

토양산성화 조건하에서 생육시킨 상수리나무 묘목의 광합성 활성

진현오¹ · 방선희¹ · 이충화^{2*}

¹경희대학교 생명과학대학, ²국립산림과학원 산림보전부

Photosynthetic Activity of *Quercus acutissima* Seedlings Grown under Artificially Acidified Soil Conditions

Jin, Hyun-O¹, Sun-Hee Bang¹ and Choong Hwa Lee^{2*}

¹College of Life Science, Kyunghee University, Yongin 449-701, Korea

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

요약: 상수리나무 묘목의 생장과 광합성 활성에 미치는 토양산성화의 영향을 조사하였다. 토양내 H⁺ 부하량이 증가할수록 상수리나무 묘목의 건중량은 감소하였으며, RGR 및 NAR도 저하하였다. 또한 토양 내 H⁺ 부하량이 증가함에 따라 상수리나무 묘목의 순광합성속도, 증산속도 및 암호흡속도가 감소하였다. 이는 토양산성화의 직접적인 영향으로 뿌리의 생장이 억제되어, 이로 인해 영양분의 흡수가 원활히 이루어지지 않아 잎의 광합성량이 감소된 것으로 판단된다. 잎내 N농도 및 chlorophyll함량과 CO₂고정효율과의 사이에 매우 높은 정의 상관관계(p<0.01)가 인정되었다. 토양으로의 H⁺ 부하량의 증가에 따른 N함량 및 chlorophyll함량의 저하가 상수리나무 묘목의 CO₂고정계의 활성을 감소시켰다고 판단된다. 이러한 광합성 활성의 감소가 토양산성화 조건하에서 생육시킨 상수리나무 묘목의 생장저하 원인이라 사료된다.

Abstract: The effects of soil acidification on the photosynthetic activity of *Quercus acutissima* seedlings were investigated. We measured the growth and photosynthetic activity of the seedlings in relation to soil acidification. The dry weights of the seedlings were reduced according to the amount of H⁺ in the soil. The concentrations of Al in needles at the 90 meq H⁺ were significantly higher than those at the control. The contents of chlorophyll in needles at 90 meq H⁺ were significantly lower than those at the control. The net photosynthetic rates of the seedlings in the acidified soil were reduced by increasing the amount of H⁺ to the soil. The carboxylation efficiencies(CE) of photosynthesis were reduced in the seedlings grown in the acidified soil. These results suggested that the soil acidification induced the inhibition of photochemical reactions and CO₂ fixation of photosynthesis.

Key words : Soil acidification, *Quercus acutissima*, Photosynthetic activity, Chlorophyll content, CO₂ fixation

서론

산업혁명이후 세계 각지에서는 도시화, 산업화의 발달과 함께 석유, 석탄 등의 화석 연료의 사용증가로 지구생태계의 균형이 크게 변화하였다. 특히, 급속한 경제발전으로 인한 환경오염은 대도시와 공단지대를 중심으로 빠르게 확대되고 있다. 최근 유럽과 북미에서 수목의 쇠퇴현상은 화석연료 사용증가로 인한 대기오염물질 및 CO₂의 농도증가로 인한 피해라고 보고되고 있다(Larcher, 2003).

산림쇠퇴의 원인은 산성비 등의 산성강하물과 오존 등의 대기오염물질의 직접영향(Krause *et al.*, 1986), 토양으

로부터의 염기용탈과 이에 따른 양분결핍 및 토양으로부터의 Al 용출 등을 유발시키는 토양산성화(Ulrich, 1989), N과잉에 의한 토양양분의 불균형(Nihlgård, 1985), 지구온난화와 건조화 등의 기상영향(松本 등, 1992), 병충해와 복합스트레스에 의한 쇠퇴(Tesche *et al.*, 1993) 등이 있다.

우리나라는 1960년대 이후 대기오염물질 배출량의 증가로 인한 환경오염과 pH 4.0 전후의 산성비가 공단지대 및 대도시 주변에서 계속 관측되고 있으며(전영신 등, 1994; Lee *et al.*, 2003), 이로 인한 산림토양 산성화가 전국 각지에서 관측되고 있다(이경재 등, 1996; 이종식과 이규승, 2000).

지난 반세기동안, 우리나라의 산림생태계는 증가하는 SO₂, NOx 및 산성우 등에 노출되어 있어 토양산성화가 서

*Corresponding author
E-mail: hwa21@forest.go.kr

서히 진행되어 수목의 생장 및 생리활성에 변화를 가져오게 된다(이수옥과 민일식, 1989). 특히, 잎의 chlorophyll함량(Reich *et al.*, 1995) 및 Rubisco 활성(Farquhar and Sharkey, 1982; Sharkey 1985)에 영향을 끼쳐 수목의 생장과 밀접한 관련이 있는 광합성 활성(Matyssek *et al.*, 1995; Larcher, 2003)을 저하시켜 수목생장에 악영향을 미친다(Izuta *et al.*, 2001; Fornasiero, 2003; Choi *et al.*, 2005).

따라서 본 연구는 우리나라 천연활엽수림의 주종을 이루는 상수리나무의 묘목을 사용하여, 인위적으로 토양을 산성화시킨 후 토양 산성화가 수목의 광합성 활성에 미치는 영향을 조사하였다.

재료 및 방법

1. 공시재료

본 연구에서의 공시재료는 북부지방산림청 용문양묘사업소 묘포장에서 양묘한 상수리나무(*Quercus acutissima*) 2년생 묘목을 사용하였다. 공시토양은 경기도 광주시에 소재하고 있는 경희대학교 연습림(N 37°3', E 127°1')에 분포하는 활엽수 임분에서 낙엽층을 제거하고 표층토 약 0~10 cm까지의 A층 토양을 채취하였다. 시료채취 후 토양은 5 mm 체를 이용하여 자갈과 식물뿌리 등을 제거하여 실내에서 2주 동안 건조 후 사용하였다. 풍건토양 1 L에 SO_4^{2-} : NO_3^- : Cl^- = 5: 3: 2(당량비)의 비율이 되도록 조제한 산성용액을 첨가하였다. 각 처리구의 토양 1 L에 첨가된 H^+ 의 양이 각각 0(대조구), 10, 30, 60 및 90 meq가 되도록 산성토양을 조제하였다.

2. 생장량 측정 및 생장분석

생장량 측정은 실험직전 무작위로 21개체 그리고 실험 종료 시에 각 처리구당 5개체를 선정하여 식물기관별로 생중량을 측정 한 후, 70°C에서 5일간 열풍 건조하여 건중량을 측정하였다.

실험시작 시(t1) 및 종료 시(t2)에 있어서 묘목의 건중량을 이용하여 생육기간 중 개체건물생장의 상대생장률(Relative Growth Rate; RGR), 순동화율(Net Assimilation Ratio; NAR), 엽건중비(Leaf Dry Weight Rate; LWR) 및 지하부에 대한 지상부의 건중비인 T/R율을 계산하였다(Hunt, 1978).

3. 식물체 성분분석

실험종료 시에 각 처리구당 5개체의 묘목을 선정하여 표본 추출하였다. 표본 추출한 상수리나무 묘목의 잎을 60~70°C에서 1주일간 drying oven(JEIO TECH, FO-450M)에서 건조시킨 후, 분쇄기(Hyunjin Co., IC-3000)를

사용하여 식물체를 분쇄시켜 습식분해($\text{HNO}_3 + \text{HClO}_4$)한 후, 식물체 내 Mg 및 Al농도는 원자흡광도계(Hitachi Co., Z-8230)에 의해, N는 황산분해법으로 측정하였다.

잎의 chlorophyll함량은, 각 처리구당 임의의 5개체의 선단부 침엽을 2~3 mm씩 자른 각각의 시료 0.1 g을 DMSO 10 mL와 함께 시험관에 침적시켜 25°C의 항온기에 8시간 방치하여 chlorophyll을 추출하였으며, 그 추출액을 645 nm 및 663 nm의 흡광도를 분광광도계(Hitachi CO., U-1100)로 측정 한 후, chlorophyll함량을 산출하였다(Arnon, 1949).

4. 광합성 활성

상수리나무 묘목의 각 처리구별 광합성 측정을 위해 open gas exchange system(LI-6400, Li-Cor, Lincoln, NE)을 이용하여 광합성을 측정하였다. 광-광합성 곡선은 leaf chamber내 CO_2 농도는 injector system을 이용하여 $360 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 로 유지하며, 온도는 25°C, 그리고 6400-02 LED light source를 이용하여 광합성 광량자속 밀도(photosynthetic photon flux density(PPFD)) 0, 20, 50, 100, 200, 500, 1000, 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 에서 광합성률 변화를 측정하여 다음의 식으로 계산하였다.

$$A_n = \frac{U_e(C_e - C_i)}{100s} - C_e E$$

단, A_n = Net photosynthesis($\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),

U_e = mole flow rate of air entering the leaf chamber (mol S^{-1}),

C_e = mole fraction of CO_2 in the leaf chamber ($\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$),

C_i = mol fraction of CO_2 entering in the leaf chamber ($\text{molCO}_2 \text{ mol}^{-1}$),

s = leaf area(cm^2),

E = transpiration($\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

한편, A-Ci 곡선의 측정은 PPFD는 1,000~1,200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (cool halogen lamp; WALZ, Effeltrich, Germany), 잎의 온도는 25°C, 상대습도는 50-70%를 유지하였다. A-Ci 곡선의 측정은 침엽을 챔버내에서 약 10분간 적응시킨 후, CO_2 농도가 150~1500 ppm의 범위내에서 측정하였다.

결과 및 고찰

1. 상수리나무 묘목의 생장

공시묘목 육성개시 180일 후의 실험종료 시에 있어서 식물체의 기관별 건중량 및 T/R비를 조사한 결과(Table 1), 각 식물기관별 및 개체 전체의 건중량은 토양 내 H^+ 부하량의 증가에 따라 감소하였으며, 이러한 건중량의 감소

Table 1. Dry weights and top/root ratio(T/R) of *Quercus acutissima* seedlings(n=5).

Soil treatment	Dry weight(g)				T/R
	Leaf	Trunk	Root	Whole-plant	
Initial		1.93	4.91	6.84	0.39
Control	1.07 a	4.82 a	11.68 b	16.43 b	0.41 b
10 meq H ⁺	1.22 a	3.68 b	14.89 a	20.94 a	0.41 b
30 meq H ⁺	0.60 b	3.07 c	9.47 c	13.14 c	0.39 b
60 meq H ⁺	0.49 b	2.83 c	7.29 d	10.61 d	0.45 a
90 meq H ⁺	0.36 b	2.35 d	5.77 e	8.48 e	0.47 a

Values with the different small letter demonstrate significant differences among stands at the $p=0.05$ level.

는 대조구에 비하여 60, 90 meq H⁺ 처리구에서 유의적인 차이가 인정되었다. 또한 지하부에 대한 지상부의 건중량비(T/R)는 토양 내 H⁺ 부하량의 증가에 따라 높아지는 경향을 나타내고 있었는데, 60, 90 meq H⁺ 처리구에서 대조구에 비하여 통계적으로 유의한 차이를 보이고 있어 토양 내 H⁺ 첨가처리에 의한 토양산성화는 건물생장에 유의적인 영향을 주었다.

180일간의 육성기간 중에 있어서 묘목 개체의 상대생장률(RGR), 순동화율(NAR) 및 개체건중량에 대한 엽건중량의 비(LWR)를 Table 2에 나타내었다.

RGR 및 NAR은 대조구에 비하여 10 meq H⁺ 처리구에서 증가하였으나, 그 외 30, 60, 90 meq H⁺ 처리구에서는 저하하였다. 이와 같은 결과는 산성화된 토양에서 120일간 생육한 소나무 묘목의 RGR 및 NAR은 10 meq H⁺ 처리구에서 약간 증가하였으나, 토양내 H⁺ 부하량이 증가함에 따라 감소하였다는 연구결과(이충화 등, 1999)와 일치하였다.

따라서, 30, 60, 90 meq H⁺ 처리구의 개체에서는 토양 내 H⁺ 부하량의 증가에 따른 토양산성화의 직접적인 영향으로 인하여 뿌리의 생장이 억제된 것으로 판단되며(진현오 등, 2008), 그로 인해 영양분의 흡수가 원활히 이루어지지 않고, 상수리나무 잎에서 합성되는 광합성 산물의 절대량이 감소된 것으로 사료된다.

Table 2. Effect of soil acidification on relative growth rate of whole-plant dry weight(RGR), net assimilation rate(NAR) and leaf dry weight ratio(LWR) of *Quercus acutissima* seedlings(n=5).

Soil treatment	RGR(%)	NAR(%)	LWR(%)
	(10 ⁻² g·g ⁻¹ ·day ⁻¹)		
Control	0.12(100)	0.43(100)	28.4(100)
10 meq H ⁺	0.14(117)	0.49(115)	28.7(101)
30 meq H ⁺	0.08 (67)	0.35 (81)	22.5 (79)
60 meq H ⁺	0.05 (42)	0.27 (63)	20.1 (71)
90 meq H ⁺	0.04 (33)	0.19 (44)	20.1 (71)

Relative values are indicated as the percentage of control.

Table 3. Leaf chlorophyll content of *Quercus acutissima* seedlings(n=5).

Soil treatment	chlorophyll a	chlorophyll b	chlorophyll a+b
	(mg·g ⁻¹)		
Control	0.486(100)	0.250(100)	0.736(100)
10 meq H ⁺	0.506(104)	0.248 (99)	0.754(102)
30 meq H ⁺	0.484(100)	0.227 (91)	0.711 (97)
60 meq H ⁺	0.460 (95)	0.225 (90)	0.685 (93)
90 meq H ⁺	0.451 (93)	0.222 (89)	0.673 (91)

Relative values are indicated as the percentage of control.

2. 엽 내 chlorophyll 함량

엽 내 chlorophyll 함량은 일반적으로 광합성 능력과 비례하는 것으로 알려져 있으며 식물의 chlorophyll 함량은 대기오염과 같은 스트레스를 받으면 붕괴된다(우수영 등, 2004). 따라서 실험개시 180일 후에 있어서 상수리나무 묘목의 chlorophyll 함량을 분석한 결과(Table 3), 10 meq H⁺ 처리구를 제외한 모든 처리구에서 H⁺ 부하량이 증가함에 따라 chlorophyll a, b 및 a+b의 함량이 감소하는 경향을 나타내었다. 특히 90 meq H⁺ 처리구에 있어서 chlorophyll 함량은 대조구에 비하여 약 9% 감소하였는데, 이와 같은 결과는 pH 3.0 이하의 낮은 pH 수준에서 *Phaseolus vulgaris*의 엽내 chlorophyll 함량이 감소되었다(Ferenbaugh, 1976)는 보고와 3년생 소나무와 잣나무에 pH 2.0 및 4.0의 인공산성비를 살포한 후 pH가 낮을수록 총 chlorophyll 함량이 감소한다(이돈구 등, 1984)는 보고 등과 일치하였다.

3. 상수리나무 묘목의 광합성 활성

잎의 건물생산능력을 나타내는 지표인 NAR은 주로 광합성속도와 암호흡속도의 차이인 순광합성속도에 의해 결정된다(戶塚, 1984). 본 연구에 있어서 산성화된 토양에서 육성시킨 상수리나무의 NAR 저하는 순광합성속도의 감소가 원인일 가능성이 제기되고 있다.

순광합성속도, 증산속도 및 암호흡 속도를 Table 4에 나타내었다. 순광합성속도는 토양 내 H⁺ 부하량이 증가함에 따라 저하하였으며, 증산속도 및 암호흡 속도도 저하하였

Table 4. Net photosynthetic rate(Pn), transpiration rate(E) and dark respiration rate(Rd) of *Quercus acutissima* seedlings(n=5).

Soil treatment	Pn	E	Rd
	(mgCO ₂ ·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	(gH ₂ O·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	(mgCO ₂ ·g ⁻¹ ·h ⁻¹)
Control	6.55 ab	0.61 a	1.44 a
10 meq H ⁺	7.45 a	0.73 a	1.12 a
30 meq H ⁺	6.52 ab	0.55 b	0.74 b
60 meq H ⁺	6.17 b	0.26 c	0.47 c
90 meq H ⁺	5.21 c	0.32 c	0.45 c

Values with the different small letter demonstrate significant differences among stands at the $p=0.05$ level.

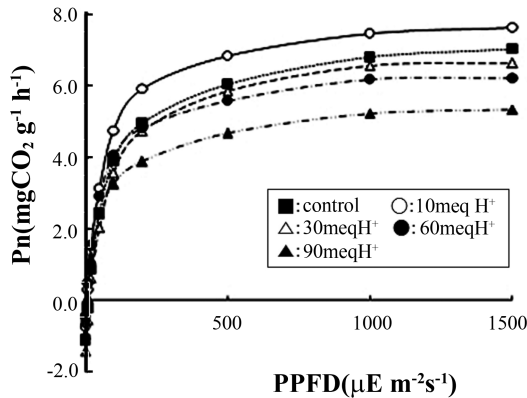


Figure 1. Net photosynthetic rate versus photosynthetic photon flux density(PPFD) of *Quercus acutissima* seedlings (n=5).

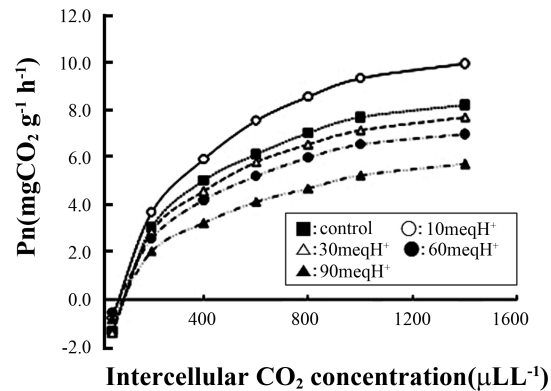


Figure 2. The CO₂-response curves of net photosynthetic rate of *Quercus acutissima* seedlings(n=5).

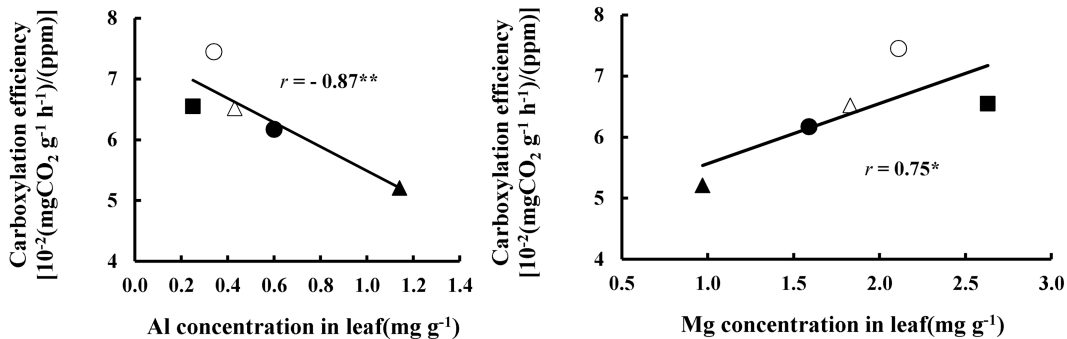


Figure 3. The relationships between Al, Mg concentrations in leaf and carboxylation efficiency of *Quercus acutissima* seedlings (n=5). (■: control, ○:10 meq H⁺, △: 30 meq H⁺, ●: 60 meq H⁺, ▲:90 meq H⁺)

다. 따라서 상수리나무 묘목의 NAR 및 순광합성속도의 감소는 엽내의 광합성 활성 감소가 원인이라 판단된다.

상수리나무 묘목의 광합성 활성 감소의 원인을 밝히기 위하여 각 처리구에서 육성시킨 식물체의 광-광합성곡선 (Figure 1) 및 A-Ci 곡선(Figure 2)을 측정하였다. 상수리나무 묘목의 최대광합성속도는 대조구에 비하여 10 meq H⁺ 처리구에서 증가하였으나, H⁺ 부하량 증가에 따라 감소하는 경향을 나타내었다.

토양으로부터 흡수된 Al은 식물의 지하부에서 지상부로 이동하여 지상부에 축적되어 수목의 생장이나 생리기능의 저하에 관여하는 가능성이 지적되고 있다(三輪 등, 1994; 太田 등, 1996). 한편, 세포 내의 Al은 단백질의 주 성분인 인지질에 결합하여 그 생화학적 성질을 변화시킨다고 알려져 있다(松本, 1994). 또한 CO₂ 고정에 의해 저해되고 있음이 보고되고 있으며(Hampp and Schnabl, 1975), CO₂ 고정효율은 광합성의 CO₂ 고정계의 활성을 반영하고 Rubisco의 활성 또는 그 함유량의 지표로 이용된다(von Caemmerer and Farquhar 1981). 본 연구에서 상수리나무 묘목의 엽내 Al 및 Mg농도와 A-Ci 곡선의 초기 기울기인 CO₂고정효율(Carboxylation Efficiency; CE)과의 관계를 검토한 결과(Figure 3), 엽내 Al 농도와는 매우 높

은 부의 상관관계($p < 0.01$), Mg농도와는 높은 정도의 상관관계($p < 0.05$)를 나타내었다. 이러한 결과는 지하부에서 지상부로 이동한 Al농도의 과잉 및 Mg농도의 결핍이 저 CO₂ 분압 하에서 엽내 CO₂확산 저하와 Rubisco 단백질의 변환에 의한 CO₂ 고정능력의 저하(Barnes *et al.*, 1992)에 영향을 주었을 가능성을 시사하고 있다. 따라서 본 연구에 있어서는 토양으로의 H⁺ 부하량의 증가에 따라 상수리나무 묘목의 Rubisco의 활성 또는 그 함유량의 저하가 광합성 활성을 감소시킨 것으로 사료된다.

한편, 광합성 활성 감소 원인을 파악하기 위하여 CO₂ 고정효율과 엽내 N함량 및 chlorophyll함량과의 관계 (Figure 4)를 분석한 결과, N의 함량 및 chlorophyll함량과 CO₂ 고정효율과의 사이에 매우 높은 정도의 상관관계($p < 0.01$)가 인정되었다. 즉 토양으로의 H⁺ 부하량의 증가에 따른 N 및 chlorophyll함량의 저하는 상수리나무 묘목의 CO₂ 고정계의 활성을 감소시켜 최종적으로 광합성 활성의 감소가 산성토양에서 생육한 상수리나무 묘목 생장감소의 원인이라 판단된다. 이상과 같이 상수리 묘목의 독성물질의 축적 및 필수 영양원소의 부족 등의 환경스트레스에 의한 수목 생리활동의 저하가 수목 생장저하의 직접적인 원인으로 사료된다.

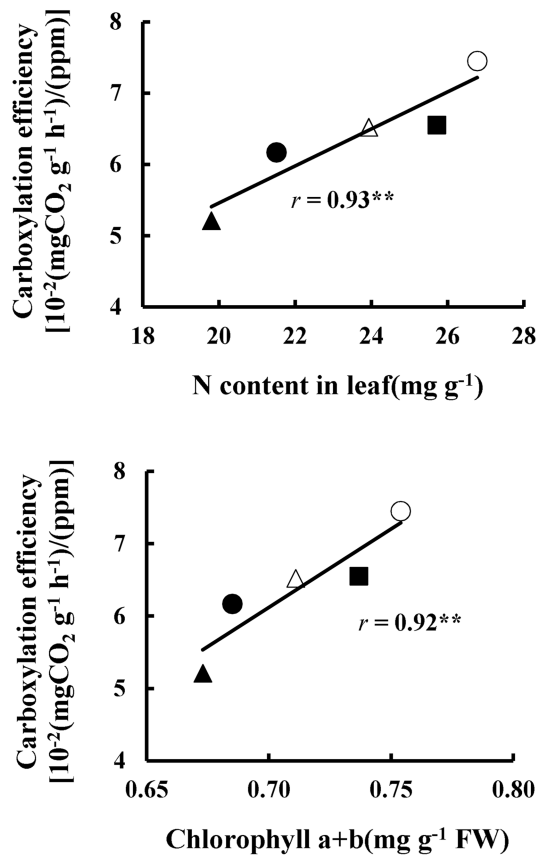


Figure 4. The relationships between N, chlorophyll contents in leaf and carboxylation efficiency of *Quercus acutissima* seedlings(n=5). (■: control, ○: 10 meq H⁺, △: 30 meq H⁺, ●: 60 meq H⁺, ▲:90 meq H⁺)

결론

상수리나무 묘목의 광합성 활성에 미치는 토양산성화의 영향을 조사한 결과, 묘목의 생장은 토양산성화의 직접적인 영향으로 인하여 뿌리의 생장이 억제되어 그로 인해 영양분의 흡수가 원활히 이루어지지 않고, 광합성 산물이 감소된 것으로 조사되었다. 또한 토양 산성화는 Rubisco의 활성 또는 그 함유량의 저하가 광합성 활성을 감소시켜, 최종적으로는 건물생장량이 감소하였다. 한편 지하부에서 지상부로 이동한 Al이 Rubisco 단백을 변환시켜 그 활성에 영향을 주었을 가능성을 시사하고 있다. 따라서, 토양의 H⁺ 부하량의 증가에 따른 N함량 및 chlorophyll함량의 저하는 상수리나무 묘목의 CO₂ 고정계의 활성을 감소시켰다고 생각된다. 이러한 광합성활성의 저하가 산성토양에서 생육한 상수리나무 성장저하의 원인이라 판단된다.

감사의 글

본 논문은 2008년도 경희대학교 교원연구년지원에 의해 수행된 연구결과(KHU-20080071)임.

인용문헌

1. 우수영, 이성한, 이동섭. 2004. 대기오염 피해를 받은 서울시내 가로수의 엽록소함량과 광합성 특성. 한국농림기상학회지 6(1): 24-29.
2. 이경재, 조우, 한봉호. 1996. 서울 도시생태계 현황과 회복대책(I) -산림지역 식물군집구조-. 한국환경생태학회지 10(1): 113-127.
3. 이돈구, 김갑태, 신준환, 주광영. 1984. 인공산성우가 소나무와 잣나무 유묘의 엽록소 함량에 미치는 영향. 서울대학교 농과대학 관악수목원연구보고 9: 15-19.
4. 이수욱, 민일식. 1989. 대기오염 및 산성우가 삼림생태계의 토양산도 및 양료분포에 미치는 영향. 한국임학회지 78: 11-25.
5. 이종식, 이규승. 2000. 우리나라 강우의 산성도 증화에 대한 NH₄⁺ 및 Ca²⁺의 영향. 한국환경농학회지 19(1): 72-74.
6. 이충화, 유정환, 김영걸, 변재경, 김춘식, 이승우, 이봉수. 1999. 토양산성화가 소나무 묘목의 생장에 미치는 영향. 산림과학논문집 61: 90-96.
7. 전영신, 조하만, 권원태. 1994. 한반도 중부지방에서 관측된 1992-1993년 산성비의 특성과 공기 이동 경로 분석. 대기보전학회지 10(3): 175-182.
8. 진현오, 방선희, 이충화. 2008. 토양산성화가 소나무, 상수리나무 묘목의 생장 및 영양상태에 미치는 영향. 한국임학회지 97(3): 266-273.
9. 三輪 誠, 伊豆田 猛, 戸塚 績. 1994. 母材が異なる3種類の土壌の酸性化がスギ苗の成長に及ぼす影響. 大気汚染學會誌 29: 254-263.
10. 松本陽介, 丸山 温, 森川 靖. 1992. 杉の水分生理特性と東平野における近年の象動 -樹木の衰退現象に連して-. 森林立地 34: 2-13.
11. 松本英明. 1994. 植物におけるアルミニウム耐性の生理生化 -低pH土と植物-. 日本土壤肥料學會編. 博友社. pp. 59-98.
12. 太田垣 貴啓, 三輪 誠, 伊豆田 猛, 戸塚 績. 1996. 硫酸添加により酸性化させた褐色森林土で育成したスギ苗の光合成活性. 大気環境學會誌 31: 11-19.
13. 戸塚 績. 1984. 植物の成長に及ぼす大気汚染ガスの影響. 國立公害研究所研究報告 64: 99-119.
14. Arnon, D.I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiology 24: 1-15.
15. Barnes, J.D., Balaguer, L., Manrique, E., Elvira, S. and Davison, A.W. 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: 85-100.
16. Choi, D.S., Jin, H.O., Lee, C.H., Kim, Y.C. and Kayama, M. 2005. Effects of soil acidification on the growth of Korean pine(*Pinus koraiensis*) seedlings in a granite-derived forest soil. Environmental Science 12: 33-47.
17. Farquhar, G.D. and Sharkey, T.D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physi-

- ology 33: 317-345.
18. Ferenbaugh, R.W. 1976. Effects of simulated acid rain on *Phaseolus vulgaris* L.(Fabaceae). Amer. J. Bot. 63: 283-288
 19. Fornasiero, R.B. 2003. Fluorides effects on *Hypericum perforatum* plants: first field observations. Plant Science 165: 507-513.
 20. Hampp, R. and Schnabl, H. 1975. Effect of aluminium ions on $^{14}\text{CO}_2$ fixation and membrane system of isolated spinach chloroplast. Z. Pflanzenphysiol. 76: 300-306.
 21. Hunt, R. 1978. Plant Growth Analysis. Edward Arnold Publishers Ltd. pp. 8-25.
 22. Izuta, T., Yamaoka, T., Nakaji, T., Yonekura, T., Yokoyama, M., Matsumura, H., Ishida, S., Yazaki, K., Funada, R. and Koike, T. 2001. Growth, net photosynthetic rate, nutrient status and secondary xylem anatomical characteristics of *Fagus crenata* seedlings grown in brown forest soil acidified with H_2SO_4 solution. Water, Air and Soil Pollution 130: 1007-1012.
 23. Krause, G.H.M., Arndt, U., Brandt, G.J., Bucher, J., Kent, G. and Matzner, E. 1986. Forest decline in Europe: Development and possible causes. Water, Air and Soil Pollution 31: 647-668.
 24. Larcher, W. 2003. Physiological Plant Ecology. 4th ed, Springer-Verlag, New York. 506pp.
 25. Lee, C.H., Lee, S.W., Kim, Y.K. and Cho, J.H. 2003. Atmospheric quality, soil acidification and tree decline in three Korean red pine forest. Korean Journal of Ecology 26(2): 87-89.
 26. Matyssek, R., Reich, P., Oren, R. and Winner, W.E. 1995. Response mechanisms of conifers to air pollutants. In Smith, W.K. and T.M. Hinckley(eds.), Ecophysiology of coniferous forests. Academic Press, San Diego, CA. pp. 255-308.
 27. Nihlgård, B. 1985. The ammonium hypothesis: An additional explanation to the forest dieback in Europe. Ambio 14: 2-8.
 28. Reich, P.B., Koike, T., Gowers, S.T. and Schoettle, A.W. 1995. Causes and consequences of variation in conifer leaf life-span. In Smith, W.K. and T.M. Hinckley(eds.), Ecophysiology of coniferous forests. Academic Press, San Diego, CA. pp 225-254.
 29. Shareky, T.D. 1985. Photosynthesis in intact leaves of C_3 plants: physics, physiology and rate limitations. The Botanical Review 51: 53-105.
 30. Tesche, M., Wienhaus O., Codzik, St. and Materna, J. 1993. Stress and decline in air-polluted forest ecosystems of some countries in the eastern parts of central Europe. XV. International Botanical Congress(Tokyo).
 31. Ulrich, B. 1989. Effect of acidic precipitation on forest ecosystems in Europe. In Adriano, D.C. and A.H. Johnson (eds.), Acid Precipitation Vol. 2: Biological and Ecological Effect. Springer-Verlag 189-272.
 32. von Caemmerer, S. and G. D. Farquhar. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta 153: 376-387.

(2010년 8월 9일 접수; 2010년 9월 10일 채택)