

## 온난화 처리가 신갈나무(*Quercus mongolica*)와 졸참나무(*Q. serrata*)의 종자발아와 생장에 미치는 영향

박성애 · 김태규 · 심규영 · 공학양 · 양병국<sup>1</sup> · 서상욱<sup>2</sup> · 이창석<sup>3,\*</sup>

국립환경과학원 자연환경연구부, <sup>1</sup>국립생물자원관 생물다양성정보팀, <sup>2</sup>건국대학교 생물학과,  
<sup>3</sup>서울여자대학교 생명·환경공학과

**The Effects of Experimental Warming on Seed Germination and Growth of Two Oak Species (*Quercus mongolica* and *Q. serrata*).** Sung-ae Park (0000-0002-3168-9475), Taekyu Kim (0000-0002-9837-7812), Kyuyoung Shim (0000-0002-7262-5187), Hak-Yang Kong (0000-0002-6533-2511), Byeong-Gug Yang<sup>1</sup> (0000-0002-2457-4661), Sanguk Suh<sup>2</sup> (0000-0003-3685-2371) and Chang Seok Lee<sup>3,\*</sup> (0000-0002-4288-4348) (Natural Environment Research Division, National Institute Environmental Research, Incheon 22689, Republic of Korea; <sup>1</sup>Biodiversity Informatics Team, National Institute of Biological Resources, Incheon 22689, Republic of Korea; <sup>2</sup>Department of Biological Sciences, Konkuk University, Seoul 05029, Republic of Korea; <sup>3</sup>Department of Bio and Environmental Technology, Seoul Women's University, Seoul 01797, Republic of Korea)

**Abstract** Population growth and the increase of energy consumption due to civilization caused global warming. Temperature on the Earth rose about 0.7°C for the last 100 years, the rate is accelerated since 2000. Temperature is a factor, which determines physiological action, growth and development, survival, etc. of the plant together with light intensity and precipitation. Therefore, it is expected that global warming would affect broadly geographic distribution of the plant as well as structure and function ecosystem. In order to understand the effect of global warming on the ecosystem, a study about the effect of temperature rise on germination and growth in the plant is required necessarily. This study was carried out to investigate the effects of experimental warming on the germination and growth of two oak species (*Quercus mongolica* and *Q. serrata*) in temperature gradient chamber (TGC). This study was conducted in control, medium warming treatment (+1.7°C; Tm), and high warming treatment (+3.2°C; Th) conditions. The final germination percentage, mean germination time and germination rate of two oak species increased by the warming treatment, and the increase in *Q. serrata* was higher than that in *Q. mongolica*. Root collar diameter, seedling height, leaf dry weight, stem dry weight, root dry weight, and total biomass were the highest in Tm treatment. But they were not significantly different in the Th treatment. In the Th treatment, *Q. serrata* had significantly higher H/D ratio, S/R ratio, and low root mass ratio (RMR) compared with control plot. *Q. mongolica* had lower RMR and higher S/R ratio in the Tm and Th treatments compared with control plot. Therefore, growth of *Q. mongolica* are expected to be more vulnerable to warming than that of *Q. serrata*. The main findings of this study, species-specific responses to experimental warming, could be applied to predict ecosystem changes from global warming. From the result of this study, we could deduce that temperature rise would increase germination of *Q. serrata* and *Q. mongolica*

Manuscript received 29 June 2019, revised 10 September 2019,  
revision accepted 12 September 2019  
\* Corresponding author: Tel: +82-2-970-5666, Fax: +82-2-970-5822,  
E-mail: leecs@swu.ac.kr

© The Korean Society of Limnology. All rights reserved.

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>), which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provide the original work is properly cited.

and consequently contribute to increase establishment rate in the early growth stage of the plants. But we have to consider diverse variables to understand properly the effects that global warming influences germination in natural condition. Treatment of global warming in the medium level increased the growth and the biomass of both *Q. serrata* and *Q. mongolica*. But the result of treatment in the high level showed different aspects. In particular, *Q. mongolica*, which grows in cooler zones of higher elevation on mountains or northward in latitude, responded more sensitively. Synthesized the results mentioned above, continuous global warming would function in stable establishment of both plants unfavorably. Compared the responses of both sample plants on temperature rise, *Q. serrata* increased germination rate more than *Q. mongolica* and *Q. mongolica* responded more sensitively than *Q. serrata* in biomass allocation with the increase of temperature. It was estimated that these results would due to a difference of microclimate originated from the spatial distribution of both plants.

**Key words:** experimental warming, germination, *Quercus mongolica*, *Q. serrata*, seedling growth

## 서 론

인구 증가와 문명화에 따른 에너지 소비 증가가 지구온난화 현상을 초래하였다(Mullan and Haqq-Misra, 2019). 지구상의 온도는 지난 100년간 약 0.7°C 상승하였고(IPCC, 2013), 2000년 이후 그 상승 속도가 증가하고 있다(NOAA, 2017). 한반도의 경우 온실가스의 획기적인 감축에 성공한다면(RCP 2.6) 2041~2070년에 현재보다 1.8°C 상승하여 그 상태를 유지하고, 온실가스 저감대책이 일부만 실현된다면(RCP 6.0) 2071~2100년에 지금보다 3°C 상승할 것으로 예상된다(KMA, 2017).

온도는 광량 및 강우량과 더불어 식물의 생리적 작용, 성장과 발달, 생존 등을 결정하는 요인이다(Walck *et al.*, 2011). 따라서 지구온난화는 식물의 지리적 분포와 생태계의 구조와 기능에 전반적인 영향을 미칠 것으로 예상된다(Thuiller *et al.*, 2008).

지구온난화가 생태계에 미치는 영향을 이해하기 위해서는 기온상승이 식물의 가장 기초적인 단계인 발아와 초기생장에 미치는 영향을 연구하는 것이 필수적이다. 이것은 생태계의 1차 생산자인 식물의 종 분포, 생존 및 번식 여부에 상당한 영향을 미치기 때문이다(Thompson, 1970; Pearson *et al.*, 2006; Thuiller *et al.*, 2008). 또한 발아 후 유묘 단계에서는 기온 상승에 따른 반응이 성숙한 개체보다 민감하게 나타나, 지구 온난화에 의한 영향을 예측하기 쉬운 장점이 있다(Houle, 1994; Lloret *et al.*, 2009).

이와 관련한 연구 결과들은 식물의 종 특성, 생육발달 단계, 생태형, 주변 환경의 물리·화학적 요인과 그 강도에 따라 다양하다. 기온 상승 강도에 따라 발아시간을 촉진시키기도 하고, 발아시간과 발아율을 모두 촉진시키기도 한다(Milbau *et al.*, 2009). 반면에, 임계치 이상의 기온 상승은 수화된(hydrated) 종자를 휴면상태로 유도·강화하여 발

아를 지연시킬 수 있고, 건조한 종자의 휴면을 방해할 수도 있다(Roberts, 1988). 묘목의 경우도 온난할수록 초기 성장량이 감소(Han *et al.*, 2014) 또는 증가하거나(Park *et al.*, 2016) 유의한 차이가 없는 등(An *et al.*, 2016) 수종별로 다른 결과가 보고되고 있다.

국내에서도 열선, 상부개방형챔버(open-top chamber), 적외선등(infrared lamp), 온도구배온실(temperature gradient chamber) 등을 이용한 실험 연구들이 이루어지고 있다. 하지만 단일 온난화 조건에서 농작물을 대상으로 하거나, 유묘의 생리 및 성장특성만을 다룬 실험이 대부분이고, 기온의 강도를 달리하여 한반도에 넓게 분포하는 수종을 대상으로 발아와 초기생장반응에 대한 연구는 수행된 바 없다.

신갈나무(*Quercus mongolica* Fisch. Ex Ledeb.)와 졸참나무(*Q. serrata* Murray)는 각각 한반도 북부 및 남부지역의 대표적 천이 후기 수종으로 생태적으로 가치가 높은 수종이다(Kim *et al.*, 2009; Lee and Song, 2011). 우리나라 산림 대부분은 과거 일제 강점기와 한국전쟁을 거치며 심각하게 훼손되었으나, 1970년대 이후 정부의 산림녹화정책으로 빠르게 복구되었고, 이후 자연보호지역의 확대로 산림 천이가 진행되었다(Lee *et al.*, 1998; Cho *et al.*, 2018). 이에 따라 천이 후기종인 신갈나무와 졸참나무는 우리나라 중·남부 전 지역에 고르게 분포하고 있다(Lee and Chung, 1965; Park, 2014). 신갈나무는 졸참나무에 비해 비교적 높은 고도(중부지방: 해발고도 100 m 이상, 남부지방: 해발고도 300 m 이상)에 분포한다(Choung, 1998). 반면에, 졸참나무는 남부 저산지에 넓은 면적으로 분포하고, 중부 지방에서는 해발고도 500 m 이하에 주로 분포한다(Park, 2014). 또 지형적으로도 신갈나무는 산복 이상에 분포하고 졸참나무는 그 이하에 분포하는 경향이다(Lee, 1989). 그러한 공간 분포의 지형적 차이는 미기후 차이를 가져올 수 있기 때문에 두 식물은 기후변화에 따른 반응에서 차이를

보일 것으로 예상된다.

본 연구는 다른 강도의 온난화 환경이 신갈나무와 졸참나무의 발아와 초기생장에 미치는 영향을 파악하기 위해 수행하였다. 본 연구의 가설은 다음과 같다. (1) 온난화 강도가 신갈나무와 졸참나무의 발아에 다른 영향을 미칠 것이다. (2) 온난화 강도가 신갈나무와 졸참나무의 생장량과 물질분배에 영향을 미칠 것이다. (3) 온난화가 미치는 영향은 수종에 따라 차이가 있을 것이다.

## 재료 및 방법

### 1. 온난화 환경 조성

강도가 다른 온난화 환경은 인천광역시 서구 국립환경과학원에 설치된 온도구배온실(TGC; Temperature Gradient Chamber)을 이용하여 조성하였다. TGC는 폭 3.5 m, 길이 30 m, 높이 3 m 규모의 터널형 비닐하우스이고, 내부의 기온은 일사량 또는 전기열풍기 작동으로 상승된다. 온실의 입구에서 출구로 갈수록 일평균 기온차가 0°C에서 약 5°C까지 증가하도록 연속적인 구배를 유지하며 연중 24시간 온난화 조건을 조성하였다. 온도구배는 TGC의 입구(inlet)와 출구(outlet)의 기온 차이에 따라 자동시스템으로 환풍기를 조절하여 유지하였다. TGC는 자연적인 기온과 광조건 및 기상현상을 그대로 반영한 온난화 환경 조성이 가능하다는 장점이 있다(Lee *et al.*, 2000). 본 연구에서 실험은 시료식물을 온실 내 대조구, 중간 강도 온난화 처리구(Tm, medium warming treatment) 및 강한 강도 온난화 처리구(Th, high warming treatment)에 배치하여 수행하였다. 실험기간(2011년 3월 17일~10월 17일) 중 Tm과 Th의 일평균기온은 각각 20.5°C와 22.0°C로 대조구(18.8°C) 대비 각각 +1.7°C 및 +3.2°C의 온난화 효과가 있었다. 이는 각각 RCP 2.6과 RCP 6.0 시나리오의 기온 상승 예측 값(각각 +1.8°C 및 +3.0°C) 수준의 온난화 효과를 반영하여 설정하였다(KMA, 2017). TGC의 낮(6시~18시)과 밤(18시~6시)의 평균기온은 기온상승을 유발하는 에너지원의 차이로 약간의 차이가 있었다. Tm 및 Th의 낮 평균 기온은 대조구보다 +2.8°C 및 +4.2°C 높았고, 밤 평균 기온은 대조구보다 +0.9°C 및 +2.6°C 높았다. 일평균 상대습도는 대조구가 73.7%이었고, Tm과 Th는 대조구보다 각각 4.4% 및 8.2% 낮았다. 평균 대기수증기압차(Vapor pressure deficit, VPD)는 대조구가 0.6 kPa, Tm 및 Th가 각각 0.8 kPa 및 0.9 kPa 이었고, 최대 VPD는 대조구, Tm 및 Th가 각각 1.56 kPa, 1.94 kPa 및 2.23 kPa이었다.

### 2. 발아 실험

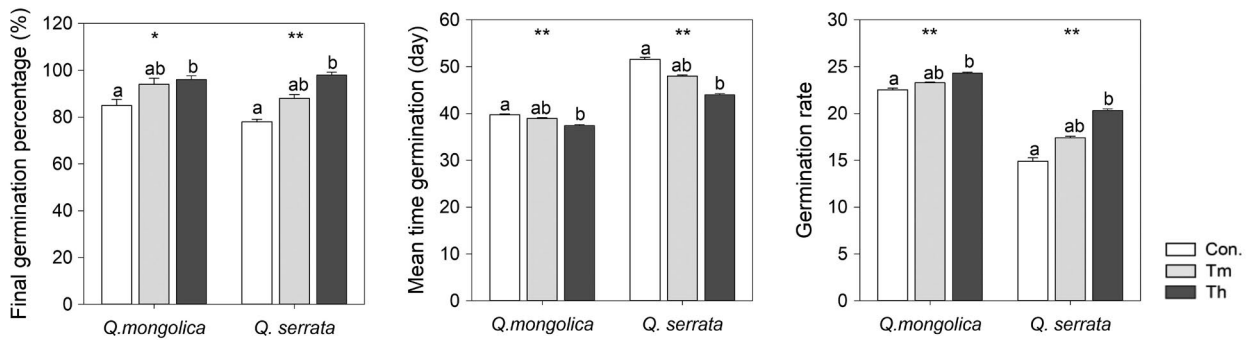
신갈나무와 졸참나무 종자는 2010년 10월에 강원도의 자연림에서 채집하였다. 신갈나무림은 보통 사면 중부 이상에 성립하고 졸참나무림은 그 이하에 분포하여 종자의 수집 장소는 고도 400 m 정도의 차이를 보였다. 발아실험을 위한 종자는 각종 종자 크기의 1/3 이상에 해당하는 종자를 선별하여 젖은 모래에 저온(5°C) 저장하여 보관하였다. 종자는 2011년 3월 17일 파종 전에 10시간 침수 전처리를 실시한 후 멸균수로 수 회 세척하고, 8 cm의 상토를 채운 삼목상자에 총 100립씩(25립×4반복) 파종하였다. 파종한 삼목상자는 TGC에 대조구, 중간 강도 온난화 처리구(Tm) 및 강한 강도 온난화 처리구(Th)에 위치시켰다. 관수는 매일 18시에 1시간씩 자동으로 관수하였다.

발아는 종자의 떡잎이 보이는 시점을 기준으로 하였으며, 파종 후 1일 또는 2일 간격으로 70일 동안 관찰하고, 최종발아율(Final Germination percentage, FGP), 평균발아일수(Mean Germination Time, MGT), 발아속도(Germination Rate, GR) 및 일평균발아속도(Mean Daily Germination, MDG)를 아래의 식에 의해 산출하였다.

- 최종발아율(FGP) = 총 발아수 / 파종한 종자수 × 100
- 평균발아소요일(MGT): (Kulkarni *et al.*, 2007),  $MGT = \frac{\sum (Ni \times Ti)}{\sum Ni}$  [Ni: i일에 발아한 종자 수, Ti: 치상 후 조사일 수]
- 발아속도(GR): 수정된 Timson's index (Khan and Ungar, 1997) =  $GR = \frac{\sum G}{t}$  [G: 2일 간격의 발아율, t: 치상 후 조사기간(70일)], GR의 최댓값은 50 (i.e. 3500/70)으로 값이 클수록 발아속도가 빠르다는 것을 의미한다.

### 3. 생장 및 생물량 실험

발아실험을 종료한 신갈나무와 졸참나무의 묘목을 펠라이트:상토:버미큘라이트:질석을 1:1:1:1로 혼합한 토양을 채운 화분(외경: 22.5×내경: 19.5×높이: 22.0 cm)에 화분 당 1본씩 이식하였다. 이식은 발아 실험이 끝난 6월 초에 실시하였다. 이식 후 평균 묘고의 묘목 15본씩을 온도구배온실 내의 대조구, Tm 및 Th에 배치하였다. 파종 당 해년도의 10월 중순 처리구 당 15본의 묘목을 채취하여, 직경과 지상부 높이를 측정하였고, 묘목별 직경 대비 높이의 비율(H/D율)을 계산하였다. 채취한 묘목의 건중량은 잎, 줄기 및 뿌리로 구분하여 65°C 건조기에서 48시간 건조 후 측정하였다. 부위별 건중량을 이용하여 묘목 전체 대비 뿌리 중량 비율(root mass ratio, RMR), 줄기 중량 비율(stem mass ratio, SMR) 및 잎 중량 비율(leaf mass ratio,



**Fig. 1.** Germination responses of *Q. mongolica* and *Q. serrata* to different air temperatures (ambient air temperature (control); medium warming treatment (Tm); high warming treatment (Th)) for 70 days after sowing day. Values at each treatment having a different small letter are significant different from each other at  $P < 0.05$  (\*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ).

LMR) 그리고 지하부대비 지상부 중량 비율 (shoot weight to root weight ratio, S/R율)을 산출하였다.

#### 4. 통계처리

온도 상승 강도에 따른 발아와 성장반응 자료의 통계 분석은 비모수적 방법인 Kruskal-Wallis test 후 Dunn's multiple comparison test를 하였으며, 두 가지 요인의 기여 여부는 일반화된 선형분석방법 (Generalized linear model; GLM)으로 검증하였다 ( $P < 0.05$ ). 또한 발아, 성장량, 생물량 관련 특성과 일평균 기온상승 사이의 상관관계는 Pearson 상관분석을 통해 분석하였다. 통계 분석은 STATISTICA 통계프로그램 (Statsoft Co. 2007)을 이용하여 수행하였다.

## 결 과

### 1. 발아 반응

발아 실험 결과를 Fig. 1에 제시하였다. 신갈나무의 발아율은 Tm과 Th에서 둘 다 대조구에서의 발아율보다 통계적으로 유의하게 높게 나타났다 ( $P < 0.05$ ). 졸참나무의 발아율도 Tm과 Th에서 대조구에서의 발아율보다 높게 나타났다 ( $P < 0.01$ ).

신갈나무의 평균 발아소요일 (MGT)은 Tm 및 Th에서 둘 다 대조구에서보다 앞당겨졌다 ( $P < 0.01$ ). 졸참나무의 경우는 Tm과 Th에서 신갈나무보다 더 크게 발아소요일이 단축되었다 ( $P < 0.01$ ).

발아속도 (GR)도 두 종 모두 Tm과 Th에서 대조구보다 빨라졌으며 ( $P < 0.01$ ), 졸참나무가 신갈나무보다 더 크게 빨라졌다.

### 2. 초기성장 반응

#### 1) 성장량

신갈나무와 졸참나무의 성장량 (지상부 길이, 직경 및 H/D율)을 분석한 결과를 Fig. 2에 나타내었다.

신갈나무의 지상부 길이는 Tm 및 Th에서 대조구보다 더 길었다 ( $P < 0.01$ ). 졸참나무의 지상부 길이도 Tm 및 Th에서 대조구보다 더 길게 나타났다 ( $P < 0.05$ ).

신갈나무의 직경은 Tm 및 Th에서 대조구보다 높게 나타났다 ( $P < 0.05$ ). 졸참나무의 직경은 처리구에 따라 차이를 보여 Tm은 대조구보다 높게 나타났으나 Th는 대조구보다 낮았다. 그러나 그 차이는 통계적으로 유의하지 않았다 ( $P = 0.223$ ).

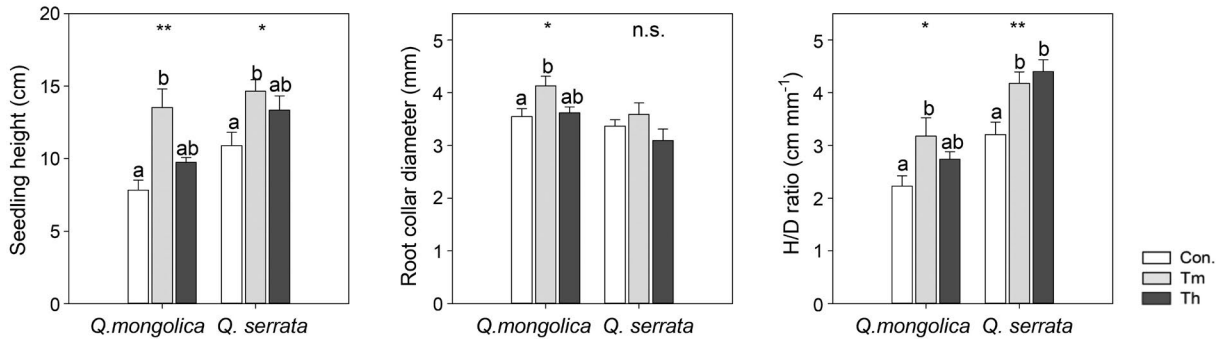
신갈나무의 H/D율은 Tm과 Th에서 대조구보다 높게 나타났다 ( $P < 0.05$ ). 졸참나무의 H/D율도 Tm과 Th에서 대조구보다 높게 나타났다 ( $P < 0.01$ ).

#### 2) 생물량 및 생물량 분배

신갈나무와 졸참나무의 생물량 반응을 분석한 결과를 Fig. 3에 나타내었다. 신갈나무는 Tm의 줄기와 잎 건중량이 대조구보다 높게 나타났다 (각각  $P < 0.001$ ,  $P < 0.01$ ). Th구에서는 뿌리 건중량과 총 생물량이 대조구보다 낮았다 (각각  $P < 0.01$ ,  $P < 0.001$ ).

졸참나무에서는 Tm의 줄기 건중량이 대조구보다 유의하게 높았다 ( $P < 0.05$ ). Th구에서는 뿌리 건중량과 총 생물량이 대조구보다 유의하게 낮았다 (각각  $P < 0.01$ ,  $P < 0.05$ ). 잎 건중량은 온난화 처리에 따라 유의한 차이가 없었다 ( $P = 0.564$ ).

신갈나무와 졸참나무의 생물량 분배반응을 분석한 결과를 Fig. 4에 나타내었다. 신갈나무의 LMR은 온난화 강도가 높을수록 높게 나타났다 ( $P < 0.01$ ). SMR도 Tm과 Th에



**Fig. 2.** Growth responses of *Q. mongolica* and *Q. serrata* to different air temperature (ambient air temperature (control); medium warming treatment (Tm); high warming treatment (Th)). Values at each treatment having a different small letter are significant different from each other at  $P < 0.05$  (n.s., not-significant; \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ).

**Table 1.** Correlation coefficients between air temperatures and growth parameters and result of generalized linear model analysis (GLM) on growth parameters of *Q. mongolica* (Qm) and *Q. serrata* (Qs) under different air temperatures.

Parameter	Correlation coefficient		GLM		
	Qm	Qs	Sp	Trt	Sp × Tp
<b>Germination response</b>					
Final germination percentage	0.72**	0.96***	*	***	n.s.
Mean time germination	-0.94***	-0.98***	***	***	***
Germination rate	0.96***	0.98***	***	***	***
<b>Growth response</b>					
Height (H)	0.20	0.27	**	***	n.s.
Diameter (D)	0.05	-0.15	**	**	n.s.
H/D ratio	0.21	0.49**	***	**	n.s.
<b>Biomass &amp; Biomass allocation</b>					
Stem weight (S)	0.04	0.07	n.s.	***	n.s.
Leaf weight	0.07	0.03	**	**	n.s.
Root weight (R)	-0.32*	-0.22	***	***	n.s.
Total biomass	-0.18	-0.11	**	***	n.s.
Root mass ratio	-0.49**	-0.32*	n.s.	***	n.s.
Leaf mass ratio	0.47**	0.16	n.s.	**	n.s.
Stem mass ratio	0.32*	0.28	***	***	n.s.
R/S ratio	0.47**	0.35*	n.s.	***	n.s.

Sp, species; Trt, Treatment; \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ ; n.s., non significant.

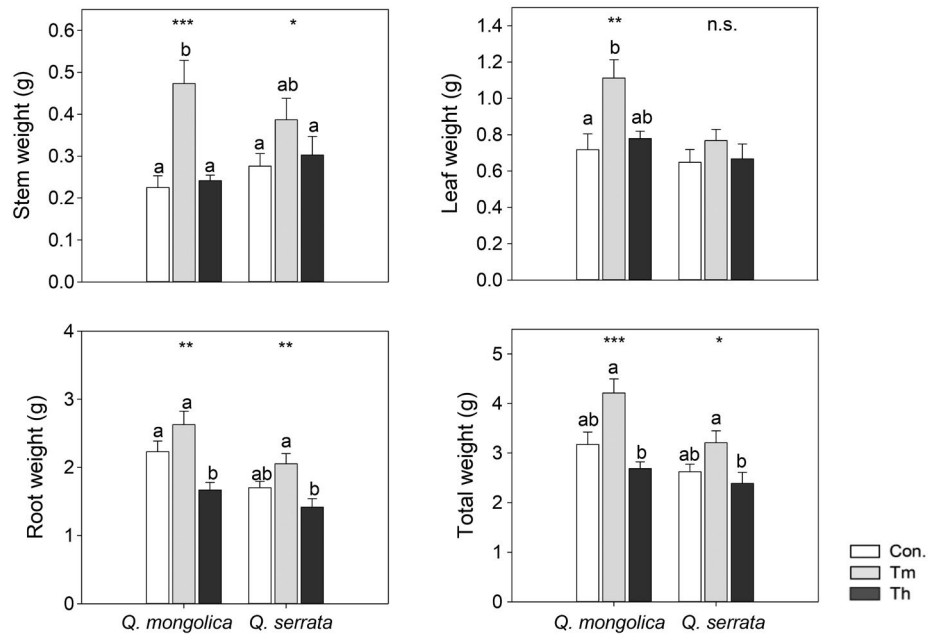
서 대조구보다 높게 나타났다 ( $P < 0.01$ ). 반면에, RMR은 Tm과 Th에서 대조구 ( $0.71 \pm 0.02$ )보다 유의하게 낮았다 ( $P < 0.01$ ). S/R율은 Tm과 Th에서 대조구 ( $0.42 \pm 0.03$ )보다 높았다 ( $P < 0.01$ )

졸참나무의 경우 Th의 LMR과 SMR이 대조구보다 높은 경향이 있었으나 통계적으로 유의한 차이는 없었다 (각각  $P = 0.081$ ;  $P = 0.176$ ). RMR Th에서 대조구보다 낮았다 ( $P < 0.05$ ). S/R율은 Tm과 Th에서 대조구 ( $0.55 \pm 0.03$ )보다 높았다 ( $P < 0.05$ ).

## 고 찰

### 1. 온난화 환경이 발아에 미치는 영향

RCP 2.6과 6.0 시나리오에 바탕을 둔 일평균 1.7°C와 3.2°C의 온난화 처리가 신갈나무와 졸참나무의 발아 반응 (발아율, 발아속도, 발아소요일)을 촉진시켰다 (Fig. 1). 신갈나무와 졸참나무의 발아 반응은 기온과의 상관관계가 높고, 종, 기온 및 이들의 상호작용에 의해 유의한 영향을 받는 것으로 나타났다 (Table 1). 발아는 종자의 크기 (Xiao *et al.*, 2004), 무게 (Tripathi and Khan, 1990), 속기 (Jeonet *et al.*,



**Fig. 3.** Biomass of *Q. mongolica* and *Q. serrata* to different air temperatures (ambient air temperature (control); medium warming treatment (Tm); high warming treatment (Th)). Values at each treatment having a different small letter are significant different from each other at  $P < 0.05$  (n.s., not-significant; \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ ).

2003), 종자 분포지(Choi *et al.*, 2008), 생활사(Rees, 1993), 계통(Figueroa and Armesto, 2001), 환경인자(Baskin and Baskin, 1998) 등 다양한 요인들에 의하여 영향을 받는다(Xu *et al.*, 2017). 그 중 온도는 발아율과 발아속도 및 유묘의 활착에 결정적인 영향을 미치는 비생물적 인자로서(Heydecker, 1977; Bewley and Black, 1982; Moles and Westoby, 2004; Choi *et al.*, 2008), 일반적으로 기온상승이 온대 산림(Thompson and Naeem, 1996)과 고산 및 아고산 초원(Xu *et al.*, 2017)에서 초기 발아와 발아율 증가에 중요한 영향을 미치는 것으로 알려져 있다. 본 연구의 결과도 온도상승 처리가 발아반응을 촉진시켰다는 다수의 연구 결과들과 맥락을 같이 하였다(Thompson and Naeem, 1996; Klady *et al.*, 2011; Cho *et al.*, 2014).

발아율과 발아속도는 일반적으로 임계 온도까지는 증가하였다가 그 이상이 되면 급격하게 감소한다(Thompson, 1970; Bonner and Korfalt, 2008; Choi *et al.*, 2008). 물푸레나무(*Fraxinus rhynchophylla*)는 채취장소에 따라 다소 차이는 있지만 15°C 내지 20°C 이상이 되면 발아율이 감소하였다(Choi *et al.*, 2008). 본 실험의 경우도 4월 15일에서 5월 25일 사이에 발아가 진행되었는데, 그 시기의 기온이 시료식물의 발아 적정 온도(6.9~22.2°C)에 포함되어, 온난화 처리가 발아를 촉진하는 역할을 한 것으로 판단된다.

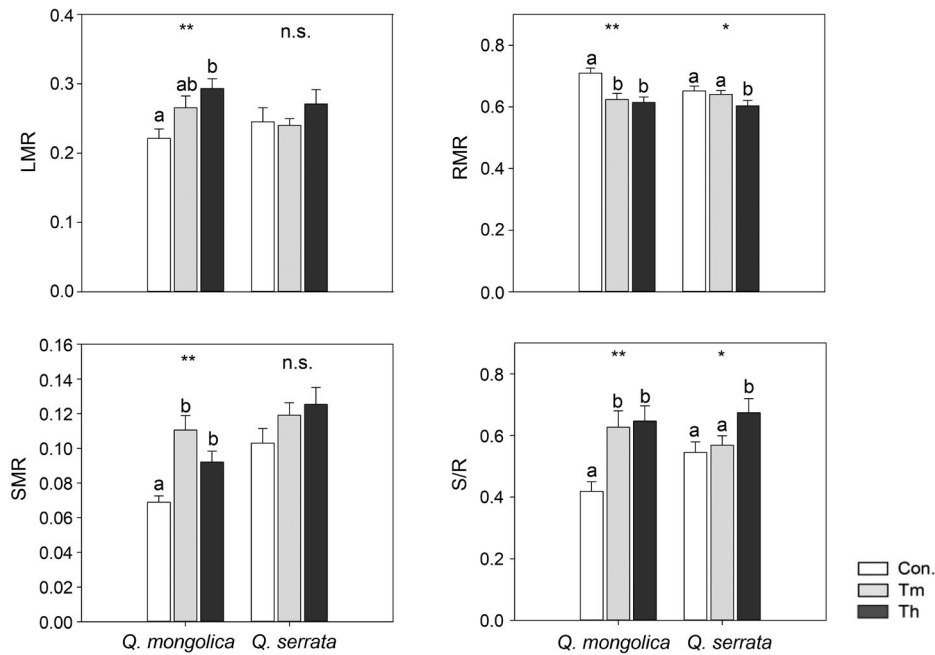
발아반응과 기온 사이의 상관관계는 졸참나무가 신갈나무

무보다 더 높은 경향이 있었다(Table 1; 신갈나무  $R=0.72$ ,  $P < 0.01$ ; 졸참나무  $R=0.96$ ,  $P < 0.001$ ). 이는 신갈나무가 상대적으로 고도가 높은 지대에 분포하는 수종이므로 발아적정온도가 졸참나무보다 낮아 발아율 상승여력이 낮았기 때문으로 판단된다(Lee, 1989; Choi *et al.*, 2008).

본 연구의 결과로부터 기온 상승이 졸참나무와 신갈나무의 종자발아력을 높이고, 초기 정착을 높일 것으로 추정할 수 있다. 하지만 자연 상태에서 지구온난화가 발아에 미치는 영향을 파악하기 위해서는 다양한 변수를 고려하여야 한다. 그 예로 기온상승에 따른 겨울 및 봄철 가뭄현상 악화 및 토양 수분함량 감소는 수분에 민감한 졸참나무와 신갈나무의 종자 생명력 또는 휴면타파에 부정적인 영향을 끼칠 수 있다. 따라서 기온상승이 초기 발아에 미치는 영향을 정확하게 예측하기 위해서는 종자 휴면단계부터의 추가적인 연구가 요구된다(Bernareggi, 2015; Footitt *et al.*, 2018).

## 2. 온난화가 초기생장에 미치는 영향

생장량과 생물량은 생육기간 동안 광합성과 호흡으로 결정되는 식물의 생리적 기작의 최종 생산물로 생육의 건전도를 간접적으로 반영한다. 특히 식물의 성장단계 중 발아 직후 초기단계에서 생물량을 증가시키는 것은 초기정



**Fig. 4.** Biomass allocation of *Q. mongolica* and *Q. serrata* to elevated air temperatures (ambient air temperature (control); medium warming treatment (Tm); high warming treatment (Th)). LMR: leaf mass ratio; RMR: root mass ratio; SMR: stem mass ratio; S/R: shoot root ratio. Values at each treatment having a different small letter are significant different from each other at  $P < 0.05$  (n.s., not-significant; \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ).

착을 결정지을 수 있는 중요한 과정이라 할 수 있다. 일반적으로 유묘의 총 생물량 및 구성 요소별 생물량은 특정 생육 온도환경까지는 증가하다가 그 이상이 되면 감소하는 포물선 형태의 반응을 보인다(Lopushinsky and Max, 1990; Peng and Dang, 2003). 따라서 기온상승이 식물체의 생물량을 감소(Wang *et al.*, 1995; Wertin *et al.*, 2011) 또는 증가시키거나(Cannell and Smith, 1986; Lee *et al.*, 2012) 생물량에 미치는 영향이 없는(Ghannoum *et al.*, 2010) 등 종의 특성이나 분포지, 기온상승조건 등에 따라 연구 결과가 다양하다.

본 연구 결과를 통해서 보면, 중간 강도의 온난화(일평균 약  $+1.7^{\circ}\text{C}$ ) 처리가 신갈나무와 졸참나무의 성장량 및 총 생물량을 증가시켰다(Figs. 2 and 3). 이것은 0~1년생 굴참나무 묘목과 2~3년생 굴참나무 묘목에 대한 선행연구에서 온난화 환경이 지상부 길이와 근원경을 증가시켰던 연구 결과(Lee *et al.*, 2012; Han *et al.*, 2014)와 맥락을 같이 한다. 대부분의 온대 및 아한대 수종은 수분결핍이 발생하지 않는 온도상승조건에서 양분 이용효율 증가 및 생육기간 증가로 생장이 촉진됨으로써 생물량이 증가하였다는 연구들이 있다(Cannell *et al.*, 1989; Xu *et al.*, 2009; Lee *et al.*, 2012). 본 실험에서 중간 강도의 온난화 환경은 충분한 관수가 이루어져 토양수분결핍이 발생하지 않는

실험 조건이었기 때문에 신갈나무와 졸참나무의 초기 생장을 촉진시킨 것으로 판단된다.

강한 강도의 온난화 환경(일평균 약  $+3.2^{\circ}\text{C}$ )은 신갈나무와 졸참나무의 초기생장에 부정적인 영향을 끼치는 것으로 나타났다. Th에서 신갈나무와 졸참나무의 줄기와 잎 건중량은 대조구와 유의한 차이가 없었으나, 뿌리 건중량은 대조구보다 크게 감소하였다. 이것은 높은 토양온도조건이 식물체 뿌리의 산소 흡수를 억제하였기 때문으로 추정되며(Garzoli, 1988; Peng and Dang, 2003), 특히 여름철의 높은 온도가 생장에 스트레스요인으로 작용한데 기인한 결과(Norby *et al.*, 2000)로 판단된다. 선행 연구사례에서도 기온상승에 의해 비교적 고위도에 분포하는 거제수나무(*Betula costata*) 묘목의 뿌리 건중량이 감소하고(Han *et al.*, 2014), 남한계선에 분포하는 루브라참나무(*Q. rubra*) 묘목의 생물량에 부정적인 영향을 미친 결과가 보고된 바 있다.

S/R율은 온난한 환경에 대한 종별 반응이 다양한데(Ericsson *et al.*, 1996; Peng and Dang, 2003), 본 연구결과에서는 종보다는 온난화 처리가 생물량 분배반응에 유의한 영향을 미치는 것으로 나타났다(Table 1). 신갈나무와 졸참나무는 Th에서 RMR이 가장 낮았고, S/R율이 가장 높았다(Fig. 4). 이러한 결과는 지하부 생물량 감소와 관련이

있는 것으로 판단된다. 신갈나무는 Tm에서도 S/R율이 대조구보다 유의하게 높았다. 이것은 Tm에서 지하부와 지상부의 생장이 모두 증가하였지만 지하부에 비해 지상부의 생물량이 상대적으로 높았던 것에 기인한다(Fig. 3). 생물량 분배반응과 기온 사이의 상관관계는 신갈나무가 졸참나무보다 높게 나타나 신갈나무가 온난화에 졸참나무보다 더 민감하게 반응하는 것으로 판단된다(Table 1). 이는 자연에서 양 식물의 공간 분포가 가져오는 미기후 차이에서 비롯된 것으로 판단된다(Lee, 1989; Choi *et al.*, 2008).

H/D율은 묘목의 건전도를 나타내는 지수로, H/D율이 높다는 것은 식물체가 가늘고 약해(spindly) 물리적인 요인(강풍, 건조, 서리)에 취약할 수 있음을 의미한다(Thompson, 1985; Haase, 2007; Song *et al.*, 2014). 일반적으로 온난한 환경에서 묘목의 H/D율은 지상부 길이의 증가와 직경의 감소로 증가하는데(Jeong *et al.*, 2010; Arend *et al.*, 2011), 본 연구에서도 신갈나무의 Th를 제외하고는 온난화 처리구에서 H/D율이 증가하였다(Fig. 1). 특히, 졸참나무는 기온과 H/D율 사이에 정의 상관관계가 높게 나타나( $R=0.49$ ,  $P<0.01$ ), 온난할수록 초기의 안정적인 정착에 불리하게 작용할 것으로 판단된다.

## 적 요

본 연구는 기온상승 강도에 따른 우리나라 주요 참나무류의 종자 발아와 초기생장에 미치는 영향을 파악하기 위해 수행되었다. 신갈나무와 졸참나무를 대상으로 온도구배온실을 이용하여 대조구, 중간 강도 온난화 처리구(+1.7°C) 및 강한 강도 온난화 처리구(+3.2°C)를 준비하여 재배실험을 실시하였다. 그 결과, 발아반응과 초기생장 반응은 기온상승 강도 및 수종에 따라 차이를 보였다. 중간 강도의 온난화 환경은 두 종의 발아반응을 촉진하고, 성장량(묘고, 근원경)과 생물량(잎, 줄기, 뿌리의 건중량 및 총 생물량)을 증가시켜, 초기정착에 다소 유리할 수 있을 것으로 판단된다. 그러나 Tm에서 두 종 모두 대조구보다 낮은 RMR과 높은 H/D율을 나타내, 장기적으로는 생장에 불리하게 작용할 수 있을 것임을 암시한다. 강한 강도의 온난화 환경은 신갈나무와 졸참나무의 발아반응을 촉진시켰으나, 생육기간 종료 시점의 총 생물량은 대조구보다 유의하게 낮았다. 뿌리 생장은 대조구보다 크게 저하되었고, 이로 인하여 RMR은 낮고 S/R율은 높게 나타났다. 이러한 결과는 강한 강도의 온난화 환경이 봄철에는 발아시기를 앞당겨 생장기간을 증가시켰지만, 여름철에는 임계치 이상의 높은 온도가 생장에 스트레스요인으로 작용하는데

기인한 것으로 판단된다. 식물의 생장은 온난화 처리기간, 토양수분, 광환경 등의 환경요인에 따라 다를 수 있으므로, 온난화에 의한 영향을 정확하게 판단하기 위해서는 다른 환경인자에 대한 모니터링과 장기간에 걸친 추가 연구가 필요할 것으로 판단되었다. 기온상승에 대한 두 식물의 반응을 비교하면, 발아 반응에서 졸참나무가 신갈나무보다 기온상승에 따른 발아율 상승이 높게 반응하였고, 생물량 분배반응에서 신갈나무가 졸참나무보다 민감하게 반응하는 차이를 보였다. 이는 자연에서 양 식물의 공간 분포가 가져오는 미기후 차이에서 비롯된 것으로 판단된다.

**저자기여도** 박성애·김태규: 연구주관, 심규영·공학양·서상욱: 실험보조, 양병국: 연구지도, 이창석: 논문작성 지도

**이해관계** 이해관계가 없습니다.

**연구비** 본 연구는 2011년 국립환경과학원의 온난화 환경에서의 생태계 영향 연구(II)(NIER-RP2011-1318)의 지원으로 수행되었습니다.

## REFERENCES

- An J.A., H.N. Chang, M.J. Park, S.H. Han, J.H. Hwang, M.S. Cho and Y. Son. 2016. Effect of Experimental Warming on Physiological and Growth Responses of *Larix kaempferi* Seedlings. *Journal of Climate Change Research* 7(1): 77-84.
- Arend, M., T. Kuster, M.S. Gunthardt-Goerg and M. Dobbertin. 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(3): 287-297.
- Baskin, C.C. and J.M. Baskin. 1998. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press, San Diego.
- Bernareggi, G. 2015. Study of the effects of climate warming on seed germination and seed longevity of snowbed species. PhD Thesis, Università degli Studi di Parma, Parma, Italy.
- Bewley, J.D. and M. Black. 1982. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. 2<sup>nd</sup> Ed. Springer-Verlagpress. Berlin. Heidelberg and New York.
- Bonner, F.T. and R.P. Karrfalt. 2008. The woody plant seed manual. Agric. Handbook No. 727. US Department of Agriculture, Forest Service. Washington, DC.
- Cannell, M.G.R. and R.I. Smith. 1986. Climatic warming, spring budburst and forest damage on trees. *Journal of Applied Ecology* 23(1): 177-191.
- Cannell, M.G.R., J. Grace and A. Booth. 1989. Possible impacts of climatic warming on trees and forests in the United



- Kingdom: a review. *Forestry: An International Journal of Forest Research* **62**(4): 337-364.
- Cho, M.S., J. Hwang, A.R. Yang, S. Han and Y. Son. 2014. Seed Germination and Seedling Survival Rate of *Pinus densiflora* and *Abies holophylla* in Open-field Experimental Warming Using the Infrared Lamp. *Journal of Korean Society of Forest Science* **103**(2): 203-210.
- Cho, Y.C., N.S. Kim and B.Y. Koo. 2018. Changed land management policy and the emergence of a novel forest ecosystem in South Korea: landscape dynamics in Pohang over 90 years. *Ecological Research* **33**(2): 351-361.
- Choi, C.H., B.S. Seo, W.S. Tak, K.J. Cho, C.S. Kim and S.U. Han. 2008. Comparison of Seed Germination Response to Temperature by Provenances in *Fraxinus rhynchophylla*. *Journal of Korean Forest Society* **97**(6): 576-581.
- Choung, Y.S. 1998. Vegetation in the Paekdoo Great Mountain Chain. *Preservation Nature* **103**: 48-54.
- Ericsson, T., L. Rytter and E. Vapaavuori. 1996. Physiology of carbon allocation in trees. *Biomass and Bioenergy* **11**(2-3): 115-127.
- Figueroa, J.A. and J.J. Armesto. 2001. Community-wide germination strategies in a temperate rain forest of Southern Chile: ecological and evolutionary correlates. *Australian Journal of Botany* **49**: 411-425.
- Footitt, S., Z. Huang, H. Ölcer-Footitt, H. Clay and W.E. Finch-Savage. 2018. The impact of global warming on germination and seedling emergence in *Alliaria petiolata*, a woodland species with dormancy loss dependent on low temperature. *Plant Biology (Stuttg)* **20**(4): 682-690.
- Garzoli, K. (ed). 1988. The Australian Greenhouse Handbook. Australian Government Publishing Service. Canberra Australia. 185 pp.
- Ghannoum, O., N.G. Phillips, J.P. Conroy, R.A. Smith, R.D. Attard, R. Woodfield, B.A. Logan, J.D. Lewis and D.T. Tissue. 2010. Exposure to preindustrial, current and future atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature differentially affects growth and photosynthesis in Eucalyptus. *Global Change Biology* **16**: 303-319.
- Haase, D.L. 2007. Morphological and physiological evaluations of seedling quality. Riley, L.E., Dumroese, R.K., Landis, T.D. (tech. cords) National proceedings: Forest and Conservation Nursery Associations-2006. Proc. RMRS-P-50. Fort Collins, CO: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 3-8.
- Han, S., J. An, T.K. Yoon, S.J. Yun, J. Hwang, M.S. Cho and Y. Son. 2014. Species-specific growth responses of *Betula costata*, *Fraxinus rhynchophylla*, and *Quercus variabilis* seedlings to open-field artificial warming. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **16**(3): 219-226.
- Heydecker, W. 1977. Stress and seed germination: An agronomic view, p. 237-282. In: The physiology and biochemistry of seed dormancy and germination (Elsevier, A.K. ed.). North Holland and Biomedical Press, Amsterdam.
- Houle, G. 1994. Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species - *Acer rubrum*, *A. saccharum*, *Betula alleghaniensis* and *Fagus grandifolia*. *Journal of Ecology* **82**(1): 39-53.
- IPCC. 2013. Climate change 2013: The physical Science Basis. NY, Cambridge University Press. New York.
- Jang, R.H., S.Y. Lee and Y.H. You. Phenological response of 6 oak species to climate change. *Proceedings Korean Soc. Environ. Ecol. Con.* **27**(1): 3.
- Jeon, B.S., J.H. Kang, S.Y. Yoon, S.W. Lee and J.I. Chung. 2003. Germination, Seedling Emergence, and Growth of Burcucumber Affected by Maturity and Size. *Korean Journal of Crop Science* **48**(3): 152-155.
- Jeong, J.K., H.R. Kim and Y.H. You. 2010. Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration and temperature on growth response of *Quercus acutissima* and *Quercus variabilis*. *Korean Journal of Environment and Ecology* **24**(6): 648-656.
- Khan, M.A. and I.A. Ungar. 1997. Effects of thermo period on recovery of seed germination of halophytes from saline conditions. *American Journal of Botany* **84**: 279-283.
- Kim, I.T., M.S. Song and S.H. Jung. 2009. Analysis of Distribution and Association Structure on the Sawtooth Oak (*Quercus acutissima*) Forest in Korea. *Journal of Life Science* **19**(3): 356-361.
- Klady, R.A., G.H. Henry and V. Lemay. 2011. Changes in high arctic tundra plant reproduction in response to long-term experimental warming. *Global Change Biology* **17**(4): 1611-1624.
- K.M.A. (Korea Meteorological Administration). 2017. Korean Peninsula Climate Change Report for New Climate Regime.
- Kulkarni, M.G., R.A. Street and J. Van Staden. 2007. Germination and seedling growth requirements for propagation of *Dioscorea dregeana* (Kunth) Dur. and Schinz: A tuberous medicinal plant. *South African Journal of Botany* **73**: 131-137.
- Lee, C.S. 1989. A study on the succession of pine forests damaged by pine gall midge. PhD Thesis, Seoul National University, Seoul.
- 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**(2-3): 423-432.
- Lee, C.S., S. Jung, B.S. Lim, A.R. Kim, C.H. Lim and H. Lee. 2019. Forest Decline Under Progress in the Urban Forest of Seoul, Central Korea. In: Deforestation around the world. IntechOpen. DOI: <http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.86248>.
- Lee, H.J., Y.M. Chun and C.H. Kim. 1998. Floristic Composition and Soil Condition of *Quercus mongolica* Forest on Mt. Worak. *Korean Journal of Environmental Biology* **16**(2): 169-180.
- Lee, J.S., O. Takehisa, M. Shigeru and H.J. Lee. 2000. Effects

- of Elevated CO<sub>2</sub> and Temperature on Seedling Emergence of Herbaceous Japanese Temperate Grassland. *The Korean Journal of Ecology* **23**(6): 423-429.
- Lee, M.J. and H. Song. 2011. Vegetation Structure and Ecological Restoration Model of *Quercus mongolica* Community. *Journal of the Korea Society of Environmental Restoration Technology* **14**(1): 57-65.
- Lee, S.J., S. Han, T.K. Yoon, H. Chung, N.J. Noh, W. Jo, C.W. Park, S. Ko, S.H. Han and Y. Son. 2012. Effects of experimental warming on growth of *Quercus variabilis* seedlings. *Journal of Korean Society of Forest Science* **101**(4): 722-728.
- Lee, W.T. and T.H. Chung. 1965. Korea Forest Vegetation Zone and Theory of Right Tree on Right Site. *Journal of Sungkyunkwan University* **10**: 329-435.
- Lloret, F., J. Penuelas, P. Prieto, L. Llorens and M. Estiarte. 2009. Plant community changes induced by experimental climate change: seedling and adult species composition. Perspectives in Plant Ecology, *Evolution and Systematics* **11**(1): 53-63.
- Lopushinsky, W. and T.A. Max. 1990. Effects of soil temperature on root and shoot growth and on bud burst timing in conifer seedling transplants. *New Forest* **4**(2): 107-124.
- Milbau, A., B.J. Graae and A. Shevtsova. 2009. Effects of a warmer climate on seed germination in the subarctic. *Annals of Botany* **104**: 287-296.
- Moles, A. and M. Westoby. 2004. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* **106**: 193-199.
- Mullan, B. and J. Haqq-Misra. 2019. Population growth, energy use, and the implications for the search for extraterrestrial intelligence. *Futures* **106**(2019): 4-17.
- NOAA. 2017. Earth system research laboratory ESR Global monitoring division. [www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html/](http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html/).
- Norby, R.J., T.M. Long, J.S. Jartz-Rubin and E.Z. O'Neil. 2000. Nitrogen resorption in senescing tree leaves in a warmer, CO<sub>2</sub>-enriched atmosphere. *Plant and Soil* **224**(1): 15-29.
- Park, J.H. 2014. Phytochemical variation of *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. and *Quercus serrata* Murray (Fagaceae) in Mt. Jiri, Korea1a. *Korean Journal of Environment and Ecology* **28**(5): 574-587.
- Park, M.J., S.J. Yun, H.M. Yun, H. Chang, S.H. Han, J. An and Y. Son. 2016. Effects of open-field artificial warming and precipitation manipulation on physiological characteristics and growth of *Pinus densiflora* seedlings. *Journal of Climate Change Research* **7**: 9-17.
- Pearson, R.G., W. Thuiller, M.B. Araujo, E. Martinez-Meyer, L. Brotons, C. McClean, L. Miles, P. Segurado, T.P. Dawson and D.C. Lees. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* **33**(10): 1704-1711.
- Peng, Y.Y. and Q.L. Dang. 2003. Effects of soil temperature on biomass production and allocation in seedlings of four boreal tree species. *Forest Ecology and Management* **180**(1-3): 1-9.
- Rees, M. 1993. Trade-offs among dispersal strategies in British plants. *Nature* **366**: 150-152.
- Roberts, E.H. 1988. Temperature and seed germination. In : *Symposia of the Society for Experimental Biology* **42**: 109-132.
- Song, K.S., K.S. Jeon, K.S. Choi, J.Y. Choi, H.I. Sung and J.J. Kim. 2014. Growth Characteristics of *Daphniphyllum macropodum* Seedlings of Warm-Temperate Landscape Tree by Shading and Fertilization Treatment: Research on seedling production of *D. macropodum* by container nursery for meteorological disasters. *Journal of Climate Research* **9**: 65-76.
- Thompson, B.E. 1985. Seedling morphological evaluation - what you can tell by looking. In: Proceedings, Evaluation seedling quality: principles, procedures, and predictive abilities of major tests. Corvallis, Oregon State University, Forestry Research Laboratory. 59-72.
- Thompson, L.J. and S. Naeem. 1996. The effects of soil warming on plant recruitment. *Plant and Soil* **182**(2): 339-343.
- Thompson, P.A. 1970. Characterization of the germination responses to temperature of species and ecotypes. *Nature* **225**: 827-831.
- Thuiller, W., C. Albert, M.B. Araujo, P.M. Berry, M. Cabeza, A. Guisan, T. Hickler, G.F. Midgley, J. Paterson, F.M. Schurr, M.T. Sykes and N.E. Zimmermann. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **9**(3-4): 137-152.
- Tripathi, R.S. and M.L. Khan. 1990. Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos* **57**(3): 289-296.
- Walck, J.L., S.N. Hidayati, K.W. Dixon, K.E.N. Thompson and P. Poschilod. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology* **17**: 2145-2161.
- Wang, K.Y., S. Kellomaki and K. Laitinen. 1995. Effects of needle age, long-term temperature and CO<sub>2</sub> treatments on the photosynthesis of Scots pine. *Tree Physiology* **15**: 211-218.
- Wertin, T.M., M.A. McGuire and R.O. Teskey. 2011. Higher growth temperatures decreased net carbon assimilation and biomass accumulation of northern red oak seedlings near the southern limit of the species range. *Tree Physiology* **3**: 1277-1288.
- Xiao, Z., Z. Zhang and Y. Wang. 2004. Dispersal and germination of big and small nuts of *Quercus serrata* in a subtropical broad-leaved evergreen forest. *Forest Ecology and Management* **195**(1-2): 141-150.
- Xu, J., W. Li, C. Zhang, W. Liu and G. Du. 2017. The determinants of seed germination in an alpine/subalpine commu-

nity on the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecological Engineering* **98**: 114-122.

Xu, Z.F., T.X. Hu, K.Y. Wang, Y.B. Zhang and J.R. Xian. 2009. Short-term responses of phenology, shoot growth and leaf

traits of four alpine shrubs in a timberline ecotone to simulated global warming, Eastern Tibetan Plateau, China. *Plant Species Biology* **24**(1): 27-34.