, S. P. and Ort, D. R., 2009: Elevated co₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: Six important lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany* **60**(10), 2859-2876.

- Lewis, J. D., Tissue, D. T. and Strain, B. R., 1996: Seasonal response of photosynthesis to elevated CO₂ in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) over two growing seasons. *Global Change Biology* **2**(2), 103-114.
- Lichtenthaler, H., Buschmann, C., Döll, M., Fietz, H.-J., Bach, T., Kozel, U., Meier, D. and Rahmsdorf, U., 1981: Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynthesis research* **2**(2), 115-141.
- Limin, Y., Mei, H., Guangsheng, Z. and Jiandong, L., 2007: The changes in water-use efficiency and stomatal density of *Leymus chinensis* along northeast China transect. *Acta Ecologica Sinica* **27**(1), 16-23.
- Lin, J., Jach, M. and Ceulemans, R., 2001: Stomatal density and needle anatomy of Scots pine (*Pinus sylvestris*) are affected by elevated CO₂. *New Phytologist* **150**(3), 665-674.
- Liu, M., Xu, Z., Guo, S., Tang, C., Liu, X. and Jao, X., 2014: Evaluation of leaf morphology, structure and biochemical substance of balloon flower (*Platycodon grandiflorum* (Jacq.) A. DC.) plantlets in vitro under different light spectra. *Scientia Horticulturae* **174**, 112-118.
- Luomala, E., Laitinen, K., Sutinen, S., Kellomäki, S. and Vapaavuori, E., 2005: Stomatal density, anatomy and nutrient concentrations of Scots pine needles are affected by elevated CO₂ and temperature. *Plant, Cell & Environment* **28**(6), 733-749.
- McCarthy, H. R., Oren, R., Johnsen, K. H., Gallet-Budynek, A., Pritchard, S. G., Cook, C. W., LaDeau, S. L., Jackson, R. B. and Finzi, A. C., 2010: Re-assessment of plant carbon dynamics at the Duke free-air CO₂ enrichment site: Interactions of atmospheric [CO₂] with nitrogen and water availability over stand development. *New Phytologist* **185**(2), 514-528.
- Medlyn, B., Badeck, F. W., De Pury, D., Barton, C., Broadmeadow, M., Ceulemans, R., De Angelis, P., Forstreuter, M., Jach, M. and Kellomäki, S.,

- 1999: Effects of elevated [co₂] on photosynthesis in european forest species: A meta-analysis of model parameters. *Plant, Cell & Environment* **22**(12), 1475-1495.
- Medlyn, B. E., C. V. M. Barton, M. S. J. Broadmeadow, R. Ceulemans, P. De Angelis, M. Forstreuter, M. Freeman, S. B. Jackson, S. Kellomaki, E. Laitat, A. Rey, P. Roberntz, B. D. Sigurdsson, J. Strassemeier, K. Wang, P. S. Curtis and P. G. Jarvis, 2001: Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated co₂ concentration: A synthesis. *New Phytologist* **149**(2), 247-264.
- Miglietta, F., Peressotti, A., Vaccari, F. P., Zaldei, A., DeAngelis, P. and Scarascia-Mugnozza, G., 2001: Free-air co₂ enrichment (face) of a poplar plantation: The popface fumigation system. *New Phytologist* **150**(2), 465-476.
- Morison, J. I. L., 1998: Stomatal response to increased co₂ concentration. *Journal of Experimental Botany* **49**(Special Issue), 443-452.
- Norby, R. J., DeLucia, E. H., Gielen, B., Calfapietra, C., Giardina, C. P., King, J. S., Ledford, J., McCarthy, H. R., Moore, D. J. and Ceulemans, R., 2005: Forest response to elevated co₂ is conserved across a broad range of productivity. *Proc Natl Acad Sci U S A* **102**(50), 18052-18056.
- Norby, R. J., Wullschlegel, S. D., Gunderson, C. A. and Nietch, C. T., 1995: Increased growth efficiency of quercus alba trees in a co₂-enriched atmosphere. *New Phytologist* **131**(1), 91-97.
- Norby, R. J. and Zak, D. R., 2011: Ecological lessons from free-air co₂ enrichment (face) experiments. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **42**(1), 181.
- Nowak, R. S., Ellsworth, D. S. and Smith, S. D., 2004: Functional responses of plants to elevated atmospheric co₂—do photosynthetic and productivity data from face experiments support early predictions? *New Phytologist* **162**(2), 253-280.
- Ogaya, R., Llorens, L. and Peñuelas, J., 2011: Density and length of stomatal and

- epidermal cells in "living fossil" trees grown under elevated CO₂ and a polar light regime. *Acta Oecologica* **37**(4), 381-385.
- Oren, R., Ellsworth, D. S., Johnsen, K. H., Phillips, N., Ewers, B. E., Maier, C., Schäfer, K. V., McCarthy, H., Hendrey, G. and McNulty, S. G., 2001: Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂-enriched atmosphere. *Nature* **411**(6836), 469-472.
- Palmroth, S., Katul, G. G., Maier, C. A., Ward, E., Manzoni, S. and Vico, G., 2013: On the complementary relationship between marginal nitrogen and water-use efficiencies among *Pinus taeda* leaves grown under ambient and CO₂-enriched environments. *Annals of Botany* **111**(3), 467-477.
- Peñuelas, J. and Matamala, R., 1990: Changes in N and S leaf content, stomatal density and specific leaf area of 14 plant species during the last three centuries of CO₂ increase. *Journal of Experimental Botany* **41**(9), 1119-1124.
- Picon, C., Guehl, J. and Ferhi, A., 1996: Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Plant, Cell & Environment* **19**(2), 182-190.
- Poorter, H. and Navas, M. L., 2003: Plant growth and competition at elevated CO₂: On winners, losers and functional groups. *New Phytologist* **157**(2), 175-198.
- Radoglou, K. and Jarvis, P., 1990: Effects of CO₂ enrichment on four poplar clones. I. Leaf surface properties. *Annals of Botany* **65**(6), 627-632.
- Reid, C. D., Maherali, H., Johnson, H. B., Smith, S. D., Wullschlegel, S. D. and Jackson, R. B., 2003: On the relationship between stomatal characters and atmospheric CO₂. *Geophysical Research Letters* **30**(19).
- Rey, A. and Jarvis, P., 1998: Long-term photosynthetic acclimation to increased atmospheric CO₂ concentration in young birch (*Betula pendula*) trees. *Tree Physiology* **18**(7), 441-450.
- Rogers, A. and Ellsworth, D., 2002: Photosynthetic acclimation of *Pinus taeda*

- (loblolly pine) to long-term growth in elevated pco₂ (face). *Plant, Cell & Environment* **25**(7), 851-858.
- Ryu, D., Bae, J., Park, J., Cho, S., Moon, M., Oh, C.-Y., Kim, H.-S., 2014: Response of native trees species in Korea under elevated carbon dioxide condition-open top chamber experiment. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology*, **16**(3), 199-212.
- Samarakoon, A. and Gifford, R., 1996: Elevated CO₂ effects on water use and growth of maize in wet and drying soil. *Functional Plant Biology* **23**(1), 53-62.
- Saxe, H., Ellsworth, D. S. and Heath, J., 1998: Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytologist* **139**(3), 395-436.
- Scarascia-Mugnozza, G., Angelis, P. D., Matteucci, G. and Valentini, R., 1996: Long-term exposure to elevated [CO₂] in a natural Quercus ilex L. Community: Net photosynthesis and photochemical efficiency of P_{ii} at different levels of water stress. *Plant, Cell & Environment* **19**(6), 643-654.
- Sharkey, T. D., Bernacchi, C. J., Farquhar, G. D. and Singsaas, E. L., 2007: Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. *Plant, Cell & Environment* **30**(9), 1035-1040.
- Son, Y., Kim, R. H., Lee, K.-H., Pyo, J. K., Kim, S. W., Hwang, J. S., Lee, S. J. and Park, H., 2014: Carbon Emission Factors Biomass Allometric Equations by Species in Korea. 14-08, Korea Forest Research Institute, 97pp.
- Stewart, J. D. and Hoddinott, J., 1993: Photosynthetic acclimation to elevated atmospheric carbon dioxide and UV irradiation in Pinus banksiana. *Physiologia Plantarum* **88**(3), 493-500.
- Taylor, G., Ceulemans, R., Ferris, R., Gardner, S. and Shao, B., 2001: Increased leaf area expansion of hybrid poplar in elevated CO₂ from controlled environments to open-top chambers and to FACE. *Environmental Pollution* **115**(3), 463-472.
- Teskey, R., 1995: A field study of the effects of elevated CO₂ on carbon

- assimilation, stomatal conductance and leaf and branch growth of pinus taeda trees. *Plant, Cell & Environment* **18**(5), 565-573.
- Tezara, W., Mitchell, V., Driscoll, S. and Lawlor, D., 2002: Effects of water deficit and its interaction with co₂ supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. *Journal of Experimental Botany* **53**(375), 1781-1791.
- Thomas, J. F. and Harvey, C. N., 1983: Leaf anatomy of four species grown under continuous co₂ enrichment. *Botanical Gazette*, 303-309.
- Timmer, V. R. 1985: Response of hybrid poplar clone to soil acidification and liming. *Canadian Journal of Soil Science* **65**, 727-735.
- Tissue, D. T., Griffin, K. L. and Ball, J. T., 1999: Photosynthetic adjustment in field-grown ponderosa pine trees after six years of exposure to elevated co₂. *Tree Physiology* **19**(4-5), 221-228.
- Tissue, D. T., Griffin, K. L., Turnbull, M. H. and Whitehead, D., 2001: Canopy position and needle age affect photosynthetic response in field-grown pinus radiata after five years of exposure to elevated carbon dioxide partial pressure. *Tree Physiology* **21**(12-13), 915-923.
- Turnbull, M., Tissue, D., Griffin, K., Rogers, G. and Whitehead, D., 1998: Photosynthetic acclimation to long-term exposure to elevated co₂ concentration in pinus radiata d. Don. Is related to age of needles. *Plant, Cell & Environment* **21**(10), 1019-1028.
- Uddling, J. and Wallin, G., 2012: Interacting effects of elevated co₂ and weather variability on photosynthesis of mature boreal norway spruce agree with biochemical model predictions. *Tree Physiology*, tps086.
- Urban, O., 2003: Physiological impacts of elevated co₂ concentration ranging from molecular to whole plant responses. *Photosynthetica* **41**(1), 9-20.
- Wang, D., Heckathorn, S., Wang, X. and Philpott, S., 2012: A meta-analysis of plant physiological and growth responses to temperature and elevated co₂.

- Oecologia* **169**(1), 1-13.
- Warren, J. M., R. J. Norby and S. D. Wullschleger, 2011: Elevated co₂ enhances leaf senescence during extreme drought in a temperate forest. *Tree Physiology* **31**(2), 117-130
- Will, R. E. and Ceulemans, R., 1997: Effects of elevated co₂ concentration on photosynthesis, respiration and carbohydrate status of coppice populus hybrids. *Physiologia Plantarum* **100**(4), 933-939.
- Woodward, F. I. and Kelly, C. K., 1995: The influence of co₂ concentration on stomatal density. *New Phytologist* **131**(3), 311-327.
- Xu, Z. and Zhou, G., 2008: Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany* **59**(12), 3317-3325.
- Zak, D. R., Holmes, W. E., Finzi, A. C., Norby, R. J. and Schlesinger, W. H., 2003: Soil nitrogen cycling under elevated co₂: A synthesis of forest face experiments. *Ecological applications* **13**(6), 1508-1514.
- Zak, D. R., Pregitzer, K. S., Curtis, P. S., Teeri, J. A., Fogel, R. and Randlett, D. L., 1993: Elevated atmospheric co₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant and Soil* **151**(1), 105-117.
- Zhou, Y., Schaub, M., Shi, L., Guo, Z., Fan, A., Yan, C., Wang, X., Wang, C., Han, S.-J. and Li, M.-H., 2012: Non-linear response of stomata in pinus koraiensis to tree age and elevation. *Trees* **26**(4), 1389-1396.
- Zeiger, E., G. D. Farquhar and I. R. Cowan. 1987: Stomatal function.
- Zotz, G., Pepin, S. and Körner, C., 2005: No down-regulation of leaf photosynthesis in mature forest trees after three years of exposure to elevated co₂. *Plant Biology* **7**(4), 369-374.

Abstract

The Physiological Responses of
Pinus densiflora,
Fraxinus rhynchophylla
and Sorbus alnifolia
under Elevated CO₂

Ryu Daun

Major in Forest Environmental Science

Department of Forest Sciences

The Graduate School

Seoul National University

The physiological responses of three common temperate species, *Pinus densiflora*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Sorbus alnifolia* to elevated CO₂ was investigated using open top chambers with different CO₂ concentrations. Morphological (stomatal size, density and area) and physiological characteristics (maximum rates of photosynthesis, carboxylation and electron transport) were compared among trees

grown under ambient, ambient \times 1.4 (\sim 550 ppm) and ambient \times 1.8 (\sim 700 ppm) CO₂ concentrations for last four years. Morphological responses were different among species. *F. rhynchophylla* increased their stomatal size and *S. alnifolia* had higher stomatal density under elevated CO₂ than ambient. Stomatal area decreased in *P. densiflora*, whereas it increased in *S. alnifolia*. However, the maximum photosynthesis rate increased in all species up to 43.5% by *S. alnifolia* under elevated CO₂ and the enhancement increased with time. Even with four years of exposure to elevated CO₂, there was no sign of acclimation in the maximum carboxylation rate and the maximum electron transport rates in all species. Especially, *S. alnifolia* even showed the temporary increase of photosynthetic capacities in spring, when leaf nitrogen concentration was high with new leaf development. There was no significant differences in diameter growth rate in any species due to high variation in their tree sizes, however accumulated diameter and biomass for four years showed significantly increment in all species under elevated CO₂. For example, *S. alnifolia* showed 59% increase in diameter at the ambient \times 1.8 (\sim 700 ppm) compared to ambient.

In the second chapter, water use and biomass accumulation of *Pinus densiflora*, the most common coniferous species in Korea, was investigated. First individual tree water use was measured with Granier type heat dissipation sensor, then transpiration and stomatal conductance was calculated. Finally, the relationship between stomatal conductance and environmental variables were analyzed and the water use efficiency of each treatment was compared. Sap flux density and transpiration per unit leaf area showed a decreasing tendency with CO₂, and even though they were not significant. However, transpiration of individual tree showed a increasing tendency (not

significant). Water use of each treatment was similar when soil moisture was high after consecutive rainy days. Stomatal conductance sensitivity to vapor pressure deficit was similar to previous studies showing 0.57 of slope to reference stomatal conductance, which is defined as the stomatal conductance at 1 kPa. Reference stomatal conductance decreased with CO₂ concentration, however stomatal response to soil moisture was significant only Chamber 1. These result implied that soil moisture was not the limiting factor in this study site in most time. Therefore stomatal conductance and VPD were the major controllers of tree water use and it resulted in the decrease of transpiration per unit leaf area with increasing CO₂. Relative change of reference conductance decreased 20.4% due to chamber effect and it also decreased 35.3% due to CO₂ effect. However the difference between 1.4 and 1.8 treatment was relatively small. Finally water use efficiency increased with CO₂ treatment, especially Chamber 3 showed 10.8% increase compared to Chamber 1.

keywords : Climate Change, Open Top Chamber, Photosynthesis, Stoma, Growth, Water Use

Student Number : 2011-23503