

실외 여름철 온난화 및 가뭄 처리가 소나무 묘목의 이상생장 반응에 미치는 영향

조희재, 박지은, 김진서, 김광중, 김가은, 김형섭, 손요환*

고려대학교 대학원 환경생태공학과

Effects of open-field summer warming and drought on the abnormal shoot growth of *Pinus densiflora* seedlings

Heejae Jo, Jieun Park, Jinseo Kim, Gwang-Jung Kim, Gaeun Kim, Hyung-Sub Kim and Yowhan Son*

Environmental Science and Ecological Engineering, Korea University, Seoul 02841, Republic of Korea

Contribution to Environmental Biology

- This study confirmed that high temperatures derived from climate change will induce the occurrence of abnormal shoots in *Pinus densiflora* seedlings.
- However, the occurrence of abnormal shoots will not greatly affect the seedling growth rate.

*Corresponding author

Yowhan Son

Tel. 02-3290-3469

E-mail. yson@korea.ac.kr

Received: 31 July 2023

First revised: 7 November 2023

Second revised: 4 December 2023

Revision accepted: 13 December 2023

Abstract: *Pinus densiflora* is a fixed-growth coniferous species that elongates its shoot once a year and finishes growing in early summer. However, it may produce additional shoots in the same year in response to external stimuli, called abnormal shoot growth. This study investigated the effects of open-field summer warming and drought on the abnormal shoot growth of *P. densiflora* seedlings. In March 2022, two factorial combinations were constructed, including two temperature treatments (control and 4°C increase) and two precipitation treatments (control and drought), with five replicates for each combination. The temperature treatment was performed for 87 days from May 14 to August 8, 2022, and the precipitation treatment was performed for 33 days from May 14 to June 15, blocking 100% of the ambient rainfall. The abnormal shoot occurrence rate and leaf unfolding stages were measured in November, and the shoot and root collar diameter growth rates were calculated by comparing the seedling height and root collar diameter measured in August (after the cessation of treatment) and October (after the end of growing period) with the initial values (i.e., May 2022). The abnormal shoot occurrence rate significantly increased under the warming treatment, showing a 410.6% increase in the warming plots (38.4%) compared to the control plots (7.5%). There was no significant difference in the shoot and root collar diameter growth rate regarding warming and drought treatments. Abnormal shoots may have been affected by high temperatures by inducing early transition to the next ontogenetic stage.

Keywords: abnormal shoot, climate change, drought, high temperature, Japanese red pine, lammas shoot

1. 서 론

산업혁명 이후 인간 활동은 기후변화를 유발하였으며, 1850~1900년 대비 2011~2020년의 지구 표면 온도를 1.1°C 상승시켰다(IPCC 2022). 이러한 변화는 점차 가속되어, 1850~1900년 대비 2081~2100년의 지구 표면 온도는 최소 1.4°C에서 최대 4.4°C 증가할 것으로 예측된다(IPCC 2022). 기후변화로 인하여 아시아 전역에서 폭염 위협과 온난일 지속일수가 증가하고 폭우와 가뭄 등 극한 기상 현상의 강도와 빈도가 증가할 것으로 예상되고 있다(NIMS 2020; IPCC 2022). 특히 아시아의 육상 생태계는 기후변화에 민감하게 반응하고 있으며 식물군계에서 식물 계절, 성장, 분포 등에 변화가 나타났고, 그 영향은 점차 확대될 것으로 추정된다(IPCC 2022).

기후변화에 영향을 받는 여러 식물종들 중에서도 침엽수는 기후에 특히 민감하다(Allen *et al.* 2010; Byun *et al.* 2010). 2020년 기준 해송(*Pinus thunbergii*)과 함께 국내 침엽수 산림 면적의 68.1%를 차지하며 한국의 대표수종이자 침엽수 우점종인 소나무(*Pinus densiflora*)는 기후변화에 취약한 것으로 알려져 있다(Lee *et al.* 2021; KFS 2022).

특히, 한국 산림에서 소나무가 다른 수종으로 대체되어 그 면적이 감소할 것이라는 예측도 있다(Byun *et al.* 2010; NIMS 2020). 이러한 예측은 기후변화로 인한 수분 및 열 스트레스가 소나무의 고사율을 증가시킨다는 주장에 근거하지만, 보다 확실한 미래 예측 및 대처 방안 수립을 위해서는 고사율뿐 아니라 소나무의 생리 또는 생장이 기후변화에 따라 어떻게 변화하는지 연구할 필요가 있다(Sevanto *et al.* 2014).

대부분의 목본류는 봄부터 가을까지 지속적으로 성장하는 자유생장을 한다(Kozlowski 1964; Chang 2018). 반면, 소나무 등 일부 침엽수는 겨울눈에 다음 해 성장할 줄기의 원기를 형성하고 이를 이용하여 봄부터 초여름까지 한 마디만큼 줄기를 신장시킨 뒤 그 해의 성장을 멈추는 고정생장을 한다(Cho *et al.* 2001; Hover *et al.* 2017; Chang *et al.* 2018). 그러나 고정성장 수종은 간혹 1년에 두 마디 이상 줄기를 신장시키는 이상성장 반응을 보이며, 이러한 반응은 온도 및 수분가용성이 높은 환경에서 증가하는 경향이 있어 기후변화에 의하여 그 발생 빈도가 증가할 것으로 예상된다(Kramer and Kozlowski 1979; Lee *et al.* 2007; Chang *et al.* 2018; Jo *et al.* 2019).

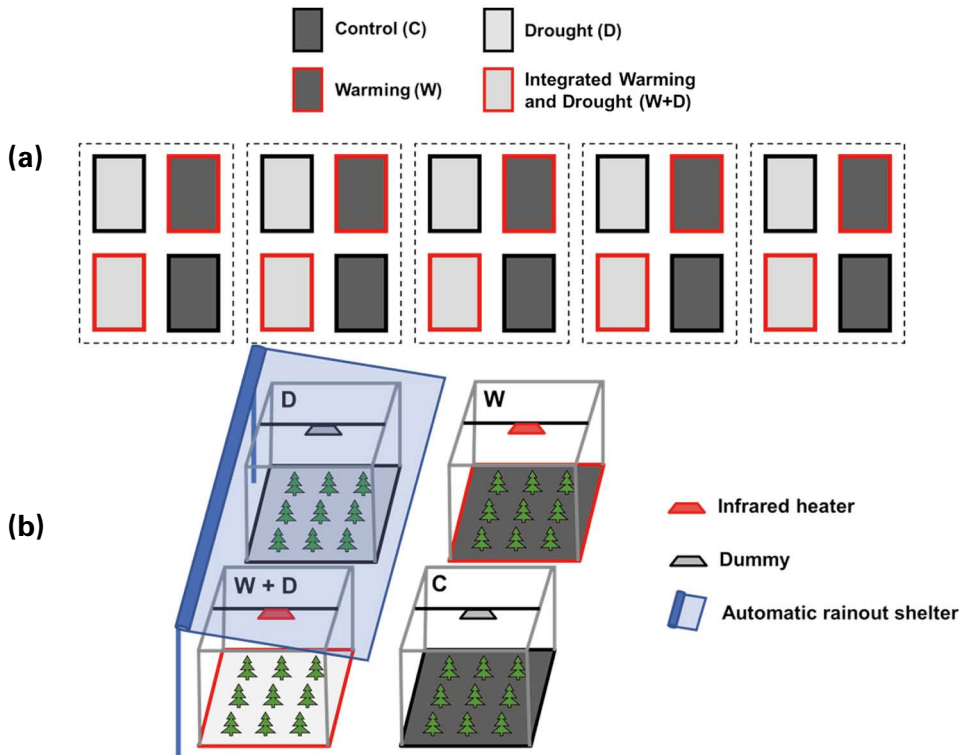


Fig. 1. (a) Layout of the experimental plots and (b) simplified design of the experimental warming and drought manipulation system.

이상생장 가지 및 고정생장 이후의 새로운 잎 발생은 양분을 추가적으로 소비하여 이듬해 생장을 위한 양분 비축량을 줄이고 비정상적 형태의 가지를 발달시킬 수 있다 (Kozłowski 1964; Nakashima and Yamamoto 2006). 뿐만 아니라, 뒤늦게 자라난 신초는 잎이 충분히 성숙하지 못한 상태로 겨울철 저온에 노출되어 서리 피해에 취약하다 (Jo *et al.* 2019). 이상생장은 소나무의 생장에 영향을 주고 고사를 야기할 수 있기 때문에 관련 연구가 필요하다 (Kushida 2005; Nakashima and Yamamoto 2006; Chang *et al.* 2018; Jo *et al.* 2019). 기존에 수행된 연구에서 Jo *et al.* (2019)은 지속적인 고온이, Kushida (2005)는 6월부터 8월 사이의 고온이 이상생장 발생 비율을 증가시킨다고 보고하였으며, Lee *et al.* (2007)은 도심일수록, 온도가 높을수록 이상생장이 많이 발생한다고 보고한 바 있으나, 통제된 환경하에서 진행된 실험 연구는 부족한 실정이다. 이에 본 연구는 기후변화에 따른 온도 증가 및 가뭄이 소나무의 이상생장에 미치는 영향을 알아보기 위하여 수행되었다. 온도 증가 시점은 이상생장이 시작되며 높은 대기온도가 소나무에 고온 스트레스를 야기하는 5월에서 8월 사이로 설정하였으며 (Odani 1977), 환경 변화에 상대적으로 더 민감하게 반응하는 묘목 단계의 소나무를 대상으로 하였다 (Fisichelli *et al.* 2014). 또한, 실제 자연 환경과 유사한 실외 실험적 온난화 및 가뭄 시스템을 이용하여 연구하였다.

2. 재료 및 방법

2.1. 연구 설계

본 연구는 서울특별시 성북구에 위치한 고려대학교 환경생태수목원 (37°35'36.4"N 127°01'30.6"E)의 실외 묘포장에서 수행되었다. 연구 지역인 성북구의 과거 20년 (2001~2020년) 평균 연평균 기온 및 연강수량은 각각 12.6°C와 1,363.3 mm이며, 연구를 수행한 2022년의 연평균 기온 및 연강수량은 12.6°C와 1,912.5 mm이다 (KMA 2023). 본 연구에서는 두 개의 온도 처리(대조구, 온난화 처리구)와 두 개의 강수 처리(대조구, 가뭄 처리구)를 복합처리하고 각 처리마다 5회의 반복을 두어 1.5 m² (1.5 m × 1.0 m) 크기의 조사구 총 20개를 조성하였다 (Fig. 1a). 2022년 3월 20일, 실외 묘포장에서 생육한 3년생 소나무 묘목을 단근 처리하여 각 조사구에 종묘사업실시요령에 따라 28본씩 식재하였다 (KFS 2015). 처리가 시작되기 전

인 5월 6일 측정된 묘목의 평균 묘고와 근원경은 각각 30.4 cm, 4.9 mm였다.

온난화 처리는 21세기 중반의 최대온난일 계속기간을 모의하기 위하여 2022년 5월 14일부터 8월 8일까지 87

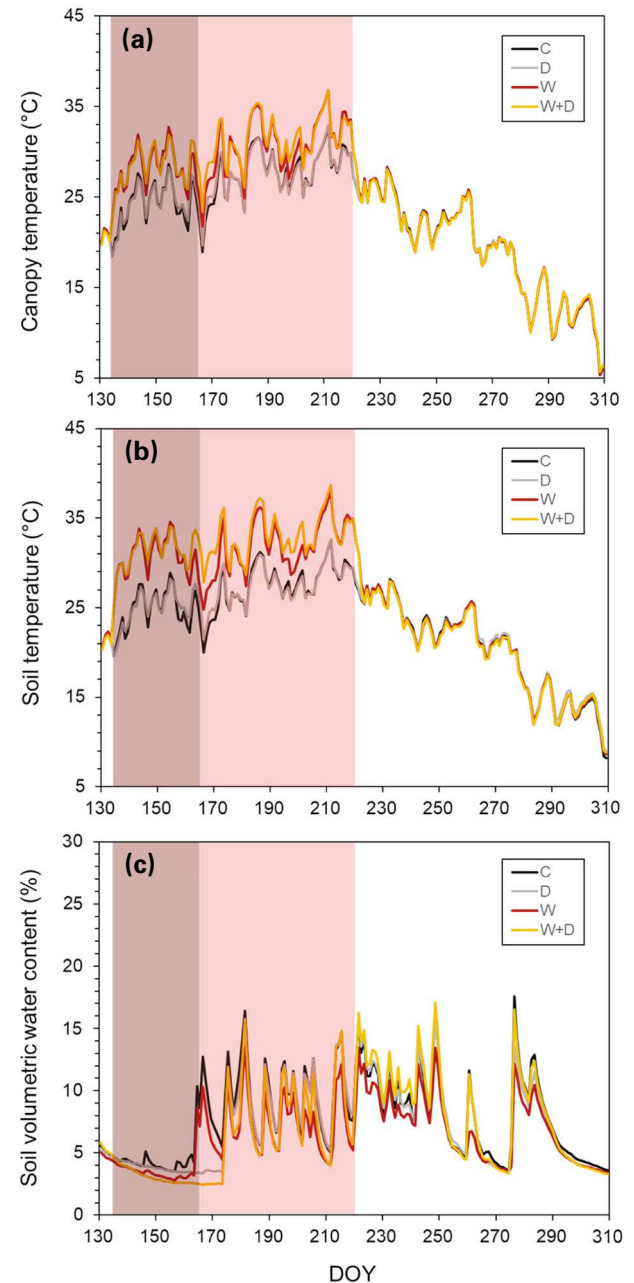


Fig. 2. (a) Canopy temperature, (b) soil temperature, and (c) soil volumetric water content of each experimental plot. The warming treatment period is highlighted in red, and the drought treatment period is highlighted in black. DOY: day of year, C: control, D: drought, and W: warming.



Fig. 3. Leaf unfolding stages of *Pinus densiflora* seedlings. (0) Closed buds, (1) abnormal shoot needle elongation less than 1 cm, (2) needle elongation by 1.1 cm to 2 cm, (3) needle elongation by 2.1 cm to 3 cm, and (4) needle elongation by 3.1 cm or more.

일간 지속되었으며, 온도 대조구 대비 온난화 처리구에서 4°C 증가를 모의하였다(Jung and Lee 2019; Kim *et al.* 2021). 가뭄 처리 또한 21세기 중반기의 최대 무강수 지속기간을 모의하기 위하여 2022년 5월 14일부터 6월 15일까지 33일간 강수를 100% 차단하는 가뭄 처리를 진행하였다(Kim *et al.* 2021). 온난화 처리는 적외선 히터(FT-1000; Mor Electric Heating Association, USA), 데이터 로거(CR-1000X; Campbell Scientific Inc., USA) 및 릴레이(SDM-CD16AC; Campbell Scientific Inc.)를 이용하여 대조구에 비하여 처리구의 묘목 정단부(canopy) 표면 온도가 4°C 이상 높아질 경우 적외선 히터가 자동으로 작동이 중지되도록 설계하였다. 가뭄 처리는 강수 감지기 및 접이식 전자동 강수 차단막을 이용하여 처리 기간 동안 빗물이 감지될 경우 우레탄 투명 차단막이 펼쳐지도록 하여 강수를 차단하였다(Fig. 1b). 연구 기간 동안 각 조사구의 묘목 정단부 온도, 토양 온도 및 토양 수분함량은 적외선표면 온도센서(SI-111; Campbell Scientific Inc.)와 토양온·습도센서(CS655; Campbell Scientific Inc.)를 이용하여 측정하였다. 온난화 처리 기간 동안 대조구 대비 온난화 처리구의 묘목 정단부 온도 및 토양 온도는 각각 평균 3.5°C 및 5.4°C 높게 유지되었으며(Fig. 2a, b), 강수 처리 기간 동안 토양 수분 함량은 가뭄 처리구에서 19.3% 낮게 나타났다(Fig. 2c). 묘목 정단부에서 토양에 비하여 온도차가 더 낮게 나타난 것은 잎에서 증발산을 통한 냉각 효과가 일어났기 때문으로 판단된다(Urban *et al.* 2017).

2.2. 연구 방법

2022년 11월 7일, 생장이 종료된 소나무 묘목의 이상성장 여부를 확인하고 조사구별로 생존한 묘목 대비 이상생

장이 발생한 묘목의 본 수를 계산하여 이상성장 발생률을 측정하였다. 이때, 당해 년도에 새롭게 만들어진 신초에 있어 발생한 묘목만을 이상생장이 발생한 묘목으로 보고 신초의 성장만이 일어난 묘목은 0단계로 간주하였다(Fig. 3(0)). 또한 이상생장이 발생한 묘목을 대상으로 잎 발생 단계를 총 5개의 단계(0단계: 당해 년도에 만들어진 신초에 있어 발생하지 않은 단계(0 cm); 1단계: 잎 길이 0~1 cm; 2단계: 잎 길이 1.1~2 cm; 3단계: 잎 길이 2.1~3 cm; 4단계: 잎 길이 3.1 cm 이상)로 나누어 측정하였다(Fig. 3).

또한, 소나무 생장은 10월 초에 어느 정도 종료되기 때문에(Takahashi and Hirai 2016), 온난화 처리 종료 직전인 2022년 8월 5일과 생장 완료 시점인 10월 13일에 측정된 소나무 묘목의 묘고 및 근원경을 처리가 시작되기 전인 5월 6일에 측정한 초기 묘고 및 근원경과 비교하여 8월과 10월 각각의 묘목 성장률을 계산하였다.

2.3. 통계분석

월별 각 조사구의 평균 묘고 성장률, 근원경 성장률, 이상성장 발생률 및 이상생장이 발생한 묘목에 대한 이상성장 잎 발생 단계 비율은 이원분산분석(two-way ANOVA)을 이용하여 분석하였다. 아울러 조사구 내 각 묘목에 대한 이상성장 발생 유무 및 개별 성장 자료($n=560$)를 이용하여 이상성장 발생 유무가 8월과 10월의 묘고 성장률 또는 근원경 성장률에 영향을 미쳤는지를 확인하기 위한 상관관계분석이 추가로 수행되었다. 모든 통계분석에는 R studio 2023.06.1을 사용하였으며, p -value가 0.05 이하일 때 처리 간 차이 또는 상관관계가 유의하다고 판단하였다. 유의한 실험 결과에 대해서는 Tukey 사후검정을 수행하였다.

3. 결 과

온난화 처리는 소나무 묘목의 이상생장 발생률에 영향을 미쳤으나, 가뭄 처리 및 교호작용의 영향은 없었다 (Table 1). 소나무 묘목의 이상생장 발생률은 온난화 처리에 따라 증가하여 온난화 처리구(38.4%)에서 대조구

(7.5%) 대비 약 410.6% 높은 이상생장 발생률이 나타났다 (Table 1; Fig. 4a). 이상생장이 발생한 묘목들 안에서 잎 발생 단계의 비율은 2단계에서만 온난화 및 가뭄 처리에 따라 유의미한 차이가 나타나 온난화 처리구(34.5%)에서 대조구(9.7%) 대비 약 254.9% 증가하고 가뭄 처리구(14.9%)

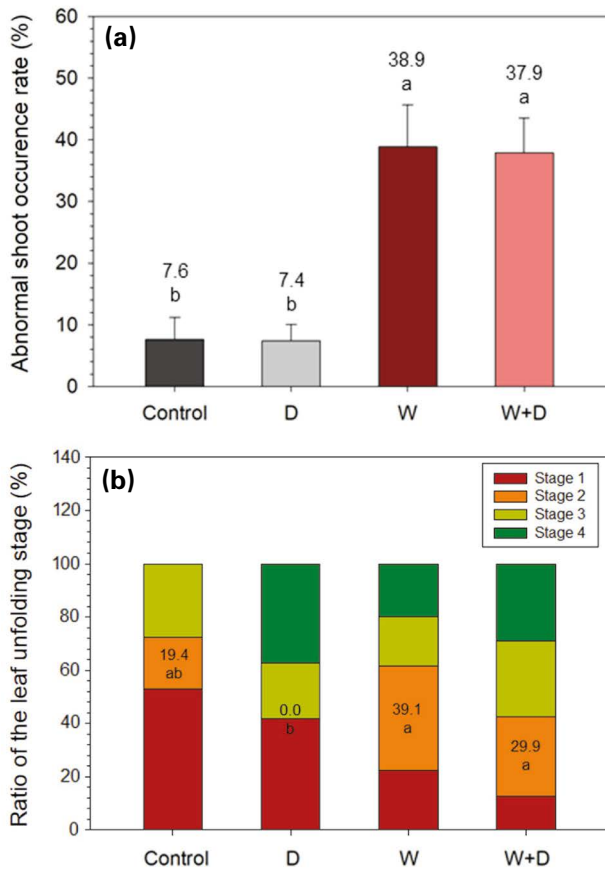


Fig. 4. (a) Abnormal shoot occurrence rate and (b) stage ratio of the leaf unfolding of *Pinus densiflora* seedlings. D: drought, W: warming, and W + D: integrated warming and drought.

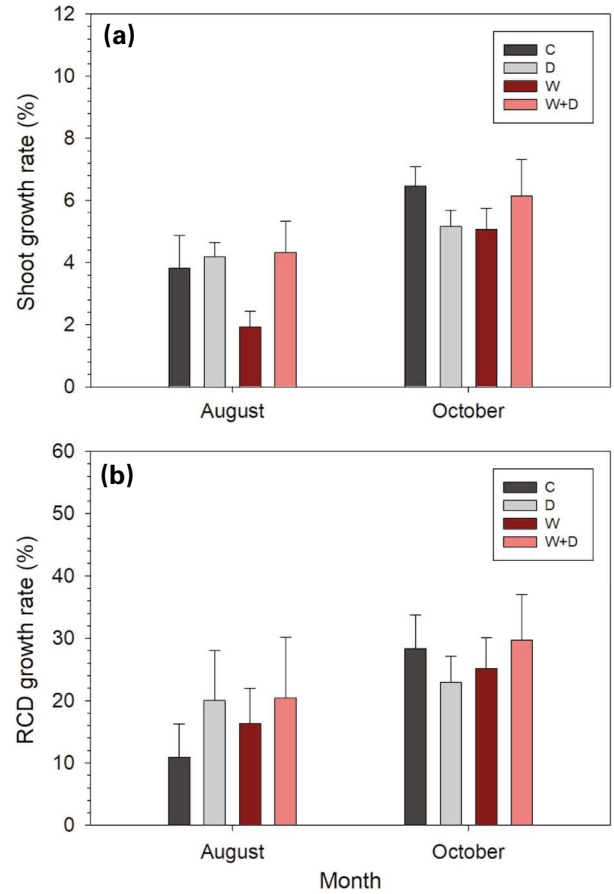


Fig. 5. (a) Shoot growth rate and (b) root collar diameter (RCD) growth rate of *Pinus densiflora* seedlings compared to the initial values before the treatment (May). C: control, D: drought, W: warming, and W + D: integrated warming and drought.

Table 1. Results (*p*-values) of two-way ANOVA testing for the treatment effects on abnormal shoot and growth rates of *Pinus densiflora* seedlings

| Treatments | Abnormal shoots | | | | | Growth rate | |
|------------|-----------------|---------|----------------|---------|---------|-------------|-------|
| | Occurrence | Stage 1 | Stage 2 | Stage 3 | Stage 4 | Aug. | Oct. |
| Warming | < 0.001 | 0.115 | < 0.001 | 0.979 | 0.84 | 0.26 | 0.756 |
| Drought | 0.902 | 0.550 | 0.023 | 0.851 | 0.165 | 0.107 | 0.391 |
| W + D | 0.935 | 0.972 | 0.360 | 0.464 | 0.369 | 0.206 | 0.748 |

W + D: integrated warming and drought. Significant *p*-values are highlighted in bold.

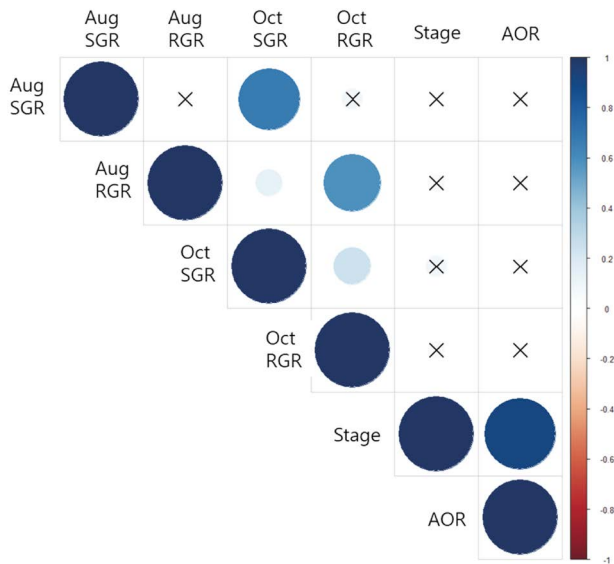


Fig. 6. Correlation matrix plot of abnormal *Pinus densiflora* seedlings shoots and growth rates. SGR: shoot growth rate, RGR: root collar diameter growth rate, Stage: leaf unfolding stage, and AOR: abnormal shoot occurrence rate.

에서 대조구(29.3%) 대비 49.0% 감소하였다(Table 1; Fig. 4b). 소나무 묘목의 묘고 및 근원경 성장률은 8월과 10월 모두에서 여름철 온난화 및 가뭄 처리에 따라 유의미한 차이를 보이지 않았다(Table 1; Fig. 5). 이상생장과 묘목 성장률의 상관관계를 확인하기 위하여 수행된 각 묘목 개체에 대한 상관관계분석에서 이상생장 발생률과 이상생장 앞 발생 단계는 묘고 및 근원경 성장률과 유의한 상관관계가 없었다(Fig. 6).

4. 고 찰

이상생장은 높은 온도와 성장 기간의 증가 그리고 충분한 수분 가용성으로 인하여 발생하는 것으로 알려져 있다(Chang *et al.* 2018; Jo *et al.* 2019). 본 연구에서 확인된 여름철 온난화에 의한 이상생장 발생률 증가는 가뭄 처리에는 영향을 받지 않았기 때문에 수분 가용성과는 관련이 없는 것으로 보인다. 또한 여름철 단기간에 처리가 진행되었음을 고려하였을 때, 생육 가능 온도에 해당하는 기간의 증가보다는 고온조건에 더 큰 영향을 받은 것으로 판단된다(Kozłowski 1964; Byun *et al.* 2013; Jo *et al.* 2019). 높은 온도는 식물 발생 단계의 조기 전환을 유도하며, 본 연구에서

도 고온에 따라 촉진된 다음 발생 단계로의 조기 전환이 이상생장을 유도한 것으로 보인다(Badeck *et al.* 2004; Jo *et al.* 2019). 이는 고온 환경에서 이상생장이 촉진된다는 기존 연구와 유사한 결과이다(Kushida 2005; Lee *et al.* 2007; Jo *et al.* 2019). 본 연구에서 비록 낮은 비율이지만 대조구에서도 이상생장이 발생하였다. 이는 온난화 처리가 없는 환경에서도 자연적으로 일정 비율 이상생장이 발생하기 때문이다(Lee *et al.* 2007; Jo *et al.* 2019; Jung *et al.* 2020). 또한, 온난화 처리를 하였을 때 이상생장이 발생한 묘목 중에서 초기 앞 발생 단계에 해당하는 2단계 묘목의 비율이 증가하였다. 이에 따라 연간 생장 종료된 11월까지 앞의 발달이 마무리되지 않은 3 cm 미만의 앞 발생 단계에 해당되는 묘목의 비율이 증가하였다. 어린 앞은 특히 서리 피해에 취약하기 때문에 미성숙 신초는 겨울철 냉해를 받고, 이후의 성장과 번식에도 추가적으로 피해를 입을 수 있는 것으로 판단된다(Kollas *et al.* 2014; Zohner *et al.* 2020).

온난화 처리와 달리 가뭄 처리는 상대적으로 이상생장 발생에 큰 영향을 미치지 않았다. 여름철 강수량이 연 강수량의 40~60%를 차지하는 한국 기후의 특성상 본 연구에서 모의한 초여름의 가뭄 환경은 처리 종료 이후 빠른 강수 보상으로 인하여 소나무에 영향을 미치지 못한 것으로 판단된다(Lee and Kwon 2004). 다만, 가뭄 처리에 의해서 앞 발생 2단계 묘목의 비율이 감소하여 가뭄을 경험한 묘목에서 앞 발생 단계가 낮은 묘목이 적게 나타났다. 이는 가뭄에 의하여 이상생장 신초의 앞 발생 속도가 증가하였음을 의미하며, 따라서 가뭄이 종료된 이후에 발생한 이상생장 신초에서 식물 계절 주기를 앞당긴 것으로 판단된다(Borchert *et al.* 2002; Čehulić *et al.* 2019). 가뭄으로 인한 식물 계절의 변화는 주로 가뭄 종료 이후 나타나는데, 가뭄은 이상생장 발생 자체에는 큰 영향을 주지 못하고 앞 발생 단계에만 영향을 준 것으로 보인다(Čehulić *et al.* 2019). 여름철 가뭄은 이상생장 신초의 앞 발생 속도를 촉진시키고, 겨울철 냉해 예방에는 긍정적인 영향을, 가용 영양분 소비와 이듬해 성장에는 부정적인 영향을 줄 것으로 판단된다(Thomas 1958; Kozłowski 1964; Schermann *et al.* 1977; Nakashima and Yamamoto 2006).

한편, 상관관계분석 결과 이상생장 발생과 발생 단계의 진행도는 묘목의 성장률에 영향을 미치지 않은 것으로 나타났다. 이는 이상생장이 당해 년도에 생성된 미성숙 원기에서 발생하였고, 그에 따라 성장률에 큰 영향을 미치지 못

했기 때문에 판단된다. 본 연구에서는 생장이 종료된 11월에도 4단계까지 발생한 이상성장 묘목의 비율이 23.1%로 높지 않았다. 이상성장 발생 줄기에서 잎 발생이 늦게 일어남에 따라 유의한 엽면적 및 생산량 증가 없이 이상성장 줄기만 발달하여, 성장률을 증가시키지는 못한 것으로 판단된다(Kruger and Volin 2006). 또한, 이상생장이 일어나지 않았더라도 신초의 생장이 발생한 묘목이 있어(Fig. 3(0)) 이상성장 발생 유무가 성장량에 큰 영향을 주지 않은 것으로 판단된다. 그러나 이상생장의 발생은 양분을 추가적으로 소비하여 이듬해 성장을 위한 양분 비축량을 줄이고 비정상적 형태의 가지를 발달시켜 장기적으로 묘목 성장에 영향을 줄 수 있다(Kozłowski 1964; Nakashima and Yamamoto 2006).

본 연구는 이상성장 발생률 및 발생 단계를 묘목 성장 종료 시점인 11월에 한 차례만 측정하여 정확한 이상생장의 발생 시기를 특정할 수 없었다. 또한, 한 해 연구로 수행됨에 따라 이상성장 발생이 이듬해 성장에 미치는 영향을 확인할 수 없었다. 따라서 정확한 이상성장 발생 시기 및 그 영향을 확인하기 위해서는 추후 한 해 중 여러 시점에 걸친 이상성장 발생률 측정과 다년간의 연구를 진행할 필요가 있다.

5. 결 론

기후변화에 의하여 여름철 고온 및 폭우와 가뭄 등 극한 기상 현상이 증가할 것으로 예상되고 있다. 여름철 3개월간 지속된 고온은 소나무 묘목의 이상성장 발생률을 증가시키지만, 묘목 성장에는 영향을 주지 않았다. 가뭄 처리는 이상성장 및 묘목 성장 모두에 영향을 주지 않았으나 이상성장 신초의 잎 발생 속도를 앞당길 수 있다. 이상성장 가지 발생은 발생 초기 잎의 비율을 증가시키고 이듬해 성장에 영향을 줄 수 있기 때문에 온난화로 인한 이상성장 발생률의 증가는 겨울철 냉해 또는 묘목 품질 저하를 야기할 수 있을 것으로 판단된다.

적 요

소나무의 생장은 전년도에 형성된 겨울눈에서 가지가 한 마디 발생하고 초여름에 성장을 종료하는 것이 일반적이다. 그러나 외부 자극을 받은 소나무는 이상성장 반응을 통

해 추가로 새 가지를 신장시키기도 한다. 본 연구는 여름철 온난화 및 가뭄 처리가 소나무 묘목의 이상생장에 미치는 영향을 파악하는 것을 목표로 하였다. 2022년 3월, 2개 온도 조절(대조, 4°C 증가)×2개 강수 조절(대조, 가뭄)×5개 반복의 실험구(1.5 m×1.0 m) 총 20개를 조성하고 5월 14일부터 8월 8일까지 87일간 온난화 처리를, 2022년 5월 14일부터 6월 15일까지 33일간 강수를 100% 차단하는 강수 처리를 진행하였다. 실험이 종료된 2022년 11월에 이상성장 여부 및 잎 발생 단계를 확인하였고, 처리가 끝난 8월과 묘목 생장이 종료되는 10월에 각각 묘고와 근원경을 측정하여 초기값(5월) 대비 성장률을 계산하였다. 소나무 묘목의 이상성장 발생률은 온난화 처리에 따라 유의하게 증가하여 온난화 처리구(38.4%)에서 대조구(7.5%) 대비 410.6% 증가된 발생률을 보였으나, 묘고 및 근원경 성장률은 8월과 10월 모두에서 온난화 및 가뭄 처리에 따라 유의한 차이가 없었다. 따라서, 여름철 3개월간 지속된 고온은 이상성장 발생률을 증가시키지만, 이상생장은 성장률에는 영향을 주지 않는 것으로 나타났다. 본 연구 결과 이상성장 가지의 발생은 고온에 따라 증가된 식물의 발달 속도와 다음 발생 단계로의 조기 전환에 의하여 유도된 것으로 보인다.

CRedit authorship contribution statement

H Jo: Conceptualization, Methodology, Visualization, Analysis, Writing - Original draft. **J Park:** Investigation, Methodology. **J Kim:** Conceptualization, Investigation, Methodology. **GJ Kim:** Writing - Review & editing. **G Kim:** Writing - Review & editing. **HS Kim:** Writing - Review & editing. **Y Son:** Resources, Supervision, Writing - Review & editing, Project administration, Funding acquisition

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

사 사

본 연구는 기초연구사업으로써 2021년도 정부(교육부)의 재원으로 한국연구재단(과제번호: NRF-2021R1A6A1

A10045235), 국토교통부/국토교통과학기술진흥원(과제 번호: 23UMRG-B158194-04), 산림청 탄소흡수원 특성화 대학원 사업, 산림과학기술 연구개발사업(2022460B10-2324-0201)과 정인옥학술재단(Chunginwook Scholarship Foundation)의 지원을 받아 수행되었습니다.

REFERENCES

- Allen CD, AK Macalady, H Chenchouni, D Bachelet, N McDowell, M Vennetier T Kitzberger, A Rigling, DD Breshears, EH Hogg, P Gonzalez, R Fensham, Z Zhang, J Castro, N Demidova, JH Lim, G Allard, SW Running, A Semerci and N Cobb. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259:660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Badeck FW, A Bonneau, K Böttcher, D Doktor, W Lucht, J Schaber and S Sitch. 2004. Responses of spring phenology to climate change. *New Phytol.* 162:295–309. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01059.x>
- Borchert R, G Rivera and W Hagnauer. 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* 34:27–39. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00239.x>
- Byun JG, WK Lee, DK Nor, SH Kim, JK Choi and YJ Lee. 2010. The relationship between tree radial growth and topographic and climatic factors in red pine and oak in central regions of Korea. *J. Kor. Soc. For. Sci.* 99:908–913.
- Byun JG, WK Lee, M Kim, DA Kwak, H Kwak, T Park, WH Byun, Y Son, JK Choi, YJ Lee, J Saborowski, DJ Chung and JH Jung. 2013. Radial growth response of *Pinus densiflora* and *Quercus* spp. to topographic and climatic factors in South Korea. *J. Plant Ecol.* 6:380–392. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt001>
- Čehulić I, K Sever, I Katičić Bogdan, A Jazbec, Ž Škvorc and S Bogdan. 2019. Drought impact on leaf phenology and spring frost susceptibility in a *Quercus robur* L. provenance trial. *Forests* 10:50. <https://doi.org/10.3390/f10010050>
- Chang H, SH Han, J An, MJ Park and Y Son. 2018. Warming results in advanced spring phenology, delayed leaf fall, and developed abnormal shoots in *Pinus densiflora* seedlings. *Trees* 32:1473–1479. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1709-9>
- Cho HK, SG Hong and JJ Kim. 2001. Studies on growth and biomass production of *Abies koreana* seedlings under different relative light intensity. *J. Kor. For. En.* 20:58–68.
- Fischelli N, A Wright, K Rice, A Mau, C Buschena and PB Reich. 2014. First-year seedlings and climate change: species-specific responses of 15 North American tree species. *Oikos* 123: 1331–1340. <https://doi.org/10.1111/oik.01349>
- Hover A, F Buissart, Y Caraglio, C Heinz, F Pailler, M Ramel, M Vennetier, B Prévosto and S Sabatier. 2017. Growth phenology in *Pinus halepensis* Mill.: Apical shoot bud content and shoot elongation. *Ann. For. Sci.* 74:1–10. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0637-y>
- IPCC. 2022. Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- Jo H, H Chang, SH Han, J An, AR Yang and Y Son. 2019. Abnormal shoot responses of *Pinus densiflora* seedlings to open-field experimental warming and precipitation manipulation. *J. Climate Change Res.* 10:1–8. <https://doi.org/10.15531/kscrr.2019.10.1.1>
- Jung E and S Lee. 2019. Study on the onset date and end date changes of extreme temperature events in South Korea. *J. Clim. Res.* 14:53–68. <https://doi.org/10.14383/cr.2019.14.2.53>
- Jung SH, AR Kim, JH An, CH Lim, H Lee and CS Lee. 2020. Abnormal shoot growth in Korean red pine as a response to microclimate changes due to urbanization in Korea. *Int. J. Biometeorol.* 64:571–584. <https://doi.org/10.1007/s00484-019-01843-6>
- KFS. 2015. Guidelines for Seed and Seedling Management. Korea Forest Service. Daejeon, Korea.
- KFS. 2022. Statistical Yearbook of Forestry. Korea Forest Service. Daejeon, Korea.
- Kim DH, JU Kim, YH Byun, TJ Kim, JW Kim, YH Kim, JB Ahn, DH Cha, SK Min and EC Chang. 2021. Future projection of extreme climate over the Korean peninsula using multi-RCM in CORDEX-EA Phase 2 Project. *Atmosphere* 31:607–623. <https://doi.org/10.14191/Atmos.2021.31.5.607>
- KMA. 2023. Automatic Weather Station (AWS) Observations. Korea Meteorological Administration. Daejeon, Korea. <https://data.kma.go.kr/>. Accessed December 11, 2023.
- Kollas C, C Körner and CF Randin. 2014. Spring frost and growing season length co-control the cold range limits of broad-leaved trees. *J. Biogeogr.* 41:773–783. <https://doi.org/10.1111/jbi.12238>
- Kozłowski TT. 1964. Shoot growth in woody plants. *Bot. Rev.* 30:335–392. <https://doi.org/10.1007/BF02858538>
- Kramer PJ and TT Kozłowski. 1979. *Physiology of Woody Plants*. First edition. Academic Press. New York, USA.
- Kruger EL and JC Volin. 2006. Reexamining the empirical relation between plant growth and leaf photosynthesis. *Funct. Plant Biol.* 33:421–429. <https://doi.org/10.1071/FP05310>
- Kushida T. 2005. Effect of high summer temperatures on lammas shoot elongation and flowering in Japanese red pine. *Phyton*

- 45:215–221.
- Lee CS, HG Song, HS Kim, B Lee, JH Pi, YC Cho, ES Seol, WS Oh, SA Park and SM Lee. 2007. Which environmental factors caused lammas shoot growth of Korean red pine? *J. Ecol. Field Biol.* 30:101–105. <https://doi.org/10.5141/JEFB.200730.1.101>
- Lee IH, SU Jo, YS Lee and HY Won. 2021. The long-term decay rate and nutrient dynamics during leaf litter decomposition of *Pinus densiflora* and *Pinus thunbergii*. *Korean J. Environ. Biol.* 39:374–382. <https://doi.org/10.11626/KJEB.202139.3.374>
- Lee SH and WT Kwon. 2004. A variation of summer rainfall in Korea. *J. Korean Geogr. Soc.* 39:819–832.
- Nakashima A and M Yamamoto. 2006. Effects of year-round warming on the growth of *Pinus densiflora* SIEB. et ZUCC. *J. Jpn. Soc. Reveget. Tech.* 32:127–130. <https://doi.org/10.7211/jjsrt.32.127>
- NIMS. 2020. Global Climate Change Prospect Report. National Institute of Meteorological Sciences. Jeju, Korea. http://www.nims.go.kr/flexer/view.jsp?FileDir=/PU1076&SystemFileName=20220622143422_0.pdf&ftype=pdf&FileName=%EC%A0%84%EC%A7%80%EA%B5%AC%20%EA%B8%B0%ED%9B%84%EB%B3%80%ED%99%94%20%EC%A0%84%EB%A7%9D%EB%B3%B4%EA%B3%A0%EC%84%9C.pdf&org=KOR_OP_PU_MV_2&idx=757&c_idx=-999&seq=0. Accessed December 11, 2023.
- Odani K. 1977. Lammas shoot growth of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. mediated by the exogenous cytokinin. *J. Jpn. For. Soc.* 59:22–23. https://doi.org/10.11519/jjfs1953.59.1_22
- Schermann N, WT Adams, SN Aitken and JC Bastien. 1997. Genetic parameters of stem form traits in a 9-year-old coastal Douglas-fir progeny test in Washington. *Silvae Genet.* 46:166–169.
- Sevanto S, NG Mcdowell, LT Dickman, R Pangle and WT Pockman. 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant Cell Environ.* 37:153–161. <https://doi.org/10.1111/pce.12141>
- Takahashi K and T Hirai. 2016. Seasonal change in xylem growth of *Pinus densiflora* in central Japan. *Landsc. Ecol. Eng.* 12:231–237. <https://doi.org/10.1007/s11355-016-0292-8>
- Thomas JB. 1958. The production of lammas shoots on jack pine in Ontario. *For. Chron.* 34:307–309. <https://doi.org/10.5558/tfc34307-3>
- Urban J, MW Ingwers, MA McGuire and RO Teskey. 2017. Increase in leaf temperature opens stomata and decouples net photosynthesis from stomatal conductance in *Pinus taeda* and *Populus deltoides x nigra*. *J. Exp. Bot.* 68:1757–1767. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx052>
- Zohner CM, L Mo, V Sebold and SS Renner. 2020. Leaf-out in northern ecotypes of wide-ranging trees requires less spring warming, enhancing the risk of spring frost damage at cold range limits. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 29:1065–1072. <https://doi.org/10.1111/geb.13088>