

온도 증가와 건조 스트레스에 따른 소나무 품매차대묘의 가계간 생장, 광합성 및 광색소 함량 차이

김길남¹ · 한심희¹ · 박관수^{2*}

¹국립산림과학원 산림유전자원부, ²충남대학교 산림자원학과
(2014년 7월 29일 접수; 2014년 8월 19일 수정; 2014년 8월 19일 수락)

Differences on Growth, Photosynthesis and Pigment Contents of Open-pollinated *Pinus densiflora* Families Under Elevated Temperature and Drought

Gil Nam Kim¹, Sim-Hee Han¹ and Gwan Soo Park^{2*}

¹Department of Forest Genetic Resources, Korea Forest Research Institute, Suwon 441-350, Korea
²Department of Environment and Forest Resources, Chungnam National University, Daejeon 305-764, Korea
(Received July 29, 2014; Revised August 19, 2014; Accepted August 19, 2014)

ABSTRACT

The impacts of high temperature and drought were studied on the seedlings of three families (superior-gangwon74, intermediate-gangwon77 and inferior-gangwon132) of *P. densiflora* which had been selected by the based on the growth indexes of 32-year-old. The seedlings were grown in controlled-environment growth chambers with combinations of four temperatures (-3°C, 0°C, +3°C, +6°C; based on the monthly average for 30 years in Korea) and two water conditions (control, drought). The growth performance, photosynthetic parameters and photosynthetic pigment contents were measured at every 30 days under four temperatures and drought condition, and the end of each treatment. The superior family showed higher relative diameter at root collar growth rate and the dry weight than intermediate and inferior family in all treatments. Under elevated temperature and drought condition, growth rate was decreased, and seedlings showed lower growth rate than that of control in three families under low temperature. Photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate of three families decreased with the increase of temperature and drought condition, and that of seedlings under low temperature was lower than control. But under elevated temperature and drought condition, water use efficiency increased in three families. Photosynthetic pigment contents of leaves decreased under the increase of temperature and drought condition, but chlorophyll a/b ratio increased with the increase of temperature and drought condition in three families. The superior family showed higher total chlorophyll content than intermediate and inferior family in all treatments. In conclusion, *P. densiflora* is under changed temperature and drought condition, growth was decreased, seedlings more affected in elevated temperature than that of decreased temperature. The increase in monthly average temperature in Korea of more than 6°C, *P. densiflora* seedling growth in depending on region may decrease. In this study, the superior family(gangwon74) showed more excellent growth and physiological responses than intermediate (gangwon77) and inferior(gangwon132) family under changes temperature and drought.

Key words: *Pinus densiflora*, relative growth rate, photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration rate, photosynthetic pigment



* Corresponding Author : Gwan Soo Park
(gspark@cnu.ac.kr)

I. 서 론

소나무는 우리나라의 다양한 토양과 환경 조건에 잘 적응한 주요 산림수종의 하나로 해발 1,000m 이상까지 생육하는 향토수종이다. 우리나라 전체 산림 중 침엽수림이 약 250만ha 이고 이중 천연 소나무림이 약 1,447천ha로 전체 임분의 22.7%를 차지하고 있다 (Korea Forest Service, 2010). 식생천이와 지구온난화 등에 의해서 천연 소나무림의 면적은 점차 감소하고 있는 추세로, 2005년에 비하여 2010년 임분 비율은 약 4% 감소한 것으로 보고되었지만, 소나무는 아직까지도 우리나라에서 경제적, 문화적으로 중요한 수종 중 하나이다. 최근 들어 남부지방의 소나무가 급격히 고사하는 현상이 발생했는데, 주된 원인을 겨울철 이상고온과 가뭄으로 인한 수분결핍으로 여기고 있어 온도와 건조는 소나무의 생육에 치명적인 영향을 준다 (Lee *et al.*, 2004).

여러 가지 환경 스트레스는 식물의 생장, 대사, 생산성에 심각한 영향을 미치는데, 고온, 저온, 건조 및 오염물질 등은 식물의 생산성을 제한하는 중요한 스트레스 요인이다 (Lawlor, 2002). 최근 기후변화로 인한 기온과 강수량 변화에 따라 식물의 생장패턴이 변화될 것으로 예측되고 있기 때문에 기후변화에 의한 식물의 생장 및 생리적 특성 변화를 연구하는 것이 필요하다 (Wu *et al.*, 2011). 특히 온도는 식물의 생장과 발달, 지리적 분포와 생존 등을 결정하는 요인 중의 하나이며, 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 생장 기간을 연장시키고, 질소의 무기물화를 증가시켜, 수목의 생장을 촉진하는 것으로 알려져 있다 (Kilpeläinen *et al.*, 2003). 그러나 온도 상승에 대한 실험적 연구와 모델 모의에 따르면 온난화에 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. 또한, 온도 감소는 식물 뿌리의 활력을 저하시켜 수분의 흡수와 광합성을 감소시키는 주요 원인이 되며, 광합성 산물의 이용능력 저하와 호흡장애, 괴사 및 성숙 지연 등을 야기한다 (Lim, 2010). 한편 온난화는 기온 변화 이외에도 토양 수분 함량에 영향을 미치는 것

로 알려져 있으며 (Rustad *et al.*, 2001), 온난화에 대한 식물의 생장 반응이 수분 및 건조 스트레스에 영향을 받기도 한다 (Yin *et al.*, 2008).

건조스트레스는 식물의 생산성을 제한하는 주 요인으로, 뿌리에 공급되는 수분이 부족하거나 증산속도가 너무 빠를 경우에 나타난다. 건조스트레스로 인한 식물의 생장 감소는 잎에서의 수분함량과 잎의 수분포텐셜이 감소함에 따라서 광합성 속도가 감소하기 때문이다 (Lawlor and Cornic, 2002). 건조스트레스에 의한 광합성 효율 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 논의 되고 있다 (Lawson *et al.*, 2003). 건조 스트레스는 식물이 기공을 닫도록 유도하여 엽육 내 CO₂ 농도를 감소시켜 광합성을 감소시킨다. 또한 건조 스트레스는 직접적으로 탄소 대사를 방해하여 광합성 속도를 감소시키는데 (Gimenez *et al.*, 1992), ATP 합성에 직접적으로 영향을 주기 때문에 ATP 부족으로 인한 광합성이 감소하며, 탄소동화작용과 관련된 rubisco와 같은 중요한 효소에 영향을 주어 광합성을 감소시킨다 (Lawlor, 2002; Parry *et al.*, 2002).

식물은 온도 및 수분스트레스에 대응하기 위하여 직접적인 내성 기작과, 온도 증가나 감소 및 수분 부족으로 인해 나타날 수 있는 간접적인 피해에 대한 대응 기작을 갖고 있다. 이러한 능력은 식물의 양적 형질로써 온도 및 수분 스트레스에 대한 회피 혹은 내성 기작은 대부분의 식물들이 갖고 있지만, 종간 혹은 종내에서 유전 형질에 따라 다양한 차이가 있다 (Oh, 2010). 따라서 생장 및 생리적 반응에 따라서 수종간 혹은 클론간 온도 및 수분 스트레스에 대하여 민감성을 판단할 수 있다.

본 연구는 기후변화와 관련하여, 기온과 강수량 변화에 따른 수목의 생장 및 생리 반응 변화를 예측하고자 실시되었다. 이를 위해서 우리나라 주요 경제수종인 소나무를 대상으로 온도 증가와 건조 스트레스에 따른 생장 및 생리적 특성 변화를 조사 하였다. 또한 가계간 환경변화에 의한 생장 및 생리적 반응 차이를 함께 구명하였다.

II. 재료 및 방법

2.1. 공시재료

본 연구에 사용된 공시재료는 2007년 10월에 접목 묘로 조성된 안면도 채종원(충청남도 태안)에서 동일

모수(클론)로부터 구과를 채취, 탈중하여 얻었다. 채취된 종자는 2011년 4월에 시험포지(경기도 수원)에서 가계별로 10 × 10 cm 간격으로 파종하여, 유묘의 수고 및 건중량을 이용하여 선발된 상위(강원 74), 중간(강원 77), 하위(강원 132)가계를 대상으로(Lee *et al.*, 2011), 2013년 4월 크기가 일정함(수고 13cm) 2년생 묘목 80분을 선정하여 피트모스, 펄라이트 및 질석을 1:1:1(v:v:v) 비율로 혼합한 배양토를 담은 플라스틱 포트(직경 16cm × 높이 20cm)에 옮겨 심었다. 포트에 옮겨 심은 묘목은 활착을 위하여 1개월간 유리 온실에서 키웠다. 1개월이 경과한 후, 각 가계별 평균 근원경은 강원74는 3.73mm±0.47, 강원77은 3.54mm ±0.41, 강원132는 3.36mm±0.55였으며, 온도 및 건조 처리별로 10분씩 환경제어실로 옮긴 후 실험을 실시하였다.

2.2. 온도 및 건조 처리

온도 제어는 국립산림과학원 산림유전자원부(경기도 수원시 권선구 온정로 39)의 환경제어실 인공 광 챔

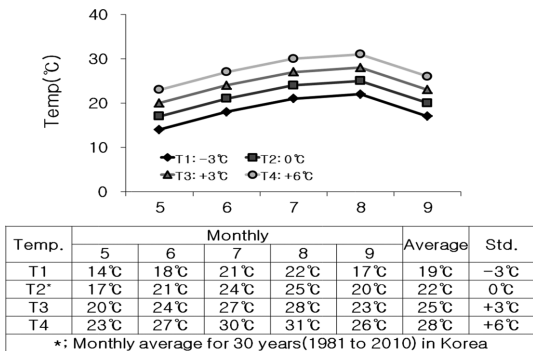
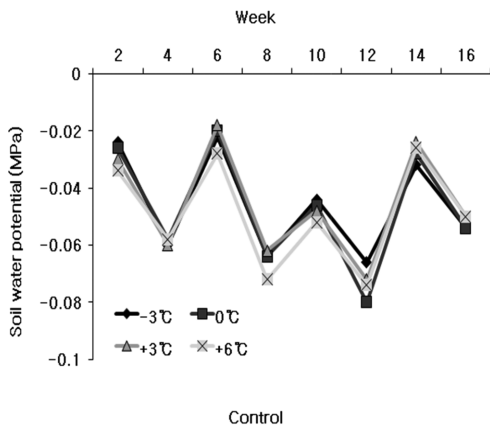


Fig. 1. The treatment temperature during the experiment.



버를 이용하였으며, 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 나누어 대조구는 충분히 관수하여 최저 -0.1MPa 이상의 토양 수분 포텐셜을 유지시켰고, 건조 처리구는 유묘의 잎에 초기위조 현상이 나타날 때까지 관수를 하지 않았다 (Fig. 2). 실험기간 동안 인공 광 챔버 내 광량은 600µmol·m⁻²·s⁻¹, 상대습도(RH)는 68±10%였다.

2.3. 생장특성

소나무 가계별 온도 및 건조 처리에 따른 생장의 변화를 알아보기 위하여, 30일 간격으로 근원경을 측정하고, $[\ln(x_2) - \ln(x_1)] / (t_2 - t_1)$ 의 식에 의해 상대생장율 (relative growth rate)을 계산하였다(Beadle, 1993). 여기서 x₂와 x₁은 생장 종료 후(t₂)와 이식 초기(t₁)의 근원경을 나타낸다. 또한 실험 종료 후 잎, 줄기, 뿌리 각각의 건중량을 측정하였으며, 이를 이용하여 소나무의 지상부와 지하부의 비(S/R)를 구하였다.

2.4. 광합성 특성 및 광색소 함량 분석

소나무의 광합성 특성 분석은 휴대용 광합성 측정기 (Li-6400, LI-COR Inc., USA)를 이용하여 실시하였으며, 광합성속도, 기공전도도, 증산속도 및 수분이용효율을 측정하였다. 광합성 측정 시 잎 챔버의 온도는 25°C, 상대습도는 60%, 광량은 600µmol m⁻² s⁻¹로 고정하였으며, 잎에 공급되는 CO₂ 농도는 400ppm 으로 고정하였다.

잎 내 광색소 함량 측정은 dimethyl sulphoxide

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

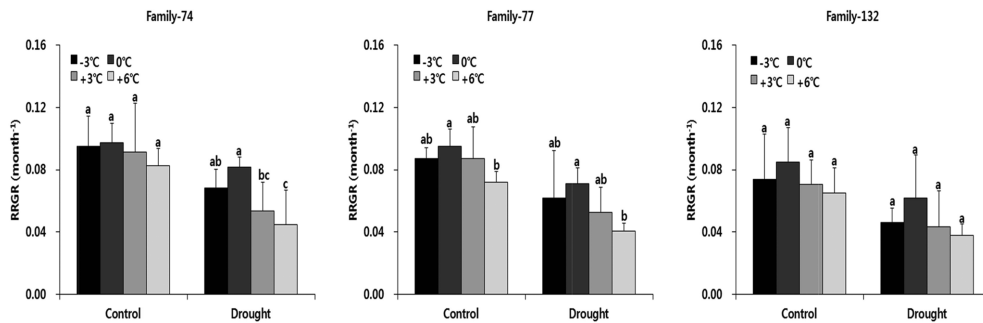


Fig. 3. Changes on relative root collar diameter growth rate (RRGR) of elevated temperatures and two water conditions in three families. All the values are mean of five replicates \pm SD; The same letters are not significantly different at the 5% probability level by the Duncan's multiple range tests.

(DMSO)를 이용하여 추출하는 Hiscox and Israelstam (1979)의 방법을 사용하였다. 소나무 가계별 잎 시료 (0.1g)를 DMSO 10mL에 넣고, 70의 항온 수조에서 2시간 동안 유지하여, 색소를 추출하였다. 추출액은 470, 645, 663nm에서 흡광도를 측정하였으며, 5반복으로 측정 후 평균치를 이용하였다.

2.5. 통계 분석

온도변화와 건조 처리에 따른 소나무의 생장 및 생리적 특성을 비교하기 위하여 다원분산분석을 실시하여 처리간 차이를 분석하였다. 근원경 상대생장을 및 수분 이용효율은 분산 분석을 실시한 후 Duncan의 다중 검정을 실시하여 처리간 차이를 표시하였다.

III. 결 과

3.1. 생장특성

온도변화 및 건조 처리에 따른 소나무의 근원경 생장은 대조구와 건조 처리구 모두 온도변화와 상관없이 강원74 > 강원77 > 강원132 순으로 강원74가 가장 우수하였다. 대조구와 건조 처리구 내에서 온도 변화에 따른 근원경 생장은 3가계 모두 같은 경향을 나타냈는데, 0°C 처리구에서 근원경 상대생장을 가장 높았고, 온도가 증가할수록 감소하였다. 또한, 저온 처리구인 -3°C 처리구에서도 0°C 처리구 보다 낮은 생장을 보였다. 그러나 -3°C 처리구에서의 생장을 감소는 온도증가에 따른 생장을 감소보다는 낮았다.

온도와 건조 처리가 종료된 후 잎, 줄기 및 뿌리의 건중량과 총 건중량을 분석한 결과, 가계간, 온도변화

및 건조 처리간 건중량과 S/R율은 뚜렷한 차이를 보였다($p < 0.05$). 잎 건중량은 3가계 모두 대조구와 건조 처리구에서 온도가 증가할수록 증가하였으며, +6°C 처리구 내에서 대조구와 건조 처리구에서 강원74가 각각 4.11g, 3.41g으로 가장 많은 건중량을 나타냈다. 줄기와 뿌리의 건중량은 잎 건중량과는 다른 경향을 나타냈는데, 대조구와 건조 처리구 모두 0°C 처리구에서 가장 높았으며, 온도가 증가할수록 감소하였다. 또한, 저온 처리구인 -3°C 처리구에서도 줄기와 뿌리의 건중량이 0°C 처리구보다 낮았다. 그러나 높은 온도 처리구보다는 높은 값을 나타냈다.

소나무 3가계의 총 건중량은 강원74가 대조구와 건조 처리구 모두 온도변화와 상관없이 다른 2가계보다 높았다. 그러나 0°C 처리구 내에서 건조 처리에 의한 총 건중량 감소율은 강원74 > 강원77 > 강원132 순으로 강원74가 가장 높았다. 또한, 온도가 가장 높은 +6°C 처리구 내에서도 강원132가 건조 처리에 따른 총 건중량 감소율이 가장 낮았다. 대조구와 건조 처리구 내에서 온도 변화에 따른 총 건중량은 3가계 모두 0°C 처리구에서 가장 높았으며, 온도가 증가할수록 감소하였다. -3°C 처리구에서의 총 건중량은 0°C 처리구보다는 낮았지만 +3°C, +6°C 처리구보다는 높았다. 대조구와 건조 처리구 내 온도증가에 따른 총 건중량 감소는 강원132가 가장 높았으며, 강원74는 건조 처리구 내에서 온도증가에 따른 총 건중량 감소가 가장 낮은 것으로 나타났다. 지상부와 지하부의 비(S/R)도 대조구와 건조 처리구 모두 강원74가 가장 높았으며, 3가계 모두 대조구보다 건조 처리구에서 높은 값을 나타냈다. 또한, 건조 처리구 내에서 S/R율은 3가계 모두 +6°C > +3°C > 0°C > -3°C 순으로 온도가 증가할수록 높았다.

Table 1. Differences of dry weight and shoot:root ratio(S/R) of elevated temperatures and two water conditions in three families

Family name	Water status	Temperature (°C)	Dry weight (g)				S/R ratio
			Leave	Stem	Root	Total	
74	Control	-3	3.36±1.34	1.56±0.52	2.87±1.05	7.79±1.47	1.94±0.95
		0	3.61±1.10	1.66±0.34	3.58±1.34	8.85±1.82	1.64±0.69
		+3	3.80±0.40	1.49±0.27	2.35±0.38	7.64±0.76	2.28±0.31
		+6	4.11±0.41	1.43±0.21	2.08±1.12	7.62±1.23	3.21±1.38
	Drought	-3	2.86±0.86	1.22±0.36	2.04±0.19	6.12±0.94	2.00±0.36
		0	3.00±0.86	1.48±0.20	2.13±0.53	6.62±0.64	2.27±0.89
		+3	3.19±0.06	1.17±0.02	1.62±0.10	5.98±0.16	2.71±0.15
		+6	3.41±0.15	1.14±0.35	1.19±0.49	5.74±0.73	4.38±1.82
77	Control	-3	2.28±0.12	1.53±0.47	2.82±1.07	6.63±1.26	1.51±0.57
		0	2.75±0.86	1.59±0.48	3.18±1.15	7.52±2.19	1.43±0.47
		+3	3.00±0.46	1.44±0.67	2.08±0.53	6.52±1.52	2.19±0.40
		+6	3.26±0.24	1.37±0.47	1.84±0.07	6.47±0.63	2.52±0.34
	Drought	-3	2.26±0.62	1.21±0.15	1.90±0.45	5.37±0.73	1.92±0.59
		0	2.35±0.88	1.41±0.13	1.99±0.62	5.75±1.23	2.03±0.71
		+3	2.42±0.22	1.12±0.02	1.58±0.35	5.12±0.49	2.30±0.39
		+6	2.49±0.33	0.91±0.14	1.18±0.12	4.57±0.35	2.90±0.39
132	Control	-3	2.19±0.69	1.20±0.41	2.26±0.28	5.66±0.53	1.51±0.14
		0	2.58±0.27	1.55±0.39	2.59±0.40	6.72±0.31	1.66±0.47
		+3	2.62±0.25	1.05±0.22	1.68±0.56	5.35±0.63	2.42±0.93
		+6	2.99±1.12	0.96±0.05	1.25±0.42	5.20±1.46	3.20±0.67
	Drought	-3	1.96±0.30	1.04±0.13	1.75±0.28	4.75±0.39	1.75±0.31
		0	2.06±0.30	1.38±0.04	1.85±0.21	5.30±0.53	1.86±0.04
		+3	2.21±0.51	0.85±0.10	1.56±0.18	4.62±0.55	2.01±0.50
		+6	2.23±0.16	0.81±0.11	0.98±0.34	4.03±0.45	3.32±0.85
Pr > F	Family name(F)		***	***	**	***	*
	Water status(W)		***	***	***	***	*
	Temperature(T)		**	***	***	***	***
	F × W		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	F × T		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
W × T		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
F × W × T		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	

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

3.2. 광합성 특성

소나무 3가계의 잎에서 측정된 광합성 속도와 기공 전도도는 가계간, 온도 변화간, 건조 처리간 뚜렷한 차이를 보였으며, 기공전도도는 온도변화와 건조처리 간 상호작용도 존재하였다. 또한, 증산속도 및 수분이용효율은 온도변화 및 건조 처리간 뚜렷한 차이를 보였으며, 증산속도는 온도변화와 건조 처리간 상호작용이 존재하였고, 수분이용효율은 가계와 건조 처리간

상호작용이 존재하였다.

광합성 속도는 대조구 내에서 +6°C 처리구를 제외한 다른 온도 처리구에서는 강원74가 가장 우수하였으며, 건조 처리구 내에서는 0°C 처리구에서만 강원74의 광합성 속도가 가장 우수하였다. 기공전도도는 대조구 내 0°C 처리구에서 강원74가 가장 높았고, 다른 온도 처리구에서는 강원77이 가장 높았다. 그러나 건조 처리구 내 기공전도도는 모든 온도 처리구에서 강

Table 2. Differences of photosynthetic characteristics of elevated temperatures and two water conditions in three families

Family name	Water status	Temperature (°C)	Photosynthetic rate ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Stomatal conductance ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Transpiration rate ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
74	Wet	-3	10.4±0.8	0.121±0.082	1.88±0.46
		0	10.9±2.5	0.204±0.084	2.07±0.58
		+3	9.2±1.2	0.114±0.027	1.65±1.03
		+6	5.5±1.1	0.049±0.016	0.51±0.02
	Dry	-3	4.5±1.0	0.027±0.010	0.49±0.00
		0	7.5±0.9	0.040±0.027	0.89±0.02
		+3	2.8±0.6	0.025±0.023	0.26±0.00
		+6	2.1±0.4	0.009±0.002	0.17±0.04
77	Wet	-3	8.7±1.8	0.126±0.022	1.71±0.18
		0	9.0±1.0	0.154±0.022	1.83±0.45
		+3	8.6±1.2	0.114±0.034	1.63±0.21
		+6	6.2±3.2	0.075±0.041	0.99±0.50
	Dry	-3	4.8±1.0	0.027±0.012	0.38±0.17
		0	4.8±1.6	0.035±0.017	0.38±0.16
		+3	3.6±0.4	0.021±0.006	0.24±0.01
		+6	2.9±0.2	0.010±0.008	0.22±0.15
132	Wet	-3	8.2±2.3	0.092±0.039	1.49±0.02
		0	9.4±0.9	0.127±0.039	1.78±0.00
		+3	6.7±1.6	0.057±0.026	1.26±0.51
		+6	5.8±1.2	0.042±0.019	1.13±0.54
	Dry	-3	3.6±0.5	0.023±0.010	0.26±0.00
		0	4.7±0.4	0.028±0.004	0.41±0.00
		+3	2.4±0.5	0.008±0.005	0.15±0.00
		+6	2.2±0.1	0.008±0.001	0.12±0.00
Pr > F	Family name(F)		**	*	n.s.
	Water status(S)		***	***	***
	Temperature(T)		***	***	***
	F × W		n.s.	n.s.	n.s.
	F × T		n.s.	n.s.	n.s.
	W × T		n.s.	**	*
	F × W × T		n.s.	n.s.	n.s.

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

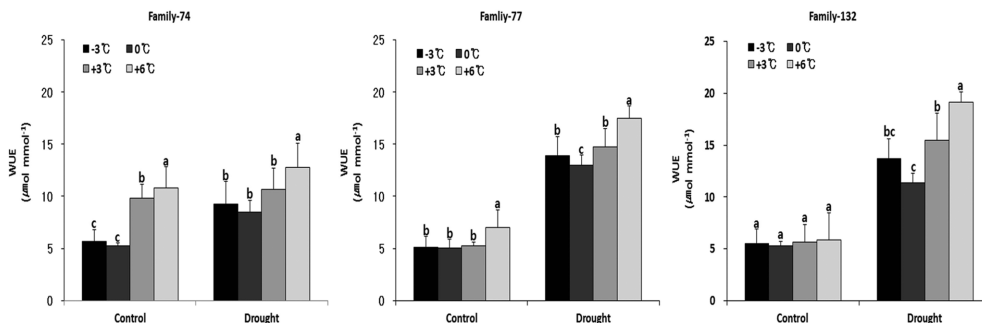


Fig. 4. Changes on water use efficiency (WUE) of elevated temperatures and two water conditions in three families. All the values are mean of three replicates ± SD; The same letters are not significantly different at the 5% probability level by the Duncan's multiple range tests.

Table 3. Differences of photosynthetic pigment contents of elevated temperatures and two water conditions in three families

Family name	Water status	Temperature (°C)	mg g ⁻¹					
			Chl. a	Chl. b	Chl. a+b	Car.	Chl a/b	Chl/Car
74	Wet	-3	1.91±0.06	0.70±0.03	2.61±0.05	0.49±0.02	2.73±0.17	5.37±0.18
		0	1.94±0.02	0.81±0.06	2.74±0.05	0.57±0.04	2.41±0.21	4.84±0.26
		+3	1.48±0.13	0.57±0.05	2.06±0.08	0.40±0.04	2.62±0.49	5.12±0.32
		+6	1.43±0.05	0.49±0.05	1.93±0.07	0.35±0.01	2.93±0.36	5.58±0.29
	Dry	-3	1.60±0.08	0.48±0.04	2.08±0.04	0.39±0.02	3.37±0.42	5.33±0.25
		0	1.67±0.05	0.54±0.04	2.21±0.03	0.55±0.03	3.13±0.32	4.03±0.23
		+3	1.40±0.01	0.39±0.00	1.79±0.00	0.40±0.01	3.60±0.06	4.42±0.12
		+6	1.33±0.02	0.35±0.03	1.68±0.03	0.38±0.02	3.83±0.35	4.46±0.29
77	Wet	-3	1.63±0.22	0.63±0.05	2.25±0.26	0.43±0.03	2.60±0.24	5.29±0.26
		0	1.78±0.09	0.74±0.13	2.52±0.21	0.56±0.03	2.45±0.36	4.49±0.36
		+3	1.41±0.04	0.49±0.12	1.90±0.14	0.42±0.09	3.00±0.73	4.74±1.23
		+6	1.29±0.14	0.41±0.05	1.70±0.09	0.40±0.06	3.20±0.76	4.35±0.74
	Dry	-3	1.42±0.01	0.40±0.02	1.82±0.03	0.45±0.02	3.56±0.12	4.06±0.23
		0	1.69±0.04	0.51±0.06	2.20±0.04	0.47±0.05	3.37±0.38	4.72±0.57
		+3	1.36±0.03	0.31±0.02	1.68±0.03	0.36±0.01	4.37±0.25	4.66±0.15
		+6	1.24±0.04	0.28±0.02	1.51±0.03	0.38±0.01	4.51±0.43	3.97±0.11
132	Wet	-3	1.52±0.02	0.52±0.02	2.04±0.01	0.41±0.01	2.94±0.13	4.93±0.12
		0	1.60±0.16	0.66±0.03	2.25±0.15	0.44±0.01	2.45±0.30	5.17±0.23
		+3	1.32±0.11	0.42±0.04	1.74±0.07	0.40±0.02	3.19±0.58	4.34±0.20
		+6	1.28±0.01	0.35±0.02	1.64±0.01	0.36±0.01	3.64±0.18	4.52±0.18
	Dry	-3	1.27±0.01	0.41±0.01	1.68±0.01	0.40±0.01	3.06±0.06	4.21±0.14
		0	1.37±0.05	0.54±0.03	1.91±0.05	0.42±0.01	2.52±0.18	4.60±0.18
		+3	1.23±0.03	0.38±0.02	1.61±0.05	0.32±0.01	3.22±0.15	5.00±0.22
		+6	1.04±0.01	0.25±0.02	1.29±0.02	0.35±0.01	4.23±0.38	3.68±0.11
Pr > F	Family name(F)		***	***	***	***	**	***
	Water status(W)		***	***	***	***	***	***
	Temperature(T)		***	***	***	***	***	***
	F × W		**	***	*	n.s.	***	n.s.
	F × T		***	n.s.	***	***	**	***
	W × T		***	**	***	*	n.s.	**
	F × W × T		n.s.	n.s.	n.s.	***	n.s.	***

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

원74 > 강원77 > 강원132 순으로 강원74가 가장 높았다. 증산속도는 대조구와 건조 처리구 모두 +6°C 처리구를 제외한 다른 온도 처리구에서 강원74가 가장 높았다. 수분이용효율은 대조구 내에서는 모든 온도 처리구에서 강원74가 가장 우수하였지만, 건조 처리구 내에서는 강원74가 가장 낮은 값을 보였다. 또한, 수분이용효율은 3가계 모두 대조구보다 건조 처리구에서 더 높은 값을 나타냈다.

광합성 속도, 기공전도도 및 증산속도는 3가계 모두 대조구와 건조 처리구에서 온도가 증가할수록 감소하였다. 저온 처리구인 -3°C 처리구에서도 0°C 처리구보다 낮은 값을 보였지만, 높은 온도 처리구보다는 높았다. 그러나 수분이용효율은 3가계 모두 대조구와 건조 처리구에서 +6°C > +3°C > -3°C > 0°C 순으로 높은 온도에서 가장 높은 값을 보였다.

3.3. 광색소 함량 분석

온도변화 및 건조 처리에 따른 소나무의 잎 내 광색소 함량은 가계간, 온도변화간, 건조처리간 뚜렷한 차이를 보였으며, 총 엽록소 함량은 가계와 온도 및 건조 처리간 상호작용도 존재하였다. 총 엽록소 함량은 대조구와 건조 처리구 모두 온도변화와 상관없이 강원74 > 강원77 > 강원132 순으로 강원74가 가장 높았으며, 카로테노이드 함량은 대조구 내 -3°C와 0°C 처리구에서만 강원 74가 가장 높은 값을 보였다. 엽록소 a와 b의 비는 온도변화와 상관없이 대조구 내에서는 강원132가, 건조처리구 내에서는 강원77이 가장 높았다.

소나무 3가계의 건조 처리에 따른 엽록소 함량 감소는 0°C와 +6°C 처리구 내에서 강원77이 가장 적게 감소하였으며, -3°C 처리구 내에서는 강원132가 건조 처리에 따른 엽록소 함량 감소가 가장 적었다. 그러나 카로테노이드 함량은 0°C 처리구 내에서 강원74가 건조 처리에 따른 함량감소가 가장 적었다.

온도변화에 따른 소나무 3가계의 총 엽록소 함량은 대조구와 건조 처리구 모두 0°C > -3°C > +3°C > +6°C 순으로 온도가 증가하면서 감소하였으며, 저온 처리구에서도 엽록소 함량이 감소하는 것을 알 수 있었다. 카로테노이드 함량 역시 3가계 모두 대조구와 건조 처리구내에서 0°C 처리구가 가장 높았으며, 온도 증가에 의해 감소하는 경향을 보였다. 엽록소 a와 b의 비는 3가계 모두 +6°C > +3°C > -3°C > 0°C 순으로, 엽록소와 카로테노이드 함량과는 반대의 경향을 나타냈다.

IV. 고 찰

산림에서 수분과 온도는 수목의 성장과 생리적 특성에 영향을 미치는 중요한 인자이다(Wu *et al.*, 2011; Rustad *et al.*, 2001). 건조 스트레스는 식물의 초기 성장과 정착 단계에서 매우 중요한 제한요소로 작용하여 세포의 길이 성장과 비대 성장 모두 영향을 미친다(Kusaka *et al.*, 2005; Shao *et al.*, 2008). 또한 토양 내 수분함량은 수목의 직경생장과 수고생장을 결정짓는 중요한 요인중의 하나이다(Koch *et al.*, 2004). 본 연구에서는 소나무 3가계 모두 대조구보다 건조 처리구에서 근원경 생장이 감소하는 경향을 보이면서, 건조 스트레스로 인한 피해가 나타났다. 또한, 식물의 생육활동에는 수분 뿐 만 아니라 온도변화에도

생장과 생리적 특성에 많은 영향을 미치며, 기존의 연구결과에서 온도가 증가하면 수중에 따라서 생장이 증가하거나(Danby and Hik, 2007), 오히려 감소하거나(Barber *et al.*, 2000), 변화가 없는(Volder *et al.*, 2004) 등 다양하게 나타나고 있다. 본 연구에서는 온도가 증가하면서 소나무의 근원경 상대생장율이 감소하는 경향을 보였는데, 이는 잎의 단위 면적당 건중량 증가를 나타내는 낮은 동화속도(net assimilation rate, NAR) 때문이며, 온도 증가로 호흡이 증가한 결과이다(Loveys *et al.*, 2002).

일반적으로 식물은 건조 스트레스를 받을 경우 지하부에 대한 지상부의 비율을 줄이며, 뿌리를 더 깊게 발달시켜 수분 소모를 줄이고 흡수를 증진 시킨다(Pallardy and Rhoads, 1993). 그러나 본 연구에서는 건조 처리구가 대조구보다 지하부에 대한 지상부의 비율이 더 높게 나타나 기존의 연구와는 반대의 결과를 보였는데, Zang *et al.*(2014) 연구에 의하면, 너도밤 나무를 보통 건조구와 강한 건조구로 구분하여 실험한 결과, 보통 건조구에서는 뿌리 생산량이 증가하였지만, 강한 건조구에서는 뿌리 생산량이 감소하여 지하부에 대한 지상부의 비율이 증가하였다. 기존의 연구에서는 식물의 성장에 있어서 뿌리호흡의 불량은 새로운 식물 조직 합성과 살아있는 조직 보전에 영향을 미치고(Ryan and Law, 2005; Lee *et al.*, 2012), 뿌리호흡의 감소는 동화작용 능력의 감소로 이어지면서 뿌리의 생장이 제한된다(Bengough *et al.*, 2006)고 하였다. 그러나 본 연구에서는 건조 스트레스로 인한 단기 반응으로 광합성 속도의 감소와 함께 식물의 성장에 필요한 물질생성이 감소하면서 지하부보다 지상부로의 동화물질을 더 많이 투자한 것으로 판단된다.

일반적으로 온도가 증가하면 식물은 지상부보다 지하부의 물질분배에 더 많이 투자한다(Crookshanks *et al.*, 1998). Wan *et al.*(2004)은 온도가 증가하면서 단풍나무 유묘의 뿌리 생산량이 증가하였고, Yin *et al.*(2008)은 온도 증가에 의해 *Picea asperata*의 S/R율이 감소한 것으로 보고하였는데, 이는 묘목 성장 초기에 나타나는 수분스트레스와 관련이 있다고 보고하였다. 그러나 온도 증가가 식물의 엽 면적을 증가시키기도 하는데(Onoda *et al.*, 2009), 본 연구에서는 대조구와 건조 처리구 모두 온도가 증가하면서 S/R율이 증가하는 경향을 보여 온도 증가와 함께 소나무는 지하부로의 물질분배보다 엽 면적을 증가시키는데 더 많

이 투자한 것으로 생각된다. Richard *et al.*(2000)의 연구에서도 *Acer rubrum*와 *A. saccharum*이 온도 증가에 의해 잎의 생산성이 증가하였다. Matthias *et al.*(2011)은 *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens* 등에서 온도가 증가하면서 가지 생장은 증가하였지만, 뿌리와 줄기 생장은 감소한다고 보고하였는데, 본 연구에서도 온도가 증가할수록 줄기와 뿌리의 건조량이 감소하였다. 이와 같이 식물의 S/R율은 수중과 온도에 대한 생리적 민감도에 따라 다르게 나타난다(Way and Oren, 2010). 일반적으로 식물은 온도가 증가하면 잎의 온도가 증가하면서 열 스트레스로 인한 피해를 받게 되는데, 본 연구에서는 보다 많은 기공을 확보함으로써 증산작용으로 잎의 온도를 낮추기 위해 엽면적을 증가시킨 것으로 판단된다. 3가계 모두 온도가 가장 높은 +6°C 처리구 내 건조 처리구에서 총 건조량이 가장 낮은 값을 나타내 온도와 수분 스트레스가 소나무의 생장에 많은 영향을 미치는 것으로 판단된다. 또한, 온도 증가는 토양 내 수분을 더 빠르게 증발시킴으로써, 수분 스트레스로 인한 식물의 생육저하를 더욱 가속화 시키는 것으로 생각된다.

식물이 건조 스트레스를 받게 되면 여러 부위 또는 기관에서 생리적인 장애가 나타나며, 특히 광합성 기작에 많은 피해를 주어 식물 생장을 저하시키는 원인이 된다. 건조 스트레스가 광합성에 미치는 영향에 대한 연구는 지금까지 많은 연구결과가 보고되었으며, 광합성 효율 감소는 여러 가지 원인에 의한 것으로 알려졌다(Chaves and Oliveira, 2004). 일반적으로 건조 스트레스는 식물이 기공을 닫도록 유도하여 엽육 내 CO₂ 농도를 감소시켜 광합성을 저해하거나, 또는 직접적으로 탄소 대사를 저해하여 광합성 감소를 유발시킨다(Gimenez *et al.*, 1992; Cornic, 2000). 본 연구에서도 소나무 3가계 모두 건조 처리구에서 광합성 속도, 기공전도도, 증산속도를 감소시키면서, 건조 스트레스에 대한 피해가 뚜렷하게 나타났다. 식물의 뿌리가 수분 스트레스를 감지하게 되면 abscisic acid (ABA)를 합성하며, ABA는 목부를 통해 이동하여 기공 조절 등 다양한 작용을 유도하고(Zhang and Davies, 1990), 스트레스에 대한 방어기작의 활성을 촉진시킨다. 본 연구에서도 건조 스트레스에 의해 기공의 개폐반응을 신속히 조절하여 건조 스트레스에 대한 저항력을 높이는 것이 구명되었다. 수분이용효율은 식물 생장과 밀접한 관련이 있으며, 식물은 수분이 부

족한 환경에서 수분이용효율을 높이기 위해 기공을 닫아 광합성 속도보다 증산속도를 더 많이 감소시킨다. 그러나 이러한 효율 증가 전략은 식물의 생장과 부의 상관으로 나타난다(Richards and Condon, 1993). 본 연구 결과에서도 소나무 3가계는 건조 스트레스에 의해 기공을 닫아 증산속도를 감소시킴으로써 수분이용효율은 증가하였지만, 광합성 속도의 감소로 인해 생장이 저하되는 것을 알 수 있었다.

온도 증가는 식물의 광합성 속도를 주로 증가시키는 것으로 나타났다. Zhao and Liu(2009)는 *Picea asperata*와 *Pinus tabulaeformis*를 대상으로 온도를 증가시킨 결과, 광합성 속도가 증가하였다고 보고하였으며, 또 다른 연구에서도 온난화 처리에 따라 *Picea asperata*의 광합성 반응이 촉진된 것으로 보고된 바 있다(Han *et al.*, 2009). 그러나 본 연구에서는 온도가 증가할수록 광합성 속도가 감소하는 결과를 보여, 기존의 연구 결과와는 다른 경향을 보였다. 온도 증가에 의한 광합성 반응은 종에 따라 다르게 보고되기도 하는데, He and Dong(2003)은 온실을 이용해 *Salix matsudana*를 온난화 처리한 결과 광합성 속도가 감소한다고 보고하였고, 일정 온도 이상에서 광합성 속도가 낮아지는 경향은 이전 연구에서도 보고된 바 있다(Gundersen *et al.*, 2010). 이렇게 온도 증가에 의한 광합성 속도의 감소는 생장에 영향을 미치면서 소나무 3가계 모두 온도가 증가할수록 직경생장 및 총 건조량이 감소하는 것을 알 수 있었다. 온도 증가에 의한 생리적 활성 감소는 열 스트레스 때문이며, 수중마다 온도에 대한 생리적 민감도가 다른데(Xu *et al.*, 2012), 본 연구에서 사용된 소나무는 온도에 대해 매우 민감한 수중으로 판단된다. 또한, 온도가 증가하면 식물의 잎에서 기공전도도가 감소하여(Leakey *et al.*, 2009), 증산속도의 감소로 이어지면서 수분이용효율이 증가하게 된다(Kanemoto *et al.*, 2009). 본 연구에서도 온도 증가에 의해 소나무 잎에서의 기공전도도와 증산속도의 감소로 인해, 수분이용효율은 증가하는 기존의 연구결과와 같은 경향을 보였다.

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 소나무의 생장

및 광합성 속도가 감소하는 것을 알 수 있었다.

일반적으로 광합소 함량은 스트레스를 받으면 감소하는 특징을 가지고 있어(Iglesias *et al.*, 2006), 스트레스 평가 지표로 널리 이용되고 있는데, 수종 간 반응 차이도 매우 크게 나타나는 인자이다(Han *et al.*, 2009). 본 연구에서는 건조에 의한 수분 스트레스뿐만 아니라 온도가 증가하거나 감소하면서 엽록소와 카로테노이드 함량이 뚜렷하게 감소하는 경향을 보여 주어, 소나무는 수분과 함께 온도변화에도 매우 민감한 것을 알 수 있었다. 그러나 엽록소 a와 b함량의 비는 3가계 모두 건조 처리구에서 높았으며, 온도가 감소하거나 증가할수록 증가하였다. 이것은 소나무가 수분 및 온도변화에 의한 스트레스를 받았을 때, 엽록소 b 함량 감소가 엽록소 a 함량 감소보다 컸기 때문이다. 건조 및 온도 증가가 엽록소 함량을 감소시켰다는 결과는 많은 연구에서 찾아 볼 수 있다(Kim and You, 2010; An *et al.*, 2008). 본 연구 결과에서처럼, 건조 및 온도변화로 인한 잎의 엽록소 함량 감소는 잎의 질소 함량 감소와 관계가 깊다. 즉, 건조와 온도변화로 뿌리의 생산량이 감소하면서, 질소 흡수가 감소하였고, 이로 인해 잎의 엽록소 함량이 감소한 것으로 판단된다.

적 요

본 연구는 국내 주요 경제수종인 소나무 품매차대묘의 가계간 온도 증가와 건조 스트레스에 따른 생장 및 생리 반응 변화를 알아보고자 실시하였다. 온도변화 및 건조 처리에 따른 소나무의 근원경 상대생장율은 대조구와 건조 처리구 모두 온도 변화와 상관없이 강원74가 가장 우수하였다. 3가계 모두 온도 증가와 건조 처리구에서 근원경 생장은 감소하였으며, 저온 처리구인 -3°C 처리구에서도 0°C 처리구보다 낮은 생장율을 보였다. 광합성 속도, 기공전도도 및 증산속도는 3가계 모두 건조 처리구와 온도가 증가할수록 감소하였고, 저온 처리구인 -3°C 처리구에서도 0°C 처리구보다 낮은 값을 보였다. 그러나 수분 이용효율은 온도 증가와 건조 처리구에서 높았다. 광합소 함량은 온도 증가와 건조 처리구에서 3가계 모두 감소하였지만, 엽록소 a와 b의 비는 건조 처리와 온도가 증가할수록 증가하였다. 총 엽록소 함량은 대조구와 건조 처리구 모두 온도변화와 상관없이 강원74가 가장 높았다.

. 결론적으로, 온도 증가 및 감소는 소나무의 생리적 반응에 부정적인 영향과 함께 생장을 저하시켰다. 또한, 건조 스트레스도 소나무의 생장 및 생리적 반응에 많은 영향을 미쳐, 생장이 저하되는 것을 알 수 있었다. 특히, 소나무는 온도 감소보다 온도 증가에 더 많은 영향을 받는 것으로 나타났으며, 향후 우리나라의 평균 온도가 6°C 이상 증가하게 되면 지역에 따라서 소나무 유묘의 생장이 매우 불량해 질 수도 있을 것으로 생각된다. 본 연구에서는 온도변화 및 건조 스트레스에 의한 생장 및 생리적 반응에 있어 가계간 차이를 확인 할 수 있었는데, 유묘의 초기생장이 가장 우수한 강원74가 다른 두 가계보다 온도 및 건조 스트레스 하에서도 생장 및 생리반응이 가장 우수하였다.

REFERENCES

- An, D. H., Y. T. Kim, D. J. Kim, and J. S. Lee, 2008: The effects of water stress on C₃ plant and CAM plant. *Korean Society of Environmental Biology* **26**, 271-278.
- 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.
- Bengough, A. G., M. F. Bransby, J. Hans, S. J. Mckenna, T. J. Roberts, and T. A. Valentine, 2006: Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell. *Journal of Experimental Botany* **57**, 437-447.
- 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.
- Crookshanks, M., G. Taylor, and M. Broadmeadow, 1998: Elevated CO₂ and tree root growth: contrasting responses in *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*. *New Phytologist* **138**, 241-250.
- 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.
- 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.
- Gunderson, C. A., K. H. O'hara, C. M. Campion, A. V. Walker, and N. T. Edwards, 2010: Thermal plasticity of photosynthesis: the role of acclimation in forest responses to a warming climate. *Global Change Biology* **16**, 2272-2286.
- 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 *Picea asperata* seedlings. *Plant Growth Regulation* **58**, 153-162.
- He, W. M. and M. Dong, 2003: Plasticity in physiology and growth of *Salix matsudana* in response to simulated atmospheric temperature rise in the Mu Us Sandland. *Photosynthetica* **41**, 297-300.
- 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.
- Kanemoto, K., Y. Yamashita, T. Ozawa, N. Imanishi, N. T. Nguyen, R. Suwa, P. K. Mohapatra, S. Kanai, R. E. Moghaieb, J. Ito, H. E. Shemy, and K. Fujita, 2009: Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ is dependent on N partitioning and transpiration in soybean. *Plant Science* **177**, 398-403.
- 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.
- Kim, H. R. and Y. H. You, 2010: Effects of elevated CO₂ concentration and increased temperature on leaf related-physiological responses of *Phytolacca insularis* (native species) and *Phytolacca Americana* (invasive species). *Journal of Ecology and Field Biology* **33**, 195-204.
- 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 Service, 2010: Statistical Year book of Forestry.
- Kratsch, H. A. and R. R. Wise, 2000: The ultrastructure of chilling stress. *Plant, Cell and Environment* **23**, 337-350.
- Kusaka, M., M. Ohta, and T. Fujimura, 2005: Contribution of inorganic components to osmotic adjustment and leaf folding for drought tolerance in pearl millet. *Physiologia Plantarum* **125**, 474-489.
- Lawlor, D. W. and G. Cornic, 2002: Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment* **25**, 275-294.
- Lawlor, D. W., 2002: Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany* **89**, 871-885.
- 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.
- Leakey, A. D. B., E. A. Ainsworth, C. J. Bernacchi, A. Rogers, S. P. Long, and D. R. Ort, 2009: Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany* **60**, 2859-2876.
- Lee, C. S., J. H. Kim, H. Yi, and Y. H. You, 2004: Seedling establishment and regeneration of Korean red pine (*Pinus densiflora* S. et Z.) forests in Korea in relation to soil moisture. *Forest Ecology and Management* **199**, 423-432.
- Lee, K. J., H. Y. Won, and H. T. Mun, 2012: Contribution of root respiration to soil respiration for *Quercus acutissima* forest. *Korean Journal of Environmental Ecology* **26**, 780-786.
- Lee, W. Y., E. J. Park, B. H. Cheon, and S. U. Han, 2011: Relationships of growth characteristics between adult trees and their seedlings in open-pollinated *Pinus densiflora* families. *The Korean Society of Breeding Science* **43**, 262-268.
- 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.
- Loveys, B. R., I. Scheurwater, T. L. Pons, A. H. Fitter, and O. K. Atkin, 2002: Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast-and slow-growing plant species. *Plant, Cell and Environment* **25**, 975-987.
- Matthias, A., K. Thomas, S. G. G. Madeleine, and D. Matthias, 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.
- Oh, C. Y., 2010: Physiological responses of superior and inferior families from open-pollinated progeny tests of *Pinus densiflora* to drought stress. Ph. D. Dissertation. Seoul National University.
- Onoda, Y., T. Hirose, and K. Hikosaka, 2009: Does leaf photosynthesis adapt to CO₂-enriched environments? An experiment on plants originating from three natural CO₂ springs. *New Phytologist* **182**, 698-709.
- Pallardy, S. G. and J. L. Rhoads, 1993: Morphological adaptations to drought in seedlings of deciduous angiosperms. *Canadian Journal of Forest Research* **23**, 1766-1774.
- Parry, M. A. J., P. J. Andralojc, S. Khan, P. J. Lea, and A. J. Keys, 2002: Rubisco activity: effect of drought stress. *Annals of Botany* **89**, 833-839.
- 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.
- Richards, R. A. and A. G. Condon, 1993: Challenges ahead in using carbon isotope discrimination in plant-breeding programs. Academic Press, Inc. pp. 451-462.
- 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.
- Ryan, M. G. and B. E. Law, 2005: Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry* **73**, 3-27.
- 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.
- 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.
- Wan, S., R. J. Norby, K. S. Pregitzer, J. Ledford, and E. G. O'Neill, 2004: CO₂ enrichment and warming of the atmosphere enhance both productivity and mortality of maple tree fine roots. *New Phytologist* **29**, 1469-8137.
- 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.
- Xu, Z., T. Hu, and Y. Zhang, 2012: Effects of experimental warming on phenology, growth and gas exchange of treeline birch (*Betula utilis*) saplings, Eastern Tibetan Plateau, China. *European Journal of Forest Research* **13**, 811-819.
- 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.
- Zang, U., M. Goisser, K. H. Häberle, R. Matyssek, E. Matzner, and W. Borken, 2014: Effects of drought stress on photosynthesis, rhizosphere respiration, and fine-root characteristics of beech saplings: A rhizotron field study. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **177**, 168-177.
- Zhang, J. and W. J. Davies, 1990: Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant, Cell and Environment* **13**, 277-285.
- 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.