

안산 공단지역에 식재된 소나무류 2종의 성장과 생리학적 반응

진현오 · 최동수¹ · 이충화^{2*} · 정용호² · Koike, Takayoshi¹

경희대학교 생명과학부, ¹일본 북해도대학 북방생물권 필드과학센터, ²국립산림과학원 산림환경부

Growth and Physiological Responses of Two Pine Species Grown under Polluted Ansan Industrial Region

Jin, Hyun-O, Dong-Su Choi¹, Choong-Hwa Lee^{2*}, Yong-Ho Jeong² and Takayoshi Koike¹
College of Life Science and Natural Resources, Kyunghee University, Yongin 449-701, Korea

¹Hokkaido University, Forest, FSC, Sapporo 060-0809, Japan

²Department of Forest Environment, Korea Forest Research Institute, Seoul 130-712, Korea

ABSTRACT: We investigated the effects of pollutants on two pine species (*Pinus koraiensis* and *Pinus rigida*) in an industrial region, using a physiological approach. We measured the growth and physiological parameters (photosynthetic activity and chemical contents) of the pine trees in relation to environmental pollutants. The concentrations of manganese (Mn), fluorine (F) and chlorine (Cl) in needles of two pine species at the damaged site were significantly higher than those at the control site, and concentrations of essential elements (P) and chlorophyll in needles at the damaged site were significantly lower than at the control site. The light-saturated net photosynthesis (P_{sat}), apparent quantum yield (Φ), carboxylation efficiency (CE) of both pines at the damaged site were significantly lower than those at the control site. The length of shoots and survivorship of needles of two pines at the damaged site were significantly lower than those at the control site. Especially, at damaged site, growth of shoots and needle longevity of *P. koraiensis* are larger than those of *P. rigida*.

Key words: Chlorophyll, Phosphorus, Photosynthetic capacity, *Pinus koraiensis*, *Pinus rigida*

서 론

급속한 경제발전으로 인한 환경오염은 대도시와 공업단지를 중심으로 빠르게 확대되어 가고 있다. 우리나라는 1960년대 이후 대기오염물질 배출량의 증가로 인한 환경오염과 pH 4.0 전후의 산성비가 공단지대 및 대도시 주변에서 계속 관측되고 있으며(전 등 1994, Lee et al. 2003), 토양 산성화가 전국 각지에서 관측되고 있다(이 등 1996, 이와 이 2000). 특히, 최근에는 서해안 지역의 대기오염 물질의 급속한 증가와 함께 토양 산성화가 빠르게 진행되고 있으며(조 1999, 이와 박 2001, 환경부 2002), 비교적 대기오염이나 토양 산성화에 내성이 강한 소나무류(Burns and Honkala 1990)의 쇠퇴가 대도시와 공단 지대 주변에서 관찰되고 있다(Lee et al. 2003, 이 등 2004a).

지난 반세기 동안, 한국의 삼림생태계는 증가하는 SO₂, NOx 및 산성우 등에 노출되어 있었다. 대기오염물질(SO₂, O₃, NOx, F, Cl 등)과 건습성 침착에 노출된 수목은 대기오염 물질의 흡수나 환경 스트레스에 노출되어 수목의 성장에 변화를 가져오게 된다. 특히, 잎의 기공 전도(Winner 1981), 클로로필 함량

(Reich 1983, Reich et al. 1995) 및 Rubisco 활성(Farquhar and Sharkey 1982, Shareky 1985)에 영향을 끼쳐 수목의 성장과 밀접한 관련이 있는 광합성능(Matyssek et al. 1995, Lambers et al. 1998, Larcher 2003)에 영향을 주어 잎의 수명(Matyssek et al. 1993) 및 수목의 성장에 악영향을 끼친다(Izuta et al. 2001, Fornasiero 2003, Choi et al. 2005). 최근 대기 중 오염물질의 방출량은 안정세로 접어들며 점차 줄어들고 있지만(환경부 2002), 소나무 등의 삼림 쇠퇴는 계속되고 있다.

본 연구는 수목 쇠퇴 현상이 나타나고 있는 안산 공단 지역의 잣나무와 리기다소나무의 성장 저하 실태와 쇠퇴 징후의 원인을 구명하여, 수목 쇠퇴 현상을 예방, 방지하고 삼림생태계 회복을 위한 기초 자료를 제공하기 위하여 수행하였다.

재료 및 방법

조사지 개황

조사대상지 중 피해구는 안산시 반월공단에 위치하고 있는 전망대공원(37°2' N, 126°4' E)을, 대조구는 경기도 광주시에 소재하고 있는 경희대학교 연습림(37°3' N, 127°1' E)에서 잣

* Corresponding author; Phone: +82-2-961-2557, e-mail: hwa21@foa.go.kr

나무(*Pinus koraiensis*)와 리기다소나무(*Pinus rigida*) 식재지에서 2002년 8월부터 2003년 8월까지 약 1년간 4회에 걸쳐 조사하였다.

조사지의 고도, 토양, 방위, 경사 등의 입지여건과 수령이 동일한 13년생 잣나무와 리기다소나무 임분을 선정하여 대조구에 3개, 피해구에 6개의 조사구(20×20m)를 설정하였다. 피해구는 서쪽 사면과 남쪽 사면에 각각 3개의 조사구를 설정하였다. 두 지역 모두 화강암을 모재로 하는 갈색 산림 토양이며, 피해구 반월공단은 1977년부터 조성되었으며 최근 강수 중 음이온 함유량이 높은 서해안 지역에 위치하고 있다(이 등 2004b). 조사지의 연평균 이산화황(SO₂) 농도는 반월공단(안산시 원시동)이 0.012 ppm, 대조구(성남시 단대동)가 0.005 ppm, 미세 먼지(PM10)는 각각 99.5 μg/m³과, 53.6 μg/m³, 오존(O₃)은 0.020 ppm과 0.019 ppm, 이산화질소(NO₂)는 0.033 ppm과 0.042 ppm으로 이산화황과 미세 먼지에서 지역간에 큰 차이를 나타내었다(환경부 2003).

토양분석

토양 pH는 1:5 증류수 토양 현탁액을 pH메타를 이용하여 측정하였으며, 유기물은 Tyurin법, 전질소는 Kjeldahl법, 유효인산은 Lancaster법, 양이온 치환 용량은 Brown 간이법으로 측정하였다(농업기술연구소 1988).

절간 성장량 및 침엽의 잔존율

잣나무와 리기다소나무의 당년생에서 5년생까지의 절간 성장 및 침엽의 잔존율을 측정하였다. 침엽의 잔존율은 잔존침엽수/총침엽수×100(%)으로 계산하였다(Kayama *et al.* 2003).

광합성률 측정

광합성률은 광-광합성곡선과 최대순광합성률(A)/세포내이산화탄소농도(Ci) 곡선으로 측정하였다. 광합성률은 open gas exchange system(LI-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, USA)을 사용하여 측정하였다. 이때 광합성 광량속밀도(photosynthetic photon flux density; PPF)는 1,000~1,200 μmol·m⁻²·s⁻¹(cool halogen lamp; WALZ, Effeltrich, Germany), 엽 온도는 25℃, 상대습도는 50~70%를 유지하였다. A/Ci 곡선의 측정은 침엽을 챔버안에서 약 10분간 순화시킨 후, CO₂ 농도가 150~1500 ppm의 범위내에서 측정하였다.

또한, 광 환경에 따른 광합성률의 반응곡선(광-광합성곡선)의 측정은 휴대형 가스분석기(portable gas analyzer; H4A, ADC BioScientific, Hoddesdon, U.K.)를 사용하였다. 15~20분의 침엽

을 침엽 챔버(137 cm³, ADC BioScientific, Hoddesdon, U.K.)에 넣은 후 챔버내의 온도를 23~25℃, CO₂ 농도는 355~360 ppm을 유지하였다. PPF가 2000, 1000, 500, 100, 0 μmol·m⁻²·s⁻¹에서의 광합성률 변화를 측정하였다. 순광합성률 곡선은 얻어진 데이터로부터 아래의 식으로 계산하였다(Thornley 1976).

$$P = \frac{\phi I + P_{\max} - \sqrt{(\phi I + P_{\max})^2 - 4\theta\phi I P_{\max}}}{2\theta} - r_d$$

여기에서 P는 Net photosynthetic rate, ϕ 는 initial slope of the curve, I는 incident PPF, P_{max}는 light-saturated rate of gross photosynthesis, θ 는 convexity factor of the curve, 그리고 r_d는 dark respiration rate를 의미한다.

침엽의 클로로필 함량 및 체내 원소 함량 분석

광합성 측정 후, 침엽의 클로로필 a와 b의 함량은 DMSO(dimethyl sulfoxide) 추출법에 의하여 추출 후 분광광도계(Type 100-50, Hitachi, Tokyo, Japan)를 이용하여 흡광도를 측정하였다(Barnes *et al.* 1992). 남은 침엽은 1주일간 60℃로 건조시킨 후, 분쇄기(Wonder Blender, Osaka Chemica Co., Japan)를 사용하여 분쇄시켜, 마이크로웨이브 분해장치(O.I analytical, College station, TX)를 이용해 습식분해 후, 플라즈마 발광분석장치 ICP(Jarrel Ash, USA)에 의해 체내 원소 함량을 분석하였다.

결과 및 고찰

토양의 pH 및 화학성

대조구 및 피해구의 토양의 pH 및 화학적 성질을 분석한 결과(Table 1), 토양 pH는 대조구 4.8, 피해구 4.2로서 피해구는 강산성을 나타내었다. 그 외 유기물(O.M.), 유효인산(Avail. P₂O₅) 및 양이온 치환용량(CEC)은 대조구에 비하여 피해구에서 낮은 함량을 나타내었다. 한편 피해구의 유기물함량은 3.1%로서 일반 삼림토양의 표토층보다 매우 낮게 나타났으며, 전질소(T.N.)와 유효인산 등의 무기영양원소도 일반 삼림토양보다 적은 함량을 나타내었다(정 등 2003).

잣나무 및 리기다소나무의 성장량 및 잔존율

두 수종의 연간 절간 성장의 변화를 조사한 결과(Fig. 1), 두 수종 모두 당년 가지에서 5년생 가지까지 피해구의 성장량이 대조구에 비하여 유의적으로 감소(P<0.01)하였다.

또한 대조구에 식재되어 있는 잣나무의 5년생 침엽은 60%의

Table 1. Some chemical properties of forest soil at two investigated sites (n=5, mean±SD)

Site	Parent rock	pH (H ₂ O)	O.M. (%)	T.N. (%)	Avail. P ₂ O ₅ (mg/kg)	CEC (cmol _e /kg)
Control	Granite	4.8 ± 0.4 ^a	8.1 ± 1.1 ^a	0.20 ± 0.03 ^a	17.2 ± 2.2 ^a	17.4 ± 2.4 ^a
Damaged	Granite	4.2 ± 0.3 ^b	3.1 ± 0.7 ^b	0.16 ± 0.02 ^a	7.0 ± 1.3 ^b	9.1 ± 1.2 ^b

The different letters of each site indicate significant difference at 5% level.

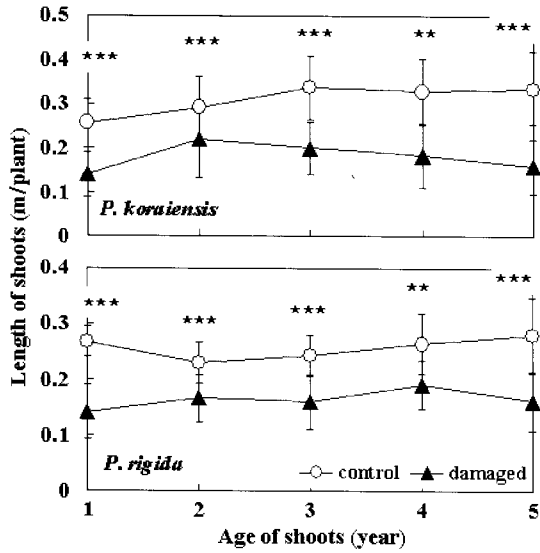


Fig. 1. Length of shoots at different age classes for *P. koraiensis* and *P. rigida* at the control and damaged sites (mean±SD, n=20). *, P<0.05, **, P<0.01, ***, P<0.001.

침엽 잔존율을 보였지만, 피해구에서는 2년생 침엽부터 급격히 저하하여, 3년생 이후부터는 20% 미만으로 저하(P<0.01)하였다 (Fig. 2). 또한, 리기다소나무의 대조구는 침엽의 수명이 3년까지였으나, 피해구는 2년생까지 잔존하는 결과를 보였다.

광-광합성능 및 침엽의 클로로필 함량

수목의 광합성 능력은 수목의 성장과 밀접한 관계를 가지고 있을 뿐 아니라 대기오염에 대한 수목의 생리활성의 지표로 이용된다. 잣나무와 리기다소나무의 1년생 침엽의 광-광합성곡선을 Fig. 3에 나타내었다. 잣나무의 광포화점은 광합성유효방사

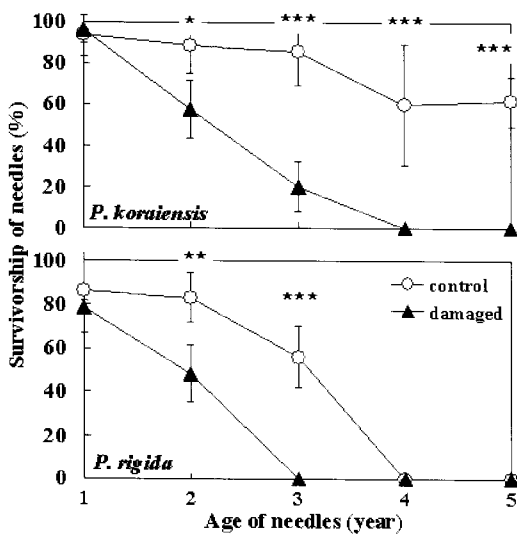


Fig. 2. Survivorship of needles at different age classes for *P. koraiensis* and *P. rigida* at the control and damaged sites(mean±SD, n=20). *, P<0.05, **, P<0.01, ***, P<0.001.

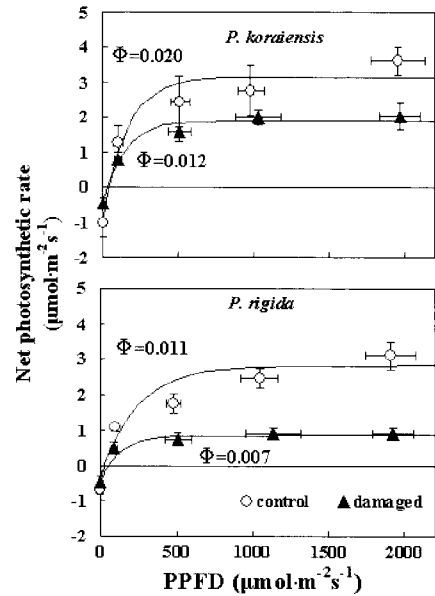


Fig. 3. Photosynthetic light response curves of 1-year-old needles at the control and damaged site for *P. koraiensis* and *P. rigida*.

속밀도(PPFD)가 대조구에서는 약 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 이었으나, 피해구에서는 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 부근이었다. 리기다소나무는 대조구에서 1,000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 이었으나, 피해구에서 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 부근까지 낮아졌다. 그리고 광-광합성 곡선의 초기 기울기인 양자수율(Φ)은 잣나무와 리기다소나무 두 수종 모두 피해구에서 낮은 값을 나타내었다.

빛을 포집하여 운반하는 클로로필의 함량과 조성은 식물의 광합성능과 밀접한 관계가 있다. 침엽의 클로로필 함량을 분석한 결과(Fig. 4), 피해구의 잣나무에서는 클로로필 a+b 및 클로로필 b의 함량은 1년생 침엽을 제외한 모든 잎에서 대조구에 비하여 유의적으로 낮은 함량을 나타내었다. 또한 피해구에서 2년생 및 3년생 침엽으로 갈수록 잣나무의 클로로필 함량은 급격히

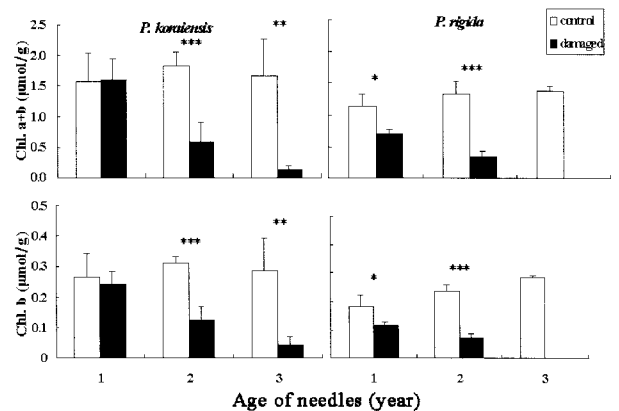


Fig. 4. Concentration of chlorophyll a+b and b in needles of different age classes for *P. koraiensis* and *P. rigida* at the control and damaged sites(mean±SD, n=15). *, P<0.05, **, P<0.01, ***, P<0.001.

저하하였으나, 대조구에서는 1년생에 비하여 명확한 감소를 보이지 않았다. 리기다소나무의 엽령별 클로로필 함량은 피해구에서 대조구에 비하여 유의적으로 감소하는 경향을 나타내었다. 피해구에 식재되어 있는 양 수종의 침엽종 클로로필 함량의 감소는 광합성에 필요한 광을 포집, 운반하는 능력의 저하를 일으켜 수목의 광합성능의 저하에 영향을 끼친 것으로 생각된다.

A/Ci 곡선과 침엽의 P 함량

비 파괴적으로 수목의 생리반응을 추정할 수 있는 A/Ci 곡선을 Fig. 5에 나타내었다. 두 수종의 최대순광합성속도(A)는 대조구에서 $6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 부근이었으나, 피해구에서는 $3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 부근으로 저하하였다. 또한, 대조구에서 잣나무의 카르복실레이션효율(CE)은 $0.20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 피해구에서는 $0.19 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 으로 큰 차이를 발견할 수 없었다. 그러나 리기다소나무는 대조구에서 $0.14 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 피해구에서 $0.06 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 으로 피해구가 대조구에 비해 유의적으로 감소하였다($P < 0.001$).

침엽의 P 함량은 잣나무에서는 3년생 잎을 제외하고 피해구와 대조구 사이에 명확한 차이를 발견할 수 없었지만, 리기다소나무에서는 피해구가 대조구에 비해 유의적으로 감소($P < 0.01$)하였다(Fig. 6). 피해구 두 수종의 침엽 중 P 함량의 감소는 RuBP 재생산능의 저하(Jacob and Lawlor 1991, Lewis et al. 1994) 및 전자전달 능력의 저하(Lauer et al. 1989, Harley and Sharkey 1991)를 일으켜 광합성능의 저하를 일으켰다고 판단된다.

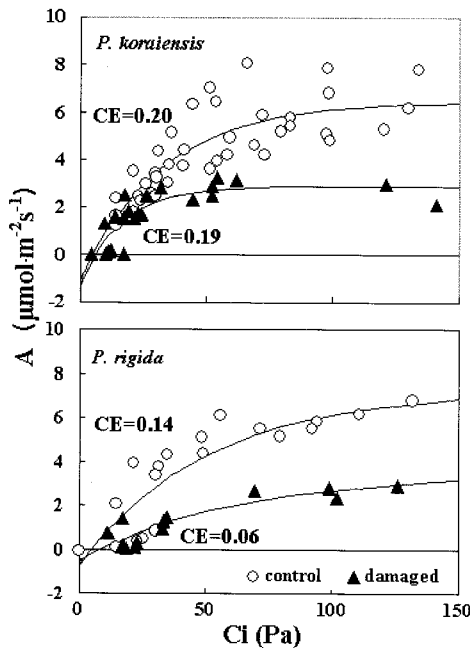


Fig. 5. The CO₂ assimilation(A) response curve to intercellular CO₂ concentration(C_i) of current year needles at the control and damaged sites for *P. koraiensis* and *P. rigida*.

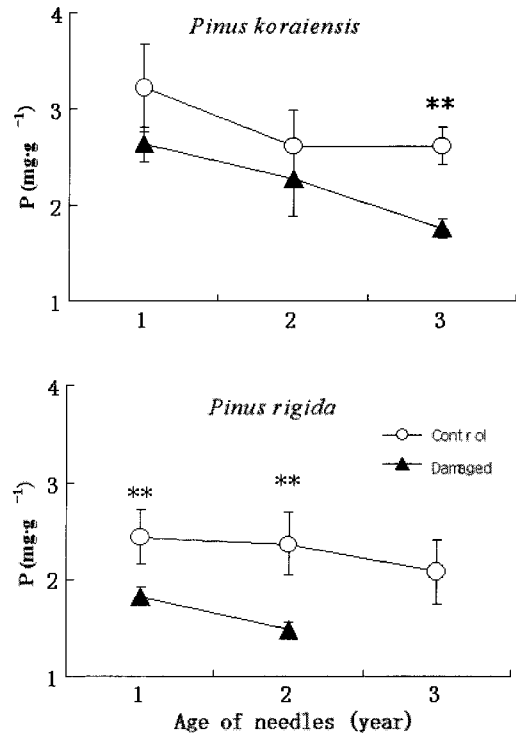


Fig. 6. Concentration of phosphorus in needles of different age classes at the control and damaged site for *P. koraiensis* and *P. rigida* (mean±SD, n=15). *, $P < 0.05$, **, $P < 0.01$, ***, $P < 0.001$.

엽내 독성 원소 농도

Table 2에 잣나무와 리기다소나무의 침엽의 엽령별 각 원소의 농도를 나타내었다. 잣나무의 경우 피해구의 Mn 농도는 대조구에 비하여 유의적으로 증가하였으나($P < 0.05$), 리기다소나무의 경우는 그 차이를 인정할 수 없었다. 또한, 두 수종 모두 침엽의 Cl 및 F 농도는 피해구가 대조구에 비해 유의적으로 증가하였으며($P < 0.05$), 침엽의 엽령이 증가함에 따라 그 농도가 증가함을 알 수 있었다. 이러한 결과로부터 이들 독성원소는 침엽의 연령이 증가함에 따라 소모, 소실되지 않고 침엽 중에 축적되고 있음을 알 수 있었다.

효소의 억제물질로 알려져 있는 F의 과잉축적으로 인한 식물 대사효소 및 식물 면역체계의 교란 및 Mn의 과잉축적으로 인한 PS II의 감소(Nable et al. 1988, Kitao et al. 1997) 등은 피해구에 식재되어 있는 두 수종의 광합성능의 저하에 직접적인 영향을 끼친 것으로 판단된다. 한편, Cl의 과잉축적도 생장 저하원인의 하나로 생각된다(Kayama et al. 2003).

결론

잣나무와 리기다소나무의 모두 최대 광합성률 및 광-광합성 곡선의 초기 기울기인 양자수율(Φ)은 피해구가 대조구에 비해 저하하였다. 또한, 침엽내의 클로로필 a+b 및 클로로필 b 함량의 감소와 더불어 2년생 3년생이 될수록 급격히 감소하였다. 침엽

Table 2. Concentrations of elements in every age of needles (n=5, mean±SD)

Needle age	<i>Pinus koraiensis</i>			<i>Pinus rigida</i>			
	1	2	3	1	2	3	
Mn (mg/g)	C	0.38 ± 0.11*	0.38 ± 0.17*	0.44 ± 0.14**	0.34 ± 0.06	0.62 ± 0.16	0.73 ± 0.11
	D	1.98 ± 0.69	2.55 ± 0.93	2.24 ± 0.71	0.44 ± 0.04	0.91 ± 0.20	-
F (μg/g)	C	13.60 ± 5.91**	20.17 ± 15.86**	20.58 ± 1.46**	11.26 ± 1.86***	24.13 ± 1.75**	-
	D	31.55 ± 2.01	72.97 ± 11.23	94.33 ± 21.80	37.81 ± 4.05	102.64 ± 24.40	-
Cl (μg/g)	C	0.57 ± 0.35**	0.56 ± 0.20***	0.70 ± 0.25***	0.85 ± 0.36*	0.71 ± 0.18**	0.83 ± 0.50
	D	1.43 ± 0.30	2.39 ± 0.36	3.84 ± 0.92	1.77 ± 0.42	3.26 ± 0.86	-

C; control site, D; damaged site, -; No needle was collected.

*; $P < 0.05$, **; $P < 0.01$, ***; $P < 0.001$.

의 클로로필 함량의 감소는 집광, 운반능력의 저하로 광합성능을 저하시켰으며, 이와 함께 침엽의 수명단축 및 생장이 억제되었다고 판단된다.

피해구의 경우, 두 수종 모두 A/Ci 곡선의 초기 기울기인 카르복실레이션효율(CE) 및 최대 광합성률이 저하하였다. 카르복실레이션효율의 저하로부터 저 CO₂ 분압 하에서 엽내 CO₂ 확산 및 Rubisco 효소에 의한 CO₂ 고정능의 저하가 추정되었다(Barnes et al. 1992). 또한, 피해구 침엽의 P 함량의 저하는 RuBP 재생산능력의 저하 혹은 광합성 산물의 이동장해를 일으켜 생장이 억제되었다고 생각된다. 이 현상은 CO₂ 포화영역에서 엽록체의 녹말 합성이나 세포질내의 당 합성에 수반하는 무기인산의 재생산과 엽록체내에서 무기 인산의 재생산 속도 등이 억제되어 그 결과 피해구의 두 수종의 생장이 저하되었다고 생각된다. 한편 피해구에 식재되어 있는 두 수종의 엽내 Mn, F 및 Cl의 과잉축적이 광합성능을 저하시켜 성장 저하의 직접적인 원인의 하나로 판단된다. 따라서 공단지역에 식재되어 있는 잣나무 및 리기다소나무는 환경 스트레스에 인한 생리활동의 저하가 성장저하의 직접적인 원인으로 판단된다.

적 요

안산 공단지역에 식재되어 있는 잣나무와 리기다소나무의 성장 저하의 실태와 그 원인을 구명하기 위하여 성장 및 생리학적 반응을 중심으로 대조구와 비교 고찰하였다. 피해구에 식재되어 있는 두 수종의 침엽 내 Mn, F 그리고 Cl의 농도는 대조구에 비하여 유의적으로 높았으며, 2년생 3년생으로 갈수록 급격히 그 농도가 증가하였다. 또한 필수 영양 원소인 P와 클로로필 함량은 피해구가 대조구에 비하여 유의적으로 감소하였으며, 또한 침엽의 연령이 증가함에 따라 급격히 감소하였음을 알 수 있었다. 한편, 피해구에 식재되어 있는 두 수종의 최대 광합성률, 양자수율(Φ), 카르복실레이션효율(CE) 등의 광합성 능은 대

조구에 비하여 현저히 감소하였다. 이상과 같이 독성 원소의 축적 및 필수 영양 원소의 부족 등 환경 스트레스에 의한 수목 생리활동의 저하가 수목 성장 저하의 직접적인 원인으로 판단된다.

사 사

본 연구는 2004년도 경희대학교 지원사업에 의해 수행된 연구결과임을 밝힙니다.

인용문헌

농업기술연구소. 1988. 토양화학분석법. 농업기술연구소. 서울. 450p.

이경재, 조우, 한봉호. 1996. 서울 도시생태계 현황과 회복대책(I) - 산림지역 식물군집구조 -. 환경생태학회지 10: 113-127.

이승우, 박관수. 2001. 산림토양의 산성화 민감도에 대한 실험적 평가(I) - 산성화 반응 예측모형의 활용 -. 한국임학회지 90: 133-138.

이종식, 이규승. 2000. 우리나라 강우의 산성도 증화에 대한 NH₄⁺ 및 Ca₂⁺의 영향. 한국환경농학회지 19: 72-74.

이충규, 황진형, 김종갑. 2004a. 산성강우에 의한 수목의 쇠퇴현상 (I) - 음이온을 중심으로 -. 한국생태학회지 24: 347-353.

이충화, 이천용, 변재경, 이승우. 2004b. 대기오염에 의한 산림피해 동태연구. 국립산림과학원 2004년도 연구사업 보고서(산림환경분야, 5-1), 서울. pp. 180-240.

전영신, 조하만, 권원태. 1994. 한반도 중부지방에서 관측된 1992-1993년 산성비의 특성과 공기 이동 경로 분석. 대기보전학회지 10: 175-182.

정진현, 김춘식, 구교상, 이충화, 원형규, 변재경. 2003. 한국 산림토양의 모암별 이화학적 특성. 한국임학회지 92: 254-262.

조희두. 1999. 광주지역에서 주요수목의 대기오염물질과 중금속 흡수 정화기능에 관한 연구. 한국임학회지 88: 510-522.

환경부. 2002. 환경통계연감 제15호. 환경부. 서울. pp. 140-203.

환경부. 2003. 대기환경월보. 1-12월. 환경부. 서울.

- Barnes, J.D., L. Balaguer, E. Manrique, S. Elvira and A.W. Davison. 1992. A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants. *Environ. Exp. Bot.* 32: 85-100.
- Burns, R.M. and B.H. Honkala. 1990. *Silvics of North America: 1. Conifers*. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. Vol. 1. pp. 456-462.
- Choi, D.S., H.O. Jin, C.H. Lee, Y.C. Kim and M. Kayama. 2005. Effects of soil acidification on the growth of Korean pine (*Pinus koraiensis*) seedlings in a granite-derived forest soil. *Environ. Sci.* 12: 33-47.
- Farquhar, G.D. and T.D. Sharkey. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33: 317-345.
- Fornasiero, R.B. 2003. Fluorides effects on *Hypericum perforatum* plants: first field observations. *Plant Sci.* 165: 507-513.
- Harley, P.C. and T.D. Sharkey. 1991. An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. *Photosyn. Res.* 27: 169-178.
- Izuta, T., T. Yamaoka, T. Nakaji, T. Yonekura, M. Yokoyama, H. Matsumura, S. Ishida, K. Yazaki, R. Funada, and T. Koike. 2001. Growth, net photosynthetic rate, nutrient status and secondary xylem anatomical characteristics of *Fagus crenata* seedlings grown in brown forest soil acidified with H₂SO₄ solution. *Water Air Soil Pollut.* 130: 1007-1012.
- Jacob, J. and D.W. Lawlor. 1991. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize, and wheat plants. *J. Exp. Bot.* 42: 1003-1011.
- Kayama, M., A.M. Quoreshi, O. Kitaoka, Y. Kitahashi, Y. Sakamoto, Y. Maruyama, M. Kitao and T. Koike. 2003. Effects of deicing salt on the vitality and health of two spruce species, *Picea abies* Karts., and *Picea glehnii* Masters planted along roadsides in northern Japan. *Environ. Pollut.* 124: 127-137.
- Kitao, M., T.T. Lei and T. Koike. 1997. Comparison of photosynthetic responses to manganese toxicity of deciduous broad-leaved trees in northern Japan. *Environ. Pollut.* 97: 113-118.
- Lambers, H., F.S. Chapin III and T.L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York, 540p.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. 4th ed, Springer-Verlag, New York. 506p.
- Lauer, M.J., S.G. Pallardy, D.G. Blevins and D.D. Randall. 1989. whole leaf carbon exchange characteristics of phosphate deficient soybeans (*Glycine max* L.). *Plant Physiol.* 91: 848-854.
- Lee, C.H., S.W. Lee, Y.K. Kim and J.H. Cho. 2003. Atmospheric quality, soil acidification and tree decline in three Korean red pine forest. *Korean J. Ecol.* 26: 87-89.
- Lewis, J.D., K.L. Griffen, R.B. Thomas and B.R. Strain. 1994. Phosphorus supply affects the photosynthetic capacity of loblolly pine grown in elevated carbon dioxide. *Tree Physiol.* 14: 229-244.
- Matsyssek, R., M.S. Gunthardt-Goerg, W. Landolt and T. Keller. 1993. Whole-plant growth and leaf formation in ozonated hybrid poplar (*Populus × euramericana*). *Environ. Pollut.* 81: 207-212.
- Matsyssek, R., P. Reich, R. Oren and W.E. Winner. 1995. Response mechanisms of conifers to air pollutants. In W.K. Smith and T.M. Hinckley (eds.), *Ecophysiology of coniferous forests*. Academic Press, San Diego, CA. pp. 255-308.
- Nable, R.O., R.L. Houtz and G.M. chemiae. 1988. Early inhibition of photosynthesis during development of Mn toxicity in tobacco. *Plant Physiol.* 86: 1136-1142.
- Reich, P.B. 1983. Effects of low concentrations of O₃ on net photosynthesis, dark respiration and chlorophyll contents in spring hybrid poplar leaves. *Plant Physiol.* 73: 291-296.
- Reich, P.B., T. Koike, S.T. Gowers and A.W. Schoettle. 1995. Causes and consequences of variation in conifer leaf life-span. In W.K. Smith and T.M. Hinckley(eds.), *Ecophysiology of coniferous forests*. Academic Press, San Diego, CA. pp 225-254.
- Shareky, T.D. 1985. Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: physics, physiology and rate limitations. *Bot. Rev.* 51: 53-105.
- Thornley, J.H.M. 1976. *Mathematical models in plant physiology*. Academic Press. London.
- Winner, W.E. 1981. The effects of SO₂ on photosynthesis and stomatal behavior of Mediterranean-climate shrubs and herbs. In Margaris, N.S. and N.A. Mooney(eds.), *Components of Productivity of Mediterranean Climate Regions. Basic and Applied Aspects*. Dr. W. Junk Publishers. The Hague. pp. 91-103.

(2005년 8월 25일 접수; 2005년 10월 28일 채택)