

상부 개방형 온실을 이용한 대기 중 이산화탄소 농도 증가가 우리나라 자생 수종에 미치는 형태적, 생리적 영향

류다운¹ · 배진호¹ · 박주한¹ · 조성식¹ · 문민규² · 오창영³ · 김현석^{1,2,4,5*}

¹서울대학교 산림과학부 산림환경학 전공, ²국가농림기상센터, ³국립산림과학원 산림유전자원부,

⁴서울대학교 농업생명과학연구원, ⁵서울대학교 협동과정 농림기상학전공

(2014년 8월 27일 접수; 2014년 9월 29일 수정; 2014년 9월 29일 수락)

Responses of Native Trees Species in Korea under Elevated Carbon Dioxide Condition – Open Top Chamber Experiment

Daun Ryu¹, Jinho Bae¹, Juhan Park¹, Sungsik Cho¹, Minkyu Moon²,
Chang-Young Oh³ and Hyun Seok Kim^{1,4,5*}

¹Department of Forest Sciences, Seoul National University, Seoul 151-921, Korea

²National Center for AgroMeteorology, Seoul National University, Seoul 151-744, Korea

³Korea Forest Research Institute, Suwon 441-350, Korea

⁴Research Institute for Agriculture and Life Sciences, Seoul National University, Seoul 151-921, Korea

⁵Interdisciplinary Program in Agricultural and Forest Meteorology, Seoul National University, Seoul 151-744, Korea

(Received August 27, 2014; Revised September 29, 2014; Accepted September 29, 2014)

ABSTRACT

The physiological responses of three common temperate species, *Pinus densiflora*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Sorbus alnifolia* to elevated CO₂ was investigated using open top chambers with different CO₂ concentrations. Morphological (stomatal size, density and area) and physiological characteristics (maximum rates of photosynthesis, carboxylation and electron transport) were compared among trees grown under ambient, ambient ×1.4 (~550 ppm) and ambient ×1.8 (~700 ppm) CO₂ concentrations for last four years. Morphological responses were different among species. *F. rhynchophylla* increased their stomatal size and *S. alnifolia* had higher stomatal density under elevated CO₂ than ambient. Stomatal area decreased in *P. densiflora*, whereas it increased in *S. alnifolia*. However, the maximum photosynthesis rate increased in all species up to 43.5% by *S. alnifolia* under elevated CO₂ and the enhancement increased with time. Even with four years of exposure to elevated CO₂, there was no sign of acclimation in the maximum carboxylation rate and the maximum electron transport rates in all species. Especially, *S. alnifolia* even showed the temporary increase of photosynthetic capacities in spring, when leaf nitrogen concentration was high with new leaf development. There was no significant differences in diameter growth rate in any species due to high variation in their tree sizes, however accumulated diameter and biomass for four years showed significantly increment in all species under elevated CO₂. For example, *S. alnifolia* showed 59% increase in diameter at the ambient ×1.8 (~700 ppm) compared to ambient.

Key words: Carbon dioxide enrichment, Climate change, Open top chamber, Photosynthesis, Stomata, Growth



* Corresponding Author : Hyun Seok Kim
(cameroncrazies@snu.ac.kr)

I. 서 론

산업화와 산림파괴로 인해 급격하게 증가하고 있는 대기 중 이산화탄소 농도는 지구온난화와 이상기후 현상의 원인이 되고 있으며 이에 따라 식물의 광합성을 통한 대기 중 이산화탄소 농도의 저감은 산림의 중요성을 한층 더 부각시키고 있다(IPCC, 2013). 광합성은 흔히 Fick의 식을 이용하여 설명하는데,

$$A_{\text{net}} = g_s C_a \left(1 - \frac{C_i}{C_a}\right)$$

여기서 A_{net} 은 순광합성량(Net assimilation, $\text{g C m}^{-2} \text{s}^{-1}$), g_s 는 기공전도도(Stomatal conductance, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), C_a 는 대기 중 이산화탄소 농도(Atmospheric CO_2 concentration, $\mu\text{mol mol}^{-1}$), C_i 는 식물체 내 세포 간극 사이의 이산화탄소 농도(Intercellular CO_2 concentration, $\mu\text{mol mol}^{-1}$)를 나타낸다. 즉, 광합성량은 잎 내·외부의 이산화탄소 농도 차와 기공전도도의 곱으로 계산할 수 있다. 이 중 기공전도도는 기공이 열린 정도를 나타내며, 이는 기공의 크기와 밀도에 의해 결정된다. 기공은 환경에 의한 영향을 많이 받아 잎이 처한 광환경(e.g. Lichtenthaler *et al.*, 1981; Kubínová, 1991; Liu *et al.*, 2014), 온도(e.g. Beerling and Chaloner, 1993; Apple *et al.*, 2000; Luonala *et al.*, 2005), 토양수분(e.g. Bosabalidis and Kofidis, 2002; Limin *et al.*, 2007; Xu and Zhou, 2008), 토양의 염도(e.g. Kemp and Cunningham, 1981; Curtis and Läuchli, 1987; Bray and Reid, 2002; Çavuşoğlu *et al.*, 2007), 엽령(e.g. Ceulemans *et al.*, 1995; Zhou *et al.*, 2012) 등에 따라 그 크기와 위치 그리고 밀도에 차이가 나타난다. 또한 대기 중 이산화탄소도 기공의 변화에 영향을 미치는데 농도가 높을수록 기공의 크기가 증가하고 기공 밀도가 감소한다는 보고가 있으나 수종에 따라 그 반응은 다양하게 나타난다(Woodward and Kelly, 1995; Reid *et al.*, 2003; Ogaya *et al.*, 2011). 기공밀도의 경우 대기 중 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 *Pinus uncinata* (Peñuelas and Matamala, 1990), *Taxodium distichum* (Ogaya *et al.*, 2011), *Metasequoia glyptostroboides* (Ogaya *et al.*, 2011), *Betula pendula* (Peñuelas and Matamala, 1990), *Pinus sylvestris* (Lin *et al.*, 2001) 등에서는 감소하였고, *Liquidambar styraciflua* (Thomas and Harvey,

1983), *Populus euramericana* (Ceulemans and Mousseau, 1994) 등에서는 기공 밀도가 증가하였으며 *Fagus sylvatica* (Woodward and Kelly, 1995)의 경우 증감의 양상을 모두 나타냈다. 기공 크기의 경우에도 자작나무에서는 증가(e.g. Franks and Beerling, 2009), *Taxodium distichum*에서는 감소(Ogaya *et al.*, 2011) 하였으며 포플러류에서는 기공 구경(stomatal pore length)에 변화가 없는(Radoglou and Jarvis, 1990) 등 다양한 결과가 보고되었다.

위에서 언급한 바와 같이 광합성량은 기공전도도 외에도 세포 간극과 대기 중 이산화탄소 농도의 차이에 큰 영향을 받으며 대기 중 이산화탄소 농도의 증가는 이 차이를 증가시켜 식물은 같은 양의 수분을 증산하면서도 광합성량을 증가시키는데 이를 흔히 이산화탄소 시비효과(CO_2 fertilization effect)라고 한다(Norby *et al.*, 1995). 하지만 이렇게 광합성에 유리한 환경은 식물의 광합성능력을 저하시키는 저감(acclimation)을 가져오기도 하는데(Woodward and Kelly, 1995; Morison, 1998) 이러한 광합성능력의 저하는 흔히 대표적인 광합성효소인 루비스코(Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)의 활성을 나타내는 최대 카르복실화 속도(Maximum carboxylation rate, V_{cmax})와 광합성 암반응에서 CO_2 의 수용체인 리블로오스 이인산(Ribulose-1,5-bisphosphate, RuBP)의 재생산을 결정하는 최대 전자전달 속도(Maximum electron transport rate, J_{max})의 감소로 나타난다(e.g. Turnbull *et al.*, 1998; Urban, 2003; Ainsworth *et al.*, 2004; Aranjuelo *et al.*, 2005; Leakey *et al.*, 2009). 특히 이러한 저감은 장기간 고농도 이산화탄소에 노출된 식물체에서 자주 보고된 바 있으나(Lewis *et al.*, 1996; Rey and Jarvis, 1998; Irigoyen *et al.*, 2014) 수종별 변이가 커 수종에 따라 저감유무가 다르다(e.g. DeLucia and Thomas, 2000; Herrick and Thomas, 2001; Tissue *et al.*, 2001; Rogers and Ellsworth, 2002; Zotz *et al.*, 2005; Ainsworth and Rogers, 2007).

이산화탄소 시비효과로 인한 광합성량의 증가는 식물의 생장에 직접적인 영향을 미쳐 설령 광합성능력의 저감이 일어난다 하더라도 대부분의 연구에서 식물의 성장량은 늘어나는 것으로 알려져 있다(e.g. Field *et al.*, 1995; Samarakoon and Gifford, 1996; Poorter and Navas, 2003; Nowak *et al.*, 2004; Ainsworth and

Long, 2005). 그러나 생장량 역시 질소, 인과 같은 영양분, 수종별 생장활성, 온도, 수분 이용, 공생생물 등과 같은 환경 변수에 의해 많은 영향을 받으며 (Hocking and Meyer, 1991; Oren *et al.*, 2001; Zak *et al.*, 2003; Norby *et al.*, 2005; Palmroth *et al.*, 2013) 높은 이산화탄소 농도와 함께 상호작용하여 다양한 결과를 가져올 수 있다.

이렇듯 대기 중 이산화탄소의 농도가 높은 미래 대기 환경에서 식물의 생리적 반응은 다양하며 이러한 다양한 반응을 이해하는 것은 생태계 변화를 예측하는데 필수적이다. 하지만 기존의 국내 연구의 대부분은 화분이나 생장상과 같은 개체목 수준에서 단기간에 진행된 이산화탄소 폭로 실험으로 이루어져, 실제 생태계와 유사한 자유 대기 이산화탄소 폭로(Free Air CO₂ enrichment, FACE)(e.g. Hebeisen *et al.*, 1997; Miglietta *et al.*, 2001; McCarthy *et al.*, 2010; Norby and Zak, 2011)나 상부 개방형 온실(Open top chamber, OTC)(e.g. Drake *et al.*, 1989; Leadley and Drake, 1993; Taylor *et al.*, 2001)과 같은 대규모 공간에서 장기간 이루어진 실험은 부족한 실정이다. 따라서 본 연구에서는 상부 개방형 온실에서 장기간 생장한 우리나라의 대표적인 온대 수종을 대상으로 하여 대기 중 이산화탄소 농도가 증가한 상태에 장기 노출되었을 때, 수목의 기공의 형태적인 변화와 광합성 반응 및 이에 따른 생장량의 변화를 알아보기 위해 수행되었다.

II. 재료 및 방법

2.1. 연구대상지

본 연구는 경기도 수원시 국립산림과학원 산림유전 자원부(북위 37°15'04", 동경 136°57'59")에 위치한 상부 개방형 온실 3개동과 약 10m 정도 떨어진 외부의 대조구를 대상으로 하여 2013년 4월부터 9월에 걸쳐 수행되었다. 온실은 대기 중 이산화탄소의 농도에 따라 3개의 처리구로 구별하였다. 각 온실의 이산화탄소 농도는 현재 대기 중 이산화탄소 농도(~400 ppm), 현재 농도의 1.4배(~550 ppm), 현재 농도의 1.8배(~700 ppm)를 유지하였다. CO₂는 식물의 증산작용이 이루어지는 오전 8시부터 오후 6시까지 폭로하였고 동일한 토양특성 하에서 실험하기 위해 2009년, 지면으로부터 1m 깊이까지 굴착하여 동일 지역의 산림토양으로 교체하였다(Lee *et al.*, 2012). 지름 10m, 높이 7m 크기의 온실 내에는 2009년 9월에 식재된 우리나라의 대표적인 온대 수종인 소나무(*Pinus densiflora*), 물푸레나무(*Fraxinus rhynchophylla*), 팔배나무(*Sorbus alnifolia*), 당단풍나무(*Acer pseudosieboldianum*), 산사나무(*Crataegus pinnatifida*), 상수리나무(*Quercus acutissima*)가 3그룹씩 반복 식재되어 있으며 본 연구에서는 소나무, 물푸레나무, 팔배나무를 연구대상으로 하였다(Table 1). 광, 대기온도, 토양온도, 강수의 환경인자들은 온실 내·외부에 설치된 자동기상관측장치로부터 수집된 데이터를 이용하여 처리구별

Table 1. Species average (± standard errors) of height and diameter at breast height of each treatment in april 2013

Species	Chamber	Height (m)	Diameter (mm)
<i>Pinus densiflora</i>	Control	1.27 ± 0.06 _b	39.89 ± 2.69 _b
	Ch1 (ambient)	1.86 ± 0.01 _a	48.42 ± 4.53 _a
	Ch2 (~ 550 ppm)	1.79 ± 0.06 _a	56.39 ± 0.88 _a
	Ch3 (~ 700 ppm)	2.15 ± 0.21 _a	60.46 ± 5.53 _a
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	Control	1.53 ± 0.04 _c	17.61 ± 1.36 _b
	Ch1 (ambient)	2.97 ± 0.33 _b	22.87 ± 3.44 _b
	Ch2 (~ 550 ppm)	2.88 ± 0.27 _b	32.11 ± 4.37 _a
	Ch3 (~ 700 ppm)	3.79 ± 0.16 _a	32.84 ± 1.76 _a
<i>Sorbus alnifolia</i>	Control	0.68 ± 0.07 _b	11.76 ± 1.78 _d
	Ch1 (ambient)	1.49 ± 0.03 _a	17.63 ± 1.57 _c
	Ch2 (~ 550 ppm)	1.68 ± 0.12 _a	23.56 ± 1.54 _b
	Ch3 (~ 700 ppm)	1.85 ± 0.18 _a	28.48 ± 1.30 _a

Each characteristics in subscript represent the statistical differences at the level of $p < .05$

로 측정하였다. 연구기간 동안 발생한 데이터의 손실은 다른 온실동의 데이터가 존재하는 경우 결정계수가 가장 높은 회귀식으로($r^2=0.9945$) 보정하여 메꾸었으나 광도, 강우량계와 같이 측정장치가 1개인 경우 회귀식을 사용하여 메꿀 수 없어 연중일(Day of year) 177~185일 동안 광 자료의 손실이 존재하였다. 6월 초에 각 온실별로 토양수분 측정기 CS616 (Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA)을 추가로 설치하여 지면에서 30cm 깊이의 평균 토양수분을 측정하였다. 모든 자료는 자료집록기(Data-logger, model CR1000, Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA)를 이용하여 수집되었고 광, 대기온도는 5분 평균값을 수집하였으며 온실 내 환경자료는 30분 평균값을 수집하였다.

2.2. 잎의 기공 특성

잎의 기공밀도와 기공크기를 측정하기 위해 2013년 9월에 각 처리구의 양엽을 약 20개씩 채취하였다. 채취한 잎의 뒷면에 투명 매니큐어를 얇게 도포하여 말린 후 투명 테이프를 이용하여 떼내어 슬라이드 글라스에 부착하였다. 200배율의 광학현미경(BH-2, Olympus, Tokyo, Japan)으로 화면에 나타난 완전한 모든 공변세포의 장축과 단축, 단위면적당 밀도를 최소 4회 이상 반복 측정하여 단위면적당 기공의 면적을 계산하였다.

2.3. 광합성 특성

광합성 특성은 휴대용 광합성 측정장비인 LI-6400(LI-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)을 이용하여 수종별로 5, 6, 7월간 월 1회씩 A/C_i 곡선(Photosynthetic CO_2 response curve)을 3회 반복 측정하였다. 항상 동일한 가지에서 광량이 충분한 양엽만을 대상으로 하였고 A/C_i 곡선을 측정하기 이전에 LED 광원(6400-02, LI-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)으로 광반응 곡선(Light response curve)을 측정하여 광 포화점을 나타내는 광량($1000\mu mol m^{-2} s^{-1}$)을 확인한 후 A/C_i 곡선 측정시 이를 적용하였다. 공급 CO_2 의 설정은 각 온실의 기준 농도에 맞추어 Sampler CO_2 를 설정하고 챔버(cuvette)에 잎을 물린 후 안정된 상태에서 측정을 시작하였으며 측정점마다 잎에 공급되는 농도를 달리 하였다. 잎 온도는 광합성 추정에 가장 적절한 온도인 $25^\circ C$ 로 설정하였고, 상대습도는 40%~70%로 유지하였다. 측정은 오전 9시에 시작하여 수분 스트레스로 인

한 정상적인 A/C_i 곡선이 측정되지 않을 때까지 지속하였다. 동일한 챔버를 이용하여 침엽수인 소나무도 측정하였는데 8월에 모든 측정을 마친 후 잎을 채취하여 실제 챔버내에 포함된 엽면적을 측정한 후 재계산한 값을 이용하였다. A/C_i 곡선의 해석은 Sharkey *et al.*(2007)에 의해 개발된 엑셀시트를 이용하여 최대 전자전달 속도와 최대 카르복실화 속도를 도출하였고 현 이산화탄소 농도에서 광포화 상태일 때 측정된 광합성량을 최대광합성속도로 하였다.

2.4. 생장

각 처리구별로 생장을 시작하기 전인 4월 말부터 생장이 끝난 10월까지 5회(4월 30일, 5월 23일, 6월 26일, 7월 30일, 10월 25일)에 걸쳐 직경과 수고를 측정하였다. Table 1에는 대상 수종이 생장을 시작하기 전에 측정한 수고와 직경을 정리하여 나타내었다. 수고는 절적을 이용하여 측정하였고 직경의 경우 각 수종별로 항상 같은 위치에서 측정하도록 지면으로부터 일정한 높이를 줄기에 표기 하여 디지털 방식의 버니어 캘리퍼스(CD-10CPX, Mitutoyo, Kawasaki, Japan)로 2회 반복 측정된 평균값을 사용하였다.

2.5. 통계분석

처리구별 환경인자의 차이는 대응표본 T 검정(paired *t*-test)을 통해 비교하였고 각 수종의 잎의 기공 특성 및 광합성 특성, 생장은 분산분석(ANOVA)을 통해 유의차가 나타날 경우 사후분석(Duncan)하여 처리구별로 비교 분석한 후 농도에 따른 경향을 보기 위하여 선형회귀분석(linear regression analysis)을 실시하였다. 모든 통계분석은 SAS 통계 프로그램 9.3 버전(SAS Institute Inc., Cary, NC, USA)을 이용하였다.

III. 결과 및 고찰

3.1. 환경인자

강수를 제외한 모든 환경인자는 2013년 4월부터 9월까지의 일 평균값을, 강수의 경우에는 일총량을 처리구별로 Fig. 1에 나타내었다. 일조시간 동안의 태양 복사는 자료 손실이 있는 날을 제외하고 9월 말에 일 평균 $527.09 W m^{-2}$ 로 최대 복사량을 나타냈고 최대강수량 $134.25mm$ 를 기록한 6월 중순에 $28.33 W m^{-2}$

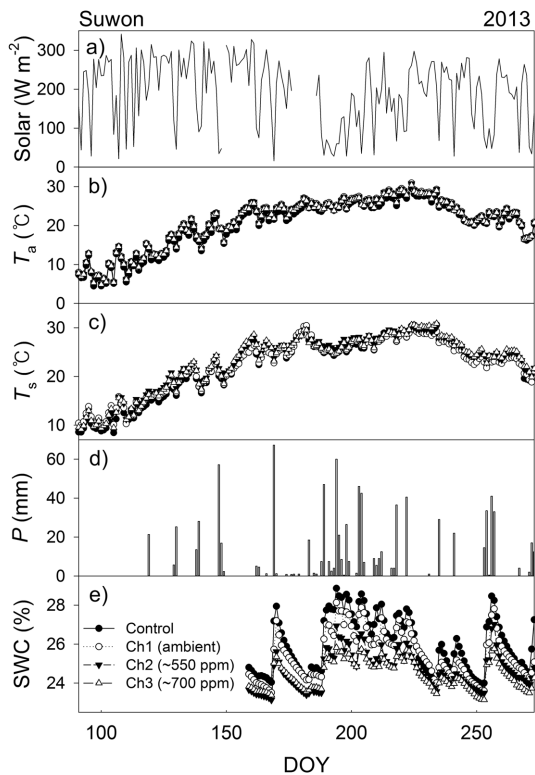


Fig. 1. Daily environmental data a) Solar radiation, b) T_a : Air temperature, c) T_s : Soil temperature, d) P : Precipitation, and e) SWC: Soil Water Content from April to September 2013. P was the daily total and the others are daily average values. Solid circle (●), open circle (○), solid inverse triangle (▼) and open triangle (△) represent control, ambient (~400 ppm), ambient × 1.4 (~550 ppm) and ambient × 1.8 (~700 ppm) CO₂ concentrations, respectively.

로 최저 복사량을 나타냈으며 연구기간 중 평균 326.63W m⁻²로 나타났다. 대조구의 대기 온도(T_a)는 4월 초에 최저점(5.03°C)을, 8월 중순에 최고점(30.87°C)을 나타내었고 연구기간 동안의 평균값은 20.95°C로 나타났다.

대기 온도(T_a)는 모든 처리구가 대조구보다 유의하게 높았으며($p < .001$) 대조구와 비교하여 처리구가 평균 0.74°C 더 높고 일조시간이 가장 긴 기간인 6월 중순에는 최고 1.44°C까지 차이가 나타났다. 복사량이 증가할수록 처리구와 대조구의 차이가 증가하였는데($p < .001$, 자료 제시하지 않음) 이는 복사량이 증가함에 따라 온실 효과도 비례하게 증가하는 것으로 생각된다. 토양 온도는 대기온도와 경향은 비슷하였으나 온도가 낮아질수록 대기온도보다 변화의 폭이 작게 나타났다.

강수량(P)은 연구기간인 4월에서 9월까지 총 894.6mm가 내렸으며 6월 중순에 일일 최대강수량 67.23mm를 기록하였고 여름철 장마기간인 7월 초에서 8월 초순 사이에 강우 빈도가 가장 높아 전체 실험기간 대비 약 46%인 410.5mm의 강우가 발생하였다.

토양 수분(T_s)은 대조구인 외부가 가장 높았으며 다음으로 온실 1(ambient)이 높게 나타났고 온실 2(~550ppm)와 온실 3(~700ppm)이 비슷하게 나타났으나 시간이 흐름에 따라 온실 3의 토양수분이 가장 낮게 나타나 대조구 > 온실 1 > 온실 2 > 온실 3의 순서로 유의한 차이를 보였다(maximum $p < .001$). 토양 수분은 강수에 가장 큰 영향을 받았는데, 온실의 경우 상부 25%가 막혀 있는 구조이므로(Lee *et al.*, 2012) 강수가 차단되어 온실 내로 공급되는 강수량이 적고 이와는 대조적으로 대조구는 외부에 완전 노출된 상태이므로 처리구보다 토양 수분이 강수에 민감하게 반응한 것으로 생각된다. 또한 대기 온도가 상승함에 따라 포화증기압(Saturated vapor pressure)은 지수형태로 증가하는데 대기 중에 포함된 수증기의 양이 동일할 경우, 온도가 높은 온실의 증기압포차(Vapor pressure deficit, VPD)가 대조구보다 증가하고 이로 인해 온실의 증발량이 대조구보다 높아져 토양수분이 더 낮게 나타날 수 있다(Campbell and Norman, 1998).

3.2. 잎의 기공특성

수종별 기공의 크기와 밀도는 Table 2에 나타내었다. 기공 크기의 범위는 소나무의 경우 2208.36±113.61~2594.07±122.56μm²로 가장 크게 나타났고 다음으로 물푸레나무가 1319.26±38.75~1901.35±66.90 μm²이며, 팔배나무는 1225.93±38.40~1435.74±112.83 μm²로 가장 작게 나타났다. 기공 밀도는 소나무가 30.53±3.40~41.10±3.11μm²로 가장 작게 나타났고, 물푸레나무, 팔배나무가 각각 87.84±5.75~104.28±6.49 μm²와 46.19±2.90~84.55±4.76μm²로 나타났다.

소나무의 기공 크기는 대기 중 이산화탄소 농도가 400 ppm인 온실 1에서는 평균 2483.89±124.69μm², 550 ppm인 온실 2에서는 평균 2268.18±126.19μm², 700 ppm인 온실 3에서는 평균 2208.38±113.61μm²로 대기 중 이산화탄소 농도가 증가할수록 처리구에 따라 기공 크기가 감소하는 경향을 나타냈으나 통계적으로 유의하지는 않았다($p = .0919$). 기공 밀도는 대기

Table 2. The average (\pm standard errors) stomatal size, stomatal density and stomatal area per unit leaf area of individual species in each treatment

Species	Chamber	Stomatal size (μm^2)	Stomatal density (No./mm ²)	Stomatal area per unit leaf area ($\mu\text{m}^2/\text{mm}^2$)
<i>Pinus densiflora</i>	Control	2594.07 \pm 122.56 _{ns}	40.26 \pm 2.39 _{ns}	119851.05 \pm 4495.40 _a
	Ch1 (ambient)	2483.89 \pm 124.69 _{ns}	41.10 \pm 3.11 _{ns}	103182.61 \pm 9996.50 _{ab}
	Ch2 (~ 550 ppm)	2268.18 \pm 126.19 _{ns}	30.53 \pm 3.40 _{ns}	70315.89 \pm 6938.48 _c
	Ch3 (~ 700 ppm)	2208.36 \pm 113.61 _{ns}	41.10 \pm 2.58 _{ns}	90484.09 \pm 6363.33 _{bc}
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	Control	1319.26 \pm 38.75 _b	96.77 \pm 6.54 _{ns}	137070.20 \pm 8490.64 _{ns}
	Ch1 (ambient)	1592.54 \pm 114.81 _{ab}	104.28 \pm 6.49 _{ns}	142563.07 \pm 11793.02 _{ns}
	Ch2 (~ 550 ppm)	1512.22 \pm 155.67 _b	90.66 \pm 7.40 _{ns}	130516.00 \pm 8892.80 _{ns}
	Ch3 (~ 700 ppm)	1901.35 \pm 66.90 _a	87.84 \pm 5.75 _{ns}	184789.57 \pm 13510.06 _{ns}
<i>Sorbus alnifolia</i>	Control	1435.74 \pm 112.83 _{ns}	46.19 \pm 2.90 _c	67629.56 \pm 7799.75 _b
	Ch1 (ambient)	1384.04 \pm 66.04 _{ns}	50.26 \pm 6.15 _{bc}	75728.92 \pm 11732.00 _b
	Ch2 (~ 550 ppm)	1425.83 \pm 62.09 _{ns}	63.88 \pm 3.33 _b	91842.31 \pm 5245.18 _{ab}
	Ch3 (~ 700 ppm)	1225.93 \pm 38.40 _{ns}	84.55 \pm 4.76 _a	103604.01 \pm 5783.42 _a

Each characteristics in subscript represent the statistical differences at the level of $p < .05$

ns: non-significant

중 이산화탄소 농도에 따른 경향을 나타내지 않았을 뿐만 아니라 통계적으로도 차이가 없었다($p = .7259$). 기공 크기와 기공 밀도를 곱하여 계산한 기공 면적은 대조구에 비해 온실 2와 온실 3이 유의하게 낮은 값을 보였고 그 중에서도 온실 2가 가장 낮은 값을 나타냈다(maximum $p = .0011$).

물푸레나무의 기공 크기는 대조구와 온실 1, 온실 2 간에는 차이가 없었고 온실 3이 온실 2, 대조구와 비교하여 유의한 차이를 나타내 이산화탄소 농도가 가장 높은 온실 3에서 기공 크기가 가장 컸다(maximum $p = .0507$). 기공 밀도에서는 농도에 따라 감소하는 경향을 나타냈으나 통계적으로 유의하지 않았다($p = .3076$). 위에서 언급한 바와 같이 이산화탄소 농도의 증가에 따라 물푸레나무의 기공은 크기가 증가하면서 밀도는 감소하는 서로 반대의 경향을 나타냈기 때문에 이 둘의 곱으로 나타나는 기공 면적에서는 그 차이가 상쇄되어 농도에 따른 통계적인 차이가 없었다($p = .2245$).

팔배나무의 기공 크기는 이산화탄소가 700 ppm인 온실 3에서 가장 작았으나 통계적으로는 근소한 차이로 유의하지 않았다($p = .0504$). 기공 밀도는 온실 1(ambient)에서 $50.26 \pm 6.15 \text{ No./mm}^2$, 온실 2에서 $63.88 \pm 3.33 \text{ No./mm}^2$, 온실 3에서 $84.55 \pm 4.76 \text{ No./mm}^2$ 과 같이 대기 중 이산화탄소 농도가 증가할수록 유의

하게 증가하였다($p < .001$). 따라서 기공 면적은 기공 크기의 유의한 증가에 영향을 받아 이산화탄소 농도에 따라 유의하게 증가함을 알 수 있었는데 온실 1과 대조구가 가장 낮았으며 온실 3이 가장 높게 나타났다.

결론적으로 본 연구결과에서 기공 특성은 대기 중 이산화탄소 농도에 따라 세 수종이 모두 다른 반응을 나타냈다. 소나무의 기공 크기는 통계적으로 유의하지 않았지만 3년간 고농도 이산화탄소에 노출된 *Pinus sylvestris* (Beerling, 1997)와 같이 농도 증가에 따라 감소하는 경향을 나타냈으며 기공 면적은 농도에 따라 유의하게 감소하는 경향을 나타냈다. 또한 고농도 이산화탄소에 4년간 노출된 *P. sylvestris*는 기공 밀도가 감소하였으며(Lin *et al.*, 2001) 이는 침엽의 크기 증가에 의한 표피세포의 증가에 기인한다(Ceulemans *et al.*, 1995). 이 외에도 *Pinus banksiana* (Stewart and Hoddinott, 1993), *Pinus pinaster* (Picon *et al.*, 1996)와 같이 반대의 경향을 나타내는 선행연구도 보고된 바 있다. 물푸레나무는 기공의 크기는 농도에 따라 증가하였으나 기공 밀도는 농도에 따라 감소한다는 선행연구의(Bettarini *et al.*, 1998) 결과와 달리 통계적으로 차이가 없어 기공 면적에서도 유의한 차이가 없었고 팔배나무는 농도에 따라 기공의 크기가 경향이 없었으나 밀도가 유의하게 증가하여 기공의 면적이 유의하게 증가하였다.

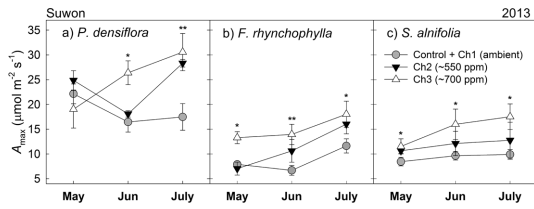


Fig. 2. Monthly average (\pm standard errors) maximum photosynthesis rate of a) *Pinus densiflora*, b) *Fraxinus rhynchophylla* and c) *Sorbus alnifolia* in each treatment. Gray circle, solid inverse triangle and open triangle represent control + ambient (~400 ppm), ambient \times 1.4 (~550 ppm) and ambient \times 1.8 (~700 ppm) CO₂ concentrations, respectively. *, ** represent statistical differences at $p < .05$ and $p < .01$ level, respectively.

3.3. 광합성 특성

Fig. 2에 소나무, 물푸레나무, 팔배나무의 월별 최대 광합성 속도를 처리구별로 나타내었다. 각 처리구의 이산화탄소 농도하에서 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 의 광도에서 측정된 최대 광합성 속도는 모든 수종에서 대조구와 온실 1(ambient) 사이에 차이가 없어(minimum $p > .8568$) 이산화탄소 농도별 분석에서는 대조구와 온실 1의 자료를 통합하여 사용하였다. 대체로 모든 수종과 처리구에서 계절이 변함에 따라 최대 광합성 속도(Maximum photosynthesis rate, A_{max})는 증가하였다. 특히, 대기 중 이산화탄소의 농도가 가장 높은 온실 3(~700ppm)의 경우 그 경향이 더 뚜렷하였는데 소나무의 경우 온실 3의 최대 광합성 속도의 시기별 평균값은 5월에 19.03 \pm 3.80 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 7월에 30.57 \pm 3.76 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 으로 약 38%, 물푸레나무는 13.30 \pm 1.2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 18.03 \pm 2.64 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 으로 약 26%, 팔배나무는 11.53 \pm 1.53 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 17.53 \pm 2.59 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 으로 약 35% 증가하였다.

각 측정월별로 이산화탄소 농도에 따른 최대 광합성 속도를 선형회귀 분석한 결과, 소나무의 5월달 측정값을($p = .5321$) 제외하고 각 시기별로 세 수종 모두 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 최대 광합성 속도가 유의하게 증가하였다(maximum $p = .0406$). 소나무의 경우 이산화탄소 농도별 최대 광합성 속도의 차이가 나타난 6월, 7월의 평균값은 온실 1이 17.83 \pm 2.58 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 온실 2(~550ppm)가 23.22 \pm 2.33 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 온실 3이 28.48 \pm 2.20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 로, 대기 중 이산화탄소 농도가 400 ppm에서 550 ppm, 700 ppm으로 상승함에 따라 최대 광합성 속도가 각각 23.2%,

37.4% 증가하였다. 모든 측정 월에 유의한 차이가 나타난 물푸레나무와 팔배나무의 경우 물푸레나무는 각각 15.1%, 36.8%씩 증가하였고 팔배나무는 각각 14.3%, 32.4%씩 증가한 것으로 나타났다. 소나무와 팔배나무는 이산화탄소 농도의 증가에 따른 최대 광합성 속도의 증가폭이 시간이 흐름에 따라 증가하였으나 물푸레나무의 경우 일정한 것으로 드러났다.

대다수의 기존 연구결과와 유사하게 소나무, 물푸레나무, 팔배나무의 최대 광합성 속도는 대기 중 이산화탄소 농도에 따라 증가하였다(e.g. Arp and Drake, 1991; Idso and Kimball, 2001; Ainsworth *et al.*, 2002; Adam *et al.*, 2004). 하지만 최대 광합성 속도는 각 온실대기의 이산화탄소 농도하에서 측정하므로 이산화탄소 시비 효과에 의하여 처리구에서 이산화탄소 농도가 높은 것은 타당한 결과이다. 따라서 이보다는 수종별 광합성 능력, 즉 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도의 변화, 특히 장기간 고농도 이산화탄소에 노출되었을 때 발생하는 저감 유무에 대한 고찰이 필요하다(Medlyn *et al.*, 1999; Ainsworth and Rogers, 2007).

최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도는 최대 광합성 속도와 마찬가지로 대조구와 온실 1(ambient) 간의 차이가 유의하지 않은 경우 통합하여 나타내었는데 6월달에 소나무와 물푸레나무에서 각각 최대 카르

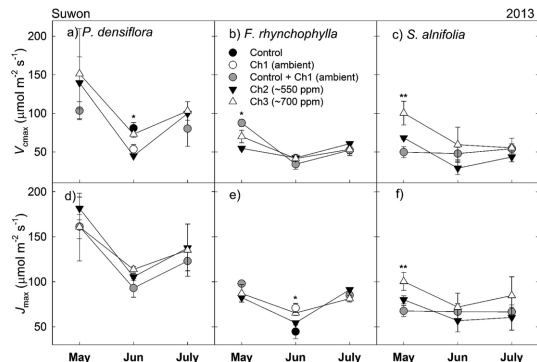


Fig. 3. Monthly average (\pm standard errors) maximum carboxylation and electron transport rates of a), d) *Pinus densiflora*, b), e) *Fraxinus rhynchophylla* and c), f) *Sorbus alnifolia* in each treatment. Gray circle, open circle, solid inverse triangle, open triangle and solid circle represent control + ambient (~400 ppm), ambient (~400 ppm), ambient \times 1.4 (~550 ppm), ambient \times 1.8 (~700 ppm) CO₂ concentrations and control, respectively. *, ** represent statistical differences at $p < .05$ and $p < .01$ level, respectively.

복합화 속도 측정값과 최대 전자전달 속도의 측정값이 유의한 차이를 보여 기호로 구분하였다(Fig. 3). 최대 카르복실화 속도는 모든 수종과 처리구에서 계절의 변화에 따라 감소하였는데 각 시기별로 5월에 높고 6월에는 낮아 소나무의 경우 5, 6, 7월에 최대 카르복실화 속도의 평균값이 각각 $131.44 \pm 34.62 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $63.05 \pm 4.72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $94.35 \pm 12.22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 였으며, 최대 전자전달 속도가 $167.87 \pm 21.22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $104.05 \pm 5.74 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $131.90 \pm 14.11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 으로 나타나 뚜렷한 V자형 그래프를 확인할 수 있었다. 물푸레나무와 팔배나무도 유사한 경향을 보여 5월이 가장 높았고 다음으로 7월, 6월이 가장 낮은 V자형을 그렸다.

광합성 능력은 양분, 수분부족, 개엽 및 엽령 등에 많은 영향을 받는데(Grassi *et al.*, 2005) 5월 중에는 소나무에서는 신초 성장, 물푸레나무와 팔배나무에서는 개엽 등과 같은 성장으로 인해 체내 질소가 주로 광합성 기관으로 분배되는 것으로 알려져 있다(Adams *et al.*, 1987; Jones *et al.*, 1991; Kwon *et al.*, 2014). 엽내 질소는 개엽 시기에 가장 높는데, 개엽 이후에는 증가한 엽면적과 광합성으로 생성된 물질들로 인하여 질소 농도가 희석되어 감소하기 때문이다. 따라서 개엽 시기인 5월에 엽내 높은 질소량으로 인해 광합성 능력이 높게 나타난 것으로 판단되며 5월 이후 시간이 흐름에 따라 생장률이 감소하여 안정화되면서 광합성 능력이 감소한 것으로 추정된다.

또한 수분 스트레스 상태에서도 광합성 능력의 저하가 흔히 나타나는데(Tezara *et al.*, 2002) 본 연구결과에서 광합성 능력이 가장 낮은 6월은 장마 시작 전, 토양 수분이 낮아지는 시기로 수목이 수분 스트레스를 받았을 가능성이 높다. 실제로 6월은 7월에 비해 토양 수분이 약 5.3% 유의하게 낮게 나타나($p < .001$) 수분 스트레스하에서 광합성 능력이 저하된다는 기존의 연구들과 유사하였다(Bota *et al.*, 2004; Flexas *et al.*, 2004).

광합성 능력의 연구 결과는 Fig. 3에 나타난 것과 같이 3개월(5, 6, 7월) 동안 세 수종을 대상으로 측정된 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도는 전체 측정점 18개 중 5개의 측정점만이 온실별로 유의한 차이를 보였으나 이 중 팔배나무의 5월 측정값 2개를 제외하고 하나의 측정값에서만 농도에 따라 일정한 경향을 나타냈고($p = .0172$), 나머지 2개 측정값은

농도에 따라 일정한 경향을 나타내지는 않았다(minimum $p = .0626$). 더불어 유의한 경향을 나타낸 팔배나무의 5월 측정값에서도 높은 이산화탄소 농도에서 자란 식물의 광합성 능력이 저하된다는 일반적인 연구 결과(e.g. Curtis, 1996; Saxe *et al.*, 1998; Medlyn *et al.*, 1999; Ainsworth and Long, 2005; Wang *et al.*, 2012)와는 다르게 대기 중 이산화탄소 농도에 따라 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도가 향상되었다(maximum $p = .0073$). 따라서 본 연구대상지에서는 광합성 능력의 저감이 전혀 발생하지 않은 것으로 보인다.

이 같은 결과와는 달리 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 광합성 능력이 감소한다는 연구결과가 여럿 보고된 바 있다. 일반적으로 광합성이 증가하면 루비스코의 최대 카르복실화 속도가 감소하며(Drake *et al.*, 1997), 6년간 고농도 이산화탄소 농도에 폭로된 *Pinus ponderosa*의 경우에는 이산화탄소 농도 증가에 따라 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도가 36%, 21%씩 감소하였고(Tissue *et al.*, 1999), *Picea abies*는 최대 카르복실화 속도가 약 19% 감소하였다(Uddling and Wallin, 2012). 심지어 고농도 이산화탄소 농도하에서 성장한 수목이 광합성 속도의 저감을 나타내는 경우도 있었다. *B. pendula* (Rey and Jarvis, 1998)의 최대 광합성 속도는 대기 중 이산화탄소가 증가한 환경에서 엽령이 증가함에 따라 생장기간 동안 지속적으로 감소하였고 포플러류(Will and Ceulemans, 1997; Ceulemans and Deraedt, 1999)와 참나무류(Badeck *et al.*, 1997)에서도 비슷한 양상을 보였으며 *P. ponderosa*의 경우 대조구와 비교하여 최대 광합성 속도가 20%까지 감소하였다(Tissue *et al.*, 1999). 또한 광합성의 저감은 이산화탄소 농도의 폭로 기간에 따라라도 차이가 나타났는데 *Citrus aurantium*은 3년간 폭로에서는 광합성의 저감이 나타나지 않았으나 10년 후 광합성의 저감이 나타났다(Idso and Kimball, 2001; Adam *et al.*, 2004). 광합성의 저감은 루비스코, 엽록소와 수용성 단백질의 농도 감소, 엽내 질소 함량 등과 같은 광합성 구성요소의 감소로 인한 것으로 알려져 있다(Tissue *et al.*, 1999). 하지만 대부분의 연구 결과는 설령 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도와 같은 광합성 능력이 감소하여도 실제 광합성 속도는 이산화탄소 시비 효과로 인해 증가하는 것으로 나타났다(e.g. Norby *et al.*,

1995). 또한 다수의 선행연구에서 장기간 고농도 이산화탄소의 노출에도 불구하고 광합성 능력에는 차이가 없다고 보고된 바 있다(Gunderson *et al.*, 1993; Teskey, 1995; Kellomäki and Wang, 1996; Scarascia-Mugnozza *et al.*, 1996; Goodfellow *et al.*, 1997; Zhou *et al.*, 2012). 이와 같이 미래 대기 환경하에서 광합성 능력은 변화가 없거나 감소하는 것으로 예상되지만, 본 연구 결과 팥배나무의 5월 측정값에서 대기 중 이산화탄소의 농도에 따라 일시적으로 광합성 능력이 증가한 것으로 나타났다. 이후 6월과 7월에는 다시 유의한 차이가 나타나지 않아 지속적인 모니터링이 요구되며 각 수종과 성장 환경에 맞는 장기 연구가 수행된 이후 이에 대한 적절한 예측이 가능할 것으로 보인다.

3.4. 생장

연구기간 중 측정된 직경 성장량과 직경을 정리하여 Fig. 4에 나타내었다. 모든 수종에서 대기 중 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 직경 성장량이 증가하는 경향을 보였으나 개체간의 변이가 커 통계적으로 유의한 차이를 나타내지는 않았다(minimum $p = .0881$). 하지만 직경의 경우 누적된 차이로 인해 개체간의 변이에도 불구하고 농도에 따라 뚜렷한 차이를 보였을 뿐만 아니라(수종별 minimum $p = .0073$) 온실효과로 인해 몰푸레나무를 제외하고 대조구와 온실 1(ambient) 간에도 유의한 차이가 나타났다(maximum $p = .0023$). 소나무의 경우 직경이 가장 작은 대조구에서 생장 시

작 전인 4월에는 37.36 ± 3.16 mm, 생장이 끝난 10월에는 49.24 ± 3.35 mm로 나타났으며 직경이 가장 큰 온실 3(~700ppm)은 57.53 ± 4.32 mm에서 74.08 ± 6.93 mm까지 증가하였다. 이 둘간의 차이는 계절이 흐름에 따라 증가하여 측정 첫날인 4월 30일 20.18mm에서 10월 말에는 24.84mm까지 약 19% 증가하였다. 몰푸레나무와 팥배나무도 이와 유사한 경향을 나타내 대조구에 비해 온실 3에서 각각 약 7%와 12%의 직경 성장량의 증가를 보였으나 통계적으로는 유의하지 않았다.

그러나 이산화탄소 농도에 따른 뚜렷한 경향에도 불구하고 직경성장량이 이산화탄소 농도에 따른 차이를 보이지 않은 것은 먼저, 개체별 변이가 큰 것에 기인하며 둘째, 4년간의 이산화탄소 폭으로 인해 일반적으로 직경이 큰 온실 2와 3의 경우 큰 직경으로 인해 같은 면적의 변재가 증가하는 경우 상대적으로 직경 증가량이 작아지기 때문이다. 예를 들어 직경이 4cm 인 나무의 직경이 1cm 증가하면 변재의 면적이 약 7cm² 증가하는 반면, 직경이 6cm의 나무가 1cm 증가하려면 약 10cm²의 변재의 면적 증가가 필요하기 때문이다. 이러한 차이는 직경을 생체량으로 변환하여 비교해 보면 그 차이를 쉽게 확인 할 수 있다. 측정된 소나무의 직경(D , cm)을 (Son *et al.*, 2014)에 의해 개발된 소나무 상대성장식(줄기= $0.235D^{2.071}$, 가지= $-0.004D^{2.748}$, 잎= $0.054D^{1.561}$)에 대입하여 지상부 생체량을 추정한 결과, 온실 3은 온실 1과 비교하여 약 35% 높게 나타났고 온실 2(~550 ppm)는 약 25% 높은 것으로 나타나 대기 중 이산화탄소 농도가 생체량(kg)의 증가에 영향을 미침을 알 수 있었다. 또한 온실 1과 대조구간에는 온실 1이 34% 더 높은 것으로 나타나 온실 시설이 생체량 증가에 영향을 끼친 것으로 생각할 수 있다. 고농도 이산화탄소 농도 하에서 자란 수목의 생체량이 대조구에 비해 25%~37% 더 크다는 많은 선행연구들이 있으며(e.g. Bunce, 1992; Turnbull *et al.*, 1998), 이 중 상부 개방형 온실 실험 하에서는 지상부 생체량이 약 20%~60% 증가한 것으로 나타났다(El Kohen *et al.*, 1993; Zak *et al.*, 1993; De Graaf *et al.*, 2006).

지금까지의 연구결과는 각 수종내에서 농도와 시기에 따른 분석만을 중점으로 수행하였으나 간단히 수종별로 비교하면, 소나무의 최대 광합성 속도와 최대 카르복실화 속도 및 최대 전자전달 속도 모두 다른 두 수종에 비해 절대값이 크게 나타났으며 직경 또한 크

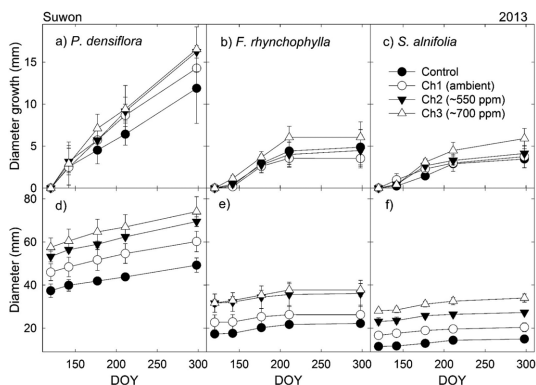


Fig. 4. Diameter growth and diameter of a), d) *Pinus densiflora*, b), e) *Fraxinus rhynchophylla* and c), f) *Sorbus alnifolia* in each treatment. Solid circle, open circle, solid inverse triangle and open triangle represent control, ambient (~400 ppm), ambient $\times 1.4$ (~550 ppm) and ambient $\times 1.8$ (~700 ppm) CO₂ concentrations, respectively.

기와 증가량이 다른 수종보다 크게 나타났다. 이는 본 연구 대상지는 유묘를 식재한 후 잡초 제거 등 지속적인 관리가 이루어지고 있어 수관이 울폐하지 않아 개방된 상부로 인해 풍부한 광조건이 소나무에 적합한 성장 환경을 갖추었기 때문으로 생각된다. 그러나 보다 장기적인 연구를 통해 수관이 울폐될 경우 성장 환경의 변화가 수목에 어떠한 영향을 미치는지에 대한 연구가 필요하다.

IV. 결 론

대기 중 이산화탄소 농도의 지속적인 증가로 인한 기후변화와 잦은 기상 이변에 따른 생태계의 교란이 심각해지고 있지만 수종에 따라 그 반응과 적응 기작이 다르기 때문에 미래 대기환경에서의 생태계 변화를 예측하기는 어렵다. 본 연구는 기존에 우리나라에서 수행된 단기간 소규모의 실험과는 달리 직경 10m 크기의 상부 개방형 온실을 이용하여 비교적 실제 생태계와 유사한 환경하에서 우리나라 중부 지방의 대표적인 수종인 소나무, 물푸레나무, 팔배나무를 대상으로 이산화탄소 농도의 증가에 따른 형태적·생리적 반응에 관한 연구를 수행하였다. 대기 중 이산화탄소 농도에 따른 기공의 형태적인 특성은 세 수종에서 모두 다르게 나타났다. 광합성 속도는 성장 기간 중 계절이 흐름에 따라 대체로 유의하게 증가하였고 광합성 능력은 농도에 따른 경향을 보이지 않아 저감이 나타나지 않았지만 비슷한 폭로기간 동안 저감이 일어났다는 선행연구들이 존재하여 보다 장기적인 연구가 필요한 것으로 생각된다. 특히 팔배나무의 경우 잎의 질소 농도가 높은 개엽 시기인 5월에 이산화탄소 농도가 높은 환경에서 광합성 능력이 높게 나타나 추가 연구를 통한 확인과 그 생태적 의의에 대한 고찰이 필요하다. 모든 수종에서 4년간 누적된 직경의 크기와 생체량은 대기 중 이산화탄소 농도의 증가에 따라 유의한 차이가 나타났다. 이렇듯 수종별로 다양한 형태적·생리적 결과를 통해 대기 중 이산화탄소의 증가에 의한 생태계의 변화 및 적응을 예측하기 위해서는 지속적인 모니터링을 실시하여 다양한 수종, 다양한 환경에서의 장기 연구가 필요함을 시사한다.

적 요

상부 개방형 온실을 이용하여 현재 대기의 이산화탄

소 농도(ambient), 현재 농도의 1.4배(~550 ppm) 및 1.8배(~700 ppm)로 증가된 미래 대기 환경에서 약 4년간 성장한 소나무, 물푸레나무, 팔배나무를 대상으로 하여 대기 중 이산화탄소 농도 증가에 대한 수목의 반응을 알아보려고 하였다. 이를 위해 2013년 4월~9월의 연구기간 동안 각 수종의 기공 크기·밀도·면적, 최대 광합성 속도, 최대 카르복실화 속도, 최대 전자전달 속도 및 직경생장을 측정하였다. 이산화탄소 농도가 증가함에 따라 물푸레나무의 기공 크기가 유의하게 증가하였고 팔배나무의 기공 밀도가 증가하였다. 기공 면적의 경우 소나무는 감소한 반면 팔배나무는 증가하는 등 수종에 따라 다양한 반응을 보였다. 하지만 최대 광합성 속도는 모든 수종에서 대기 중 이산화탄소 농도에 따라 대체로 증가하는 경향을 나타냈는데 팔배나무에서는 계절이 지남에 따라 그 차이가 더 커져 최대 43.5%까지 증가하였다. 그러나 4년에 걸친 비교적 장기간의 폭로에도 불구하고 이산화탄소 시비에 의한 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도의 저감효과는 모든 수종에서 나타나지 않았다. 특히 팔배나무의 경우 잎의 질소 농도가 높아지는 개엽 시기에는 높은 이산화탄소 농도하에서 일시적으로 최대 카르복실화 속도와 최대 전자전달 속도가 향상되어 저감과는 반대의 양상을 나타냈다. 모든 수종에서 개체목간의 변이로 인해 연구 기간 중 이산화탄소 농도에 따른 직경생장량은 유의한 차이를 보이지 않았으나 약 4년간 누적된 직경의 크기와 생체량에서는 모든 수종에서 유의한 차이를 보였으며 팔배나무 직경의 경우 대조구에 비해 1.8배에서 최대 59.0%까지 높게 나타났다.

감사의 글

본 연구는 산림청 연구과제 온대 북부 산림의 시계열 특성 분석 및 기후변화 적응 관리기법 연구(S111214L020100)와 차세대 조림기술 개발(S211314L020100)에 의해 수행되었으며, 본 연구를 수행하는데 물심양면으로 도와주신 국립산림과학원 산림유전자원부와 그 관계자 분들께 무한한 감사를 표하는 바입니다.

REFERENCES

Adam, N. R., Wall, G. W., Kimball, B. A., Idso, S. B. and

- Webber, A. N., 2004: Photosynthetic down-regulation over long-term co₂ enrichment in leaves of sour orange (*Citrus aurantium*) trees. *New Phytologist* **163**(2), 341-347.
- Adams, M., Campbell, R., Allen, H. and Davey, C., 1987: Root and foliar nutrient concentrations in loblolly pine: Effects of season, site, and fertilization. *Forest Science* **33**(4), 984-996.
- Ainsworth, E. A., Davey, P. A., Bernacchi, C. J., Dermody, O. C., Heaton, E. A., Moore, D. J., Morgan, P. B., Naidu, S. L., Yoo Ra, H. S. and Zhu, X. G., 2002: A meta-analysis of elevated [co₂] effects on soybean (*Glycine max*) physiology, growth and yield. *Global Change Biology* **8**(8), 695-709.
- Ainsworth, E. A. and Long, S. P., 2005: What have we learned from 15 years of free-air co₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising co₂. *New Phytologist* **165**(2), 351-372.
- Ainsworth, E. A. and Rogers, A., 2007: The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [co₂]: Mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell & Environment* **30**(3), 258-270.
- Ainsworth, E. A., Rogers, A., Nelson, R. and Long, S. P., 2004: Testing the "source-sink" hypothesis of down-regulation of photosynthesis in elevated [co₂] in the field with single gene substitutions in *Glycine max*. *Agricultural and Forest Meteorology* **122**(1), 85-94.
- Apple, M. E., Olszyk, D. M., Ormrod, D. P., Lewis, J., Southworth, D. and Tingey, D. T., 2000: Morphology and stomatal function of Douglas fir needles exposed to climate change: Elevated co₂ and temperature. *International Journal of Plant Sciences* **161**(1), 127-132.
- Aranjuelo, I., Perez, P., Hernandez, L., Irigoyen, J. J., Zita, G., Martinez-Carrasco, R. and Sanchez-Diaz, M., 2005: The response of nodulated alfalfa to water supply, temperature and elevated co₂: Photosynthetic downregulation. *Physiologia Plantarum* **123**(3), 348-358.
- Arp, W. and Drake, B., 1991: Increased photosynthetic capacity of *Scirpus olneyi* after 4 years of exposure to elevated co₂. *Plant, Cell & Environment* **14**(9), 1003-1006.
- Badeck, F.-W., Liozon, R., Gently, B., Meyer, S. and Saugier, B., 1997: On the significance of internal resistance in tree leaves for gas exchange under elevated co₂. *Proceeding of a International conference on Impact of Global Change on Tree Physiology and Forest Ecosystems*. Wageningen, The Netherlands, Forestry Sciences **52**, 35-39.
- Berling, D., 1997: Carbon isotope discrimination and stomatal responses of mature *Pinus sylvestris* trees exposed in situ for three years to elevated co₂ and temperature. *Acta Oecologica* **18**(6), 697-712.
- Berling, D. J. and Chaloner, W. G., 1993: The impact of atmospheric co₂ and temperature changes on stomatal density: Observation from *Quercus robur* leaves. *Annals of Botany* **71**(3), 231-235.
- Bettarini, I., Vaccari, F. P. and Miglietta, F., 1998: Elevated co₂ concentrations and stomatal density: Observations from 17 plant species growing in a co₂ spring in central Italy. *Global Change Biology* **4**(1), 17-22.
- Bosabalidis, A. M. and Kofidis, G., 2002: Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Science* **163**(2), 375-379.
- Bota, J., Medrano, H. and Flexas, J., 2004: Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and Rubp content under progressive water stress? *New Phytologist* **162**(3), 671-681.
- Bray, S. and Reid, D. M., 2002: The effect of salinity and co₂ enrichment on the growth and anatomy of the second trifoliate leaf of *Phaseolus vulgaris*. *Canadian Journal of Botany* **80**(4), 349-359.
- Bunce, J., 1992: Stomatal conductance, photosynthesis and respiration of temperate deciduous tree seedlings grown outdoors at an elevated concentration of carbon dioxide. *Plant, Cell & Environment* **15**(5), 541-549.
- Campbell, G. S. and Norman, J. M., 1998: *An introduction to environmental biophysics* (2nd ed.). Springer Science & Business Media, 286pp.
- Çavuşoğlu, K., Kılıç, S. and Kabar, K., 2007: Some morphological and anatomical observations during alleviation of salinity (NaCl) stress on seed germination and seedling growth of barley by polyamines. *Acta Physiologiae Plantarum* **29**(6), 551-557.
- Ceulemans, R. and Deraedt, W., 1999: Production physiology and growth potential of poplars under short-rotation forestry culture. *Forest Ecology and Management* **121**(1), 9-23.
- Ceulemans, R. and Mousseau, M., 1994: Tansley review no. 71 effects of elevated atmospheric co₂ on woody plants. *New Phytologist* **127**(3), 425-446.
- Ceulemans, R., Praet, L. v. and Jiang, X., 1995: Effects of co₂ enrichment, leaf position and clone on stomatal index and epidermal cell density in poplar (*Populus*). *New Phytologist* **131**(1), 99-107.
- Curtis, P., 1996: A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. *Plant, Cell & Environment* **19**(2), 127-137.
- Curtis, P. S. and Läubli, A., 1987: The effect of moderate salt stress on leaf anatomy in *Hibiscus cannabinus* (kenaf) and its relation to leaf area. *American Journal of Botany* **74**(4), 538-542.
- De Graaff, M. A., Van Groenigen, K. J., Six, J., Hungate, B. and van Kessel, C., 2006: Interactions between plant growth and soil nutrient cycling under elevated co₂: A meta-analysis. *Global Change Biology* **12**(11), 2077-2091.
- DeLucia, E. H. and Thomas, R. B., 2000: Photosynthetic responses to co₂ enrichment of four hardwood species in

- a forest understory. *Oecologia* **122**(1), 11-19.
- Drake, B., Leadley, P., Arp, W., Nassiry, D. and Curtis, P., 1989: An open top chamber for field studies of elevated atmospheric co₂ concentration on saltmarsh vegetation. *Functional Ecology* **3**(3), 363-371.
- Drake, B. G., González-Meler, M. A. and Long, S. P., 1997: More efficient plants: A consequence of rising atmospheric co₂? *Annual Review of Plant Biology* **48**(1), 609-639.
- El Kohen, A., Venet, L. and Mousseau, M., 1993: Growth and photosynthesis of two deciduous forest species at elevated carbon dioxide. *Functional Ecology* **7**(4), 480-486.
- Field, C., Jackson, R. and Mooney, H., 1995: Stomatal responses to increased co₂: Implications from the plant to the global scale. *Plant, Cell & Environment* **18**(10), 1214-1225.
- Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., Mariano E. J., Galmés, J., Gulías, J., Leei, E. K., Martínez-Cañellas, S. F., Moreno M. T., Rivas-Carbó, M., Riera, D., Sampol, R., and Medrano, H., 2004: Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: Future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Annals of applied Biology* **144**(3), 273-283.
- Franks, P. J. and Beerling, D. J., 2009: Maximum leaf conductance driven by co₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**(25), 10343-10347.
- Goodfellow, J., Eamus, D. and Duff, G., 1997: Diurnal and seasonal changes in the impact of co₂ enrichment on assimilation, stomatal conductance and growth in a long-term study of mangifera indica in the wet-dry tropics of australia. *Tree Physiology* **17**(5), 291-299.
- Grassi, G., Vicinelli, E., Ponti, F., Cantoni, L. and Magnani, F., 2005: Seasonal and interannual variability of photosynthetic capacity in relation to leaf nitrogen in a deciduous forest plantation in northern italy. *Tree Physiology* **25**(3), 349-360.
- Gunderson, C., Norby, R. and Wullschleger, S., 1993: Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated co₂: No loss of photosynthetic enhancement. *Plant, Cell & Environment* **16**(7), 797-807.
- Hebeisen, T., A. Luscher, S. Zanetti, B. Fischer, U. Hartwig, M. Frehner, G. Hendrey, and H. Blum, 1997: Growth response of trifolium repens l. And lolium perenne l. As monocultures and bi-species mixture to free air co₂ enrichment and management. *Global Change Biology* **3**(2), 149-160.
- Herrick, J. and Thomas, R., 2001: No photosynthetic down-regulation in sweetgum trees (liquidambar styraciflua l.) after three years of co₂ enrichment at the duke forest face experiment. *Plant, Cell & Environment* **24**(1), 53-64.
- Hocking, P. and Meyer, C., 1991: Effects of co₂ enrichment and nitrogen stress on growth, and partitioning of dry matter and nitrogen in wheat and maize. *Functional Plant Biology* **18**(4), 339-356.
- Idso, S. B. and Kimball, B. A., 2001: Co₂ enrichment of sour orange trees: 13 years and counting. *Environmental and Experimental Botany* **46**(2), 147-153.
- IPCC, Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group i to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013.
- Irigoyen, J. J., Goicoechea, N., Antolin, M. C., Pascual, I., Sanchez-Diaz, M., Aguirreolea, J. and Morales, F., 2014: Growth, photosynthetic acclimation and yield quality in legumes under climate change simulations: An updated survey. *Plant Science* **226**, 22-29.
- Lee, J. C., Kim, D. H., Kim, G. N., Kim, P. G., Han, S. H., 2012: Long-term climate change research facility for trees: Co₂-enriched open top chamber system. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **14**(1), 19-27. (in Korean with English abstract)
- Jones, J. B., Jr., Wolf, B. and Mills, H. A., 1991: Plant analysis handbook. *A practical sampling, preparation, analysis, and interpretation guide*. Micro-Macro Publishing, Inc., 213pp.
- Kellomäki, S. and Wang, K.-Y., 1996: Photosynthetic responses to needle water potentials in scots pine after a four-year exposure to elevated co₂ and temperature. *Tree Physiology* **16**(9), 765-772.
- Kemp, P. R. and Cunningham, G. L., 1981: Light, temperature and salinity effects on growth, leaf anatomy and photosynthesis of distichlis spicata (l.) greene. *American Journal of Botany* **68**(4), 507-516.
- Kubínová, L., 1991: Stomata and mesophyll characteristics of barley leaf as affected by light: Stereological analysis. *Journal of Experimental Botany* **42**(8), 995-1001.
- Kwon, B., Kim, H. S., Park, P. S. and Yi, M. J., 2014: Nutrient use traits (strategies) of carpinus cordata saplings growing under different forest stand conditions. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* in press. (in Korean with English abstract).
- Leadley, P. W. and Drake, B. G., 1993: Open top chambers for exposing plant canopies to elevated co₂ concentration and for measuring net gas exchange. *CO₂ and biosphere Advances in Vegetation Science* **14**, 3-16.
- Leakey, A. D. B., Ainsworth, E. A., Bernacchi, C. J., Rogers, A., Long, S. P. and Ort, D. R., 2009: Elevated co₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: Six important lessons from face. *Journal of Experimental Botany* **60**(10), 2859-2876.
- Lewis, J. D., Tissue, D. T. and Strain, B. R., 1996: Seasonal response of photosynthesis to elevated co₂ in loblolly pine (pinus taeda l.) over two growing seasons. *Global Change Biology* **2**(2), 103-114.

- Lichtenthaler, H., Buschmann, C., Döll, M., Fietz, H.-J., Bach, T., Kozel, U., Meier, D. and Rahmsdorf, U., 1981: Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynthesis research* **2**(2), 115-141.
- Limin, Y., Mei, H., Guangsheng, Z. and Jiandong, L., 2007: The changes in water-use efficiency and stomatal density of *leymus chinensis* along northeast china transect. *Acta Ecologica Sinica* **27**(1), 16-23.
- Lin, J., Jach, M. and Ceulemans, R., 2001: Stomatal density and needle anatomy of scots pine (*pinus sylvestris*) are affected by elevated CO_2 . *New Phytologist* **150**(3), 665-674.
- Liu, M., Xu, Z., Guo, S., Tang, C., Liu, X. and Jao, X., 2014: Evaluation of leaf morphology, structure and biochemical substance of balloon flower (*platycodon grandiflorum* (jacq.) a. Dc.) plantlets in vitro under different light spectra. *Scientia Horticulturae* **174**, 112-118.
- Luomala, E., Laitinen, K., Sutinen, S., Kellomäki, S. and Vapaavuori, E., 2005: Stomatal density, anatomy and nutrient concentrations of scots pine needles are affected by elevated CO_2 and temperature. *Plant, Cell & Environment* **28**(6), 733-749.
- McCarthy, H. R., Oren, R., Johnsen, K. H., Gallet-Budynek, A., Pritchard, S. G., Cook, C. W., LaDeau, S. L., Jackson, R. B. and Finzi, A. C., 2010: Re-assessment of plant carbon dynamics at the duke free-air CO_2 enrichment site: Interactions of atmospheric $[\text{CO}_2]$ with nitrogen and water availability over stand development. *New Phytologist* **185**(2), 514-528.
- Medlyn, B., Badeck, F. W., De Pury, D., Barton, C., Broadmeadow, M., Ceulemans, R., De Angelis, P., Forstreuter, M., Jach, M. and Kellomäki, S., 1999: Effects of elevated $[\text{CO}_2]$ on photosynthesis in european forest species: A meta-analysis of model parameters. *Plant, Cell & Environment* **22**(12), 1475-1495.
- Miglietta, F., Peressotti, A., Vaccari, F. P., Zaldei, A., DeAngelis, P. and Scarascia-Mugnozza, G., 2001: Free-air CO_2 enrichment (face) of a poplar plantation: The popface fumigation system. *New Phytologist* **150**(2), 465-476.
- Morison, J. I. L., 1998: Stomatal response to increased CO_2 concentration. *Journal of Experimental Botany* **49**(Special Issue), 443-452.
- Norby, R. J., DeLucia, E. H., Gielen, B., Calfapietra, C., Giardina, C. P., King, J. S., Ledford, J., McCarthy, H. R., Moore, D. J. and Ceulemans, R., 2005: Forest response to elevated CO_2 is conserved across a broad range of productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**(50), 18052-18056.
- Norby, R. J., Wullschlegel, S. D., Gunderson, C. A. and Nietch, C. T., 1995: Increased growth efficiency of *quercus alba* trees in a CO_2 -enriched atmosphere. *New Phytologist* **131**(1), 91-97.
- Norby, R. J. and Zak, D. R., 2011: Ecological lessons from free-air CO_2 enrichment (face) experiments. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **42**(1), 181.
- Nowak, R. S., Ellsworth, D. S. and Smith, S. D., 2004: Functional responses of plants to elevated atmospheric CO_2 -do photosynthetic and productivity data from face experiments support early predictions? *New Phytologist* **162**(2), 253-280.
- Ogaya, R., Llorens, L. and Peñuelas, J., 2011: Density and length of stomatal and epidermal cells in "living fossil" trees grown under elevated CO_2 and a polar light regime. *Acta Oecologica* **37**(4), 381-385.
- Oren, R., Ellsworth, D. S., Johnsen, K. H., Phillips, N., Ewers, B. E., Maier, C., Schäfer, K. V., McCarthy, H., Hendrey, G. and McNulty, S. G., 2001: Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO_2 -enriched atmosphere. *Nature* **411**(6836), 469-472.
- Palmroth, S., Katul, G. G., Maier, C. A., Ward, E., Manzoni, S. and Vico, G., 2013: On the complementary relationship between marginal nitrogen and water-use efficiencies among *pinus taeda* leaves grown under ambient and CO_2 -enriched environments. *Annals of Botany* **111**(3), 467-477.
- Peñuelas, J. and Matamala, R., 1990: Changes in n and s leaf content, stomatal density and specific leaf area of 14 plant species during the last three centuries of CO_2 increase. *Journal of Experimental Botany* **41**(9), 1119-1124.
- Picon, C., Guehl, J. and Ferhi, A., 1996: Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO_2 concentrations. *Plant, Cell & Environment* **19**(2), 182-190.
- Poorter, H. and Navas, M. L., 2003: Plant growth and competition at elevated CO_2 : On winners, losers and functional groups. *New Phytologist* **157**(2), 175-198.
- Radoglou, K. and Jarvis, P., 1990: Effects of CO_2 enrichment on four poplar clones. II. Leaf surface properties. *Annals of Botany* **65**(6), 627-632.
- Reid, C. D., Maherali, H., Johnson, H. B., Smith, S. D., Wullschlegel, S. D. and Jackson, R. B., 2003: On the relationship between stomatal characters and atmospheric CO_2 . *Geophysical Research Letters* **30**(19).
- Rey, A. and Jarvis, P., 1998: Long-term photosynthetic acclimation to increased atmospheric CO_2 concentration in young birch (*betula pendula*) trees. *Tree Physiology* **18**(7), 441-450.
- Rogers, A. and Ellsworth, D., 2002: Photosynthetic acclimation of *pinus taeda* (loblolly pine) to long-term growth in elevated pCO_2 (face). *Plant, Cell & Environment* **25**(7),

- 851-858.
- Samarakoon, A. and Gifford, R., 1996: Elevated co₂ effects on water use and growth of maize in wet and drying soil. *Functional Plant Biology* **23**(1), 53-62.
- Saxe, H., Ellsworth, D. S. and Heath, J., 1998: Tree and forest functioning in an enriched co₂ atmosphere. *New Phytologist* **139**(3), 395-436.
- Scarascia-Mugnozza, G., Angelis, P. D., Matteucci, G. and Valentini, R., 1996: Long-term exposure to elevated [co₂] in a natural quercus ilex l. Community: Net photosynthesis and photochemical efficiency of psii at different levels of water stress. *Plant, Cell & Environment* **19**(6), 643-654.
- Sharkey, T. D., Bernacchi, C. J., Farquhar, G. D. and Singsaas, E. L., 2007: Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for c₃ leaves. *Plant, Cell & Environment* **30**(9), 1035-1040.
- Son, Y., Kim, R. H., Lee, K.-H., Pyo, J. K., Kim, S. W., Hwang, J. S., Lee, S. J. and Park, H., 2014: Carbon Emission Factors Biomass Allometric Equations by Species in Korea. 14-08, Korea Forest Research Institute, 97pp.
- Stewart, J. D. and Hodginott, J., 1993: Photosynthetic acclimation to elevated atmospheric carbon dioxide and uv irradiation in pinus banksiana. *Physiologia Plantarum* **88**(3), 493-500.
- Taylor, G., Ceulemans, R., Ferris, R., Gardner, S. and Shao, B., 2001: Increased leaf area expansion of hybrid poplar in elevated co₂ from controlled environments to open-top chambers and to face. *Environmental Pollution* **115**(3), 463-472.
- Teskey, R., 1995: A field study of the effects of elevated co₂ on carbon assimilation, stomatal conductance and leaf and branch growth of pinus taeda trees. *Plant, Cell & Environment* **18**(5), 565-573.
- Tezara, W., Mitchell, V., Driscoll, S. and Lawlor, D., 2002: Effects of water deficit and its interaction with co₂ supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. *Journal of Experimental Botany* **53**(375), 1781-1791.
- Thomas, J. F. and Harvey, C. N., 1983: Leaf anatomy of four species grown under continuous co₂ enrichment. *Botanical Gazette* **144**(3), 303-309.
- Tissue, D. T., Griffin, K. L. and Ball, J. T., 1999: Photosynthetic adjustment in field-grown ponderosa pine trees after six years of exposure to elevated co₂. *Tree Physiology* **19**(4-5), 221-228.
- Tissue, D. T., Griffin, K. L., Turnbull, M. H. and Whitehead, D., 2001: Canopy position and needle age affect photosynthetic response in field-grown pinus radiata after five years of exposure to elevated carbon dioxide partial pressure. *Tree Physiology* **21**(12-13), 915-923.
- Turnbull, M., Tissue, D., Griffin, K., Rogers, G. and Whitehead, D., 1998: Photosynthetic acclimation to long-term exposure to elevated co₂ concentration in pinus radiata d. Don. Is related to age of needles. *Plant, Cell & Environment* **21**(10), 1019-1028.
- Uddling, J. and Wallin, G., 2012: Interacting effects of elevated co₂ and weather variability on photosynthesis of mature boreal norway spruce agree with biochemical model predictions. *Tree Physiology* **32**(12), 1509-1521.
- Urban, O., 2003: Physiological impacts of elevated co₂ concentration ranging from molecular to whole plant responses. *Photosynthetica* **41**(1), 9-20.
- Wang, D., Heckathorn, S., Wang, X. and Philpott, S., 2012: A meta-analysis of plant physiological and growth responses to temperature and elevated co₂. *Oecologia* **169**(1), 1-13.
- Will, R. E. and Ceulemans, R., 1997: Effects of elevated co₂ concentration on photosynthesis, respiration and carbohydrate status of coppice populus hybrids. *Physiologia Plantarum* **100**(4), 933-939.
- Woodward, F. I. and Kelly, C. K., 1995: The influence of co₂ concentration on stomatal density. *New Phytologist* **131**(3), 311-327.
- Xu, Z. and Zhou, G., 2008: Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany* **59**(12), 3317-3325.
- Zak, D. R., Holmes, W. E., Finzi, A. C., Norby, R. J. and Schlesinger, W. H., 2003: Soil nitrogen cycling under elevated co₂: A synthesis of forest face experiments. *Ecological applications* **13**(6), 1508-1514.
- Zak, D. R., Pregitzer, K. S., Curtis, P. S., Teeri, J. A., Fogel, R. and Randlett, D. L., 1993: Elevated atmospheric co₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant and Soil* **151**(1), 105-117.
- Zhou, Y., Schaub, M., Shi, L., Guo, Z., Fan, A., Yan, C., Wang, X., Wang, C., Han, S.-J. and Li, M.-H., 2012: Non-linear response of stomata in pinus koraiensis to tree age and elevation. *Trees* **26**(4), 1389-1396.
- Zotz, G., Pepin, S. and Körner, C., 2005: No down-regulation of leaf photosynthesis in mature forest trees after three years of exposure to elevated co₂. *Plant Biology* **7**(4), 369-374.