

온도 증가와 건조 스트레스가 백합나무의 생장, 광합성 및 광색소 함량에 미치는 영향

김길남 · 한심희*

국립산림과학원 산림유전자원부

(2015년 1월 21일 접수; 2015년 3월 23일 수정; 2015년 3월 25일 수락)

Effects on Growth, Photosynthesis and Pigment Contents of *Liriodendron tulipifera* under Elevated Temperature and Drought

Gil Nam Kim and Sim-Hee Han*

Department of Forest Genetic Resources, Korea Forest Research Institute, Suwon 441-350, Korea

(Received January 21, 2015; Revised March 23, 2015; Accepted March 25, 2015)

ABSTRACT

This study was conducted to investigate the effects of high temperature and drought on growth performance, photosynthetic parameters and photosynthetic pigment contents of *Liriodendron tulipifera* L. seedlings. The seedlings were grown in controlled-environment growth chambers with combinations of four temperature (-3°C, 0°C, +3°C, +6°C; based on the monthly average for 30 years in Korea) and two water status (control, drought). Temperature rise increased growth, total dry weight and leaf area in all water status. Also photosynthetic rate, dark respiration, stomatal conductance and transpiration rate increased with increasing temperature. In contrast, growth and photosynthetic parameters of *L. tulipifera* seedlings were lower in -3°C than 0°C. But temperature rise decreased water use efficiency in all water status. Temperature rise increased photosynthetic pigment contents of leaf. Also chlorophyll a/b ratio increased with increasing temperature. In conclusion, the elevated temperature lead to causes growth increase through the increase of energy production by higher photosynthetic rate during a growth period of *L. tulipifera* seedlings.

Key words: *Liriodendron tulipifera*, Growth, Photosynthetic rate, Stomatal conductance, Transpiration rate, Photosynthetic pigment

I. 서 론

최근 대기 중 이산화탄소 농도 증가로 인한 대기 온도 상승과 강수량 변화에 따라 식물의 생장 및 생리적 반응이 변화될 것으로 예측되고 있기 때문에 기후변화에 의한 식물의 생장 및 생리적 특성 변화를 연구하는 것이 필요하다(Wu *et al.*, 2011). 전 세계적

으로 기후변화에 대한 연구는 실험적 연구와 모델 또는 메타분석을 이용한 연구가 주로 이루어지고 있다. 이러한 연구에 의하면 대부분의 식물체는 생장과 발달에 필요한 최적 온도범위를 가지고, 한계 온도에 가까워지면, 생장이 감소할 수 있고, 그 한계를 넘어서면 고사하게 된다(Kratsch and Wise, 2000). 일반적으로, 온도 증가는 식물의 생장기간을 연장시키고, 질소의



* Corresponding Author : Han Sim-Hee
(simhee02@forest.go.kr)

무기물화 증가와 함께 광합성 속도를 증가시켜, 수목의 성장을 촉진하는 것으로 알려져 있다(Kilpeläinen *et al.*, 2003). 그러나 온도 증가에 의한 식물의 생장은 수종에 따라 증가(Danby and Hik, 2007), 감소(Barber *et al.*, 2000), 또는 변화가 없는(Volder *et al.*, 2004) 등 다양한 반응을 나타낸다. 온난화는 기온 변화 이외에도 토양 수분 함량에 영향을 미치는 것으로 알려져 있으며(Rustad *et al.*, 2001), 온난화에 대한 식물의 성장 반응이 건조 스트레스에 영향을 받기도 한다(Yin *et al.*, 2008).

식물이 가장 흔하게 접하는 스트레스 중 하나인 건조 스트레스는 식물의 초기 성장에서 매우 중요한 제한요소로 작용하여 세포의 길이 성장과 비대 성장 모두에 영향을 미친다(Shao *et al.*, 2008). 식물의 생장은 세포의 분열과 성장속도, 그리고 새로운 원형질과 세포벽의 합성에 필요한 유기, 무기화합물의 공급에 의해 조절된다. 특히, 세포의 생장은 세포의 팽압과 관계되고, 줄기와 잎의 신장은 수분 부족에 의해 억제되기 때문에, 식물의 수분 이용 정도는 직경생장과 수고생장을 결정짓는 중요한 요인이다(Koch *et al.*, 2004). 건조 스트레스에 의한 광합성 속도 감소는 여러 가지 원인에 의한 것으로 알려져 있으며(Chaves and Oliveira, 2004), 건조에 의해 식물 잎에서의 기공 폐쇄 및 대사작용의 결합이 광합성 효율 감소의 주된 원인으로 논의되고 있다(Lawson *et al.*, 2003).

백합나무(*Liriodendron tulipifera* L.)는 미국 동부지역에서 자생하는 교목성 낙엽 활엽수로, 겨울철 평균 기온이 -7.2°C ~ 16.1°C , 여름철 평균기온이 20.6°C ~ 27.2°C 이고, 연간강수량은 평균 762~2,032 mm인 곳에 자생한다(Beck, 1990). 우리나라에서는 1967년부터 1973년 사이에 3회에 걸쳐 북미 지역에서 백합나무를 도입하여 전국 각지에 시험 식재 하였다. 그 결과 생장이 빠르고 재질도 우수하다는 판단 하에 백합나무를 널리 보급하게 되었다(KFRI, 2008). Ryu *et al.*(2003)은 우리나라 기후풍토에 대한 백합나무의 적응성을 검정하기 위해 전국 6개 지역에 조성된 시험림을 대상으로 조사한 결과 우리나라 여러 지역에서 생육이 가능하고, 공중습도가 높은 지역이 수고와 재적생장이 가장 우수한 것으로 나타났다. 현재까지 국내의 백합나무에 관한 많은 연구들이 이루어지고 있지만, 기존의 많은 연구들 대부분이 우리나라 현지 적응성, 재적생장, 가공을 통한 이용가능성 및 증식(Ryu *et al.*,

2014; Kim *et al.*, 2011; Kim and Moon, 2013) 등에 관한 연구가 대부분이고 기후변화와 관련된 연구는 많이 부족한 실정이다

본 연구의 목적은 전 지구적으로 문제가 되고 있는 기후변화와 관련하여, 기온과 강수량 변화에 따른 수목의 성장 및 생리 반응 변화를 예측하고자 실시되었다. 이를 위해서 우리나라 주요 조림수종인 백합나무 유묘를 대상으로 온도 증가와 건조 스트레스에 따른 성장 및 생리적 특성 변화를 조사 하였다.

II. 재료 및 방법

2.1. 공시재료

본 연구에 사용된 공시재료는 백합나무 유묘를 대상으로 하였으며, 2012년 3월 온실에서 육묘 상자에 m^2 당 150 g씩 종자를 파종하여 양묘한 묘목을 이용하였다. 2013년 4월 크기가 일정한(평균 근원경 2.32 ± 0.20 mm, 평균 수고 7.27 ± 0.56 cm) 2년생 묘목 80 본을 선정하여, 피트모스:펄라이트:질석(1:1:1, v/v)을 혼합한 배양토를 담은 플라스틱 포트(D 16 cm \times H 20 cm)에 옮겨 심었다. 포트에 옮겨 심은 묘목은 활착을 위하여 1개월간 유리 온실에서 키웠다. 1개월이 경과한 후, 묘목들을 환경제어실로 옮긴 후, 온도 및 건조 처리구별로 10개체씩 완전임의배치법으로 배치하였다. 챔버 내 화분 위치효과와 챔버 효과를 줄이기 위하여, 1주일 간격으로 화분을 재배치하였고, 1개월 간격으로 챔버의 위치를 변경하였다.

2.2. 온도 및 건조 처리

온도 제어는 국립산림과학원 산림유전자원부(경기도 수원시 권선구 온정로 39)의 환경제어실 인공 광 챔버를 이용하였다. 챔버는 walk-in type으로 16.2 m^3 (L 3 m \times H 1.8 m)인 인공광형실로, 상부에는 형광램프(24 ea \times 32 W), 메탈램프(16ea \times 400W)를 설치하여 묘목 상부에 도달하는 광량을 $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 수준으로 하였고, 상대 습도(RH)는 $68 \pm 10\%$ 를 유지하였다. 처리 온도는 Fig. 1과 같이 최근 30년 동안(1981-2010) 우리나라 전국 월 평균을 기준으로 -3°C , 0°C , $+3^{\circ}\text{C}$, $+6^{\circ}\text{C}$ 로 설정하였다. $+3^{\circ}\text{C}$ 와 $+6^{\circ}\text{C}$ 는 RCP 8.5 시나리오(CCIC, 2014)에 의해 향후 50년, 100년 후 한반도의 온도 변화를 기준으로 설정한 값이다. 건조 처리는 6월부터 대조구와 건조 처리구로 구분하여 대

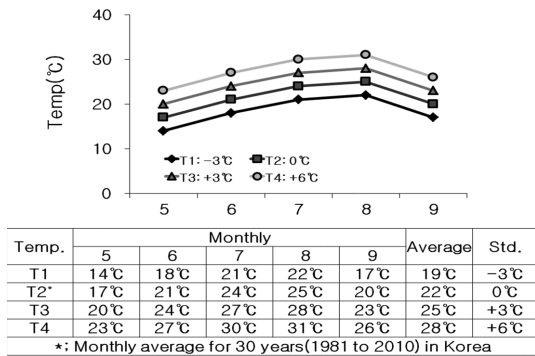


Fig. 1. The treatment temperature during the experiment.

조구는 충분히 관수하여 최저 -0.1 MPa 이상의 토양 수분 포텐셜을 유지시켰고, 건조 처리구는 유묘의 잎에 초기위조 현상이 나타날 때까지 관수를 하지 않았다(Fig. 2). 초기위조 현상이 나타난 개체에 한해서 유묘의 상태가 정상적으로 회복될 때까지 매일 1회씩 관수를 하여 유묘가 고사되는 것을 방지하였다.

2.3. 생장특성

백합나무 유묘의 온도 및 건조 처리에 따른 생장의 변화를 알아보기 위하여, 30일 간격으로 근원경과 수고를 측정하고, $[\ln(x_2) - \ln(x_1)] / (t_2 - t_1)$ 의 식에 의해 상대생장율(relative growth rate)을 계산하였다(Beadle, 1993). 여기서 x_2 와 x_1 은 생장 종료 후(t_2)와 이식 초기(t_1)의 근원경을 나타낸다. 또한, Leaf area meter (LI-3100, LI-COR Inc., USA)를 이용하여 엽면적을 측정하였으며, 실험 종료 후 잎, 줄기, 뿌리 각각의 건중량을 측정하였다. 측정된 건중량을 이용하여 백합나무 유묘의 지상부와 지하부의 비(S/R)를 구하였다.

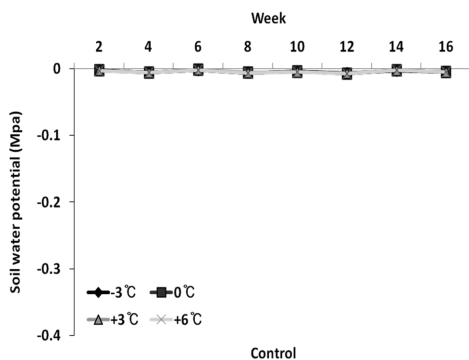
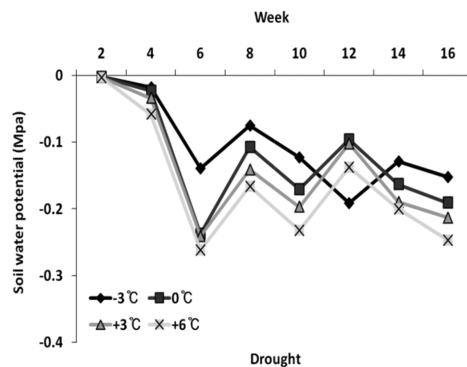


Fig. 2. Change in soil water potential during the experiment.

2.4. 광합성 특성 및 광색소 함량 분석

광합성 특성 분석은 처리구별 생장속도가 비슷한 개체의 건전 잎을 대상으로 휴대용 광합성 측정기(LI-6400, LI-COR Inc., USA)를 이용하여 실시하였으며, 광합성속도, 암호흡 속도, 기공전도도, 증산속도 및 수분이용효율을 측정하였다. 광합성 측정 시 광도는 임의로 조절할 수 있는 LED light source(LI-6400-02, LI-COR Inc., USA)를 이용하여 PPF(Photosynthetic Photon Flux Density) 0, 50, 100, 250, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1500, 2000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 11수준으로 차이를 두어 광합성 반응을 측정하였다. 11수준의 광도 중에 챔버 내 광도와 같은 수준인 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광도에서의 값을 이용하여 광합성 관련 인자들을 계산하였다. 광합성 측정기의 leaf chamber에 유입되는 공기의 유량은 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, 온도는 25°C, 상대습도는 60 %로 설정하고 외기의 환경 변화로 인한 영향이 없도록 하였다. 또한 CO₂ 농도가 급변하지 않도록 광합성 측정기에 CO₂ injector system을 부착하여 CO₂ 농도를 400±2 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 범위 내에서 안정된 상태를 유지하도록 하였다. 광합성 측정은 식물의 생육이 가장 활발한 8월에 오전 10시부터 오후 4시까지 각 처리구별 3반복으로 측정하였다.

잎 내 광색소 함량 측정은 dimethyl sulfoxide (DMSO)를 이용하여 추출하는 Hiscox와 Israelstam (1979)의 방법을 사용하였다. 각 처리구별 5개체에서 잎 시료 채취기(0.785 cm²)를 이용하여 광합성 측정기에 사용된 잎을 채취하였으며, 채취한 잎에 DMSO 10 mL를 첨가하고, 70 °C의 항온 수조에서 2시간 동안 유지하여, 색소를 추출하였다. 추출액은 470, 645, 663 nm에서 흡광도를 측정하였으며, 5반복으로 측정 후 평균치를 이용하였다.



2.5. 통계 분석

온도 증가와 건조 처리에 따른 백합나무 유묘의 생장 및 생리적 특성을 비교하기 위하여 이원분산분석을 실시하여 처리간 차이를 분석하였다. 분산분석을 실시한 후 유의적 차이가 있는 처리구는 Duncan의 다중검정을 실시하여 처리구간 차이를 표시하였다.

III. 결 과

3.1. 생장특성

온도 증가 및 건조 처리에 따른 백합나무 유묘의 근원경과 수고 생장은 온도 증가에 의해서만 뚜렷한 차이를 보였고($p < 0.05$), 대조구와 건조 처리구간 유의성이 인정되지 않았으며, 온도 증가와 건조 처리구간 상호작용도 존재하지 않았다. 대조구와 건조 처리구 내에서 온도 증가에 따른 근원경과 수고 상대생장은 -3°C 처리구에서 가장 낮은 값을 보였으며, 온도가 증가할수록 높은 상대생장을 나타냈다(Fig. 3). 또한 백합나무 유묘 잎의 형태적 변화를 알아보고자, 엽면적을 측정한 결과 대조구와 건조 처리구 모두 근원경과 수고 생장과 같은 경향으로 온도가 증가할수록 엽면적이 증가하였다(Fig. 4). 근원경, 수고 및 엽면적은 모든 온도 처리구에서 대조구가 건조 처리구보다 높은 값을 나타냈지만 통계적 차이는 없었다.

온도와 건조 처리가 종료된 후 잎, 줄기 및 뿌리의 건중량과 총 건중량을 분석한 결과 온도 증가에 의해 뚜렷한 차이를 보였다($p < 0.05$). 대조구에서는 잎과 줄기가 $+6^{\circ}\text{C}$ 처리구에서 각각 1.39 g, 1.43 g으로 가장

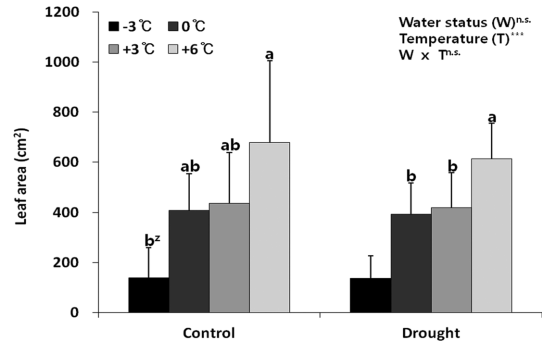


Fig. 4. Leaf area of seedling subjected to four temperature and two water status. Vertical bars represent SD of the mean ($n=5$). *** $p \leq 0.001$ and $n.s.$: non-significance. ^zValues with different letters within the columns indicate statistical differences among four temperature treatments within each water status at the 5% levels by the Duncan's multiple range tests.

높은 건중량을 나타냈고, 뿌리는 $+6^{\circ}\text{C} > +3^{\circ}\text{C} > 0^{\circ}\text{C} > -3^{\circ}\text{C}$ 처리구 순으로 온도가 증가하면서 뿌리의 건중량이 증가하였다(Table 1). 건조 처리구 내에서도 잎, 줄기 및 뿌리의 건중량은 $+6^{\circ}\text{C}$ 처리구에서 가장 높은 값을 보였다. 백합나무 유묘의 총 건중량도 대조구와 건조 처리구 모두 $+6^{\circ}\text{C} > +3^{\circ}\text{C} > 0^{\circ}\text{C} > -3^{\circ}\text{C}$ 처리구 순으로 온도 증가에 의해 증가하였으며, 지상부와 지하부의 비(S/R)도 높은 온도 조건 하에서 가장 높은 값을 나타냈다.

3.2. 광합성 특성

백합나무 유묘의 잎에서 측정된 광합성 속도, 암호흡 속도, 기공전도도 및 증산속도는 온도 증가 및 건조 처리구간 뚜렷한 차이를 나타냈다($p < 0.05$). 광합성

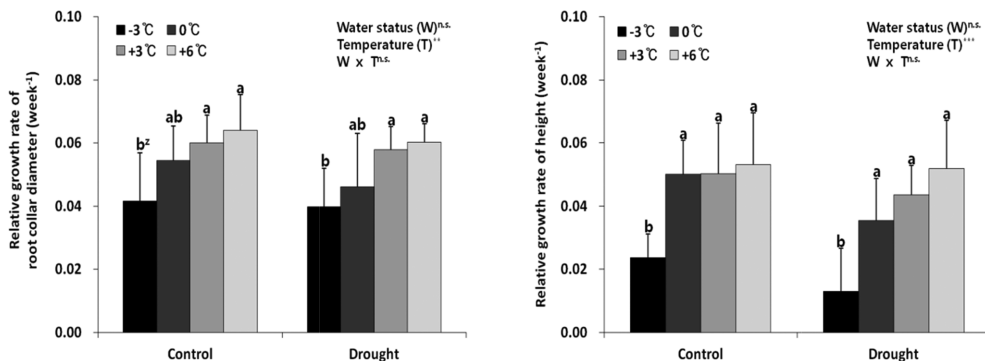


Fig. 3. Relative growth rate of seedling root collar diameter (left) and height (right) subjected to four temperature and two water status. Vertical bars represent SD of the mean ($n=5$). ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$ and $n.s.$: non-significance. ^zValues with different letters within the columns indicate statistical differences among four temperature treatments within each water status at the 5% levels by the Duncan's multiple range tests.

Table 1. Dry weight and shoot:root ratio(S/R) of seedling subjected to four temperature and two water status

Water status	Temperature (°C)	Dry weight (g)				S/R ratio
		Leaf	Stem	Root	Total	
Control	-3	0.12±0.09 ^{bz}	0.33±0.17 ^b	1.00±0.56 ^c	1.45±0.81 ^c	0.46±0.10 ^b
	0	0.61±0.25 ^b	0.99±0.28 ^a	2.98±1.03 ^b	4.58±1.55 ^b	0.54±0.05 ^a
	+3	0.58±0.29 ^b	0.89±0.38 ^{ab}	3.25±1.45 ^{ab}	4.72±2.10 ^b	0.45±0.05 ^b
	+6	1.39±0.80 ^a	1.43±0.79 ^a	4.95±2.00 ^a	7.77±3.52 ^a	0.55±0.14 ^a
Drought	-3	0.13±0.14 ^b	0.42±0.30 ^b	1.13±0.98 ^a	1.67±1.40 ^b	0.57±0.19 ^b
	0	0.49±0.30 ^{ab}	0.92±0.36 ^a	2.12±0.74 ^a	3.53±1.23 ^{ab}	0.66±0.19 ^{ab}
	+3	0.62±0.46 ^{ab}	0.83±0.35 ^{ab}	2.12±0.90 ^a	3.56±1.64 ^{ab}	0.69±0.16 ^{ab}
	+6	0.81±0.48 ^a	1.02±0.23 ^a	2.17±0.57 ^a	4.00±1.14 ^a	0.84±0.24 ^a
Pr > F	Water status (W)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	Temperature (T)	***	***	***	***	***
	W × T	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

All the values are means of five replicates ± SD. *** p ≤ 0.001 and n.s.: non-significance.

^ZValues with different letters within the columns indicate statistical differences among four temperature treatments within each water status at the 5% levels by Duncan's multiple range tests.

Table 2. Photosynthetic characteristics of seedling subjected to four temperature and two water status

Water status	Temperature (°C)	Photosynthetic rate	Dark respiration Rate	Stomatal conductance	Transpiration rate
		($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
Control	-3	3.8±0.5 ^{cz}	0.26±0.07 ^b	0.054±0.022 ^b	0.54±0.01 ^b
	0	4.1±0.5 ^{bc}	0.30±0.10 ^b	0.056±0.014 ^b	0.72±0.01 ^b
	+3	5.1±0.7 ^b	0.33±0.02 ^b	0.068±0.016 ^b	0.95±0.02 ^b
	+6	6.8±0.8 ^a	0.51±0.05 ^a	0.148±0.099 ^a	1.73±0.69 ^a
Drought	-3	3.1±0.4 ^b	0.22±0.01 ^b	0.026±0.020 ^b	0.38±0.28 ^c
	0	3.2±0.4 ^{bc}	0.25±0.07 ^b	0.030±0.000 ^b	0.44±0.03 ^{bc}
	+3	4.8±0.7 ^a	0.28±0.04 ^b	0.058±0.019 ^a	0.77±0.15 ^{ab}
	+6	5.1±0.9 ^a	0.36±0.14 ^a	0.061±0.002 ^a	0.91±0.17 ^a
Pr > F	Water status (W)	**	*	*	**
	Temperature (T)	***	**	*	***
	W × T	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

All the values are means of three replicates ± SD. * p ≤ 0.05, ** p ≤ 0.01, *** p ≤ 0.001, and n.s.: non-significance.

^ZValues with different letters within the columns indicate statistical differences among four temperature treatments within each water status at the 5% levels by Duncan's multiple range tests.

속도와 암호흡 속도는 대조구와 건조 처리구 모두 +6°C > +3°C > 0°C > -3°C 처리구 순으로 성장 특성과 같은 경향으로 온도 증가에 의해 광합성 속도가 증가하는 것으로 나타났다. 또한, 기공전도도와 증산속도도 대조구와 건조 처리구 모두 높은 온도 조건하에서 가장 높은 값을 나타내 광합성 속도와 같은 경향을 보였다(Table 2). 광합성 속도, 암호흡 속도, 기공전도도 및 증산속도는 모든 온도 처리구에서 대조구가 건조 처리구보다 높은 값을 나타냈다. 그러나 백합나무 유묘의 수분이용효율은 -3°C > 0°C > +3°C > +6°C 처리

구 순으로 온도가 증가할수록 감소하는 경향을 보였고, 건조 처리구가 대조구보다 높은 값을 나타내 기공전도도와 증산속도와는 반대의 경향을 나타냈다(Fig. 5). 본 연구에서는 건조 스트레스로 인해 백합나무 유묘의 생리활성이 감소하는 피해가 나타났지만, 온도 증가는 오히려 생리활성 및 생장에 양호한 인자로 작용한 것으로 생각된다.

3.3. 광색소 함량 분석

온도 증가 및 건조 처리에 따른 백합나무 유묘의

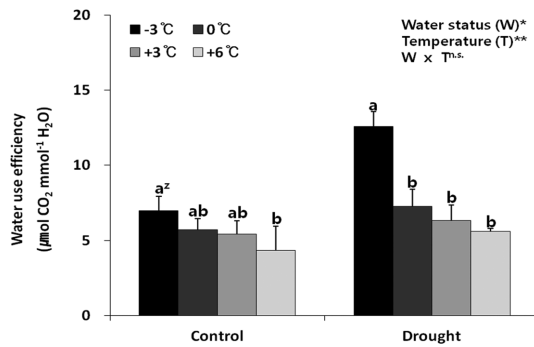


Fig. 5. Water use efficiency of seedling subjected to four temperature and two water status. Vertical bars represent SD of the mean (n=3). **p<0.01 and n.s.: non-significance. ^zValues with different letters within the columns indicate statistical differences among four temperature treatments within each water status at the 5% levels by the Duncan's multiple range tests.

잎 내 광색소 함량은 온도 증가에 의해 뚜렷한 차이를 보였다(p<0.05). 엽록소 a는 대조구와 건조 처리구 모두 +6°C > +3°C > 0°C > -3°C 처리구 순으로 온도가 증가할수록 많았고, 엽록소 b도 온도가 증가할수록 높은 값을 나타냈지만, 0°C 처리구는 -3°C 처리구보다 낮은 엽록소 b 함량을 나타냈다. 총 엽록소 함량과 카로테노이드 함량은 엽록소 a와 같은 경향으로 대조구와 건조 처리구 모두 온도가 증가할수록 높은 값을 나타냈다. 엽록소 a와 b의 비도 대조구와 건조 처리구 모두 +6°C > +3°C > 0°C > -3°C 처리구 순으로 온도

증가에 의해 높은 값을 나타냈다(Table 3). 엽록소 a, b, 총 엽록소, 카로테노이드 함량 및 엽록소 a/b는 대조구가 건조 처리구보다 높은 값을 나타냈지만, 대조구와 건조 처리구간 유의적 차이는 없었다.

IV. 고 찰

온도는 광량, 강우량과 더불어 식물의 성장과 발달, 지리적 분포와 생존 등을 결정하는 요인 중의 하나이며, 대부분의 식물체는 성장과 발달에 필요한 최적 온도범위를 가지고 있다(Kratsch and Wise, 2000). 일반적으로 온도 증가는 식물의 성장 기간을 연장시키고, 토양 내 질소의 유기물화를 증가시켜, 식물의 성장을 촉진하는 것으로 알려져 있다(Kilpeläinen *et al.*, 2003; Danby and Hik, 2007; Han *et al.*, 2009). 본 연구에서도 온도가 증가할수록 백합나무 유묘의 근원경과 수고의 상대생장율이 증가하는 것으로 나타나, 현재 우리나라 월평균 기온보다 6°C 상승하여도 백합나무의 임계온도를 넘지 않는 것으로 판단된다. Arend *et al.*(2011)은 *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens* 등을 온난화 처리한 결과, 줄기 생장은 대조구보다 온난화 처리구에서 높은 경향을 나타낸 것으로 보고하였다. 이와는 반대로, 온도 저하는 식물 뿌리의 활력을 저하시켜 양분 및 수분의 흡수와 광합성을 감소시키는 주요 원인이 되며, 광합성 산물의 이용능력 저하와 호흡장애, 세포 파괴 등 성장을 감소시키기도 한다(Lim, 2010).

Table 3. Photosynthetic pigment contents in the leaf of seedling subjected to four temperature and two water status

Water status	Temperature (°C)	Chl. a	Chl. b	Chl. a+b	Car.	Chl a/b	Chl/Car
		mg cm ⁻²					
Control	-3	17.7±2.4 ^{bz}	9.6±0.9 ^b	27.3±3.2 ^b	4.6±0.8 ^b	1.8±0.1 ^b	6.0±0.5 ^a
	0	19.4±2.0 ^b	9.3±0.5 ^b	28.8±2.5 ^b	4.9±0.7 ^b	2.1±0.1 ^b	5.9±0.5 ^a
	+3	33.2±12.4 ^a	12.9±3.3 ^a	46.1±15.7 ^a	7.9±3.0 ^a	2.5±0.5 ^a	5.9±0.5 ^a
	+6	34.0±7.0 ^a	13.0±1.9 ^a	47.0±8.9 ^a	8.0±1.9 ^a	2.6±0.2 ^a	5.9±0.5 ^a
Drought	-3	16.4±3.1 ^b	9.0±1.0 ^b	25.4±4.1 ^b	4.2±0.9 ^b	1.8±0.2 ^b	6.1±0.6 ^a
	0	17.1±2.9 ^b	8.8±0.7 ^b	25.9±3.5 ^b	4.4±0.7 ^b	1.9±0.2 ^b	5.9±0.3 ^a
	+3	28.2±3.4 ^a	11.7±0.8 ^a	39.9±4.2 ^a	7.0±0.9 ^a	2.4±0.1 ^a	5.8±0.7 ^a
	+6	31.2±9.8 ^a	12.9±2.1 ^a	44.1±11.8 ^a	8.0±2.6 ^a	2.4±0.4 ^a	5.6±0.4 ^a
Pr > F	Water status (W)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	Temperature (T)	***	***	***	***	***	n.s.
	W × T	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

All the values are means of five replicates ± SD. ***p ≤ 0.001 and n.s.: non-significance.

^zValues with different letters within the columns indicate statistical differences among four temperature treatments within each water status at the 5% levels by Duncan's multiple range tests.

본 연구의 -3°C 처리구에서 근원경과 수고의 상대생장율이 가장 낮은 값을 나타내, 온도 감소로 인해 백합나무 유묘의 생장이 감소하는 것을 알 수 있었다.

일반적으로 온도가 증가하면, 식물은 지상부로 동화물질을 더 많이 배분함으로써 지하부에 대한 지상부의 비율(S/R)은 증가하는 것으로 알려져 있지만, 수종별 온도에 대한 생리적 민감도에 따라 다르게 나타난다(Way and Oren, 2010). Yin *et al.*(2008)은 온도에 따라 S/R율이 *Abies faxoniana*에서는 증가하고, *Picea asperata*에서는 감소한 것으로 보고하였다. 본 연구에서는 대조구와 건조 처리구 모두 온도가 증가하면서 잎, 줄기 및 뿌리의 건조량이 증가하는 경향을 보였으며, S/R율도 함께 증가하였다. Lee *et al.*(2013)의 연구에서도 온도가 증가한 환경하에서 생장한 백합나무의 건조량이 증가하는 것으로 나타났다. 온도가 증가와 함께 S/R율이 증가한 것은 지하부보다 지상부의 생장이 더 많이 증가한 결과라 할 수 있다. 대조구와 건조 처리구 모두 백합나무 유묘의 잎 면적이 온도증가와 함께 커지는 것으로 나타나, 온도 증가는 광합성의 최종 산물인 동화물질을 지하부보다 잎 면적을 증가시키는데 더 많이 투자한 것으로 생각된다. 온도 증가에 의해 백합나무 유묘의 잎 면적이 증가하는 것은 보다 많은 광합성을 통해 생산된 에너지를 이용하여 생존 및 생장을 극대화하기 위한 것으로 판단된다. 이러한 결과는 Richard *et al.*(2000)의 연구에서도 찾아볼 수 있는데, *Acer rubrum*과 *A. saccharum*은 온도 증가에 의해 뿌리보다 잎의 생산성이 크게 증가하였다.

식물의 광합성은 육상생태계의 탄소 순환 및 수지에 중요한 역할을 하는데, 온도는 광합성에 직접 혹은 간접적으로 영향을 준다(Kirschbaum, 2004). 기존의 연구결과들은 온도가 증가하면 식물의 광합성 속도를 주로 증가시키는 것으로 나타났다. Zhao and Liu(2009)는 *Picea asperata*와 *Pinus tabulaeformis*를 대상으로 온도를 증가시킨 결과, 광색소 함량 증가와 함께 광합성 속도가 증가하였다고 보고하였으며, 또 다른 연구에서도 온난화 처리에 따라 *Picea asperata*의 광합성 반응이 촉진된 것으로 보고된 바 있다(Han *et al.*, 2009). 본 연구에서도 대조구와 건조 처리구 모두 온도가 증가할수록 광합성 속도가 증가하는 결과를 보여, 기존의 연구결과와 같은 경향을 나타냈다. 그러나 환경 변화에 의한 광합성 속도의 증가로 생장에 필요한 양보다 많은 광합성 산물이 전분립의 형태로 광합성기

관과 그 주변에 축적되면, 광합성이 억제되는 것으로 알려져 있다(Ro *et al.*, 2001). 본 연구에서는 온도 증가로 인해 광합성 속도가 증가하였는데, 생육 온도의 증가가 백합나무 유묘의 호흡량을 함께 증가시키면서 광합성산물의 소비가 증가되어 광합성산물의 축적량도 감소하고, 전류(current)도 신속하게 이루어져 광합성 억제현상이 완화된 것으로 판단된다. 또한, 온도가 증가할수록 기공전도도와 증산속도가 증가하는 경향을 보였다. 한편, 낮은 온도 하에서 식물은 뿌리에 아미노산이 축적된다(Duncan and Widholm, 1987). 특히, 저온은 뿌리의 활력을 저하시켜 수분의 흡수와 광합성을 감소시키는 주요 원인이 되며, 광합성 산물의 이용능력 저하와 호흡장애 등을 야기한다(Reyes and Jennings, 1994). 본 연구에서도 낮은 온도에서 생육한 백합나무 유묘의 생장 및 광합성 속도가 감소하는 것을 알 수 있었다.

건조 스트레스가 광합성에 미치는 영향은 지금까지 많은 연구결과가 보고되고 있으며, 광합성 효율 감소는 여러 가지 원인에 의한 것으로 밝혀지고 있다(Chaves and Oliveira, 2004). 식물에서 CO₂와 수분 교환은 90% 이상이 기공을 통해서 일어난다. 기공을 통해 흡수된 CO₂로 광합성을 하며, 증산을 통해 수분 조절을 한다. 식물이 수분 결핍에 의한 건조 스트레스의 첫 번째 반응은 기공전도도가 감소하는 것이다(Cornic, 2000). 건조 스트레스로 인한 잎에서의 수분 손실을 줄이기 위해 기공을 닫게 되는데, 식물이 기공을 닫게 되면 잎에서의 수분손실을 줄여주는 대신에 CO₂가 잎으로 들어오는 것을 막아 엽육 세포내 CO₂ 농도는 낮아지게 되고 이에 따라 광합성 속도도 감소하게 된다(Gimenez *et al.*, 1992). 본 연구의 백합나무 유묘는 건조 처리구에서 광합성속도, 기공전도도, 증산속도를 감소시키면서, 건조 스트레스에 의해 기공의 개폐반응을 신속히 조절하여 건조 스트레스에 대한 저항력을 높이는 것이 확인되었다. 수분이용효율은 식물 생장과 밀접한 관련이 있으며, 식물은 수분이 부족한 환경에서 수분이용효율을 높이기 위해 기공을 닫아 광합성 속도보다 증산속도를 더 많이 감소시킨다. 본 연구에서도 백합나무 유묘는 건조 스트레스에 의해 기공을 닫아 증산속도를 감소시킴으로써 수분이용효율이 증가하였으며, 광합성 속도도 함께 감소하였지만 생장에는 영향을 미치지 않았다.

엽록소는 환원력을 지닌 광 수용체로써 식물체에서

중요한 구성 물질이다. 기존의 연구에 의하면, 온도 증가에 의해 엽록소 함량은 증가하거나(Zhao and Liu, 2009), 감소하는(Hamid *et al.*, 2009) 등 다양한 반응을 보인다. 이는 수종에 따라 온도에 대한 생리적 반응이 다르기 때문이다. 백합나무 유묘는 대조구와 건조 처리구 모두 온도가 증가할수록 엽록소 함량이 뚜렷하게 증가하는 경향을 보였다. Zhao and Liu(2009)는 *Picea asperata*와 *Pinus tabulaeformis*를 대상으로 온난화 처리한 결과, 엽록소 a, b 및 총 엽록소 함량이 유의하게 증가하였다고 보고하였으며, 이는 온도 증가가 색소 합성을 돕기 때문이라고 하였다. 엽록소 함량은 스트레스를 받으면, 감소하는 특징을 가지고 있어(Iglesias *et al.*, 2006), 스트레스 평가 지표로 널리 이용되고 있는데, 본 연구에서는 저온 처리구인 -3°C 처리구에서 가장 낮은 값을 나타내 백합나무 유묘는 온도 증가보다 온도 감소가 주요 스트레스 원인으로 판단된다. 또한, 카로테노이드 함량 및 엽록소 a와 b함량의 비도 대조구와 건조 처리구 모두 온도가 증가할수록 증가하였다. 엽록소 a/b가 온도 증가에 의해 증가한 것은 엽록소 a함량 증가가 엽록소 b함량 증가보다 컸기 때문이다.

식물 잎에서의 엽록소 함량은 잎의 질소 함량과 관계가 깊다. 엽록소는 질소함량에 매우 민감하게 변화하는데(Tatjana *et al.*, 2007), 식물의 엽록소 함량과 유용한 질소 함량과의 상호 관계는 이미 많은 연구를 통해 알려져 있다(Verhoeven *et al.*, 1997). 식물은 질소가 결핍된 상태에서 성장하면, 잎의 엽록소 함량이 감소하는데(Toth *et al.*, 2002), 본 연구에서도 온도의 감소로 뿌리의 생산량이 감소하면서, 질소 흡수가 감소하였고, 이로 인해 잎의 엽록소 함량이 감소한 것으로 판단된다. 반면에 온도 증가는 뿌리의 생산량을 증가시켜 토양에서의 질소 흡수가 증가하면서 잎의 엽록소 함량이 증가한 것으로 판단된다.

식물은 광합성에 의해 고정된 탄소를 식물체의 각 기관으로 전류시켜 호흡으로 소비하며, 잉여의 물질은 식물의 건중량 증가로 나타나 성장과 저장에 사용된다(Larcher, 1995). 그러나 식물에 스트레스가 가해질 경우, 탄수화물 배분 패턴은 적절하게 변화되는데, 이러한 현상은 식물이 생존 및 성장에서 우위를 점하기 위해 식물 상호간 경쟁을 하기 때문이다(Ericsson *et al.*, 1996). 본 연구에서 건조 스트레스에 따른 성장 차이가 나타나지 않은 것은 건조 스트레스에 대한 단

기 반응으로 광합성 속도의 감소와 함께 식물의 생장에 필요한 물질생산이 감소하면서 성장보다 생존을 위해 에너지를 더 많이 투자했기 때문으로 생각된다.

적 요

본 연구는 국내 주요 조림수종인 백합나무 유묘의 온도 증가와 건조 스트레스에 따른 성장 및 생리 반응 변화를 알아보려고 실시하였다. 온도 제어는 국립산림과학원 산림유전자원부(경기도 수원시 권선구 온정로 39)의 환경제어실 인공 광 챔버를 이용하였다. 처리 온도는 Fig. 1과 같이 최근 30년 동안(1981-2010) 우리나라 전국 월 평균을 기준으로 -3°C, 0°C, +3°C, +6°C로 설정하였다. 건조 처리는 6월부터 대조구와 건조 처리구로 구분하여 대조구는 충분히 관수하여 최저 -0.1 MPa 이상의 토양 수분 포텐셜을 유지시켰고, 건조 처리구는 유묘의 잎에 초기위조 현상이 나타날 때까지 관수를 하지 않았다. 온도 증가 및 건조 스트레스에 따른 백합나무 유묘의 근원경과 수고의 상대생장율은 대조구와 건조 처리구 모두 온도가 증가할수록 높은 상대생장율을 나타냈으며, 대조구와 건조 처리구에는 차이가 없었다. 또한 백합나무 유묘의 엽면적과 총 건중량을 측정된 결과, 근원경 및 수고 성장과 같은 경향으로 온도가 증가할수록 엽면적과 총 건중량이 증가하였다. 근원경, 수고, 엽면적 및 총 건중량 모두 건조 처리구 내 -3°C 처리구에서 가장 낮은 값을 나타내 백합나무 유묘는 온도 증가보다 저온에 의해서 피해를 입는 것으로 생각된다. 광합성 속도, 암호흡 속도, 기공전도도 및 증산속도도 대조구와 건조 처리구 모두 온도가 증가할수록 증가하였고, 저온 처리구인 -3°C 처리구에서 가장 낮은 값을 보였다. 그러나 수분 이용효율은 온도가 증가할수록 감소하는 경향을 보였다. 총 엽록소 및 카로테노이드 함량도 대조구와 건조 처리구 모두 온도가 증가할수록 함량이 증가하였다. 결론적으로, 온도 증가는 백합나무 유묘의 생리적 반응에 긍정적인 영향과 함께 성장을 촉진시키는 것으로 판단된다. 그러나 온도 감소는 백합나무 유묘의 성장 및 생리적 반응에 부정적인 영향을 미쳐, 생장이 저하되는 것을 알 수 있었다.

Acknowledgments

This study was conducted as a part of the project

'The Topography based Knowledge for Forest Landscape Restoration in BDMS' by Korea Forest Research Institute, Korea Forest Service. We thank for the physical and mental help and efforts of all participants of this study.

REFERENCES

- Arend, M., T. Kuster, M. S. Günthardt-Goerg, M. Dobbertin, and M. Abrams, 2011: Provenance specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*). *Tree Physiology* **31**, 287-297.
- Barber, V. A., G. P. Juday, and B. P. Finney, 2000: Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature* **405**, 668-673.
- Beadle, C. L., 1993: *Growth analysis*. In D.O. Hall, J. M. O. Scurlock, H.R. Bolhar-Nordenkampf, R.C. Leegood and S.P. Long(eds.). Photosynthesis and production in a changing environment a field and laboratory manual. Chapman Hall, London, pp. 36-46.
- Beck, D. E., 1990: *In silvics of North America volume 2, hardwoods*. P. 406-416. Russell M. B. and Barbara H. H.(eds.) USDA, Agriculture Handbook No. 654. Washington, D.C.
- Chaves, M. M., and M. M. Oliveira, 2004: Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects of water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany* **55**, 2365-2384.
- Cornic, G., 2000: Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science* **5**, 1360-1385.
- Danby, R., and D. Hik, 2007: Responses of white spruce (*Picea glauca*) to experimental warming at a subarctic alpine treeline. *Global Change Biology* **13**, 437-451.
- Duncan, D. R., and J. M. Widholm, 1987: Proline accumulation and its implication in cold tolerance of regenerable maize callus. *Plant Physiology* **83**, 703-708.
- Ericsson, T., L. Rytter, and E. Vapaavuori, 1996: Physiology of carbon allocation in trees. *Biomass and Bioenergy* **11**, 115-127.
- Gimenez, C., V. J. Mitchell, and D. W. Lawlor, 1992: Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiology* **98**, 516-524.
- Hamid, N., F. Jawaid, and D. Amin, 2009: Effect of short-term exposure to two different carbon dioxide concentrations on growth and some biochemical parameters of edible beans (*Vigna radiate* and *Vigna unguiculata*). *Pakistan Journal of Botany* **41**, 1931-1836.
- Han, C., Q. Liu, and Y. Y., 2009: Short-term effects of experimental warming and enhanced ultraviolet-B radiation on photosynthesis and antioxidant defense of *Pices asperata* seedlings. *Plant Growth Regulation* **58**, 153-162.
- Hiscox, J. D., and G. F. Israelstam, 1979: A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany* **57**, 1322-1334.
- Iglesias, D. J., A. Calatayud, E. barreno, E. P. Millo, and M. Talon, 2006: Responses of citrus plants to ozone: leaf biochemistry, antioxidant mechanism and lipid peroxidation. *Plant Physiology and Biochemistry* **44**, 125-131.
- Kim, H. Y., J. W. Lee, T. W. Jeffries, and I. G. Choi, 2011: Evaluation of oxalic acid pretreatment condition using response surface method for producing bio-ethanol from Yellow Poplar (*Liriodendron tulipifera*) by simultaneous saccharification and fermentation. *Mokchae Konghak* **39**(1), 75-85.
- Kim, Y. W., and H. K. Moon, 2013: Comparison of physiological characteristics, stomata and DNA content between seedling and 5-year-old somatic plant (somatic embryo derived-plant) in *Liriodendron tulipifera*. *Journal of Korean Forestry Society* **102**, 537-542.
- Kilpeläinen, A., H. Peltola, A. Ryyppö, K. Sauvala, K. Laitinen, and S. Kellomäki, 2003: Wood properties of scots pines (*Pinus sylvestris*) grown at elevated temperature and carbon dioxide concentration. *Tree Physiology* **23**, 889-897.
- Kirschbaum, M. U. F., 2004: Direct and indirect climate change effects on photosynthesis and transpiration. *Plant Biology* **6**, 242-253.
- Koch, G. W., S. C. Sillet, G. M. Jennings, and S. D. Davis, 2004: The limits to tree height. *Nature* **428**, 851-854.
- Korea Forest Research Institute., 2008: Yellow Poplar (*Liriodendron tulipifera* L.) – Growth characteristics and utilization technique. *Research Republic Korea Forest research Institute*. 320pp.
- Kratsch, H. A., and R. R. Wise, 2000: The ultrastructure of chilling stress. *Plant, Cell and Environment* **23**, 337-350.
- Larcher, W., 1995: *Physiological Plant Physiology*. Springer, New York, 97-105.
- Lawson, T., K. Oxborough, J. I. L. Morison, and N. R. Baker, 2003: The responses of guard and mesophyll cell photosynthesis to CO₂, O₂, light, and water stress in a range of species are similar. *Journal of Experimental Botany* **54**, 1743-1752.
- Lee, H. S., S. J. Lee, J. C. Lee, K. W. Kim, and P. G. Kim, 2013: Effects of elevated CO₂ concentration and temperature on physiological characters of *Liriodendron tulipifera*. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **15**, 145-152.
- Lim, C. S., 2010: Selection of cultivars and organic solvents to improve fruit set of greenhouse watermelon during cold period. *Journal of Bio-Environment Control* **19**, 147-152.
- Reyes, E., and P. H. Jennings, 1994: Response of cucumber (*Cucumis sativus* L.) and squash (*Cucurbita pepo* L. var. *melopepo*) roots to chilling stress during early stages of

- seedling development. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **119**, 964-970.
- Richard, J. N., M. L. Tammy, S. H. R. Jennifer, and G. O. N. Elizabeth, 2000: Nitrogen resorption in senescing tree leaves in a warmer; CO₂-enriched atmosphere. *Plant and Soil* **224**, 15-29.
- Ro, H. M., P. G. Kim, and I. B. Lee, 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.
- Rustad, L. E., J. L. Campbell, G. M. Marion, R. J. Norby, M. J. Mitchell, A. E. Hartley, J. H. C. Cornelissen, and J. Gurevitch, 2001: A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* **126**, 543-562.
- Ryu, K. O., S. S. Jang, W. Y. Choi, and H. E. Kim, 2003: Growth performance and adaptation of *Liriodendron tulipifera* in Korea. *Journal of Korean Forestry Society* **92**, 515-525.
- Ryu, K. O., M. S. Han, E. R. Noh, and I. S. Kim, 2014: Age-age correlation on volume growth of Yellow Poplar (*Liriodendron tulipifera* L.). *Journal of Agriculture & Life Science* **48**, 13-23
- Shao, H. B., L. Y. Chu, M. A. Shao, A. J. Cheruth, and H. M. Mi, 2008: Higher plant antioxidants and redox signaling under environmental stresses. *Comptes Rendus Biologies* **331**, 433-441.
- Tatjana, T., B. S. Jurate, U. Akvile, V. Ilona, S. Giedre, D. Pavelas, and S. Algirdas, 2007: Effects of nitrogen fertilizers on wheat photosynthetic pigment and carbohydrate contents. *Biologija* **53**, 80-84.
- Toth, V. R., I. Meszaros, S. Veres, and J. Nagy, 2002: Effects of the available nitrogen on the photosynthetic activity and xanthophylls cycle pool of maize in field. *Journal of Plant Physiology* **159**, 627-634.
- Verhoeven, A. S., D. A. Barbara, and W. A. William, 1997: Enhanced employment of the xanthophylls cycle and thermal energy dissipation in spinach exposed to high light and N stress. *Plant Physiology* **113**, 817-824.
- Volder, A., E. J. Edwards, J. R. Evans, B. C. Robertson, M. Schortemeyer, and R. M. Gifford, 2004: Does greater night-time, rather than constant, warming alter growth of managed pasture under ambient and elevated atmospheric CO₂? *New Phytologist* **162**, 397-411.
- Way, D. A., and R. Oren, 2010: Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiology* **30**, 669-688.
- Wu, Z., P. Dijkstra, G. W. Koch, J. Penuelas, and B. A. Hungate, 2011: Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology* **17**, 927-942.
- Yin, H. J., Q. Liu, and T. Lai, 2008: Warming effects on growth and physiology in the seedlings of the two conifers *Picea asperata* and *Abies faxoniana* under two contrasting light conditions. *Ecological Research* **23**, 459-469.
- Zhao, C. and Q. Liu, 2009: Growth and photosynthetic responses of two coniferous species to experimental warming and nitrogen fertilization. *Canadian Journal of Forest Research* **39**, 1-11.
- Climate Change Information Center. 2014: RCP 8.5 scenario. <http://www.climate.go.kr:8005/index.html>