

## 오존에 노출된 자작나무류의 기공개폐와 광합성 반응

이재천<sup>1</sup> · 김장수<sup>1</sup> · 한심희<sup>1</sup> · 김판기<sup>2</sup>

<sup>1</sup>국립산림과학원 산림유전자원부, <sup>2</sup>서울대학교 기초과학연구원

(접수 2003년 12월 10일; 수락 2004년 2월 13일)

## Stomatal and Photosynthetic Responses of *Betula* Species Exposed to Ozone

Jae-Cheon Lee<sup>1</sup>, Chang-Soo Kim<sup>1</sup>, Sim-Hee Han<sup>1</sup> and Pan-Gi Kim<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Department of Forest Genetic Resources, Korea Forest Research Institute, Suwon 441-350, Korea

<sup>2</sup>The Research Institute of Basic Sciences, Seoul National University, Seoul 151-742, Korea

(Received December 10, 2003; Accepted February 13, 2004)

### ABSTRACT

This study was conducted to determine the relationship of stomatal responses, photosynthesis, and intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ) of *Betula* Species to ozone exposure. Five *Betula* Species (*B. costata*, *B. davurica*, *B. schmidtii*, *B. platyphylla* var. *japonica* and *B. ermani*) were grown in the greenhouse. One-year-old potted seedlings of the five *Betula* Species were exposed to ozone (100 ppb) for 8 hours day<sup>-1</sup> for 5 weeks in a fumigation chamber. Net photosynthesis was significantly different among species and treatments from early in the period of the fumigation. Stomatal conductance and transpiration rate differences among species and treatments became significant after three weeks of fumigation.  $C_i$  was significantly different only among treatments;  $C_i$  of four species, except for *B. davurica*, was higher than that of control plants. Carboxylation efficiency and photo-respiration rate were significantly different among species or treatments; carboxylation efficiency and photo-respiration rate of the five *Betula* Species were decreased by ozone treatment. It was concluded that stomatal closure of *Betula* Species may be the result of the reduction of photosynthesis and rubisco activity and the resulting increase of  $C_i$ . The higher  $C_i$  likely resulted from reduced photosynthesis because of physiological processes.

**Key words** : net photosynthesis, stomatal conductance, transpiration rate, intercellular CO<sub>2</sub> concentration, carboxylation efficiency, photo-respiration rate, rubisco

### I. 서 론

자작나무류는 우리나라의 온대 북부 지방에서 자라는 수종으로서 중요한 용재수로 이용될 뿐만 아니라 최근에는 강원도 지역에 널리 분포하고 있는 폐탄광지의 복원과 도심의 조경수로서도 각광을 받고 있다. 그러나 여러 가지 스트레스 요인들이 존재하는 폐탄광지나 도심지역에 식재된 자작나무류의 생리생태학적 연

구는 매우 미진한 실정이며, 특히 장기적인 자작나무류의 이용 측면에서 환경 스트레스에 대한 생리생태학적 반응 연구가 요구되고 있다.

오존은 수목의 생장에 영향을 주는 독성 오염물질로 알려져 있으며, 잎의 가시적인 피해 및 생리·생화학적인 저해를 통하여 수목의 생장을 감소시킨다(Pye, 1988; Temple and Riechers, 1995). 또한 일부 지역에서는 산림생산성을 감소시키는 주 요인으로 보고되

고 있다(Chappelka and Chevone, 1992). 오존에 대한 수목의 반응은 최근까지도 연구가 활발히 진행되고 있으며(Bortier *et al.*, 2001; Oksanen *et al.*, 2001), 특히 자작나무류와 관련된 생리생태학적인 연구 결과는 구미와 유럽에서 많이 보고되었다(Mortensen and Skre, 1990; Pääkkönen *et al.*, 1995, 1996).

수목에서의 오존 반응은 광합성 감소와 관계가 깊으며, 탄소 고정에 영향을 주는 주요 조절 인자 중의 하나는 기공전도도이다. 또한 기공은 CO<sub>2</sub> 및 오존 또는 다른 대기오염물질의 흡수 조절에서 중요한 역할을 한다(Reich and Amundson, 1985).

오존은 세 가지 측면에서 기공 반응에 영향을 준다. 첫째는 오존 노출이 공변세포에 직접적으로 손상을 일으켜 기공의 생물학적인 조절 능력을 감소시키는 것이며(Unsworth and Black, 1981), 둘째는 오존 노출이 엽육 내 광합성 기구에 손상을 주면서 나타나는 이차적인 효과로 간접적으로 공변세포의 반응을 변화시키는 것이다(Lehnher *et al.*, 1987). 셋째는 오존이 공변세포와 엽육 기능에 동시에 영향을 주는 것이다(Lee and Kim, 1997).

일반적으로 오존이 노출된 대부분 식물의 광합성 및 증산속도의 감소와 기공폐쇄는 동시에 일어나는 것으로 알려져 있으며(Hill and Littlefield, 1969), 광도 및 엽육 내 동화작용은 기공개폐와 밀접한 상관이 존재한다(Morison, 1987). 또한 엽육 내부의 CO<sub>2</sub> 농도(C<sub>i</sub>)는 동화물질의 생산이 증가함에 따라 감소하며, 기공전도도는 C<sub>i</sub>가 감소함에 따라 증가하기 때문에 동화물질의 생산은 C<sub>i</sub>를 변화시켜 기공전도도를 조절한다고 볼 수 있다(Raschke, 1976).

그러나 오존에 의한 기공 반응은 오존 농도 및 노출기간 뿐만 아니라 유전적, 해부학적, 생리적인 특성 차이로 인하여 수종뿐만 아니라 클론 간에도 다르게 나타난다(Musselman *et al.*, 1994). 따라서 본 연구는 오존에 노출된 자작나무류의 기공 반응, 광합성 및 내부 CO<sub>2</sub> 농도 변화간의 연관성을 밝히고자 수행하였다.

## II. 재료 및 방법

### 2.1. 공시재료

공시 재료는 자작나무류 5개 수종으로 거제수나무(*Betula costata*), 물박달나무(*B. davurica*), 박달나무(*B. schmidtii*), 자작나무(*B. platyphylla* var. *japonica*), 사

스래나무(*B. ermanii*)를 이용하였으며, 국립산림과학원 산림유전자원부의 온실에서 종자를 파종하여 양묘한 후 포트에 옮겨 심었다. 오존 처리 1주일 전에 생장이 균일하고 활력이 있는 묘목을 수종별로 50본씩 선발하여 인공광 온실 내에서 적응시켰다. 인공광 온실의 광조건은 500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 온도는 25 $\pm$ 1 $^{\circ}\text{C}$ , 습도는 70 $\pm$ 5%를 유지하였다. 1주일간 온실에서 적응한 자작나무류 5개 수종의 묘목은 대조구와 오존 처리구에 각각 25본씩 임의로 배치하였다.

### 2.2. 오존처리

오존 처리는 국립산림과학원 산림유전자원부 환경제어실에 설치된 환경제어실의 인공광 챔버를 이용하였다(Lee *et al.*, 2001). 처리는 대조구인 clean room 과 우리나라 오존의 1시간 평균 환경기준인 100ppb 처리구로 구분하였으며, 처리기간은 오전 9시부터 오후 5시까지 하루 8시간 씩 5주 동안(7월 16일~8월 19일) 계속하여 실시하였다. 실험기간 동안 대조구와 처리구 챔버내의 평균 오존 농도는 각각 5 $\pm$ 1ppb, 98 $\pm$ 5ppb로 기록되었다.

### 2.3. 광합성 측정

광합성은 LI-6400 휴대용 광합성 측정기(LI-COR Inc., USA)를 이용하여 측정하였다. 광합성 측정시 leaf chamber의 조건은 온도 25 $^{\circ}\text{C}$ , 상대습도 60%, 광량은 1,100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로 고정하였으며, 줄기 끝에서 4~6번 잎을 3회씩 측정하여 평균치를 이용하였다.

엽육내 CO<sub>2</sub> 농도 변화에 따른 광합성반응 측정은 광도 1,100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 수행하였으며, leaf chamber에 유입되는 공기의 유량과 온도는 광합성 측정과 동일한 조건에서 수행하였다. Leaf chamber에 공급되는 공기의 CO<sub>2</sub> 농도를 0, 50, 100, 200, 300, 360, 400, 500  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ 로 조절하면서 광합성을 측정하였다. 엽육 내부의 CO<sub>2</sub> 농도는 Farquhar and Sharkey(1982)의 식을 적용하여 산출하였다. 광합성 측정기의 leaf chamber에 공급되는 CO<sub>2</sub> 농도를 변화시켜 측정한 광합성 속도의 결과를 사용하여 엽육내 CO<sub>2</sub> 농도(C<sub>i</sub>)와 광합성(A)의 관계를 나타내는 A-C<sub>i</sub> curve를 작성하고, 이 결과에서 탄소고정효율(carboxylation efficiency), 광호흡속도를 산출하였다. 탄소고정효율은 C<sub>i</sub>에 따른 광합성의 증가가 직선적으로 이루어지는 C<sub>i</sub> 150  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ 이하에서의 회

귀직선( $y = a+bx$ )의 기울기( $b$ )이다. 이 값은 광합성에 서  $CO_2$  고정계의 활성, 즉 rubisco의 활성에 관한 정보를 반영하고 있다(Farquhar et al., 1980). 또한 이 회귀직선에서  $y$  절편인  $a$ , 즉  $C_i$ 의 값이  $0 \mu mol CO_2 mol^{-1}$ 일 때의  $CO_2$  교환속도를 광호흡속도로 하였다(Ro et al., 2001).

### III. 결 과

#### 3.1. 기공전도도, 순광합성 및 증산속도의 변화

Table 1과 Fig. 1은 오존 처리된 자작나무류의 오존 처리 후 1주, 3주, 5주에 측정된 기공전도도, 순광합성, 증산속도의 결과를 나타낸 것이다.

기공전도도는 오존 처리 초기인 1주에는 수종간 또는 처리간 차이를 보이지 않았다. 그러나 3주와 5주에서는 수종간 또는 처리간 차이를 나타냈다. 3주에서의 기공전도도는 거제수나무가 가장 높았으며, 자작나무가 가장 낮게 나타났다. 특히 거제수나무와 박달나무의 기공전도도는 1주 후보다 증가하였으나 다른 수종은 감소하였다. 5주 후의 거제수나무, 물박달나무, 박달나무, 자작나무의 기공전도도는 대조구보다 증가하였으나, 사스래나무의 기공전도도는 대조구의 86.0%로 감소하였다.

순광합성은 측정시기 모두에서 수종간, 처리간 차이를 나타냈으며, 처리 후 1주에서의 순광합성은 거제수나무가 가장 높은 반면 자작나무가 가장 낮았다. 오존 처리 후 3주에 측정된 순광합성은 모든 수종에서 처리 후 1주의 순광합성보다 감소하였다. 그러나 오존 처리 후 5주에서의 순광합성은 모든 수종에서 처리 후 3주의 순광합성보다 증가하는 경향을 보였다. 오존 처리 후 5주에 측정된 거제수나무, 물박달나무, 박달나무의 순광합성은 대조구의 108.6%, 105.2%, 118.3%로 증가하였으나, 자작나무와 사스래나무의 순광합성은 대조구의 69.9%, 78.9%로 감소하였다.

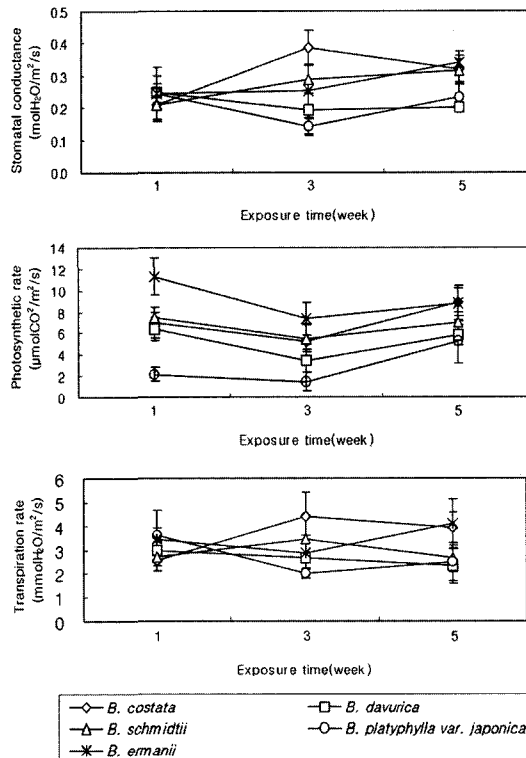


Fig. 1. Effects of  $O_3$  on the stomatal conductance(above), photosynthetic rate(middle) and transpiration rate(below) in the leaves of one-year-old *Betula* spp. Each data point represents the mean standard deviation of five replications.

증산속도는 기공전도도와 마찬가지로 1주에서는 수종간, 처리간 차이를 나타내지 않았으나, 3주와 5주에서는 수종간, 처리간 차이를 나타냈다. 오존 처리 3주에서 증산속도가 가장 높은 수종은 거제수나무였으며, 자작나무가 가장 낮은 증산속도를 나타냈으며, 물박달나무, 자작나무, 사스래나무의 증산속도는 1주보다 감소한 반면, 거제수나무와 박달나무의 증산속도는 1주보다 증가하였다. 그러나 5주의 거제수나무, 박달나무의 증산속도는 다시 감소하였으며, 자작나무와 사스래나무의 증산속도는 다시 증가하는 경향을 나타냈다. 5

Table 1. Provability of stomatal conductance, photosynthetic rate and transpiration rate in the leaves of five *Betula* spp. exposed to 100ppb ozone for five weeks.

Source	Provability(week)								
	Stomatal conductance			Photosynthetic rate			Transpiration rate		
	1	3	5	1	3	5	1	3	5
Species(S)	0.4562	0.0005	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0644	0.0001	0.0001
Ozone(O)	0.3778	0.0064	0.0001	0.0009	0.0001	0.0002	0.1882	0.0001	0.0102
S×O	0.3054	0.0352	0.0001	0.0121	0.9566	0.4413	0.4745	0.0266	0.0151

주 후의 증산속도는 거제수나무, 박달나무, 자작나무에서 대조구의 192.2%, 125.8%, 1114.%로 증가하였으나, 물박달나무와 사스래나무의 증산속도는 대조구의 96.9%, 94.3%로 감소하였다.

**3.2. 내부 CO<sub>2</sub> 농도, 탄소고정효율 및 광호흡속도의 변화**

Table 2와 Fig. 2는 5주 후에 측정된 내부 CO<sub>2</sub> 농도, 탄소고정효율, 광호흡속도의 결과를 나타낸 것이다. 내부 CO<sub>2</sub> 농도는 수종간 차이가 없었으나, 처리간 차이는 크게 나타났다. 그러나 탄소고정효율과 광호흡속도는 수종간 또는 처리간에 큰 차이를 나타냈다.

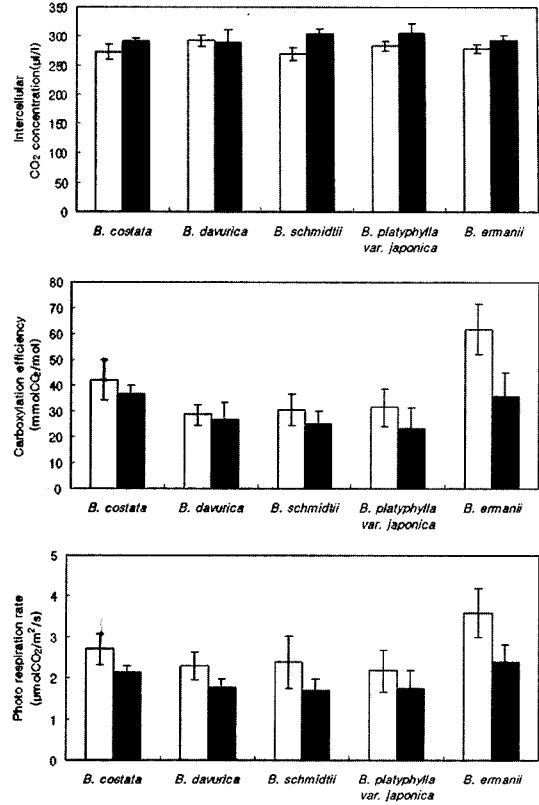
내부 CO<sub>2</sub> 농도는 물박달나무를 제외한 모든 수종에서 오존 처리구에서 대조구보다 증가하였다. 특히 오존 처리된 박달나무의 내부 CO<sub>2</sub> 농도는 303.6 μmol mol<sup>-1</sup>로 대조구보다 12.6%나 증가하였다.

탄소고정효율과 광호흡속도는 모든 수종에서 대조구보다 오존 처리구가 낮았다. 오존 처리구에서 탄소고정효율이 가장 높은 수종은 거제수나무와 사스래나무로 각각 36.6 mmol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup>과 35.7 mmol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup>였으나, 사스래나무는 오존 처리구의 탄소고정효율이 대조구의 57.7% 수준으로 오존 노출로 인해 크게 감소하였다. 반면 오존 처리구의 탄소고정효율이 비교적 낮았던 물박달나무는 대조구의 92.8%까지 유지하였다. 오존 처리구의 광호흡속도는 사스래나무가 2.4 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>로 가장 높았으며, 박달나무가 1.68 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>로 가장 낮았다. 그러나 대조구와 비교해서 광호흡속도가 가장 높게 유지된 수종은 자작나무와 거제수나무로 각각 대조구의 80.1%와 79.0%였다.

**IV. 고 찰**

**4.1. 기공전도도, 순광합성 및 증산속도의 변화**

오존 노출 초기에 자작나무류의 순광합성은 매우 민



**Fig. 2.** Effects of O<sub>3</sub> on the intercellular CO<sub>2</sub> concentration(above), carboxylation efficiency(middle) and photorespiration rate(below) in the leaves of one-year-old *Betula* spp. The analyses were carried out at the end of the fumigation. Each bar represents the mean standard deviation of five replications.

감하게 반응하였으며, 수종별 반응 차이도 컸으나, 기공전도도와 증산속도는 순광합성보다 덜 민감하였다 (Lippert *et al.*, 1996). 오존 노출 초기의 순광합성이 수종별, 처리별로 매우 민감하게 반응하는 것은 오존에 의한 잎의 피해 정도가 수종에 따라 차이가 있기 때문이다. 즉 사스래나무의 순광합성이 다른 수종에 비해서 높게 나타난 것은 거제수나무, 물박달나무, 박

**Table 2.** Provability of intercellular CO<sub>2</sub> concentration, carboxylation efficiency and photorespiration rate in the leaves of five *Betula* spp. exposed to 100ppb ozone for five weeks.

Source	Provability		
	Intercellular CO <sub>2</sub> concentration	Carboxylation efficiency	Photorespiration rate
Species(S)	0.1664	0.0001	0.0001
Ozone(O)	0.0001	0.0001	0.0001
S×O	0.0225	0.0034	0.3201

달나무, 자작나무와 같이 가지적 피해나 조기 낙엽이 발생하지 않았기 때문이다(Lee et al., 2002). 또한 오존에 의한 순광합성 변화는 오존 노출 전 기간 동안 수종별, 처리별로 큰 차이를 보여 주는데, 이것은 오존에 의한 잎의 노화 현상이나 피해와 관련지어 생각할 수 있다(Temple, 1986; Sanders et al. 1992).

저농도 오존에 장기간 노출되었을 때 나타나는 기공 폐쇄 현상은 수목의 스트레스 기피성 기작으로 오존이 식물체내로 유입되는 것을 차단한다. 이러한 스트레스 기피성 기작은 수목이 체내 항상성(homeostasis)을 유지하기 위한 방어 기작으로 볼 수 있으나, 오존에 의한 기공 폐쇄는 순광합성 감소, 노화 촉진 및 세포 공극의 내부 CO<sub>2</sub> 농도를 증가시키는 결과를 가져온다(Saxe and Murali, 1989; Sanders et al., 1992). 본 연구에서 기공 폐쇄 현상은 오존 노출 기간과 수종에 따라서 다양하게 나타났다(Darrall, 1989). 즉 수종에 따라 기공 폐쇄 현상이 계속해서 유지되는 것이 아니라 기공 폐쇄와 개방이 교대로 나타났다. 이러한 현상은 수종별 잎의 노화 정도와 신엽의 출현 시기가 서로 다르기 때문인 것으로 판단된다(Temple, 1986; Sanders et al., 1992). Reich et al.(1985)는 4일에서 10일의 연령을 가진 잎에서 기공전도도가 증가하며, 잎이 노화될수록 기공전도도는 감소한다고 보고했다.

일반적으로 기공 반응과 순광합성 및 증산속도 간에는 밀접한 상관성이 있는 것으로 알려져 있다(Hill and Littlefield, 1969). 즉 기공이 닫히면 체내로의 CO<sub>2</sub> 흡수가 감소하여 순광합성이 감소하고, 증산속도 또한 감소한다. 이러한 반응은 오존이 공변세포와 엽육 조직에 동시에 영향을 주기 때문에 나타나는 현상이다(Lee and Kim, 1997). 본 연구에서는 기공전도도의 반응과 광합성 간에는 밀접한 상관성을 보여 주지 않았으나, 기공전도도와 증산속도와는 뚜렷한 상관성을 나타냈다.

#### 4.2. 내부 CO<sub>2</sub> 농도, 탄소고정효율 및 광호흡속도의 변화

일반적으로 식물에서 동화 물질의 생산이 증가됨에 따라 식물의 내부 CO<sub>2</sub> 농도는 감소하며, 대부분의 경우 내부 CO<sub>2</sub> 농도가 감소함에 따라 기공전도도는 증가하게 된다. 이것은 동화 물질의 생산이 내부 CO<sub>2</sub> 농도 변화에 영향을 줌으로써 기공전도도를 조절한다는 것을 의미한다(Raschke, 1976).

오존 처리 5주 후에 측정된 자작나무류의 내부

CO<sub>2</sub> 농도는 증가한 것으로 나타났다. 이것은 오존 초기 노출시와는 다른 반응으로 볼 수 있는데, 오존 노출 초기에 기공이 폐쇄되는 현상은 기공의 공변세포에 대한 직접적인 오존 효과로 볼 수 있지만, 본 연구 결과처럼, 오존 노출이 오랫동안 지속되거나 더 높은 오존 농도가 처리되면 광합성 기작이 손상되며, 내부 CO<sub>2</sub> 농도가 증가되어 기공이 닫히게 된다. 즉 내부 CO<sub>2</sub> 농도의 증가에 의해 나타나는 기공 폐쇄 현상은 간접적인 오존 효과로 볼 수 있다(Matyssek et al., 1991; Lippert et al., 1996).

또한 자작나무류의 탄소고정효율과 광호흡속도는 오존 처리로 감소하였다. 오존 처리로 인한 광합성 효율 감소와 광호흡속도의 감소 현상은 잎의 피해 정도와 관련되는 것으로 볼 수 있다. Grandjean and Fuhrer(1989)와 Dann and Pell(1989)은 오존 스트레스 증가에 따른 CO<sub>2</sub> 흡수 속도의 감소가 잎의 조기 낙엽 현상과 관련이 있으며, rubisco의 함량과 활성 감소와도 관련된다고 보고하였다. Rubisco의 활성은 CO<sub>2</sub>보다 O<sub>3</sub>에 대해 더 민감하게 반응하는데(Lehnherr et al., 1987), Dann and Pell(1989)은 rubisco 함량의 감소가 조기 낙엽의 증상에서 비롯된다는 것을 보여 주었으며, Baker et al.(1994)은 조기낙엽과 관련된 오존 피해 과정에서 rubisco 함량이 감소하는 현상을 이용하여 광합성에 대한 오존 효과를 설명한 바 있다. 본 연구에서 rubisco의 활성을 나타내는 탄소고정효율의 감소는 위에서 설명한 바와 같이 오존에 의한 잎의 조기낙엽이나 피해에 의해서 비롯된 것으로 볼 수 있다.

또한 오존 처리 효과는 조기낙엽이 발생하는 노엽에서 주로 일어나는데, O<sub>3</sub>에 의한 광합성의 저해는 틸라코이드 막에 대한 오존의 직접적인 손상이라기보다 조기 낙엽 동안 발생하는 대사 변화에 기인한다(Grandjean and Fuhrer, 1989). 이것은 어린잎에서는 기공 개방으로 인한 O<sub>3</sub>의 직접적인 효과에 의해서 광합성 저해가 나타나지만, 노엽에서는 엽육 조직내 CO<sub>2</sub> 농도의 감소에 의해서 광합성이 저해되기 때문이다.

위와 같은 결과들을 종합해 볼 때, 초기 오존 노출시 자작나무류의 기공 반응은 잎의 노화 정도에 매우 큰 영향을 받지만, 오존 노출이 장기간 지속되면서 오존에 대한 기공 반응이 증가하는 것으로 판단된다. 반면 순광합성은 초기 오존 노출시 체내로 유입된 오존의 독성에 의해 내부적인 광합성 기구의 손상이나 기

타 생화학적 기작들의 손상이 발생하면서 크게 영향을 받으며, 오존 노출이 지속되면 순광합성은 기공 조절과 해독 기작에 의해 좌우되는 것으로 판단된다. 또한 장기적인 오존 노출로 광합성과 관련된 rubisco 활성이 감소하여, 내부 CO<sub>2</sub> 농도가 증가하면서 기공이 닫히는 것으로 보인다. 그러나 오존에 대한 식물의 반응은 수목의 내성과 해독 능력에 따라 매우 다르게 조절되는 것으로 판단된다.

## V. 적 요

본 연구는 오존에 노출된 자작나무류의 기공 반응, 광합성 및 내부 CO<sub>2</sub> 농도 변화간의 연관성을 밝히고자 수행하였다. 거제수나무, 몰박달나무, 박달나무, 자작나무, 사스래나무는 온실에서 양묘하여 포트에 옮겨 심고, 100ppb의 오존 농도에서 하루 8시간씩 5주 동안 오존에 노출시켰다. 순광합성은 오존 노출 초기부터 수종간, 처리간 차이가 있었으나, 기공전도도와 증산량은 오존 처리 3주 후부터 수종간, 처리간 차이가 있었다. 내부 CO<sub>2</sub> 농도는 수종간 차이가 없었으나, 처리간 차이는 크게 나타났으며, 몰박달나무를 제외한 4개 수종의 내부 CO<sub>2</sub> 농도는 오존 처리구가 대조구보다 높았다. 탄소고정효율과 광호흡속도는 수종간 또는 처리간에 큰 차이를 나타냈으며, 모든 수종에서 대조구보다 오존 처리구가 낮았다. 자작나무류는 장기적인 오존 노출로 광합성과 관련된 rubisco 활성이 감소하여, 내부 CO<sub>2</sub> 농도가 증가하면서 기공이 닫히는 것으로 판단된다.

## 인용문헌

- Baker, N. R., G. Nie, and M. Tomasevic, 1994: Responses of photosynthetic light-use efficiency and chloroplast development on exposure of leaves to ozone. *Plant Responses to the Gaseous Environment*, R. G. Alscher and A. R. Wellbum (Eds.), Chapman & Hall, London, 219-238.
- Bortier, K., K. Vandermeiren, L. De Temmerman, and R. Ceulemans, 2001: Growth, photosynthesis and ozone uptake of young beech (*Fagus sylvatica* L.) in response to different ozone exposures. *Trees* **15**, 75-82.
- Chappelka, A. H. and B. I. Chevone, 1992: Tree responses to ozone. *Surface Level Ozone Exposures and Their Effects on Vegetation*, A. S. Lefohn, (Eds.), Chelsea, Lewis Publishers, Inc., 271-323.
- Dann, M. S. and E. J. Pell, 1989: Decline of activity and quantity of ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase and net photosynthesis in ozone-treated potato foliage. *Plant Physiology* **91**, 427-432.
- Darrall, N. M., 1989: The effect of air pollutants on physiological processes in plants. *Plant Cell and Environment* **12**, 1-30.
- Farquhar, G. D. and T. S. Sharkey, 1982: Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* **11**, 539-552.
- Farquhar, G. D., S. von Caemmerer and J. A. Berry, 1980: A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* **149**, 78-90.
- Grandjean, A. and J. Fuhrer, 1989: Growth and leaf senescence in spring wheat (*Triticum aestivum*) grown at different ozone concentration in open-top field chambers. *Physiologia Plantarum* **77**, 389-394.
- Hill, A. C. and N. Littlefield, 1969: Effects of ozone on apparent photosynthesis, rate of transpiration and stomatal closure in plants. *Environmental Science and Technology* **3**, 52-56.
- Lee, J. C., I. S. Kim, J. K. Yeo and Y. B. Koo, 2001: Comparing of clonal sensitivity of *Populus deltoides* to atmospheric ozone with use of visible foliar injury. *Journal of Korean Forestry Society* **90**(1), 10-18.
- Lee, J. C., S. H. Han, C. S. Kim and S. S. Jang, 2002: Visible foliar injuries and growth responses of four *Betula* sp. exposed to ozone. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **4**(1), 29-37.
- Lee, J. S. and B. W. Kim, 1997: Stomatal response by ozone. *Korean Journal of Ecology* **20**(2), 83-94.
- Lehnerr, B., A. Grandjean, F. M. chler and J. Fuhrer, 1987: The effect of ozone in ambient air on ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase activity decreases photosynthesis and grain yield in wheat. *Journal of Plant Physiology* **130**, 189-200.
- Lippert, M., K. Steiner, H.-D. Payer, S. Simons, C. Langebartels and H. Sandermann Jr., 1996: Assessing the impact of ozone on photosynthesis of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in environmental chambers. *Trees* **10**, 268-275.
- Matyssek, R., M. S. Guthardt-Goerg, T. Keller and C. Scheidegger, 1991: Impairment of gas exchange and structure in birch leaves (*Betula pendula*) caused by low ozone concentrations. *Trees* **5**, 5-13.
- Morison, J. I. L., 1987: Intercellular CO<sub>2</sub> concentration and stomatal response to CO<sub>2</sub>. *Stomatal Function*, E. Zeiger, G. D. Farquhar and I. R. Cowan (Eds.), Stanford, California, 229-251.
- Mortensen, L. and O. Skre, 1990: Effects of low ozone concentrations on growth of *Betula pubescens* Ehrh., *Betula verrucosa* Ehrh. and *Alnus incana* (L.) Moench. *New Phytologist* **115**, 165-170.
- Musselman, R. C., P. M. McCool and A. S. Lefohn, 1994:

- Ozone descriptors for an air quality standard to protect vegetation. *Journal of Air Waste Management* **44**, 1383-1390.
- Oksanen, E., G. Amores, H. Kokko, J. M. Santamaria and L. Karenlampi, 2001: Genotypic variation in growth and physiological responses of Finish hybrid aspen(*Populus tremuloides* *P. tremula*) to elevated tropospheric ozone concentration. *Tree Physiology* **21**, 1171-1181.
- Pääkkönen, E., J. Vahala, T. Holopainen, R. Karjalainen and L. Karenlampi, 1996: Growth responses and related biochemical and ultrastructural changes of the photosynthetic apparatus in birch(*Betula pendula*) saplings exposed to low concentrations of ozone. *Tree Physiology* **16**, 597-605.
- Pääkkönen, E., T. Holopainen and L. Karenlampi, 1995: Ageing-related anatomical and ultrastructural changes in leaves of birch(*Betula pendula* Roth) clones as affected by low ozone exposure. *Annals of Botany* **75**, 285-294.
- Pye, J. M., 1988: Impact of ozone on the growth and yield of trees: a review. *Journal of Environmental Quality* **17**, 347-360.
- Raschke, K., 1976: How stomata resolve the dilemma of opposing priorities. *Philosophical Transactions of the Royal Society* **273**, 551-560.
- Reich, P. B. and R. G. Amundson, 1985: Ambient levels of ozone reduce net photosynthesis in tree and crop species. *Science* **230**, 566-570.
- Reich, P. B., A. W. Schoettle and R.G. Amundson, 1985: Effects of low concentrations of O<sub>3</sub>, leaf age and water stress on leaf diffusive conductance and water use efficiency in soybean. *Physiologia Plantarum* **63**, 58-64.
- Ro, H.-M., P.-G. Kim, I.-B. Lee, M.-S. Yi and S.-Y. Woo, 2001: Photosynthetic characteristics and growth responses of dwarf apple(*Malus domestica* Borkh. cv. Fuji) saplings after 3 years of exposure to elevated atmospheric carbon dioxide concentration and temperature. *Trees* **15**, 195-203.
- Sanders, G. E., J. J. Colls and A. G. Clark, 1992: Physiological changes in *Phaseolus vulgaris* in response to long-term ozone exposure. *Annals of Botany* **69**, 123-133.
- Saxe, H. and N. S. Murali, 1989: Diagnostic parameters for selecting against novel spruce(*Picea abies*) decline: III. Response of photosynthesis and transpiration to O<sub>3</sub> exposures. *Physiologia Plantarum* **76**, 356-361.
- Temple, P. J. and G. H. Riechers, 1995: Nitrogen allocation in ponderosa pine seedlings exposed to interacting ozone and drought stresses. *New Phytologist* **130**, 97-104.
- Temple, T. J., 1986: Stomatal conductance and transpirational responses of field-grown cotton to ozone. *Plant Cell and Environment* **9**, 315-321.
- Unsworth, M. H. and V. J. Black, 1981: Stomatal response to pollutant. *Stomatal Physiology*, P. E. Jarvis and T. A. Mansfield (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 187-203.