

임분 조건이 다른 환경에서 하층식생으로 생육하는 가지박달 (*Carpinus cordata*) 유목의 양분 이용 특성

권보람¹ · 허남준¹ · 신호용¹ · 김현석^{2,3,4} · 박필선^{2,3} · 이명종^{1*}

¹강원대학교 산림자원학과, ²서울대학교 산림과학부,

³서울대학교 농업생명연구원, ⁴국가농림기상센터

(2014년 8월 13일 접수; 2014년 9월 29일 수정; 2014년 9월 29일 수락)

Nutrient Use Strategy of *Carpinus cordata* Saplings Growing under Different Forest Stand Conditions

Boram Kwon¹, Namjun Heo¹, Hoyong Shin¹, Hyun Seok Kim^{2,3,4},
Pil Sun Park^{2,3} and Myong Jong Yi^{2*}

¹Department of Forest Resources, Kangwon National University, Chuncheon 200-701, Korea

²Department of Forest Sciences, Seoul National University, Seoul 151-921, Korea

³Research Institute for Agriculture and Life Sciences, Seoul National University, Seoul 151-921, Korea

⁴Interdisciplinary Program in Agricultural and Forest Meteorology, Seoul National University, Seoul 151-921, Korea

(Received August 13, 2014; Revised September 29, 2014; Accepted September 29, 2014)

ABSTRACT

This study aimed to understand the nutrient absorption, usage and allocation of *Carpinus cordata* in different soil and light environments. Seasonal changes of foliar nitrogen, phosphorous, chlorophyll contents, leaf mass per area (LMA) and nutrient retranslocation rates were investigated for *C. cordata* saplings growing in a natural deciduous broadleaved forest and an Manchurian fir (*Abies holophylla*) plantation in Gwangneung, Kyunggido. The deciduous forest had lower leaf area, higher light penetration, and better soil fertility than the Manchurian fir forest. However, available soil phosphorous content in the deciduous forest was only one third of that in the Manchurian fir forest, which caused lower foliar phosphorous content and higher P retranslocation rate of *C. cordata* in the deciduous forest than that in the Manchurian fir forest. Soil nitrogen contents in the deciduous forest were higher than that in the Manchurian fir forest, however, no differences in foliar nitrogen content and retranslocation rate in *C. cordata* between the two stands were found. *C. cordata* in the Manchurian fir forest with high LAI throughout a year, had lower LMA, foliar nitrogen content and chlorophyll a/b, while had higher total chlorophyll content and chlorophyll/N than that in the deciduous forest. These results implied *C. cordata* under different environments are using different strategies for nutrient use and allocations.

Key words: Nutrient dynamics, Nutrient allocation, Nutrient retranslocation, Nitrogen, Phosphorous, Chlorophyll, *Carpinus cordata*

I. 서 론

식물의 생존 · 성장 · 번식에는 자원이 필요하며, 동

물과는 달리 이동이 불가능한 식물은 주어진 환경 속에서 필요한 빛, 수분, 양분 등의 자원을 획득하기 위해서 자신이 처한 환경에 순응하여야 한다(Field,



* Corresponding Author : Myong Jong Yi
(mjyi@kangwon.ac.kr)

1983; Kikuzawa, 1983; Garnier *et al.*, 2004). 식물의 환경에 대한 순응의 일환으로 식물은 양분의 흡수, 분배 그리고 재전류(retranslocation)를 효과적으로 수행할 수 있는 전략이 필요하며, 이러한 전략의 부재는 그 식물의 환경에 대한 적응 능력을 저하시키고, 급기야 자신이 처한 환경에서 도태되는 결과를 가져온다 (Killingbeck, 1996; Huang *et al.*, 2007; Dewar *et al.*, 2012).

질소와 인은 식물체 내에서 단백질, 핵산, 엽록소를 포함한 많은 세포 기관의 구성성분이고, 광합성을 비롯한 다양한 생리적 반응과 그 중간단계에서 중심적인 역할을 한다(Hirose and Werger, 1987; Terashima *et al.*, 2011; Pang *et al.*, 2014). 하지만 자연 생태계에서 빛과 수분 다음으로 빈번히 제한요소로 작용할 만큼 충분하지 않은 경우가 많다. 즉 식물이 자신이 처한 환경에 잘 적응하기 위해서는 질소와 인산에 대한 흡수, 분배 및 재전류에서 효과적인 전략이 필수적이다. 질소와 인의 흡수는 흔히 토양의 비옥도, 토양 산도, 염기포화도 등에 영향을 받으며(Vitousek *et al.*, 2010), 흡수된 양분의 분배는 수관 내 양분 요구도, 광의 분포 등에 영향을 받게 된다(Dewar *et al.*, 2012; Kobe *et al.*, 2005; Niinemets, 2012). 또한 낙엽이 지기 전에 잎의 양분을 소지를 비롯한 영구조직으로 재흡수하여, 양분의 이용효율을 높이는 재전류는 토양의 비옥도, 광환경, 수중 및 천이 단계에 따라 영향을 받게 된다(Kobe *et al.*, 2005; Yan *et al.*, 2006; Yan *et al.*, 2013).

성숙림의 주요 수종인 까치박달(*Carpinus cordata* Blume)은 우리나라를 비롯하여 중국, 일본 등에 분포하며(Kikuzawa, 1983; Koike, 1990) 습기가 많은 계곡 주변에서 자라고 수고는 15m에 달하는 교목이다. 생장 초기에 잎이 동시에 급속히 발생하는 일제개엽형 식물로 이로 인해 수관경쟁에서 유리한 특성을 보유하며(Koike, 1990), 내음성이 강하여 상층의 식생이 발달한 극상림 하층의 낮은 광조건에서 질소의 엽록소에 대한 분배를 높임으로써 광합성을 유지하며 생육한다(Kitaoka and Koike, 2005). 또한 천이 단계를 거치면서 토양이 비옥해진 후에 생육하기 때문에 잎의 생활사가 짧고, 잎의 양분 농도가 높으며, 양분의 이용효율은 낮은 자원소비형(Resource spending)으로 알려져 있다(Yan *et al.*, 2006; Yan *et al.*, 2013). 하지만 토양의 양분과 광 환경이 서로 다른 입지 조건 하

에서 잎의 형태적, 생리적, 생태적 차이와 부족한 자원에 대한 순응과 이용 전략에 대한 정보는 부족한 상태이다.

따라서 본 연구는 유네스코 생물보전지역으로 선정된 우리나라 온대지역의 대표적인 성숙림인 경기도 광릉의 국립수목원 내 엽면적지수가 비교적 낮고 계절적 변화 큰 천연낙엽활엽수림과 높은 엽면적이 지속적으로 유지되는 상록수림인 전나무 조림지의 하층에서 자라고 있는 까치박달의 형태적, 생리적 차이를 비교하고 이에 따른 생태적 적응에 대한 연구를 실시하였다. 이 논문에서는 광릉의 낙엽활엽수림과 전나무 조림지에서 자원의 차이에 따라 하층식생으로 존재하는 까치박달의 적응 능력이 달라질 수 있다고 가정하고, 토양의 이화학적, 엽중량비 (잎의 단위 면적 당 중량, leaf mass per area), 엽록소, 잎의 질소와 인 농도에 대한 계절적 변화와 재전류를 파악하여 까치박달의 양분의 동태와 분배의 전략적 차이를 구명하고자 한다.

II. 재료 및 방법

2.1. 연구대상지와 시료목 선정

본 연구는 경기도 광릉에 위치한 국립수목원 내의 동일한 수계에 위치하며 약 1.0km떨어진 천연낙엽활엽수림(S37°44'53"E127°9'2")과 전나무 인공 조림지(S37°44'54"E127°9'41")에서 수행되었다. 산복에 위치한 천연낙엽활엽수림(이하 낙엽활엽수림)은 졸참나무(*Quercus serrata*)와 서어나무(*Carpinus laxiflora*)가 상층 임관을 우점하고 있으며, 하층 식생으로는 까치박달(*Carpinus cordata*), 당단풍나무(*Acer pseudosieboldianum*), 산딸나무(*Cornus kousa*)등이 출현하는 천연림으로, 임분의 표고는 256m, 사면방향은 NW 355°, 경사도는 28°였다. 2013년 여름 기온의 일변화는 19-24°C 범위였으며, 엽면적지수(Leaf Area Index; LAI)는 4월 중순에 개엽을 시작하여 7월에 최대치인 5.27에 이르며, 10월 이후 급격히 감소하는 것으로 나타났다(Korea Forest Service, 2014). 산록에 위치한 상록수 인공 조림지인 전나무림(이하 전나무림)은 V영급으로 평균 수고 22.5m에 이르며, 임분 밀도는 525 본/ha이고, 하층에는 산뽕나무(*Morus bombycis*), 까치박달, 층층나무(*Cornus controversa*), 개서어나무(*Carpinus tschonoskii*) 등이 출현하였다. 전나무림의 표고는 135m, 사면방향은 SE 120°, 경사도는 4°로

Table 1. Characteristics of sample *Carpinus cordata* trees from deciduous and Manchurian fir stands

| Study stand | Age (yr) | Height (m) | Clear length (m) | DBH (cm) | Crown width (m) | Crown depth (m) |
|----------------|----------------|---------------|------------------|---------------|-----------------|-----------------|
| Deciduous | 13.3 (1.45) | 7.4 (1.17) | 3.5 (0.26) | 9.2 (1.08) | 4.7 (0.64) | 3.9 (1.01) |
| Manchurian fir | 11.7 (1.45) | 5.7 (0.44) | 3.3 (0.24) | 4.1 (0.48) | 3.8 (0.26) | 2.3 (0.40) |

The numbers in parentheses standard errors.

산복에 위치한 낙엽활엽수림에 비하여 완만하였다. 여름 기온의 일변화는 18-25°C 범위였으며, 엽면적 지수는 잎이 나오기 전에는 6.5에서 시작하여 4월 말 새순이 나오기 시작하여 6월 에 최대치인 7.4를 가진다고 보고되었다(Ryu *et al.*, 2014). 강수량은 두 지역에서 모두 1471.4mm로 나타났다(Korea Forest Services, 2014).

낙엽활엽수림과 전나무림의 하층에서 생육하는 까치박달 5본씩을 시료목으로 선정하였다. 시료목의 평균 수령은 낙엽활엽수림과 전나무림에서 13.3년과 11.7년으로 유사하지만, 수고와 흉고직경, 수관폭, 수관고 등이 낙엽활엽수림에서 높게 나타났다(Table 1).

2.2. 시료 채취 및 분석

시료 채취는 2013년 5월 중순부터 11월 초까지 사다리와 고지가위를 사용하여 시료목 당 30여장의 잎을 월 1-2회, 총 9회에 걸쳐 채취하였다. LAI와 잎의 생리적 활성이 급변하는 6월과 10월은 월 2회 채취하였다. 채취한 잎을 60°C의 건조기에서 이틀 이상 건조한 후 분쇄하여 질소(N)는 원소분석기(US/Vario Max CN)에 의한 건식 산화법(Dumas Method), 인(P)은 자외 가시선 분광광도계(Varian, AU/cary 4000)에 의한 Lancaster법에 의한 원자흡광법으로 임업진흥원에 의뢰하여 분석하였다. 각 성분의 분석값은 건조중량에 대한 백분율(%)로 나타났다.

2.3. 토양 분석

토양의 토성과 화학성 분석을 위한 시료는 각각의 조사구에서 시료목 주변의 10곳의 표토(10cm 이내)를 채취한 후, 실내에서 풍건하여 2mm체를 통과한 것을 분석하였다. 토양의 입경분포는 Hydro-meter법, 토양 pH는 1:2.5의 현탁액을 pH meter(DKK-TOA, JP/HM 30R)로 측정하였으며, 양이온치환용량은 1N-초산암모늄 침출법, 전질소는 원소분석기(US/Vario Max CN)

에 의한 건식 산화법(Dumas Method), 유효인산은 자외-가시선 분광광도계(Varian, AU/cary 4000)에 의한 Lancaster법, 치환성양이온(K⁺, Na⁺, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺)은 원자흡광분석기(Varian, US/AA 280FS)에 의한 원자흡광광도법으로 임업진흥원에 의뢰하여 분석하였다.

2.4. 잎의 양분 재전류율

잎의 양분 재전류율은 다음과 같은 식으로 계산하였다(Huang *et al.*, 2007).

$$\text{Retranslocation efficiency (\%)} = \frac{N_{\text{live}} - N_{\text{dead}}}{N_{\text{live}}} \times 100$$

N_{live} : Nutrient concentration of live leaves (mature leaves)

N_{dead} : Nutrient concentration of senescent leaves (leaf litter)

성숙한 잎의 양분 농도는 잎이 완전히 자란 7, 8, 9월의 평균 양분 농도를 이용하였으며, 낙엽의 양분 농도는 잎이 떨어지기 직전인 11월 1일의 잎의 농도를 사용하였다.

2.5. 엽록소 함량 및 엽중량비

엽록소는 낙엽활엽수림과 전나무림에서 채취해 온 까치박달의 주맥을 제외한 엽신 40mg을 DMSO (Dimethyl sulfoxide 98%) 용액 10ml를 용매로 하여 추출하였다(Barnes *et al.*, 1992; Shinano *et al.*, 1996). UV/VIS Spectrophotometer(Libra S80)를 이용하여 파장 665nm와 648nm에서 추출액의 흡광도를 측정 후, 엽록소 a와 b 그리고 총 엽록소 함량은 아래 식으로 산출하였다(Barnes *et al.*, 1992).

$$\text{총 엽록소 (mg/g)} = 7.49 \times A_{665\text{nm}} + 20.34 \times A_{648\text{nm}}$$

$$\text{엽록소 a (mg/g)} = 14.85 \times A_{665\text{nm}} - 5.14 \times A_{648\text{nm}}$$

$$\text{엽록소 b (mg/g)} = 25.48 \times A_{648\text{nm}} - 7.36 \times A_{665\text{nm}}$$

엽중량비(Leaf Mass per Area; LMA, mg/cm²)는 시료목당 5개의 잎을 선정하여 엽면적과 건조중량을 측정하였다. 엽면적은 LIA 3.2 program(version 0.377e,

copy. Kazukiyo Yamato)을 이용하여 측정하였다. 엽면적을 측정한 시료는 건조기에서 60°C로 이를 이상 건조한 후 건중량(g)을 측정하고, 건중량을 엽면적으로 나누어 LMA를 산출하였다.

2.6. 통계 분석

통계처리는 SPSS Version 21(IBM, 2012)을 이용하여 평균간 유의차 검증을 95% 수준에서 독립표본 T 검정(t-test)을 실시하여 임분간 비교하였다.

III. 결과 및 고찰

3.1. 토양 특성

Table 2는 낙엽활엽수림과 전나무림 표토의 토성과 화학적 성질을 보여주고 있다. 낙엽활엽수림의 토성은 양토 44.16%, 사토는 37.62%, 점토 18.24%로 이루어져있고, 전나무림은 사토 50.15%, 양토 34.79%, 점토 15.07%로 이루어져 있어 낙엽활엽수림에서 양토와 점토의 비율이 높고, 전나무림에서는 모래성분의 구성비가 비교적 높은 것으로 나타났다. 전나무림 입경분포는 광릉 지역의 모암인 화강편마암과 산지계류 하부의 비교적 넓은 단구에 위치한 지형적 특성이 잘 반영된 것으로 생각되며, 모래와 미사함량이 70%이상이라는 기존의 연구와 유사한 경향을 보였다(Kim and Jeong, 2001).

양이온치환용량을 제외한 모든 토양의 화학적 성질은 임분 간에 유의한 차이가 나타났다($p < 0.05$). 그 중 인을 제외한 다른 모든 항목은 전나무림 보다 낙엽활엽수림에서 유의하게 높게 나타났는데, 이는 낙엽활엽수림의 토양이 전나무림 보다 전반적으로 더 비옥함을 나타낸다고 할 수 있다. 예를 들어, 토양 표토층 내 질소 농도는 낙엽활엽수림에서는 0.51(±0.23)%로 전나

무림의 0.37(±0.01)%보다 더 높게 나타났다. 하지만 이 수치들은 우리나라 산림토양의 A층 평균 질소농도의 0.19%보다 2배 이상 높은 것으로(Jeong *et al.*, 2002), 두 연구 지역 모두 장기간의 천이 단계를 거치면서 축적된 유기물에 의한 것으로 추정된다(Garnier *et al.*, 2004).

유효인산의 경우 반대의 경향을 나타내서, 전나무림에서 20.45(±1.82)ppm으로 낙엽활엽수림의 6.82(±0.67)ppm보다 약 3배정도 높은 것으로 나타났다. 전나무림에서는 우리나라 산림토양의 평균 유효인산 함량인 25.6ppm과 유사하게 나타난 반면, 낙엽활엽수림의 토양에서는 월등히 낮은 값을 보였다(Jeong *et al.*, 2002). 유효인산은 일반적으로 토양의 pH가 낮아지면 증가하는 난용성화에 기인하여 감소되는 것으로 알려져 있는데(Vitousek *et al.*, 2010), 두 임분 간의 토양산도의 차가 크지 않은 본 연구지에서는 토양산도와 유효인산 함량의 뚜렷한 관계를 보이지 않았다. 하지만 전나무림에 비하여 낙엽활엽수림의 토양에서는 양토와 점토의 비율이 높고, 특히 칼슘, 칼륨, 마그네슘 등의 양이온 농도가 높아 염기포화도가 약 2.5배 높았다. 이로 인하여 양이온의 점토광물에 대한 인산 흡착도가 높아, 토양 내 유효인산의 불용화에 기인하여 유효인산의 함량이 적은 것으로 생각된다(Kim, 2002; Jeong *et al.*, 2002; Jeong *et al.*, 2003). 전나무림의 토양에서는 사토(Sand)의 비율이 높아 인산 흡착도가 낮고, 경사도가 완만하여 용탈의 영향을 적게 받아 유효인산의 함량이 낙엽활엽수림에 비하여 상대적으로 높은 것으로 생각된다.

3.2. 계절적 양분동태와 양분의 재전류

Fig. 1은 낙엽활엽수림과 전나무림의 하층에 생육하는 까치박달의 엽내 질소와 인의 함량의 계절에 따른

Table 2. Soil properties of each study stands

| Study stand | Texture (%) | | | pH (H ₂ O) | Total N (%) | Avail. P (ppm) | C.E.C. | K | Na | Ca | Mg | Base Saturation (%) |
|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------------|
| | Sand | Silt | Clay | | | | | | | | | |
| Deciduous | 37.62 (1.88) | 44.16 (1.42) | 18.24 (0.81) | 5.08 (0.10)a | 0.51 (0.23)a | 6.82 (0.67)b | 14.84 (0.69)a | 0.27 (0.02)a | 0.1 (0.01)a | 1.82 (0.50)a | 0.43 (0.10)a | 19.36 (5.34)a |
| Manchurian fir | 50.15 (1.21) | 34.79 (1.12) | 15.07 (0.41) | 4.74 (0.03)b | 0.37 (0.01)b | 20.45 (1.82)a | 15.2 (0.50)a | 0.21 (0.01)b | 0.06 (0.00)b | 0.71 (0.06)b | 0.12 (0.01)b | 7.33 (0.48)b |

The numbers in parentheses standard errors. Different alphabet letters indicate statistical differences between deciduous and evergreen stands ($p < 0.05$).

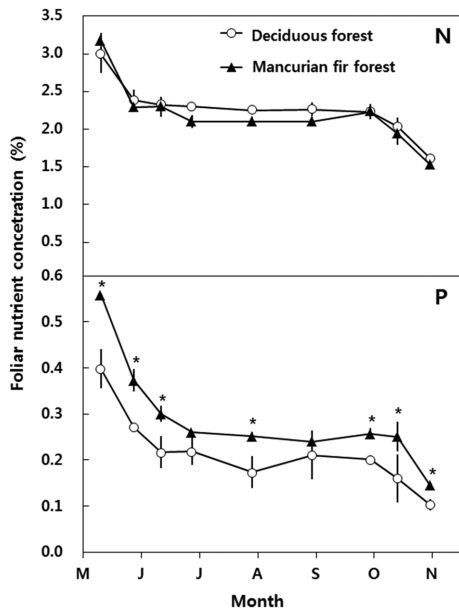


Fig. 1. Seasonal changes in foliar nitrogen and phosphorus concentrations of *Carpinus cordata* growing under deciduous and Manchurian fir stands during 2013. Vertical lines indicate the standard errors. Only phosphorous concentration are significantly different between deciduous and evergreen stands at the $p < 0.05$.

변이를 보여준다. 질소와 인 모두 개엽 초기에 농도가 가장 높았고, 그 이후 급격히 감소하여 6월 이후에는 일정한 농도를 유지하다 10월 이후 다시 급격히 감소하는 경향을 보였다. 개엽 직후 양분 농도의 감소는 급격한 엽면적의 증가와 활발한 동화작용으로 인하여 탄수화물을 포함한 구조적인 물질이 많이 생성되어 양분의 희석효과가 나타났기 때문이며(Adams *et al.*, 1987; Jones Jr *et al.*, 1991), 가을철 잎이 떨어지기 전에 양분의 재분배를 통하여 재흡수 되거나 분해되면서 양분 농도가 감소했다(Santa Regina *et al.*, 2001).

질소의 경우 최대값을 보인 5월 초에 전나무림에서는 3.17 (± 0.11)%, 낙엽활엽수림에서는 2.99 (± 0.25)%로 나타났으나 두 임분간의 유의한 차이는 없었으며,

조사 기간 내내 두 임분 간의 유의한 차이는 나타나지 않았다($p > 0.05$). 또한 양분의 농도가 일정한 7, 8, 9월 성숙한 잎의 평균 값은 낙엽활엽수림에서 2.22 (± 0.04)%와 전나무림에서 2.15 (± 0.05)%로 낙엽성 관목과 교목 95종의 평균 질소 농도인 2.22 (± 0.74)%와 비슷한 수준이었다(Aerts, 1996). 반면 성숙한 잎의 인 농도는 낙엽활엽수림에서 0.20 (± 0.01)%와 전나무림에서 0.25 (± 0.01)%로 낙엽성 관목과 교목 78종의 평균 인 농도인 0.16 (± 0.092)%보다 두 임분 모두 높은 값을 나타내었다(Aerts, 1996). 하지만 최대값이 나타난 5월 초(전나무림: 0.56 (± 0.01)%, 낙엽활엽수림: 0.40 (± 0.03)%)부터 최소값이 나타난 11월 초(전나무림: 0.15 (± 0.00)%, 낙엽활엽수림: 0.11 (± 0.02)%)까지 상대적으로 낙엽활엽수림에서 연중 낮게 나타났는데 ($p < 0.05$), 이는 낙엽활엽수림 토양의 유효 인산 함량이 낮기 때문에 식물체 내 양분의 농도가 더 낮게 나타난 것으로 생각된다.

본 연구에서 가지를 비롯한 영구조직의 양분농도를 직접적으로 분석하지는 않았지만, 가을철 낙엽으로 떨어지기 전의 양분농도 감소로 재전류율을 산출하였다 (Table 3; (Killingbeck, 1996)). 낙엽활엽수림의 질소 재전류율은 29.55 (0.96)%로 전나무림의 30.96 (1.89)%의 96% 수준으로 나타났지만, 임분 간의 유의한 차이는 보이지 않았다($p > 0.05$). 질소의 재전류율은 수종에 상관없이 약 80% 까지 일어나며(Hagen-Thom *et al.*, 2006; Salazar *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2007; Yasumura *et al.*, 2005), 천이 단계가 진행될수록 *Castanopsis fargesii*는 30%에서 25%로, *Schima superba*은 40%에서 30% 수준으로 질소의 재전류율이 감소한다(Yan *et al.*, 2006). 특히 일본 Kitaoka and Koike(2005)의 연구에 따르면 까치박달의 재전류율이 본 연구 결과와 유사한 32.7% 수준으로 나타났는데, 이는 성숙림에 생육하는 까치박달이 비옥한 토양으로 인하여 질소의 재흡수를 상대적으로 적게 하는 것으로 생각된다.

Table 3. Mean retranslocation percentage of nitrogen and phosphorous from *Carpinus cordata* leaves prior to litterfall

| Nitrogen | | | Phosphorous | | |
|-------------|----------------|---------------------------|-------------|----------------|---------------------------|
| Deciduous | Manchurian fir | Deciduous/ Manchurian fir | Deciduous | Manchurian fir | Deciduous/ Manchurian fir |
| 29.55(0.96) | 30.96(1.89) | 0.95 | 52.46(3.89) | 48.25(1.05) | 1.09 |

The numbers in parentheses represent standard errors.

한편 일반적으로 토양 내 함량이 질소의 1/10 밖에 미치지 못하는 인의 경우, 생태계에서는 결핍의 현상이 흔히 발생하고 재전류율은 질소보다 높은 90%까지 일어나는데, 토양의 비옥도와 수중에 따라 큰 차이로 나타난다고 한다(Hagen-Thorn *et al.*, 2006; Salazar *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2007; Yasumura *et al.*, 2005). 본 연구지의 낙엽활엽수림은 토양의 인 함량이 매우 낮았고, 까치박달 인의 재전류율은 낙엽활엽수림에서 52.46 (3.89)%로 전나무림의 48.25 (1.05)% 보다 1.09배 높게 나타나 토양의 비옥도와 음의 상관관계의 경향을 보였다. 이는 낙엽활엽수림의 까치박달이 상대적으로 인 유효도가 낮은 토양환경에 대처하기 위하여 재전류율을 높여 인을 보존적으로 이용하며 생육하는 것으로 판단된다.

3.3. LMA와 엽록소 함량

두 임분간의 차이를 보인 인과는 달리 질소의 경우 두 임분에서는 차이를 보이지 않았다(Fig. 1). 잎의 질소량과 그 분배는 흔히 빛의 양과 밀접한 양의 상관관계를 가지며(Dewar *et al.*, 2012; Field, 1983; Hirose and Werger, 1987; Huang. J. *et al.*, 2007; Niinemets, 2012; Peltoniemi *et al.*, 2012), 빛에 따라 LMA와 엽록소 함량에도 영향을 미치게 된다. 따라서 본 연구에서는 상층 수관의 차이에 따른 광환경의 변화가 LMA와 엽록소함량에 미치는 영향에 대하여 알아보려고 하였다.

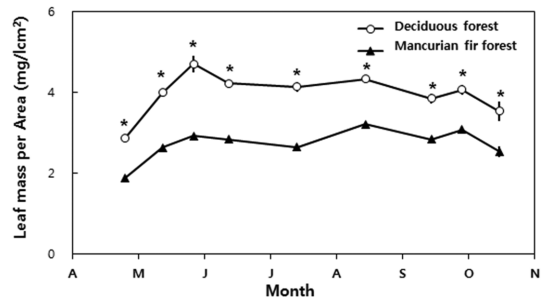


Fig. 2. Seasonal changes in average leaf mass per area (LMA) of *Carpinus cordata* from deciduous and Manchurian fir stands. Vertical lines indicate standard errors. *represents significant differences between deciduous and evergreen stands at the p<0.05 level.

개엽 초기에 급격히 감소하는 잎의 양분농도와는 다르게(Fig. 1), 까치박달의 LMA는 낙엽활엽수림과 전나무림 모두에서 새순이 나와 완전히 성숙해지는 6월 중순까지는 증가하다가, 그 이후 일정하거나 혹은 서서히 감소하는 경향을 보이다 양분의 전이가 발생하는 10월 이후 급격히 감소하였다(Fig. 2). 낙엽활엽수림의 경우에는 2.86-4.70mg/cm², 전나무림에서는 1.88-3.20mg/cm²의 범위로, 조사기간 내내 낙엽활엽수림에서 더 높은 값을 보였다(p<0.05). 이러한 결과는 LMA가 광량과 양의 상관관계를 보인다는 다른 선행 연구와 같이 LAI가 높은 전나무림이 상대적으로 연중 광합성유효광이 낮은 것을 의미한다(Minotta and Pinzauti, 1996). 이러한 LMA의 차이는 두 임분의

Table 4. Mean contents chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll and chlorophyll a/b ratio of *Carpinus cordata* leaves in DMSO

| Sampling Date | Chlorophyll a (mg/g) | | Chlorophyll b (mg/g) | | Total Chlorophyll (mg/g) | | Chlorophyll a/b (mg/g) | |
|---------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| | Deciduous | Manchurian fir | Deciduous | Manchurian fir | Deciduous | Manchurian fir | Deciduous | Manchurian fir |
| 5.15 | 1.81(0.02) ^b | 2.16(0.04) ^a | 0.77(0.05) ^b | 0.94(0.10) ^a | 2.58(0.06) ^b | 3.1(0.14) ^a | 2.33(0.02) ^a | 2.30(0.02) ^b |
| 6.1 | 1.89(0.02) ^b | 2.23(0.03) ^a | 0.74(0.67) ^b | 0.96(0.04) ^a | 2.64(0.10) ^b | 3.18(0.06) ^a | 2.55(0.03) ^a | 2.33(0.01) ^b |
| 6.15 | 2.30(0.08) ^b | 2.57(0.08) ^a | 0.73(0.06) ^b | 0.80(0.04) ^a | 3.03(0.09) ^b | 3.3(0.10) ^a | 3.28(0.34) ^a | 3.16(0.12) ^b |
| 7.1 | 2.58(0.11) ^b | 2.63(0.07) ^a | 0.75(0.05) ^b | 0.79(0.04) ^a | 3.33(0.16) ^b | 3.42(0.09) ^a | 3.47(0.11) ^a | 3.36(0.13) ^b |
| 8.1 | 3.03(0.17) ^b | 3.09(0.10) ^a | 0.90(0.05) ^b | 1.01(0.06) ^a | 3.92(0.21) ^b | 4.1(0.15) ^a | 3.39(0.08) ^a | 3.08(0.13) ^b |
| 9.1 | 2.66(0.09) ^a | 2.64(0.05) ^b | 1.03(0.03) ^b | 1.28(0.08) ^a | 3.69(0.11) ^b | 3.92(0.07) ^a | 2.58(0.06) ^a | 2.09(0.11) ^b |
| 10.1 | 2.50(0.09) ^b | 2.53(0.06) ^a | 1.41(0.13) ^b | 1.70(0.37) ^a | 3.94(0.16) ^b | 4.23(0.40) ^a | 1.83(0.12) ^a | 1.53(0.09) ^b |
| 10.15 | 2.52(0.09) ^a | 2.19(0.11) ^b | 0.86(0.11) ^a | 0.71(0.10) ^b | 3.37(0.20) ^a | 2.90(0.21) ^b | 2.97(0.10) ^b | 3.02(0.22) ^a |
| 11.1 | 1.43(0.12) ^a | 0.66(0.11) ^b | 0.51(0.05) ^a | 0.24(0.05) ^b | 1.90(0.16) ^a | 0.91(0.12) ^b | 2.82(0.11) ^a | 2.80(0.20) ^b |

*The numbers in parentheses represent standard errors. Values with the different small letter demonstrate significant differences among sampling dates at the p=0.05 level. Different alphabet letters indicate statistical differences between deciduous and evergreen stands (p<0.05).

잎의 질소농도, 즉 엽중량당 질소 함량의 차이가 없는 것을 고려 할 때(Fig. 1), 낙엽활엽수림의 까치박달 나무가 단위 엽면적당 높은 질소 함량이 나타난 것을 알 수 있다.

Table 4는 광합성유효광의 흡수(Light harvesting)에 관여하는 엽록소a, b와 그 비율의 계절적 변이를 나타낸다. 낙엽활엽수림과 전나무림의 엽록소 a는 기온과 일조량이 급격히 상승하는 생육초기인 5월에 각각 1.81mg/g, 2.16mg/g 에서 지속적으로 증가하기 시작하여, 8월에 각각 최대값인 3.03mg/g, 3.09mg/g에 이르렀으며 이후 낙엽이 지는 10월 중간까지 서서히 감소하였다. 엽록소 b는 LAI가 최대에 이르는 7월까지 낮은 농도를 유지하다가, 수관이 완전히 울폐된 이후 증가하기 시작하여 10월 초에 최대값을 나타낸 후, LAI가 급격히 감소하는 10월 이후 같이 감소하는 경향을 보였다. 총 엽록소 함량은 엽록소 a 함량이 최대가 되는 8월 초까지 증가한 후 엽록소b 함량이 최대가 되는 10월 초까지 높은 값을 유지하다 낙엽과 함께 감소하였다. 이는 Koike(1990)가 보고한 6종류의 활엽수의 총 엽록소 함량이 생육기에 증가 후 감소한다는 결과와 비슷한 경향이다. 또한 엽록소 a,b와 총 엽록소 함량은 모든 기간에서 전나무림의 까치박달이 상대적으로 높은 값을 가졌는데, 이는 엽면적이 높고 상록수인 전나무 밑에서 생육하며, 낮은 광도에 순화된 전나무림의 까치박달이 낙엽활엽수림에서 자란 까치박달에 비하여 광흡수에 관여하는 엽록소의 함량을 높였기 때문이다(Yoo and Kim, 1997).

일반적으로 낮은 광도에서는 엽록소a 보다 엽록소 b의 생성이 증가하는데, 이는 단파장을 흡수하는데 효과적인 엽록소b가 엽육 조직의 공간이 많아지는 음지에서 단파장을 이용하여 광합성의 능력을 높일 수 있기 때문이다(Fails *et al.*, 1982; Hart, 1988). 이러한 엽록소의 특성에 기인하여 본 실험의 결과에서 엽록소 a는 일조량이 증가하는 8월 초까지 지속적으로 증가하였고, 엽록소 b는 상층의 임관이 울폐되어 하층에 도달하는 광량이 줄어든 7월 이후 급격히 증가하였다. 따라서 낮은 광도의 환경에서는 엽록소 a/b 비율이 낮게 나타나며(Lei *et al.*, 1996), 본 연구에서도 엽면적 지수가 높아 상대적으로 광량이 부족한 전나무림의 까치박달이 낙엽활엽수림의 까치박달에 비하여 엽록소 a/b 비율이 전반적으로 낮게 나타났음을 알 수 있었다.

한편 잎 내부 질소의 분배는 빛의 영향을 많이 받

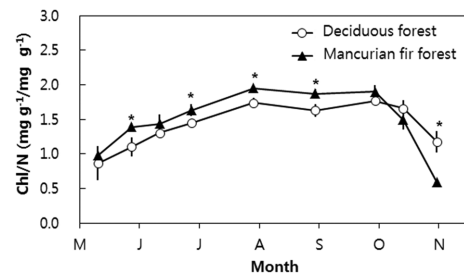


Fig. 3. Seasonal changes in chlorophyll/nitrogen (Chl/N) content ratio of leaves of *Carpinus cordata*. Vertical bars indicate the standard errors. *represents significant differences between deciduous and Manchurian fir stands at the $p < 0.05$ level.

아(Kitaoka and Koike, 2005; Larcher, 2003), 높은 광도에서는 질소가 이산화탄소의 화학적 고정이 일어나는 엽록체 내부 루비스코에 보다 많이 저장되며, 낮은 광도에서는 빛을 흡수하는 엽록소에 많이 저장된다(Kitaoka and Koike, 2005). 본 연구에서도 이러한 경향을 볼 수 있는데, Fig. 3은 계절의 변화에 따른 엽록소와 질소의 비를 나타낸다. 엽면적지수가 증가함에 따라 보다 많은 광을 흡수하기 위해 질소 대비 엽록소 함량이 증가하였으며, 엽면적지수가 최고에 이르는 8월에 낙엽활엽수림 0.18, 전나무림 0.19 이후 서서히 감소하다 낙엽이 떨어지기 시작하는 10월 1일 이후 엽록소의 분해와 함께 급격히 감소하였다. 또한 광도가 낮은 전나무림에서 낙엽활엽수림에 비하여 연중 높은 수준을 나타내었다.

IV. 결 론

우리나라 온대 북부의 대표적인 성숙림인 광릉의 천연낙엽활엽수림과 전나무림에서 천연적으로 발생하는 까치박달의 양분동태와 분배, 그리고 재전류율에 관한 연구를 수행하였다. 낙엽활엽수림과 전나무림은 토양, 엽면적지수 그리고 광환경에서 큰 차이를 보였는데 이러한 차이로 인하여, 토양의 유효인산 농도가 낮은 낙엽활엽수림의 까치박달에서는 인의 엽내 농도가 전나무림에 비하여 낮은 반면 재전류율은 높게 나타났다. 반면 두 임분 모두의 토양에서 비교적 풍부했던 질소의 경우, 엽내 농도와 재전류율은 유사하게 나타났지만, 질소의 분배서는 광의 흡수와 화학적 동화작용에 다르게 투자하는 차이를 보였다. 엽면적 지수가 연중 높은 전나무림에서는 보다 많은 광의

흡수를 위하여 엽록소에 투자하는 질소의 함량을 높인 반면, 엽면적 지수가 낮은 낙엽활엽수림에서는 LMA를 높여 이산화탄소의 화학적 동화를 활성화시켰다. 본 연구를 통하여 우리나라 온대 북부 성숙림의 대표적인 수종인 까치박달 유령목이 하층에서 상층으로 발달 가능성이 있는지를 판단할 수는 없지만, 서로 다른 환경 하에서 양분의 동태와 분배의 전략적 차이를 통하여 주어진 환경 조건에 적응하고 있으며, 인위적 교란이 없다면 각각의 환경에 주어진 자원을 순화시켜 이용하며 생육을 이어갈 것으로 생각된다.

적 요

경기도 광릉의 국립수목원 내의 토양과 빛 환경이 서로 다른 낙엽활엽수림과 전나무림에서 하층식생으로 생육하는 까치박달의 자원의 획득과 이용 및 분배를 이해하기 위하여, 잎의 질소와 인 농도의 계절 변화와 재전류, 엽록소와 LMA를 조사하였다. 엽면적 지수가 상대적으로 낮은 낙엽활엽수림은 유입되는 광량이 많았고, 전반적인 토양 양분의 수준이 양호하였으나, 유효인산의 농도는 전나무림의 1/3 수준으로 현저히 낮았다. 이로 인해, 낙엽활엽수림에서 생육하는 까치박달의 경우, 잎의 인 농도가 전나무림의 까치박달 보다 현저 낮았고, 재전류율은 상대적으로 높게 나타났다. 토양 내 질소 농도는 상대적으로 낙엽활엽수림에서 높았으나, 계절별 잎의 질소농도와 질소의 재전류율은 임분간의 유의적 차이는 없었다. 빛의 유입이 적은 전나무림에서는 까치박달의 LMA와 엽면적당 질소 분배가 상대적으로 낮았으며, 또한 엽록소 a/b 율은 낮고, 총 엽록소 함량은 높여 질소에 대한 엽록소의 비율이 높았다. 이러한 결과는 임분 조건이 서로 다른 낙엽활엽수림과 전나무림에서 생육하는 까치박달이 주어진 토양과 빛 환경에 순응하여 양분의 동태와 분배의 전략적 차이를 달리하여 생육하고 있음을 시사한다.

감사의 글

본 연구는 산림청 연구과제 ‘온대북부 산림의 시계열 특성 분석 및 기후변화적응 관리기법 연구(과제번호: S111212L120110)’의 지원에 의한 연구 결과의 일부입니다.

REFERENCES

- Adams, M., R. Campbell, H. Allen, and C. Davey, 1987: Root and foliar nutrient concentrations in loblolly pine: Effects of season, site, and fertilization. *Forest Science* **33**(4), 984-996.
- Aerts, R., 1996: Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *Journal of Ecology*, 597-608.
- Barnes, J., L. Balaguer, E. Manrique, S. Elvira, and A. Davison, 1992: A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants. *Environmental and Experimental Botany* **32**(2), 85-100.
- Dewar, R. C., L. Tarvainen, K. Parker, G. Wallin, and R. E. McMurtrie, 2012: Why does leaf nitrogen decline within tree canopies less rapidly than light? an explanation from optimization subject to a lower bound on leaf mass per area. *Tree Physiology* **32**(5), 520-534.
- Fails, B., A. Lewis, and J. Barden, 1982: Anatomy and morphology of sun-and shade-grown ficus benjamina. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **107**, 754-757.
- Field, C., 1983: Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: Leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* **56**(2-3), 341-347.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, and A. Bellmann, 2004: Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* **85**(9), 2630-2637.
- Hagen-Thorn, A., I. Varnagiryte, B. Nihlgård, and K. Armolaitis, 2006: Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species. *Forest Ecology and Management* **228**(1), 33-39.
- Hart, J. W., 1988: *Light and plant growth*. Unwin Hyman Ltd.
- Hirose, T., and M. Werger, 1987: Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia* **72**(4), 520-526.
- Huang, J., Wang, X., and Yan, E., 2007: Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern china. *Forest Ecology and Management* **239**(1-3), 150-158.
- Jones Jr, J. B., B. Wolf, and H. A. Mills, 1991: *Plant analysis handbook. A practical sampling, preparation, analysis, and interpretation guide*. Micro-Macro Publishing, Inc.
- Kikuzawa, K., 1983: Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. tall trees. *Canadian Journal of Botany* **61**(8), 2133-2139.
- Killingbeck, K. T., 1996: Nutrients in senesced leaves: Keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology* **77**(6), 1716-1727.
- Kitaoka, S., and T. Koike, 2005: Seasonal and yearly variations

- in light use and nitrogen use by seedlings of four deciduous broad-leaved tree species invading larch plantations. *Tree Physiology* **25**(4), 467-475.
- Kobe, R. K., C. A. Lepczyk, and M. Iyer, 2005: Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology* **86**(10), 2780-2792.
- Koike, T., 1990: Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. *Tree Physiology* **7**(1_2_3_4), 21-32.
- Larcher, W., 2003: *Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer.
- Lei, T. T., R. Tabuchi, M. Kitao, and T. Koike, 1996: Functional relationship between chlorophyll content and leaf reflectance, and light-capturing efficiency of Japanese forest species. *Physiologia Plantarum* **96**(3), 411-418.
- Minotta, G., and S. Pinzauti, 1996: Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management* **86**(1), 61-71.
- Niinemets, U., 2012: Optimization of foliage photosynthetic capacity in tree canopies: Towards identifying missing constraints. *Tree Physiology* **32**(5), 505-509.
- Pang, J., J. A. Palta, G. J. Rebetzke, and S. P. Milroy, 2014: Wheat genotypes with high early vigour accumulate more nitrogen and have higher photosynthetic nitrogen use efficiency during early growth. *Functional Plant Biology* **41**(2), 215-222.
- Peltoniemi, M. S., R. A. Duursma, and B. E. Medlyn, 2012: Co-optimal distribution of leaf nitrogen and hydraulic conductance in plant canopies. *Tree Physiology* **32**(5), 510-519.
- Ryu, Y., G. Lee, S. Jeon, Y. Song, and H. Kimm, 2014: Monitoring multi-layer canopy spring phenology of temperate deciduous and evergreen forests using low-cost spectral sensors. *Remote Sensing of Environment* **149**, 227-238.
- Salazar, S., L. Sánchez, P. Galindo, and I. Santa-Regina, 2011: N and P resorption efficiency and proficiency from leaves under different forest management systems of deciduous woody species. *Journal of Engineering and Technology Research* **3**(14), 388-397.
- Santa Regina, I., S. Leonardi, and M. Rapp, 2001: Foliar nutrient dynamics and nutrient-use efficiency in castanea sativa coppice stands of southern Europe. *Forestry* **74**(1), 1-10.
- Shinano, T., T. Lei, T. Kawamukai, M. Inoue, T. Koike, and T. Tadano, 1996: Dimethylsulfoxide method for the extraction of chlorophylls a and b from the leaves of wheat, field bean, dwarf bamboo, and oak. *Photosynthetica* **32**(3), 409-415.
- Terashima, I., Y. T. Hanba, D. Tholen, and U. Niinemets, 2011: Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. *Plant Physiology* **155**(1), 108-116.
- Vitousek, P. M., S. Porder, B. Z. Houlton, and O. A. Chadwick, 2010: Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications* **20**(1), 5-15.
- Wang, X., X. Wang, and E. Yan, 2007: Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China. *Forest Ecology and Management* **239**(1), 150-158.
- Yan, E., X. Wang, and J. Huang, 2006: Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession. *Plant and Soil* **289**(1-2), 187-197.
- Yan, E., X. Yang, S. X. Chang, and X. Wang, 2013: Plant trait-species abundance relationships vary with environmental properties in subtropical forests in eastern China. *PLoS One* **8**(4), e61113.
- Yasumura, Y., Y. Onoda, K. Hikosaka, and T. Hirose, 2005: Nitrogen resorption from leaves under different growth irradiance in three deciduous woody species. *Plant Ecology* **178**(1), 29-37.
- Yoo, Y., and K. Kim, 1997: Effects of shading on the growth in *Hibiscus syriacus* L. *Horticulture, Environment, and Biotechnology* **38**(5), 520-526.