

# 포플러 생장에 미치는 고농도 CO<sub>2</sub>의 영향

박 신 영

한국과학기술연구원 유전공학센터

# 서론

최근 인구의 증가 및 공업의 발달 그리고 열대 삼림의 벌채 등에 의해 지구상의 CO<sub>2</sub> 농도가 해마다 상승되어가는 추세로, 이러한 CO<sub>2</sub> 농도의 지속적인 상승이 장래 생태계에 어떠한 영향을 미치게 될 것인가가 심히 우려되고 있는 바이다. 고농도의 CO<sub>2</sub> 처리가 식물의 생장에 미치는 영향에 관한 연구는 1804년 de Saussure에 의해 최초로 행해진 이래 지금까지 많은 연구가 행해져, 단기간에 걸친 고농도 CO<sub>2</sub>의 처리는 광합성 속도를 높여 식물의 생장을 촉진시킨다는 것이 밝혀져 왔다. 그러나 최근의 보고에 따르면, 식물을 장기간(days - weeks)고 CO<sub>2</sub> 농도 상태하에 두었을 경우, 단기간의 고농도 CO<sub>2</sub> 처리시의 결과와는 달리 광합성 속도가 저하되어 생장이 억제됨을 시사하고 있다(Imai and Murata, 1976; Kramer, 1981; Delucia et al., 1985; Peet et al., 1986). 장기간의 고 CO<sub>2</sub> 처리에 의한 광합성 속도 저하의 주된 원인으로서는, 기공의 폐쇄에 의한 CO<sub>2</sub> 흡수의 억제가 지적되고 있으나(Thorne and Koller, 1974; Hicklenton and Jolliffe, 1978; Raschke, 1979; Zeiger, 1983) 고농도 CO<sub>2</sub> 처리에 의한 기공의 폐쇄만으로는 광합성의 저하 및 생장의 억제를 설명하기에는 불충분하며, 기공의 폐쇄로 인한 CO<sub>2</sub> 흡수의 억제가 식물의 광합성에 어느 정도 영향을 미치는가를 명백히 할 필요가 있다.

본고에서는 단기간 및 장기간에 걸친 고농도 CO<sub>2</sub>의 처리가 식물의 광합성 및 생장에 미치는 영향, 그리고 탄소고정시의 key 효소들의 변화 및 대사산물의 변화를 조사함으로써 고농도 CO<sub>2</sub> 처리에 의한 기공의 변화가 식물의 광합성과 생장에 어느 정도 영향을 미치는가를 명백히 하고자 한다.

식물재료로는 2가지 이유에서 환경의 변화에 대한 기공의 반응이 상이한 두 종의 포플러를 선택하였다. 이는 고농도 CO<sub>2</sub> 처리에 대해 기공이 민감하게 반응하는 I-214(*Populus euramericana*)와 기공의 반응이 둔감한 Peace(*P. koreana* X *P. trichocarpa*)를 비교함으로써 고농도 CO<sub>2</sub> 처리에 의한 기공의 변화가 광합성

및 성장에 미치는 영향을 명백히 하기 위함이다. 또 다른 이유로서는, 지금까지 보고되어온 고농도 CO<sub>2</sub> 처리에 대한 보고서의 거의 대부분이 작물의 생산성을 증가시키기 위해 주로 작물이나 초본식물을 대상으로 한 것이어서(Mauney et al., 1979; Wong, 1979) 목본식물에 대한 장기간 고농도 CO<sub>2</sub> 처리의 반응에 대한 자료가 부족하기 때문이다. 현재, 열대우림지역의 산림벌채가 CO<sub>2</sub> 농도상승의 주 원인으로 생각되고 있는 바 지구상의 CO<sub>2</sub> 농도를 안정상태로 유지시키는데 있어서의 목본식물의 역할은 매우 중요하다고 생각되며, 이들의 고농도 CO<sub>2</sub> 처리에 대한 반응을 조사함도 의의있는 일이라 생각되어진다.

# 본 론

## 1. 환경변화에 대한 기공 반응성

식물재료로 선택한 Peace라는 포플러종은 일본국립공해연구소에서 70여종 이상의 포플러를 대상으로 대기오염물질( $O_3$ ,  $SO_2$ ,  $NO_2$ )의 흡수능력의 차이를 시험하는 과정에서 최초로 발견된 종으로, 고농도  $O_3$  처리에도 기공전도도(stomatal conductance)에 아무런 영향이 없었음이 밝혀졌다(Furukawa et al., 1983). Peace와 같이 환경변화에 대해 기공의 반응이 둔감한 종과 비교적 기공이 민감하게 반응하는 포플러종인 I-214를 이용하여 여러가지 환경조건하에서 기공반응성을 조사한 결과 I-214의 기공은 빛(dark light), water stress,  $O_3$ , ABA,  $CO_2$ 의 변화에 대해 민감히 반응하여 기공의 폐쇄가 일어났으나, Peace의 경우 어떤 조건하에서도 폐공현상이 일어나지 않았다(그림 1 - 4). 특히, 고  $CO_2$  조건이 Peace의 기공 개폐에 영향을 미치지 못하였다.

## 2. 고농도 $CO_2$ 처리가 생장에 미치는 영향

두 종의 포플러를 삼륙 직후부터 350 ppm의  $CO_2$  조건하에서 3주간 키운 다음  $CO_2$  농도를 2,000 ppm까지 높여 3주간 처리하였을 때, 두 품종 모두 고  $CO_2$  처리후 1주 - 2주까지는 350 ppm  $CO_2$ (대조구)에서 성장시킨 것에 비해 개체당 건물중(dry weight; 그림 5), 순 동화율(NAR), 상대 성장율(RGR)이 증가되었다(그림 6). 그러나 고  $CO_2$  처리후 3주째에는 I-214의 경우  $CO_2$  처리 초기 때와 같은 성장촉진 효과는 보이지 않고 열 면적비(LAR)와 NAR의 감소에 의해 RGR이 대조구에 비해 30% 정도 저하되었다. Peace의 경우, NAR 및 RGR의 값이 고  $CO_2$  처리 3주후에도 대조구보다 높았으나, 고  $CO_2$  처리에 의한 증가율은  $CO_2$  처리 1주 때보다 저하되었다.

고  $CO_2$  처리후 3주째에 I-214에서 관찰된 NAR 감소의 주된 원인으로 고  $CO_2$  처리에 의한 기공의 폐쇄가 광합성 속도를 억제시켰기 때문이라 추측된다. 그 외의 가능성으로는 광합성 반응 그 자체의 억제 및 광합성 산물의 분배, 전류과정이 고  $CO_2$  농도조건에서 억제되는 일이라 생각된다.

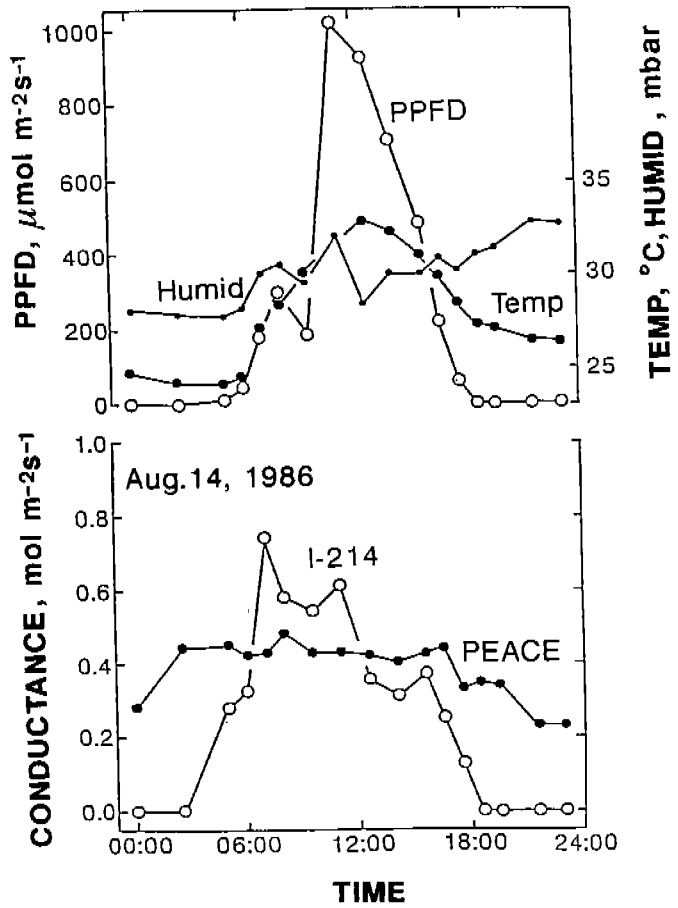


Fig. 1. Diurnal changes in photosynthetic photon flux density (PPFD), temperature, humidity, and stomatal conductance of I-214 and Peace poplar.

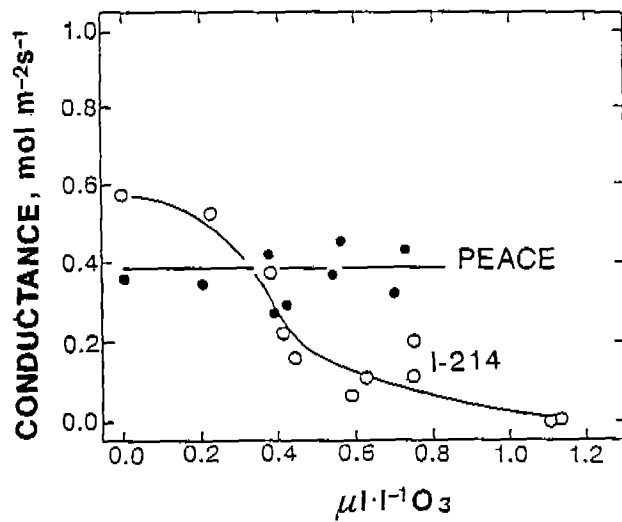
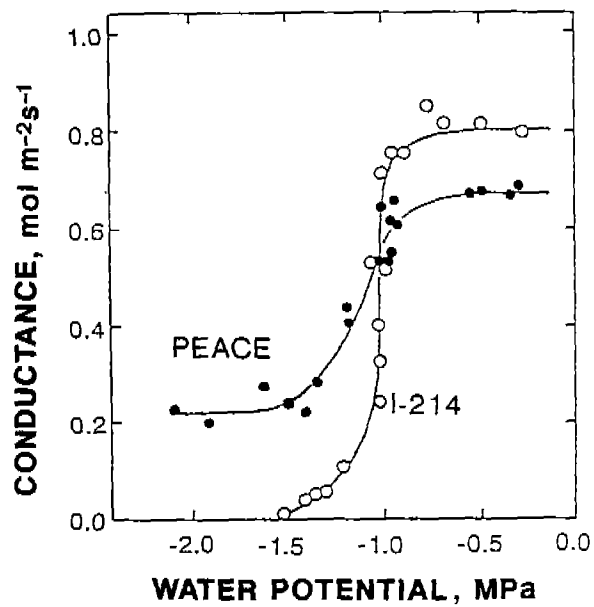


Fig. 2. Effects of leaf water potential and O<sub>3</sub> on stomatal conductance in I-214 and Peace poplar.

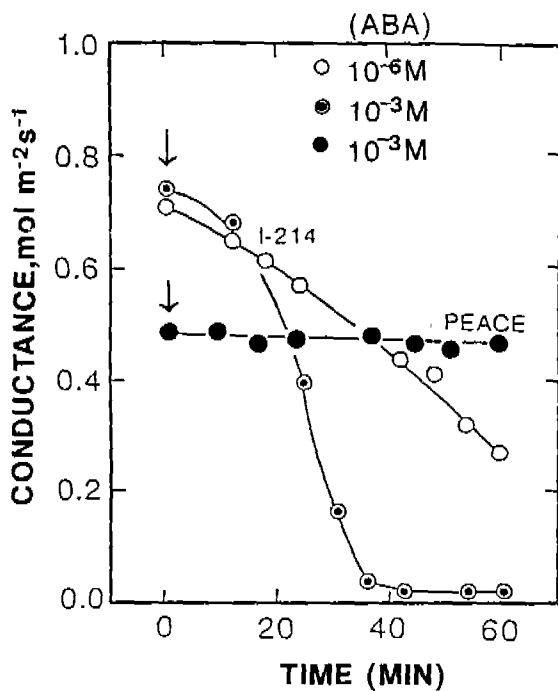


Fig. 3. Effect of ABA on stomatal conductance in I-214 and Peace poplar. ABA solutions were applied via petioles of cut leaves. Peace was treated with 10<sup>-3</sup> M and I-214 was treated with 10<sup>-6</sup> or 10<sup>-3</sup> M ABA.

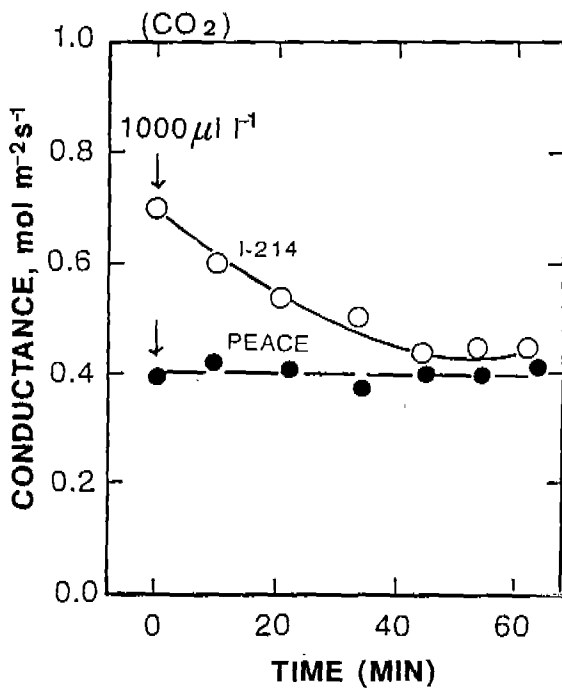
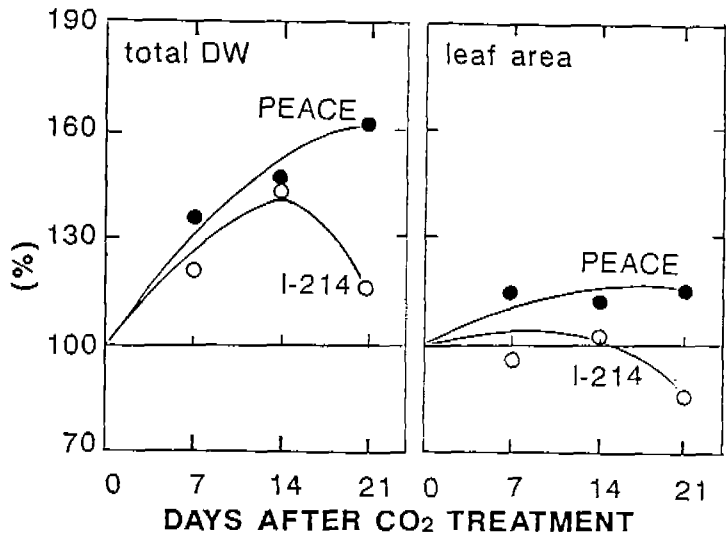


Fig. 4. Effect of high CO<sub>2</sub> concentration (1000 ppm) on stomatal conductance in I-214 and Peace poplar. CO<sub>2</sub> concentration was increased from 350 to 1000 at zero time.



**Fig. 5.** Changes in total dry weight and leaf area for plants grown at 2000 ppm CO<sub>2</sub> expressed as a percent of plant dry weight and leaf area for plants grown at 350 ppm CO<sub>2</sub>.



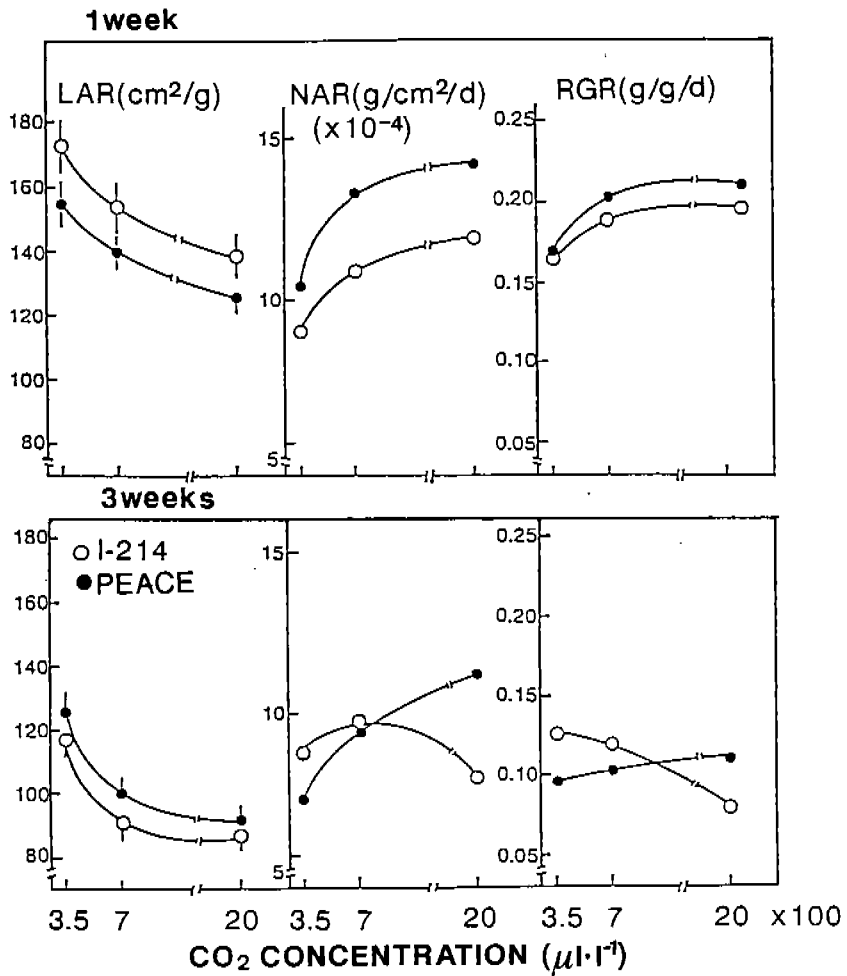


Fig. 6. Leaf area ratio(LAR), net assimilation rate(NAR) and relative growth rate(RGR) of two *Populus* species grown at ambient(350 ppm) and enhanced CO<sub>2</sub>(2000 ppm) conditions over 1 week or 3 weeks period. Vertical bar indicates +SD of the means, n=12

3. 광합성속도, 엽전도도, 효소활성, 광합성 최종산물에 대한 고CO<sub>2</sub> 농도의 영향

삼목 직후로부터 350 ppm CO<sub>2</sub>에서 3주간 재배한 식물을 2,000 ppm CO<sub>2</sub>에 옮겨 1주일 간격으로 3주간에 걸쳐 광합성 속도, 엽전도도(leaf conductance)를 측정하여 350 ppm CO<sub>2</sub> 조건(대조구)에서 재배한 식물과 비교하였다. 그 결과, 양 품종 모두 CO<sub>2</sub> 처리후 1주일째의 광합성 속도는 대조구에 비해 높았으나 3주일째에는 2,000 ppm에서의 광합성 속도가 대조구와 거의 같은 정도로 억제되었다(그림 7).

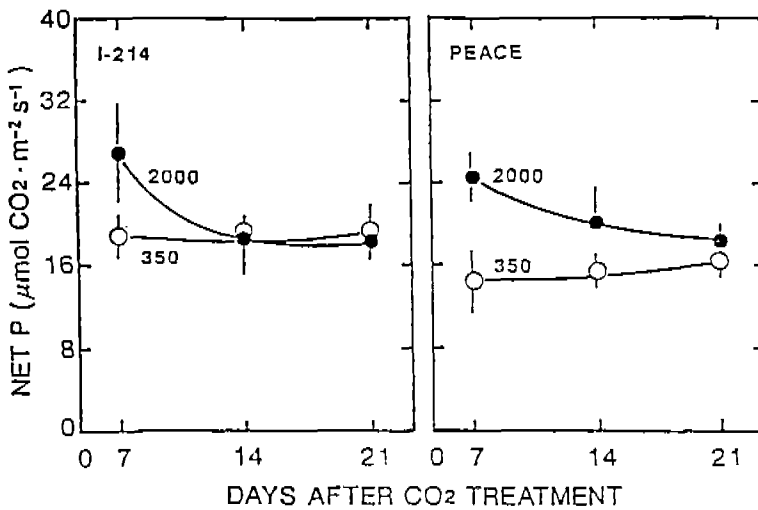


Fig. 7. Photosynthetic rates for plants grown at 350 and 2000 ppm of CO<sub>2</sub>. These were measured at the CO<sub>2</sub> level under which they were grown. Vertical bar indicates +SD of the means of three independent measurements on different plants.

엽전도도는 Peace의 경우 CO<sub>2</sub> 처리 3주간에 걸쳐 대조구와 고 CO<sub>2</sub> 처리구간에 거의 차이가 없었으며, I-214에서는 고 CO<sub>2</sub> 처리구의 잎의 엽전도도가 대조구에 비해 낮았으나, 광합성 속도의 저하를 일으킬 정도는 아니었다(그림 8).

고 CO<sub>2</sub> 조건(2,000 ppm)에서 3주일간 재배한 식물의 광합성 속도와 잎내 CO<sub>2</sub> 농도와의 관계를 조사한 결과 양 품종 모두 2,000 ppm에서 3주간 재배한 식물잎의 CO<sub>2</sub> 포화조건하에서의 광합성 속도가 대조구에 비해 낮았다(그림 9).

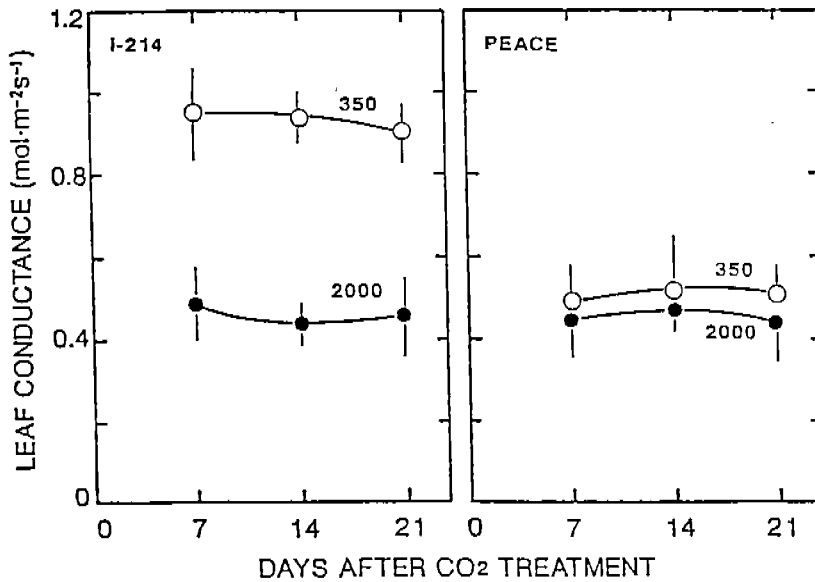


Fig. 8. Leaf conductance of I-214 and Peace measured at the same conditions as in Fig. 7.

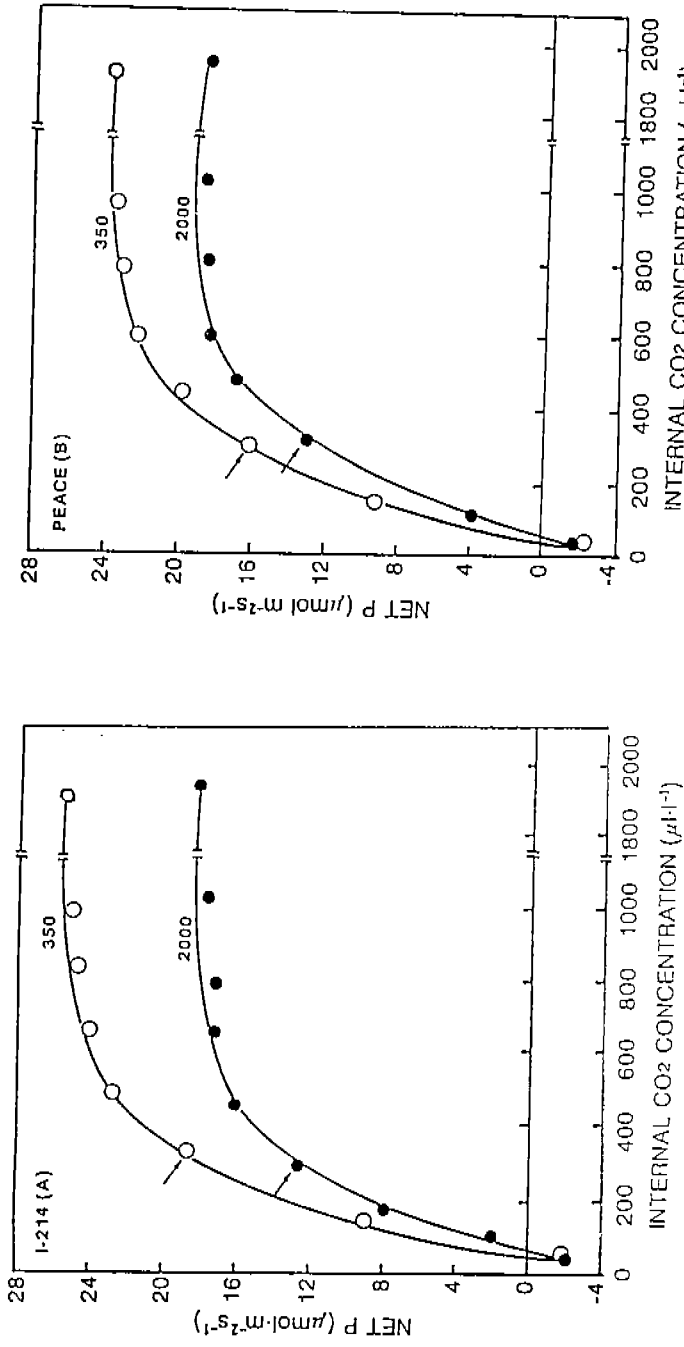


Fig. 9. Photosynthetic response to internal CO<sub>2</sub> concentration of I-214 and Peace grown at 350 and 2000 ppm for 3 weeks, which was represented as the numerals of 350 and 2000 in the figure, respectively. The arrows indicate the points obtained at an external CO<sub>2</sub> of 350 ppm.

이러한 결과는 장기간의 고 CO<sub>2</sub> 처리에 의해 광합성 반응 그 자체가 저하됨을 시사한다. 그 원인으로서는 광합성 반응의 key 효소인 RuBP carboxylase (RuBPCase)활성의 저하를 생각해 볼 수 있다. 실제로 양 품종에서 효소활성을 측정해 본 결과, 양 품종 모두 2,000 ppm에서 재배한 일에서 RuBPCase 활성이 대조구에서보다 훨씬 낮은 값을 보여 고 CO<sub>2</sub> 처리에 의한 광합성 능력 저하의 주된 원인이 됨을 시사하였다(Table 1). 그러나 비록 고 CO<sub>2</sub> 처리에 의한 광합성능력의 저하가 RuBPCase 효소활성의 저하로 설명이 가능하다 할지라도 I-214와 Peace 두 품종간의 고 CO<sub>2</sub> 조건하에서의 생장의 변화에 대한 차이는 설명할 수 없었다. 고 CO<sub>2</sub> 조건하에서 키운 식물에서는 비동화기관인 뿌리의 dry weight의 증가가 동화기관에 비해 현저하였다. 이러한 결과는 고 CO<sub>2</sub> 처리 초기에 일어난 동화속도의 촉진이 동화산물의 분배 및 전류 패턴에 변화를 일으켜 식물 전체의 생장에 영향을 미치는 것으로 여겨진다. 또한 잎내 전분의 축적이 sink의 요구가 줄어들 때 급격히 증가되며(Clough et al., 1981; Huber and Israel, 1982; Ruffy and Huber, 1983; Mayoral et al., 1985), 잎내 전분의 축

**Table 1.** RuBPCase activities of two *Populus* species grown at 350 and 2000 ppm CO<sub>2</sub> for 3 weeks.

	<b>RuBPCase activity</b>	
	Grown at	
	350 $\mu\text{lCO}_2/\text{l}$	2000 $\mu\text{lCO}_2/\text{l}$
	$\mu\text{mole dm}^{-2}\text{min}^{-1}$	
I-214	15.7 ( $\pm 0.55$ )	8.2 ( $\pm 0.52$ )
Peace	12.4 ( $\pm 0.26$ )	7.9 ( $\pm 0.16$ )

적과 광합성 간에 아주 강한 부정적 상관관계를 보인다는 지적도 있다 (Azcon-Bieto, 1983). 먼저 잎내 동화산물의 저장물질인 전분의 농도를 CO<sub>2</sub> 처리 후 3주간에 걸쳐 조사하였다(그림 10). 전분농도는 농도가 하루중 제일 낮은 오전 5시와 제일 높은 오후 5시에 조사하였는데, 양 품종 모두 대조구(350 ppm)

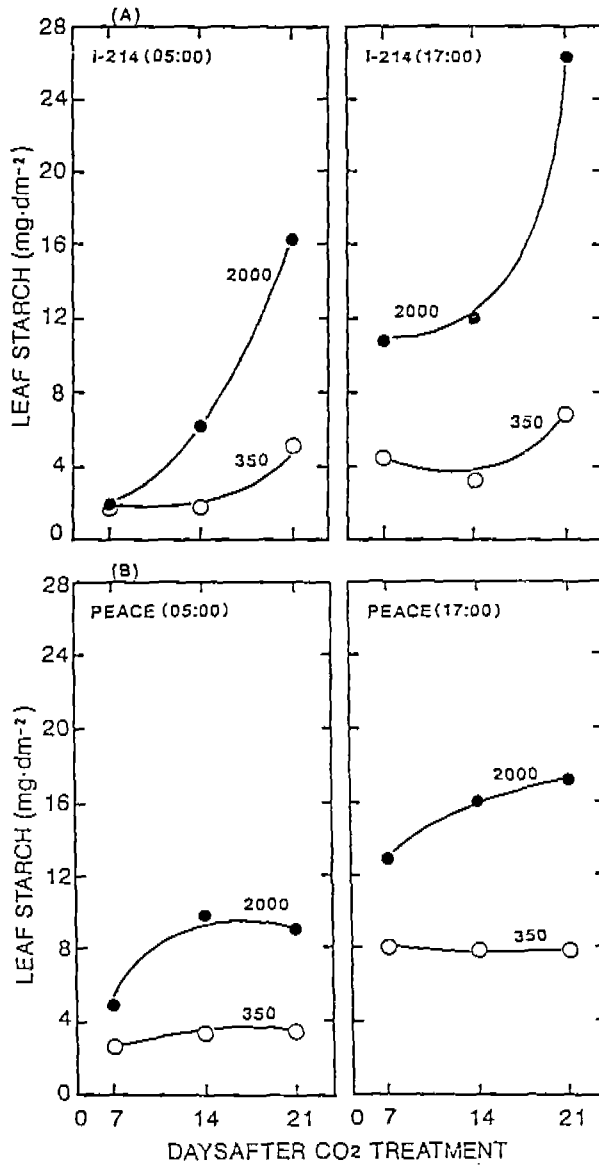


Fig. 10. Effects of CO<sub>2</sub> treatments on leaf starch contents in I-214 and Peace at 05:00 and 17:00.

에 비해 고농도 CO<sub>2</sub> 조건하에서 재배한 식물잎에서 전분 축적이 현저하였다. 특히, 이러한 전분축적 현상은 Peace에서보다 I-214에서 더욱 현저하였다. 이러한 엽록체 내 전분 축적 상태를 더 자세히 알아보기 위해 3주간 2,000 ppm CO<sub>2</sub> 조건에서 재배한 식물의 잎을 전자현미경으로 조사한 결과(그림 11), 엽록체를 가득 채우고있는 비정상적으로 비대해진 전분립을 관찰할 수 있었다. 이는 고 CO<sub>2</sub> 상태하에서 성장시킨 식물의 잎에서는 대부분의 동화산물이 전분으로 합성되어 엽록체 내에 축적됨을 지적했다.

일반적으로 식물은 외부에서 CO<sub>2</sub>를 흡수해 triose phosphate를 생성한다. 그 일부는 sucrose 합성에 이용되어 다른 기관으로 전류되어지고 나머지 부분은 전분합성에 이용되어 엽록체 내에 축적된다. 그런데 식물을 장기간 고 CO<sub>2</sub> 조건하에 두었을 경우는 대조구에 비해 전분의 농도가 현저히 증가되어 엽록체 내에 과잉의 전분이 축적됨을 알 수 있었다. 이들 결과들은 식물을 고 CO<sub>2</sub> 조건하에 두면 일시적으로 광합성 속도가 증가되어 저장기관에도 많은 동화산물이 전류되어가나, 그 능력에도 한계가 있어 고 CO<sub>2</sub> 농도하에서 재배하는 기간이 오래될수록 전류가 억제되어 동화산물의 대부분이 전분합성에 이용되어 잎내 전분의 농도가 현저히 높아진다고 생각된다. 이러한 starch 합성과 sucrose의 관계를 더 명확히 알아보기 위해 sucrose 합성의 key 효소인 sucrose phosphate synthase (SPS)와 전분합성의 key 효소인 ADP glucose pyrophosphorylase(ADPGPPase)의 활성을 2,000 ppm CO<sub>2</sub> 조건하에서 3주간 재배한 식물의 잎에서 조사하였다(그림 12).

2,000 ppm CO<sub>2</sub>에서 3주간 재배하였을 때 고 CO<sub>2</sub> 처리에 의한 성장촉진 효과가 없어진 I-214의 경우, 대조구에 비해 ADPGPPase활성이 보다 높았으며, sucrose합성의 key효소인 SPS활성은 낮았고, sucrose농도 역시 대조구의 잎에 비해 낮았다. 즉, 동화산물이 다른 기관으로 전류해간다고 보다는 잎의 엽록체 내에 저장되어 버리는 경향이 강함을 보였다. 한편, I-214과는 달리 2000 ppm CO<sub>2</sub>에서 3주간 처리 후에도 고 CO<sub>2</sub> 처리에 의한 성장촉진효과가 보였던 Peace의 경우는 고 CO<sub>2</sub> 조건하에서도 SPS 활성의 저하나 ADPGPPase 활성의 증가현상은 보이지 않았다.

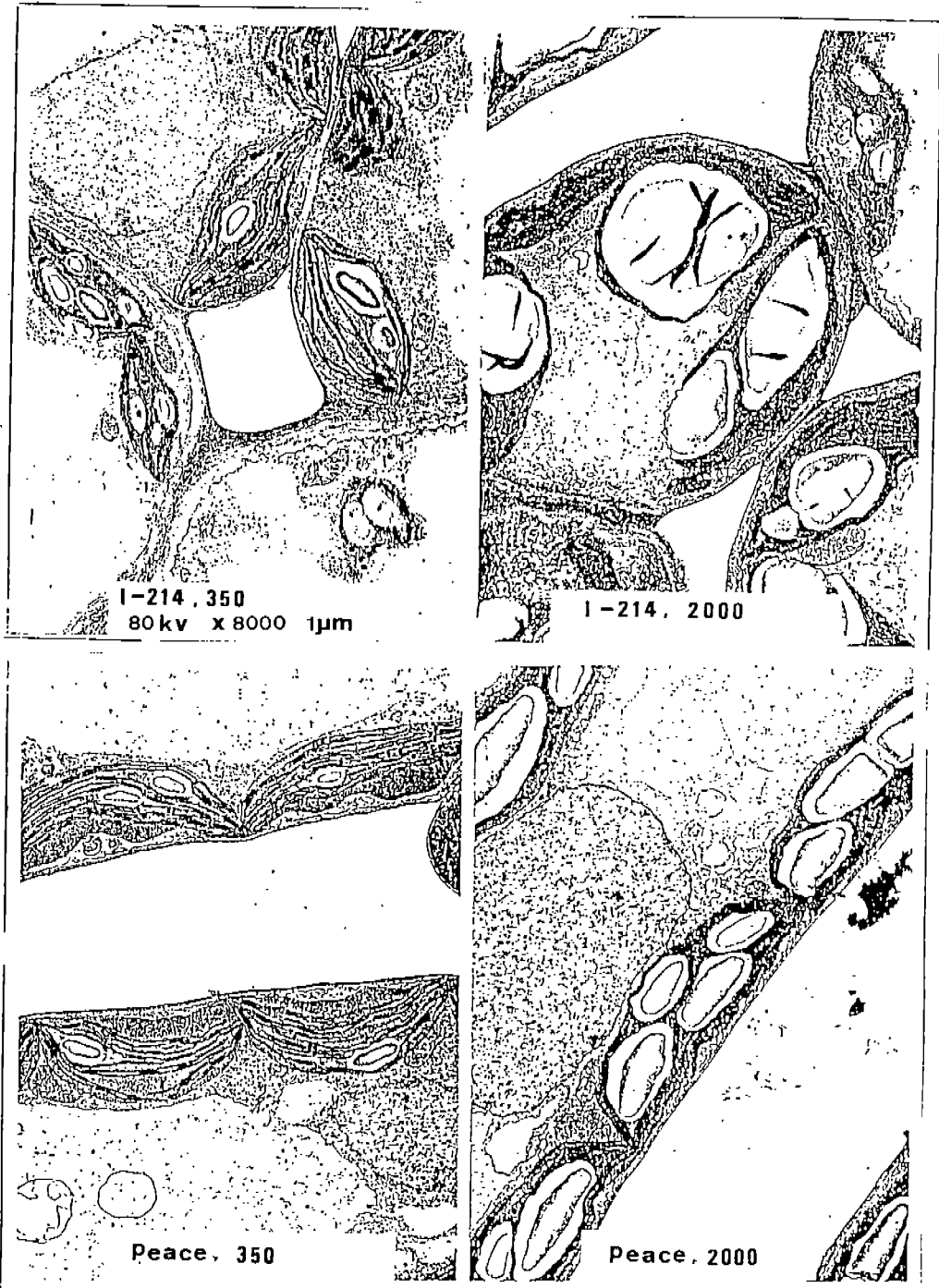


Fig. 11. Electron micrographs of chloroplast in leaf tissue of I-214 and Peace grown at 350(A) or 2000(B) ppm CO<sub>2</sub> for 3 weeks. Leaf samples were obtained at 3:00 p.m.



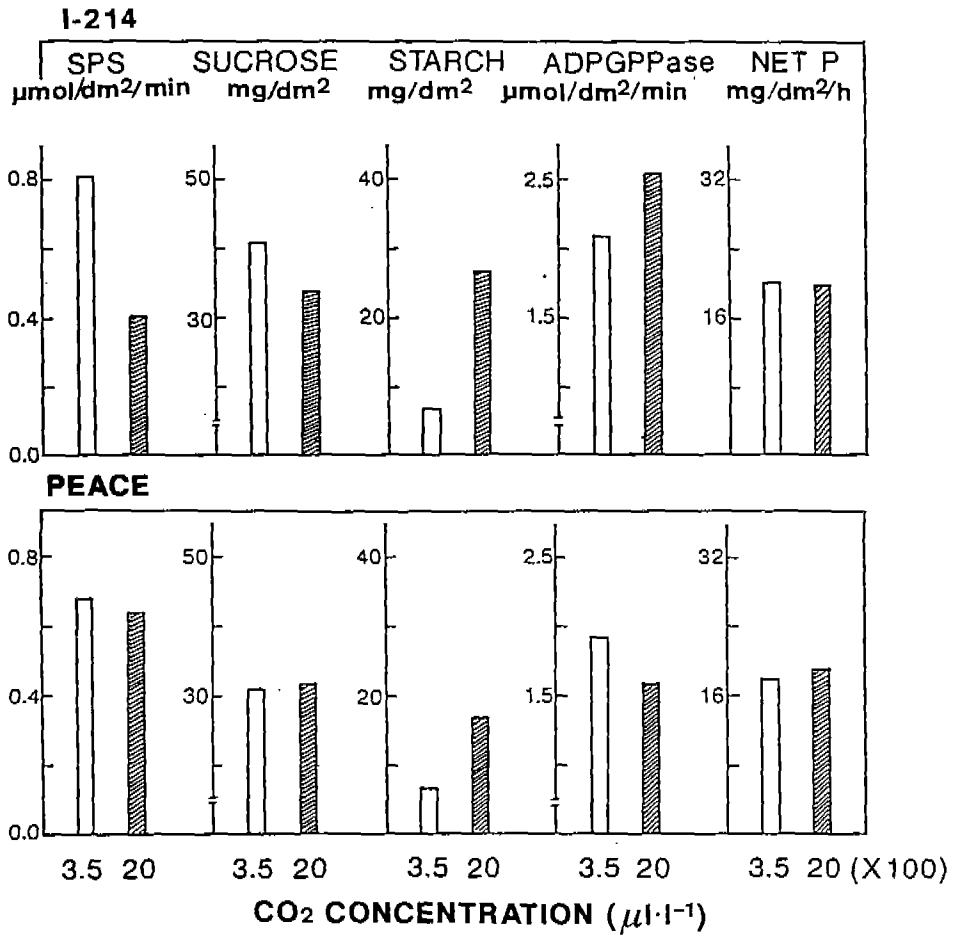


Fig. 12. Sucrose and starch contents, SPS and ADPGPPase activities in leaves from I-214 and Peace grown at 350 and 2000 ppm CO<sub>2</sub> for 3 weeks.

## 결 론

1. I-214와 Peace의 기공반응성을 고농도의 CO<sub>2</sub> 처리를 비롯해 여러가지 조건하에서 조사하였을 때, Peace의 기공은 I-214와 달리 폐공현상을 보이지 않았다.
2. 고 CO<sub>2</sub> 조건하에서 생장의 변화를 조사한 결과, 기공의 반응이 비교적 민감한 I-214는 고CO<sub>2</sub> 처리 3주일째에 성장속도가 억제되었다. 그러나, 기공의 반응성이 둔한 Peace에서는 3주일째에도 생장의 억제는 보이지 않았다. 이러한 결과는 I-214에서의 성장촉진효과의 억제가 기공의 폐쇄로 인해 기인된 듯이 보이나, 기공전도도와 CO<sub>2</sub> 포화상태하에서의 광합성 속도 등을 조사한 실험결과는 식물을 장기간 고 CO<sub>2</sub> 조건하에 둘 경우 잎의 광합성 능력 자체가 저하됨을 지적했다.
3. 2,000 ppm에서 3주간 재배하였을 경우, I-214와 Peace 모두 RuBPCase의 활성이 대조구에 비해 아주 낮아 고 CO<sub>2</sub> 처리에 의한 광합성 능력의 저하가 RuBPCase의 활성의 저하로부터 기인됨을 알 수 있었다.
4. 2,000 ppm에서 3주간 재배하였을 경우, 두 품종 모두에서 대조구에 비해 전분의 농도가 현저히 높았다. 특히 I-214의 경우, 대조구에 비해 SPS의 활성이 억제되고 ADPGPPase의 활성이 증가된 점으로 보아 고정된 탄소의 대부분이 전분으로 합성됨을 알 수 있었다. 이로 인해 전류물질인 sucrose에로의 합성이 저하되어 전류가 억제됨으로써 고 CO<sub>2</sub> 처리에 의한 초기의 성장촉진효과가 처리 3주째에는 관찰되지 않았다고 생각된다.

한편, Peace의 경우는 고 CO<sub>2</sub> 조건하에서도 SPS와 ADPGPPase의 활성이 대조구와 크게 차이를 보이지 않고 고정시킨 탄소를 전류물질인 sucrose로 분배

시키는 기능이 저하되지 않았기 때문에, 고 CO<sub>2</sub> 조건하에서도 I-214에 비해 생장의 억제가 그다지 일어나지 않았다고 생각할 수 있다.

이상에서, 식물을 장기간 고 CO<sub>2</sub> 농도(2,000 ppm)하에서 재배할 경우 잎의 광합성 능력이 저하되어 350 ppm에서와 거의 같은 정도의 광합성 속도를 나타내어 생산력의 증가를 그다지 기대할 수 없음을 알 수 있었다. 따라서 장기간 고 CO<sub>2</sub> 조건하에서도 광합성 능력을 유지할 수 있으며, 더욱이 전류물질로의 높은 분배능력을 지닐 수 있는 식물종을 찾아내는 일이 지구상의 CO<sub>2</sub> 농도상승을 억제시켜, CO<sub>2</sub> 농도의 균형을 유지시키는데 중요하다고 여겨진다.

## 약어표

NAR	Net Assimilation Rate
RGR	Relative Growth Rate
LAR	Leaf Area Ratio

## 참고 문헌

- Azcon-Bieto, J. 1983. Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves. *Plant Physiol.* 24:1-15.
- Bacastow, R. and C. D. Keeling, 1973. Atmospheric carbon dioxide and radio-carbon in the natural carbon cycle. II. Changes from AD 1700 to 2070 as deduced from a geochemical model. In *Carbon and Biosphere*. Edited by G. Woodwell and E. Pecan. U.S. Atomic Energy Commission, Washington, DC. pp. 86-136.
- Clough, J. M., M. M. Peet and P. J. Kramer. 1981. Effects of high atmospheric CO<sub>2</sub> and sink size on rates of photosynthesis of a soybean cultivar. *Plant Physiol.* 67:1007-1010.
- Delucia, E. H., T. W. Sasek and B. R. Strain. 1985. Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynthesis Res.* 7:175-184.
- Furukawa, A., M. Katase, T. Ushijima and T. Totsuka. 1983. Inhibition of photosynthesis of poplar species by ozone. *J. Jpn. For. Soc.* 65: 321d-326.
- Hicklenton, P. R. and P. A. Jolliffe. 1978. Effects of greenhouse CO<sub>2</sub> enrichment on the yield and photosynthetic physiology of tomato plants. *Can. J. Plant Sci.* 58:801-817.
- Huber, S. C. and D. W. Israel. 1982. Biochemical basis for partitioning of photosynthetically fixed carbon between starch and sucrose in soybean (*Glycine max* Merr.) leaves. *Plant Physiol.* 69:691-696.

- Imai, K. and Y. Murata. 1976. Effects of carbon dioxide concentration on growth and dry matter production of crop plants. I. Effects on leaf area, dry matter, tillering, dry matter distribution ratio and transpiration. *Jpn. J. Crop Sci.* 45:598-606.
- Kramer, P. J. 1981. Carbon dioxide concentration, photosynthesis and dry matter production. *BioSci.* 31:29-33.
- Mauney, J. R., K. E. Fry, G. Guinn and J. D. Hesketh. 1979. Correlation of photosynthetic carbon dioxide uptake and carbohydrate accumulation in cotton, soybean, sunflower and sorghum. *Photosynthetica*, 13:260-266.
- Mayoral, M. L., Z. Plaut, and L. Reinhold. 1985. Effect of translocation-hindering procedure on source leaf photosynthesis in cucumber. *Plant Physiol.* 77:712-717.
- Peet, M. M., S. C. Huber and D. T. Patterson. 1986. Acclimation to high CO<sub>2</sub> in monoecious cucumbers. II. Carbon exchange rates, enzyme activities, and starch and nutrient concentrations. *Plant Physiol.* 80: 63-67.
- Raschke, K. 1979. Movements of stomata. *Encyclopedia of Plant Physiol.* 7: 383-441.
- Rufty, T. W. and S. C. Huber. 1983. Changes in starch formation and activities of sucrose phosphate synthase and cytoplasmic fructose 1,6-bisphosphatase in response to source-sink alterations. *Plant Physiol.* 72:474-480.
- Thorne, J. H. and H. R. Koller. 1974. Influence of assimilation demand on photosynthesis, diffusive resistance, translocation, and carbohydrate levels of soybean leaves. *Plant Physiol.* 54:201-207.
- Wong, S. C. 1979. Elevated atmospheric partial pressure of CO<sub>2</sub> and plant growth. I. Interactions of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. *Oecologia*, 44:68-74.
- Zeiger, E. 1983. The biology of stomatal guard cells. *Ann Rev Plant Physiol.* 34:441-475.