

전동싸리 근류의 질소고정에 대한 온도의 영향

박태규 · 송종석¹ · 김인선² · 노광수² · 서봉보³ · 정화숙³ · 박재홍³ · 송승달³

경북대학교 환경과학연구소, 안동대학교 자연과학대학 생물학과¹,

계명대학교 자연과학대학 생물학과², 경북대학교 자연과학대학 생물학과³

Effect of Temperature on the Nitrogen Fixation Activity of Root Nodules of *Melilotus suaveolens*

Park, Tae-Gyu, Jong Suk Song¹, In Seon Kim², Kwang Soo Nho², Bong Bo Seo³,
Hwa Sook Chung³, Jae Hong Pak³ and Seung Dal Song³

Environmental Science Institute, Kyungpook National University, Department of

Biology, Andong National University¹, Department of Biology, Kyemyung University²,

Department of Biology, Kyungpook National University³

ABSTRACT

Effects of wintering and temperature on nitrogen fixation activity of nodules of *Melilotus suaveolens* Ledeb. grown in the field and growth chamber conditions were investigated. The biennial plants transferred to the growth chamber from winter field recovered the activity in 3 weeks of incubation and attained the maximum rate of $153 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ in 5 weeks. When root nodules which adapted to different temperatures, were pretreated with 10, 20 and 30°C for 1 hour, and then transferred to 30°C, nitrogen fixation activity was promoted in the nodules exposed to lower field temperature (12°C) with 10°C pretreatment. *M. suaveolens* maintained nitrogen fixation activity in the wide range of temperatures, and was more tolerant to lower temperature than those of other woody leguminous plants. Diurnal changes of nodule activity showed increase with sunrise and decrease with sunset during spring and autumn, but the activity was inhibited during July and August because of high temperature with strong irradiation. Nitrogen fixation activity of annual plant appeared in mid-April, and showed two peaks (104 and 43 mol $\text{C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) in July and September, and then disappeared after October. Nitrogen fixation activity of biennial plant reappeared in mid-March after wintering and attained two peaks (102 and 82 $\mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) in April and June of flowering period, and then disappeared after July due to plant withering by severe drought.

Key words: *Melilotus suaveolens*, Nitrogen fixation activity, Nodule, Temperature adaptation.

서 론

저온은 식물의 물질대사와 생장을 저해하고, 생육시기에 따라 다양한 억제효과를 가지며 고온은 수분결핍을 동반하여 광합성이나 증산 등의 생리작용을 제한함으로써 보다 현저한 피해를 입게 한다. 콩과식물에 있어서 온도요인은 숙주식물의 생산성과 질소대사 등에 영향을 미칠 뿐 아니라 균권에서 *Rhizobia*의 생존과 생장, 숙주식물의 뿌리털 형성과 *Rhizobia*의 부착, 감염사 (infection thread)의 형성과 같은 균류의 형성과정과 발달 및 질소고정 활성에 큰 영향을 미치는 것으로 알려지고 있다 (Pankhurst and Gibson 1973, Day *et al.* 1978, Hernander-Armenta *et al.* 1989, 宋과 朴 1991). 균류가 형성된 콩과식물은 고온처리시에 질소를 시비한 식물체보다 온도에 민감하고 (Ropponen *et al.* 1970, Munns *et al.* 1977, Piha and Munns 1987), 급격한 온도변화는 질소고정활성을 소실시키므로 숙주식물에게 이익을 주지 못한다 (Bordeleau and Pre'vost 1994). 특히 저온은 균류의 초기형성과정을 지연시켜 질소고정 활성을 억제하므로 지하부 균권의 온도는 식물 생장과정에 중요한 요인이 된다 (Waughman 1977, Cralle and Heichel 1982). 또한, 질소고정활성은 빛에 의한 일변화보다 균권의 온도변화에 따라 더 큰 일변화를 보인다 (Eckart and Roguse 1980, Schweitzer and Harper 1980, Denison and Sinclair 1985). 한편 균권의 온도변화는 숙주식물의 종류 및 *Rhizobium* strain에 따라 다른 영향을 미친다 (Ropponen *et al.* 1970, Munevar and Wollum II 1981, Karanja and Wood 1988). 대두 (Duke *et al.* 1979, Trang and Giddens 1980), 알팔파 (Cralle and Heichel 1982), 토크풀 (Roughley and Dart 1970), common bean (Hungria and Franco 1993) 및 cowpea (Rainbird *et al.* 1983) 등에서 온도는 균류 형성과 질소고정 활성에 현저한 영향을 미치는 것으로 알려지고 있으며, 이들 식물의 분포를 결정하는 중요한 요인이다.

1년생 콩과식물의 균류는 생육기간 중 환경조건에 따라 다양한 질소고정 활성의 일변화와 계절적인 변화를 나타내는데 10월 이후에는 균류가 분해되어 활성이 소실된다 (宋과 裴 1992). 1년생 콩과식물의 균류는 1년생과 유사한 양상을 보이는 것과 월동기간 동안 균류의 활성이 억제되었다가 이듬해 봄에 다시 재활성화되는 두 가지 형태가 있고 (金 1991, 宋과 金 1992), 이때 균권의 온도는 소실된 질소고정 활성의 회복과 일변화 및 계절적 변화양상을 결정하는 요인이 된다. 본 연구에서는 1년생 및 월동 후 개화하는 2년생의 전동싸리를 재료로 하여 월동 후 온도 변화에 따른 질소고정 활성의 회복양상을 밝히고, 온도에 대한 질소고정 활성의 적응양상 및 질소고정 활성의 일변화와 계절적 변화에 대한 온도의 영향을 알아보고자 하였다.

재료 및 방법

식물체의 생육과 온도처리

야외에서 자생하는 전동싸리 (*Melilotus suaveolens* Ledeb.) 군락에서 1993년 7~8월에 채종한 충실한 종자를 선별하여 0.2% $HgCl_2$ 에서 10분간 표면 살균하고, 30°C 항온기에서 발아시켜 뿌리가 1.5~2 cm 자란 것을 직경 15 cm, 높이 20 cm의 화분에 3개체씩 심어 자연광을 이용한 비닐 하우스에서 사경재배(모래:버미큘라이트 = 3:1)하였다. 배양액은 무질소 Hoagland 용액을 생육 초기에는 주 2회로 화분당 50 mL씩 공급하고, 충분한 수분 상태를 유지하기 위하여 식물체가 생장함에 따라 생육 후기에는 100 mL씩 공급하였다.

경북대학교 구내에서 자생하는 1년생과 2년생 전동싸리의 생육과정에 따른 질소고정 활성의 일변화와 계절적인 변화에 대한 온도의 영향을 조사하기 위하여 채집한 근류를 10, 20, 및 30°C로 조절한 항온기에서 온도처리 한 후 (朴 1992, 宋과 裴 1992), 아세틸렌 환원법으로 질소고정 활성을 측정하였다. 월동중인 근류의 질소고정활성의 회복에 미치는 온도의 영향을 알아보기 위하여 식물체를 생장실(10 Klux)에 옮겨 각 온도에 따른 활성의 변화를 분석하였다.

질소고정 활성의 측정

1994년 1월부터 11월까지 생장실 및 야외에서 생장중인 전동싸리의 질소고정 활성을 측정하기 위하여 채집한 근류는 즉시 10 mL 반응병에 넣고 1cc 아세틸렌(C_2H_2) 가스를 주입하여 1시간 배양한 후 Porapak R Column (182 cm × 0.32 cm)을 이용한 Shimadzu 8A Gas Chromatograph에서 불꽃 이온화 검출기 (FDI)에 의해 환원된 에틸렌 (C_2H_4) 량을 정량하여 분석하였다 (Fellows et al. 1987).

결과 및 고찰

월동 2년생 근류의 질소고정 활성과 온도

동절기인 1월 30~31일(평균기온 2 ~ 3°C)에 야외에서 월동중인 전동싸리를 생장실(20°C, 10 Klux) 조건으로 옮겼을 때 질소고정 활성의 회복과정은 Fig. 1과 같다. 이식 3일째부터 활성이 나타나서 지상부의 생장과 더불어 서서히 증가하고 35일 후에 최대치 $153 \mu\text{mol } C_2H_4 \cdot g \text{ fr wt nodule}^{-1} \cdot h^{-1}$ 에 달하였으며, 그 후 감소하여 $60 \mu\text{mol } C_2H_4 \cdot g \text{ fr wt nodule}^{-1} \cdot h^{-1}$ 수준을 유지하였다. 야외의 대조구에서는 저온(평균기온 2 ~ 3°C)에 의해 활성이 억제되었으며 평균기온 12.5°C 이상인 3월 중순에 $28 \mu\text{mol } C_2H_4 \cdot g \text{ fr wt nodule}^{-1} \cdot h^{-1}$ 의 활성을 보였다. 즉 월동기간 중 저온에 노출된 전동싸리 근류는 균권의 온도가 상승함에 따라 점진적으로 순응하여 재활성화 되는 것으로서, 이는 Duke 등(1979)이 42일간 성장한 대두에서 13°C에서 억제된 질소고정 활성이 20°C로 옮겼을 때 20일 경과 후에 회복되기 시작했다는 사실과 유사한 결과이었지만, 오리나

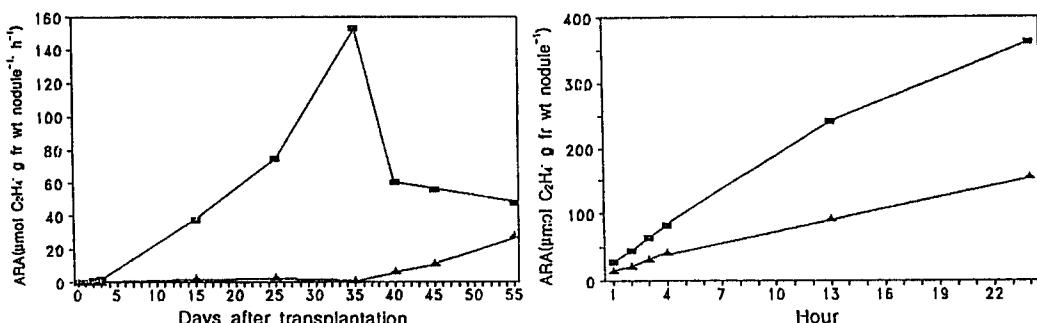


Fig. 1. Changes of nitrogen fixation activity (ARA) in the wintering root nodules of *M. suaveolens* transplanted to the laboratory condition (20°C, 10 Klux) in January (■) and of that in the field (▲).

Fig. 2. Time trends of the acetylene reduction activity (ARA) of wintering root nodules of *M. suaveolens* treated with 30°C (■) and 20°C (▲) in April.

무의 균류에서 저온에 의한 질소고정 활성의 저해가 온도 상승에 의해 즉시 회복된다는 Winship과 Tjepkema(1985)의 보고와는 다른 결과였다. Hartwig와 Nosberger (1994)는 잎이 탈락되면 식물의 질소저장능이 감소되고 질소고정 균류내에 질소화합물을 축적하게 되는데, 이때 어떤 기작에 의해 균류내 산소화산저항이 증가되어 균류의 호흡이 억제되고 질소고정 활성이 소실된다고 했으나, 질소고정 활성의 회복에 대한 정확한 기작은 밝혀진 바 없다. 한편 4월에 식물체로부터 분리한 균류를 30°C와 20°C로 처리하였을 때 질소고정 활성의 지속 정도는 Fig. 2와 같다. 20°C로 처리된 것은 30°C 처리에 비해 38%의 활성을 보였으며, 24시간까지 활성을 유지하였다. 그러나 金(1991)이 물오리나무의 균류에서 조사한 질소고정 활성은 4시간까지 지속된 후 감소하였는데, 이는 균류가 식물체로부터 분리됨으로써 지상부로부터의 에너지 공급이 중단되어 활성이 점차 저해되는 것으로 생각된다.

온도에 대한 질소고정 활성의 적응

생육지의 온도와 온도구배 처리에 따른 균류의 질소고정 활성의 변화는 Fig. 3과 같다. 전동싸리 균류를 10, 20 및 30°C에서 2시간 처리하고 일제히 30°C로 옮겼을 때 활성은 균권의 온도에 따라 큰 변화를 보였다. 균권의 온도 12°C의 균류를 10°C에 처리하여 30°C로 옮겼을 때 1시간 경과 후 30°C 처리구와 같은 활성으로 회복되었고, 균권의 온도가 16°C인 경우 10°C로 처리한 후 30°C로 옮겼을 때 3시간 후 30°C 처리구와 같은 활성으로 회복되었다. 그러나 균권의 온도가 21°C인 경우 10°C로 처리하여 30°C로 옮겼을 때 활성이 회복되지 않았다. 대두에서는 균권의 온도 15°C에서의 질소고정 활성은 25°C에 비해 34%에 불과하였다 (Walsh and Layzell 1986). 전동싸리는 균권의 온도가 저온(12°C)일 경우에는 생육온도와 유사한 저온(10°C)에서 전처리한 후 최적 활성치를 보이는 30°C로 옮겼을 때 질소고정 활성이 빠르게 회복되었으나, 비교적 높은 온도(21°C)의 균류를 저온(10°C)에서 전처리하였을 때 30°C에서의 활성은 크게 저해되어 5시간후에 대조구의 60%였다.

Table 1은 0°C에서 45°C까지 5°C 간격의 온도구배에 따른 전동싸리 균류의 질소고정 활성을 나타낸 것이다. 균류는 5°C에서 25°C까지 점진적인 활성의 증가를 보였고, 30°C에서 최대치 $132.9 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 로 되었다. 0, 5, 10, 15, 20, 25, 35, 40 및 45°C의 각 처리온도에 대한 질소고정 활성치는 최대치에 대해 각각 2.8, 19.0, 21.4, 25.2, 39.4, 53.4, 84.3, 2.9 및 0.3%으로서, 40°C 이상과 0°C에서는 활성이 거의 억제되었으나, 다른 균류식물에 비하여 저온에 대한 적응성이 현저하였다. 宋과 金(1992), 金(1991) 및 宋 등(1993)이 밝힌 싸리, 물오리나무 및 보리수나무의 균류는 10°C 이하에서 30°C에 비해 5% 이하의 낮은 활성을 보였고, 매듭풀(宋과 裴 1992)과 자주개자리(朴 1992)의 균류는 저온 내성을 보였다. 땅콩은 40°C 처리시에 균류 형성 및 질소고정 활성이 소실되었고, 37°C에서도 계속 처리할 때 활성의 저해를 보였다 (Kishinevsky *et al.* 1992).

균류를 각 온도에서 1시간 처리한 후 25°C로 옮겼을 때의 질소고정 활성의 변화는 저온 처리의 균류에서 고온처리에 비해 활성의 촉진을 보였다. 5, 10, 및 15°C의 균류는 각각 36.7, 47.3 및 $58.7 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 로서 각 온도의 활성에 비해 1.46, 1.67 및 1.75배 증가되었으나, 고온인 35°C와 40°C에서 처리된 것은 각각 0.61과 0.16배로서 억제를 보였다. Huss-Danell 등(1987)은 고온에 의해 균류의 활성 저해가 비가역적으로 일어난다고 보고하였고, Piha와 Munns(1987)에 의하면, 고온의 영향은 숙주식물에 대한 저해보다 균류의 발달과 기능에 더 큰 저해를 준다고 하였다.

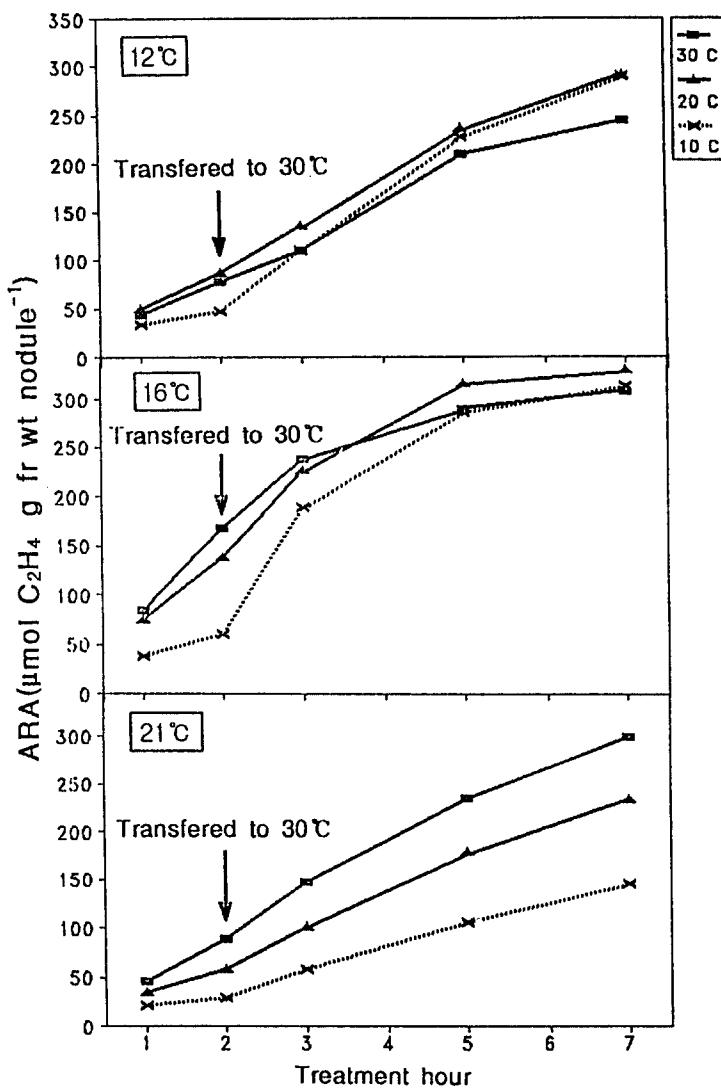


Fig. 3. Effects of different rhizospheric temperatures on the acetylene reduction activity (ARA) in the root nodules treated with 10, 20 and 30°C for 2 hours and then transferred to 30°C.

Table 1. Effects of temperature on the acetylene reduction activity (ARA, $\mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) in the root nodules of *M. suaveolens* and ARA changes one hour after the nodules were transferred to 25°C

ARA	Temperature (°C)									
	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45
Control	3.7	25.2	28.4	33.5	52.4	71.0	132.9	112.0	3.9	0.4
Transferred to 25°C	6.1	36.7	47.3	58.7	61.4	66.2	82.0	17.7	0.2	0

질소고정 활성의 계절변화와 일변화에 대한 온도 영향

Fig. 4는 각 계절별로 전동싸리 근류를 10, 20 및 30°C로 처리하였을 때 질소고정 활성의 일변화를 나타낸 것이다. 4월에는 오전중에 점차 활성이 증가하여 12시경(90,000 Lux, 21°C)에 최고치 $309 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (30°C)을 보인 후 급격하게 감소하였고, 저녁(8,000 Lux, 16°C)에는 $50 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 이하의 낮은 활성을 유지하였다. 20°C 처리에서는 오전중 30°C에서와 유사한 활성치를 보였으나, 오후에는 감소하였고, 10°C에서는 30°C에 비해 30~50%로서 현저한 활성의 억제를 보였다. 5월에는 오전 6 ~ 10시 사이에(40,000 Lux, 20°C) 활성이 촉진되었으나, 8 ~ 12시 사이에(90,000 Lux, 27°C) $88 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 로 유지되었고, 그 후 점차 감소되었으며, 30°C 처리에 대한 20°C와 10°C 처리에서의 상대 활성값은 각각 70.5%와 52.3%였다. 강한 일사로 고온 건조한 8월에는 오전 8시(40,000 Lux, 25°C)에 30°C 처리에서 최고 $13.4 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 의 현저히 낮은 값으로부터 점차 감소하였고, 10°C와 20°C 처리에서는 거의 활성이 소실되었다. 10월에는 다시 활성의 촉진을 보여 10시에(80,000 Lux, 22°C) 최대치 $169 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 까지

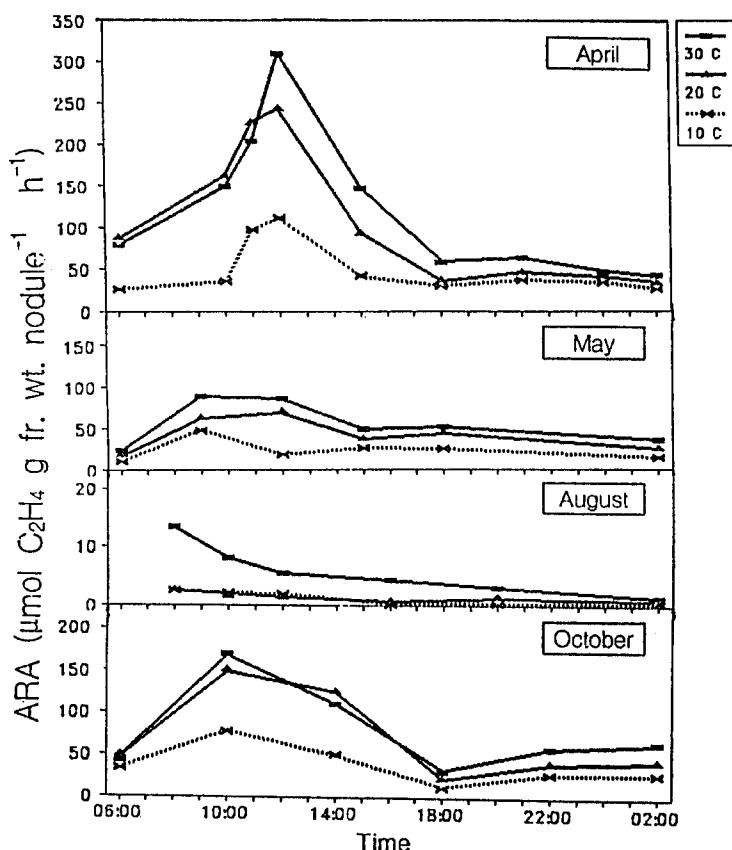


Fig. 4. Diurnal changes of acetylene reduction activities (ARA) in the root nodules of *M. suaveolens* in April, May, August, and October.

증가하였다. 외부의 온도가 20°C로 되는 4월과 10월에는 20°C 처리에서의 일변화가 30°C 처리구와 유사하였다. 8월의 현저한 활성 저해는 근권 온도가 34°C인 대두에서 30°C에 비해 70% 활성 감소를 보였다는 Sinclair와 Weisz(1985)의 보고와 유사하였다. 또한 宋과 裴(1992)는 매듭풀에서 오전 11시와 오후 5시에 2회의 근류 활성의 최대치를 보고하였고, 朴(1993)은 녹두의 경우 오후 6시경에 활성의 최대치를 관찰하였으며, 주간에 충분한 광조건에도 불구하고 고온으로 인해 활성이 저해되는 현상을 설명하였다. 한편 Hardy와 Havelk(1976)는 근류의 질소고정 활성의 일변화에 영향을 미치는 가장 중요한 요인으로서 근류에 공급되는 광합성 산물의 변화를 들었다. 전동싸리는 소형의 초본식물로서 질소고정 활성이 일출과 더불어 증가하고 일몰 후 점차 감소하나, 계절에 따라서는 수분 결핍이나 근권의 저온 또는 고온에 의해 일조 조건보다 큰 저해 현상을 나타내었다(宋과 朴 1991).

Fig. 5는 야외에서 생육하고 있는 1년생 및 2년생의 전동싸리 근류에 대해 질소고정 활성의 계절 변화와 10, 20 및 30°C의 온도처리에 따른 영향을 나타낸 것이다. 1년생은 4월 중순경에 활성이 나타나기 시작하여 30°C의 처리구의 경우 6월에 최대치 $104 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 을 보인 후 7~8월 중에는 고온으로 인해 활성이 최소로 감소하였고, 9월경에 다시 증가하여 제2의 극대치($42.8 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)을 보였으며, 10월 이후에는 활성이 나타나지 않았다(Fig. 5-A). 월동 2년생은 1년생보다 이른 3월 중순경에 활성이 촉진되었고, 30°C의 처리구의 경우 4월초에 최대치 $102 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 로 되었으며, 개화 기인 5월말에서 6월 초에 제2의 최대치 $81 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 로 되었고, 7월 이후에는 고온 건조한 기후로 인해 식물체의 고사와 함께 근류가 분해 또는 건조하여 활성이 소실

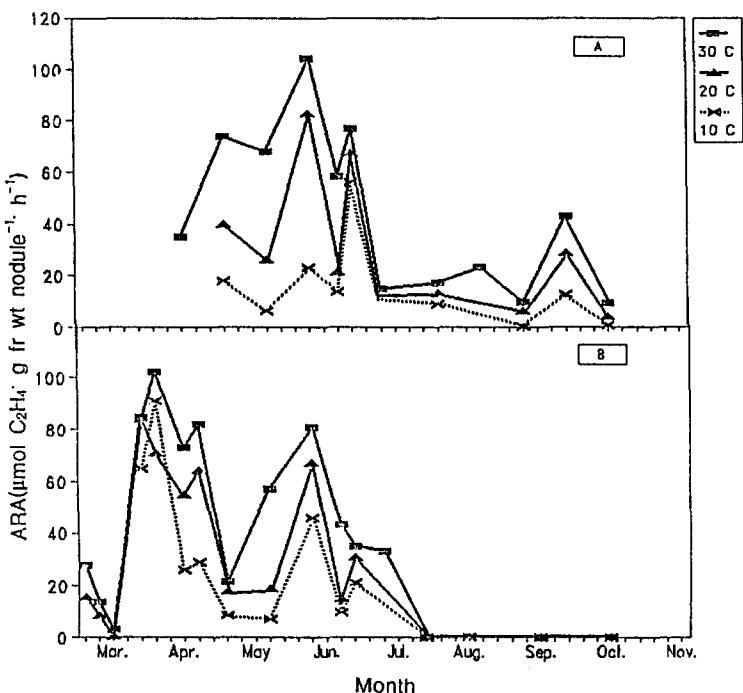


Fig. 5. Seasonal changes of acetylene reduction activity (ARA) in the root nodules of *M. suaveolens* treated with different temperatures (10, 20, and 30°C): A, annual plant ; B, biennial plant.

되었다 (Fig. 5-B). 1년생은 초기에 균류균의 감염과 균류형성의 기간이 필요하므로 2년생에 비해 활성이 늦게 나타났으나 2년생에 비해 활성이 높았고, 저온(10°C)에서의 활성의 저해가 현저하였다. 월동 2년생은 1년생에 비해 활성의 회복이 빨랐으며, 3 ~ 4월에는 균권의 불안정한 환경으로 온도 처리간에 큰 차이가 없었으나 그 후 활성에 대한 온도의 영향이 현저하였다. 균류활성의 계절변화에 있어서 金(1991), 洪과 宋(1990) 및 宋 등(1993)이 각각 보고한 물오리나무, 아카시나무 및 보리수나무 등 다년생 목본류의 균류는 4 ~ 5월과 9 ~ 10월, 6 ~ 7월과 9월 및 5 ~ 6월과 9 ~ 10월에 각각 2회의 최대치를 보였다. 그러나 다년생 목본류 이면서 1년생 균류를 갖는 싸리는 6월에 1회의 활성 최고치를 나타내었다 (宋과 金 1992).

적 요

야외 및 생장실에서 생육하는 전동싸리에 대하여 월동 중 온도처리에 의한 균류의 질소고정 활성의 변화를 조사하였다. 2년생의 전동싸리는 월동기간 중에 생장실(20°C)로 옮겼을 때 3주 후부터 질소고정 활성이 촉진되어 5주 후에는 최대치 $153 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 으로 되었다. 생육온도가 다른 야외의 전동싸리 균류를 10, 20 및 30°C에서 1시간 전처리한 후 30°C로 옮겼을 때 활성의 변화는 12°C 야외의 것이 21°C 야외의 것보다 10°C 전처리구에서 빠른 활성의 촉진을 보였다. 전동싸리는 저온에서 높은 질소고정 활성을 유지하였다. 계절에 따른 균류의 질소고정 활성의 일변화는 봄과 가을에는 주간에 상승하고 일몰시에 감소하였으나, 7 ~ 8월의 고온 건조기에는 전체적으로 억제되었다. 1년생의 야생 전동싸리는 4월 중순경에 질소고정 활성이 시작되어 6월과 9월에 각각 최대값 104와 $42.8 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 를 보였고, 10월 이후에는 소실되었다. 2년생은 3월 중순경에 활성이 나타났고, 4월에 최대값 $102 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 를 보인 후 개화기인 6월에 제 2의 최대치 $81 \mu\text{mol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{g fr wt nodule}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 를 보였으며, 7월 이후에는 식물체의 고사와 함께 균류의 활성이 소멸되었다.

인용문헌

- 金成俊. 1991. 물오리나무(*Alnus hirsuta* Ruph.)의共生的窒素固定과調節機作. 慶北大學校博士學位論文. 70p.
- 朴銀美. 1993. 녹두(*Phaseolus radiatus* L.)의生長과窒素固定活性에대한磷과窒素의影響. 慶北大學校碩士學位論文. 46p.
- 朴正淑. 1992. 자주개자리(*Medicago sativa* L.)의生長과共生窒素固定活性에대한地上部刈取와窒素및磷의影響. 慶北大學校碩士學位論文. 40p.
- 宋承達·朴泰圭. 1991. 전동싸리生長과窒素固定活性에미치는環境要因의影響. 任良宰教授停年紀念論文集 pp.79-103.
- 宋承達·裴常漢. 1992. 매듭풀(*Kummererowia striata* (Thunb.) Schindl.)個體群의窒素固定活性과生育特性의季節變化. 韓國生態學會誌 15: 377-386.
- 宋承達·李敬鎮·朴泰圭·安正善·金俊鎬. 1993. 보리수나무(*Elaeagnus umbellata*)의窒素固定活性에대한環境要因의影響. 韓國生態學會誌 16: 159-162.
- 宋承達·金芳鑑. 1992. 싸리(*Lespedeza bicolor* Turcz.)의共生窒素固定活性과生育環境要因의變化. 韓國植物學會誌 35: 317-322.

- 洪聖鎮·宋承達. 1990. 아카시나무(*Robinia pseudo-acacia* L.)의共生的窒素固定과環境要因. 韓國生態學會誌 13:93-100.
- Bordeleau, L.M. and D. Pre'vost. 1994. Nodulation and nitrogen fixation in extreme environments. Plant Soil 161: 115-125.
- Cralle, H.T. and G.H. Heichel. 1982. Temperature and chilling sensitivity of nodule nitrogenase activity in unhardened alfalfa. Crop Sci. 22:300-304.
- Day, J.M., R.J. Roughley, A.R.J. Eaglesham, M. Dye and S.P. White. 1978. Effect of high soil temperatures on nodulation of cowpea, *Vigna unguiculata*. Ann. Appl. Biol. 88:476-481.
- Denison, R.F. and T.R. Sinclair. 1985. Diurnal and seasonal variation in dinitrogen fixation (acetylene reduction) rates by field-grown soybean. Agronomy J. 77: 679-684.
- Duke, S.H., L.E. Schrader, C.A. Henson, J.C. Servaltes, R.D. Vogelzang and J.W. Pendleton. 1979. Low root temperature effects on soybean nitrogen metabolism and photosynthesis. Plant Physiol. 63:956-962.
- Eckart, J.F. and C.A. Roguse. 1980. Effects of diurnal variation in light and temperature on the acetylene reduction activity (nitrogen fixation) of subterranean clover. Agronomy J. 72: 519-523.
- Fellows, R.J., R.P. Patterson, C.D. Raper Jr. and D. Harris. 1987. Nodule activity and allocation of photosynthate of soybean during recovery from water stress. Plant Physiol. 84:456-460.
- Hardy, R.W.F. and U.D. Havelk. 1976. Photosynthate as a major factor limiting nitrogen fixation by field-grown legumes with emphasis on soybeans. In P.S. Nutman(ed), Symbiotic Nitrogen Fixation in Plants, Cambridge University Press, New York. pp. 421-439.
- Hartwig, U.A. and J. Nosberger. 1994. What triggers the regulation of nitrogenase activity in forage legume nodule after defoliation. Plant Soil 161: 109-114.
- Hermander-Armenta., R, H.C. Wien and A.R.J. Eaglesham. 1989. Carbohydrate partitioning and nodule functioning in common bean after heat stress. Crop Sci. 29:1292-1297.
- Hungria, M. and A.A. Franco. 1993. Effects of high temperature on nodulation and nitrogen fixation by *Phaseolus vulgaris* L. Plant Soil 149:95-102.
- Huss-Danell, K., L.J. Winship and A.S. Hahlin. 1987. Loss and recovery of nitrogenase in *Alnus incana* nodules exposed to low oxygen and low temperature. Physiol. Plant. 70:355-360.
- Karanja, N.K. and M. Wood. 1988. Selecting *Rhizobium phaseoli* strains for use with beans (*Phaseolus vulgaris* L.) in Kenya: Tolerance of high temperature and antibiotic resistance. Plant Soil 112:15-22.
- Kishinevsky, B.D., D. Sen and R.W. Weaver. 1992. Effect of high root temperature on *Bradyrhizobium*-peanut symbiosis. Plant Soil 143:275-282.
- Munevar, F. and A.G. Wollum II. 1981. Effect of high root temperature and *Rhizobium* strain on nodulation, nitrogen fixation, and growth of soybeans. Soil Sci. Soc. Am. J.

- 45:1113-1120.
- Munns, D.N., V.W. Fogle and B.G. Hallock. 1977. Alfalfa root nodule distribution and inhibition of nitrogen fixation by heat. *Agron. J.* 69:377-380.
- Pankhurst, C.E. and A.H. Gibson. 1973. *Rhizobium* strain influence on disruption of clover nodule development at high root temperature. *J. Gen. Microbiol.* 74:219-231.
- Piha, M.I. and D.N. Munns. 1987. Sensitivity of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) symbiosis to high soil temperature. *Plant Soil* 98:183-194.
- Rainbird, R.M., C.A. Atkins and J.S. Pate. 1983. Effect of temperature on nitrogenase function in cowpea nodules. *Plant Physiol.* 73:392-394.
- Roponen, I., E. Valle and T. Ettala. 1970. Effect of temperature of the culture medium on growth and nitrogen fixation of inoculated legumes and *Rhizobia*. *Physiol. Plant.* 23:1198-1205.
- Roughley, R.J. and P.J. Dart. 1970. Growth of *Trifolium subterraneum* L. selected for sparse and abundant nodulation as affected by root temperature and *Rhizobium* strain. *J. Exp. Bot.* 21:776-786.
- Schweitzer, L.E. and J.E. Harper. 1980. Effect of light, dark and temperature on root nodule activity (acetylene reduction) of soybean. *Plant Physiol.* 65: 51-56.
- Sinclair, T.R. and P.R. Weisz. 1985. Response to soil temperature of dinitrogen fixation (acetylene reduction) rates by field-grown soybeans. *Agronomy J.* 77: 685-688.
- Trang, K.M. and J. Giddens. 1980. Shading and temperature as environmental factors affecting growth, nodulation, and symbiotic N fixation by soybeans. *Agronomy J.* 72:305-308.
- Walsh, K.B and D.B. Layzell. 1986. Carbon and nitrogen assimilation and partitioning in soybeans exposed to low root temperatures. *Plant Physiol.* 80:249-255.
- Waughman, G.J. 1977. The effect of temperature on nitrogenase activity. *J. Exp. Bot.* 28: 949-960.
- Winship, L.J. and J.D. Tjepkema. 1985. Nitrogen fixation and respiration by root nodules of *Alnus rubra* Bong: Effects of temperature and oxygen concentration. *Plant Soil* 87:91-107.

(1995년 5월 11일 접수)