

실외 온난화 처리에 따른 낙엽송 묘목의 생리 및 생장 반응

안지애* · 장한나* · 박민지* · 한승현* · 황재홍** · 조민석** · 손요환*†

*고려대학교 대학원 환경생태공학과, **국립산림과학원 산림생산기술연구소

Effect of Experimental Warming on Physiological and Growth Responses of *Larix kaempferi* Seedlings

An, Jiae*, Chang, Hanna*, Park, Min Ji*, Han, Seung Hyun*,
Hwang, Jaehong**, Cho, Min Seok** and Son, Yowhan*†

*Dept. of Environmental Science and Ecological Engineering, Graduate School, Korea University, Seoul, Korea

**Forest Practice Research Center, National Institute of Forest Science, Pocheon, Korea

ABSTRACT

Seedling stage is particularly important for tree survival and is easily influenced by warming. Therefore, air temperature being increased due to climate change may affect physiological traits and growth of seedlings. This study was conducted to investigate the physiological and growth responses of *Larix kaempferi* seedlings to open-field experimental warming. 1-year-old and 2-year-old *L. kaempferi* seedlings were warmed with infrared lamps since April 2015 and April 2014, respectively. The seedlings in the warmed plots were warmed to maintain the air temperature to be 3°C higher than that of the control plots. Physiological responses (stomatal conductance, transpiration rate, net photosynthetic rate and total chlorophyll content) and growth responses (root collar diameter (RCD), height and biomass) to experimental warming were measured. Physiological and growth responses varied with the seedling ages. For 2-year-old *L. kaempferi* seedlings, stomatal conductance, transpiration rate and net photosynthetic rate decreased following the warming treatment, whereas there were no changes for 1-year-old *L. kaempferi* seedlings. Meanwhile, total chlorophyll content was higher in warmed plots regardless of the seedling ages. Net photosynthetic rate linked with stomatal conductance also decreased due to the drought stress and decrease of photosynthetic efficiency. In response to warming, RCD, height and biomass did not show significant differences between the treatments. It seems that the growth responses were not affected as much as physiological responses were, since the physiological responses were not consistent, nor the warming treatment period was enough to have significant results. In addition, multifactorial experiments considering the impact of decreased soil moisture resulting from elevated temperatures is needed to explicate the impacts of a wide range of possible climate change scenarios.

Key words: Elevated Temperature, Experimental Warming, Japanese Larch, Photosynthetic Response, Seedling Growth

1. 서 론

IPCC(2014)에 따르면 21세기 말 지구 표면 온도는 1.1 - 2.6°C 가량 상승할 것으로 예상되며, Special Report on Emissions Scenarios(SRES)에 의하면 우리나라의 연평균 대기 온도는 2061 - 2070년에는 2001 - 2010년에 비해 약 3.3°C 상승 할 것으로 예측되고 있다. 대기 온도는 산림생태계의 기능과 구조에 영향을 주는 주요 인자이며, 특히 기후 변화에 따른 대

기 온도의 상승은 수목의 생리적 특성 및 생장의 변화를 가져 올 것으로 예상된다(Niu *et al.*, 2008).

온도 변화는 기공전도도, 엽록소 함량 등의 수목의 생리적 특성에 직접적으로 영향을 주며(Saxe *et al.*, 2001), 식물의 증 산속도에도 영향을 주어 광합성 작용에 변화를 가져와 생장 특성을 변화시키는 것으로 알려져 있다(Lewis *et al.*, 2001). 특히 대기 온도의 상승은 묘목의 생장 기간이나 광합성 활성을 변화시켜 생장 및 광합성률을 증가 혹은 감소시키는 것으로

† Corresponding author : yson@korea.ac.kr

Received January 22, 2016 / Revised February 15, 2016 / Accepted February 26, 2016

보고되었으며(Wu *et al.*, 2011), 이는 식생 군집 내에서 개체의 경쟁력과 생산성에도 영향을 미칠 수 있다(Xu *et al.*, 2012; Arend *et al.*, 2011).

한편, 묘목 단계는 대기 온도, 토양 수분, 양분 등의 환경 조건에 민감하기 때문에 수목 생장에서 중요한 시기이다(Danby and Hik, 2007). 특히 온도는 종자 발아 및 발아 후 묘목의 초기 생존에 영향을 미치며(Walck *et al.*, 2011), 묘목 단계에서는 뿌리와 줄기가 완전히 발달되지 않아 온도 상승에 의한 변화가 민감하게 나타나 지구 온난화에 따른 온도 상승의 영향을 용이하게 파악할 수 있다(Fisichelli *et al.*, 2014). 아울러 발아 또는 식재 후 묘목의 단기 생리 및 생장 특성은 묘목의 생존율과 이후 묘목의 생장에도 영향을 주기 때문에(Sung *et al.*, 2011), 묘목을 대상으로 한 기초 연구가 필요하다.

낙엽송(*Larix kaempferi*)은 북반구에 널리 분포하는 낙엽 침엽수종으로 강한 생장 능력을 가지고 있어 생물량의 많은 부분을 차지한다(Yazaki *et al.*, 2004). 또한 극양수로서 어릴 때 생장이 빠르기 때문에, 특히 우리나라에서는 소나무, 잣나무 등과 함께 온대 중·북부 지역의 인공 조림에 많이 이용된다(National Institute of Forest Science, 2012). 또한 최근까지도 경제림 육성과 목재 수요 증가에 따른 묘목 생산 확대 등으로 인해 종자 및 묘목 생산이 지속적으로 증가하고 있는 추세이다(Korea Forest Service, 2015; Kim *et al.*, 2010).

한편, 지금까지 *Larix* 속에 관한 국내 연구는 조림목을 대상으로 한 생장, 생태 및 토양 특성에 관한 연구가 대부분이므로(Byun *et al.*, 2007; Hwang and Son, 2006), 온난화에 따른 산림생태계의 변화에 대응하기 위해서는 다양한 연구가 요구된다. 특히 산림생태계의 기반을 이루는 묘목의 온도 변화에 대한 생리 및 생장 반응을 관찰함으로써 기후 변화 대응 대책 마련을 위한 기초 자료를 확보할 수 있다. 이에 본 연구는 기후 변화에 따른 대기 온도 상승에 대한 묘목의 반응을 알아보기 위해 1년생과 2년생 낙엽송 묘목을 대상으로 실외 실험적 온난화 처리 이후 묘목의 생리 및 생장 반응을 조사하고 비교하였다.

2. 재료 및 방법

2.1 온난화 처리

2011년 10월에 경기도 포천시에 위치한 국립산림과학원 산림생산기술연구소 내 묘포장($37^{\circ} 75' 87''$ N, $127^{\circ} 17' 09''$ E, 해발 98 m)에 실외 실험적 온난화 시스템을 설치하였다(Han *et al.*, 2015). 2014년 4월에 대조구와 온난화 처리구(각

$1\text{ m} \times 1\text{ m}$)를 각각 3개씩($n=3$) 총 6개의 실험구를 조성하여 낙엽송 종자를 파종하였고, 2015년 4월에 같은 방법으로 대조구와 온난화 처리구에 각각 낙엽송 종자를 파종하여 전체 12개 실험구를 조성하였다. 발아한 묘목은 종묘사업실시요령에 따라 제곱미터 당 600본을 남기고, 나머지 발아묘를 제거하였다(Korea Forest Service, 2012). 온난화 처리구에는 하우징과 적외선등(FTE-1000, Mor Electric Heating Instrument Inc., USA)을 묘고로부터 80 cm 위에 설치하였고, 대조구에는 적외선등 없이 하우징만을 설치하여 처리 이외의 기타 구조물이 실험에 미치는 영향을 최소화하였다. 또한 적외선 온도계(SI-111, Campbell Scientific Inc., USA)를 설치하여 대조구와 온난화 처리구 간의 온도차를 데이터 로거(CR3000, CR-1000, Campbell Scientific Inc., USA)에 기록하고, 릴레이를 이용해 적외선등의 전원을 조절함으로써 대조구와 온난화 처리구 간의 온도차가 항상 3°C 로 유지되게 하였다. 따라서 온난화 처리구 내의 묘목은 가열에 의해 대조구 내의 묘목보다 약 3°C 높은 대기 온도 하에서 생육되었다. 한편, 토양 온습도 센서(STM, Decagon, USA)를 이용하여 지표면으로부터 10 cm 깊이에서의 토양 온도와 수분 함량을 대조구와 온난화 처리구에서 동시에 측정하였다.

2.2 묘목의 생리 반응

기공전도도, 증산속도 및 순광합성률은 2015년 6월, 8월, 10월 말에 각 실험구에서 임의로 선정한 2본의 묘목을 대상으로 잎을 채취한 후 휴대용 광합성 측정 장비(CIRAS-2, PP-Systems, USA)를 이용하여 측정하였다. 챔버 내 이산화탄소 농도는 $400\pm2\text{ ppm}$ 으로 제어하였다. 그 후 스캐너(Perfection V700, Epson, Japan)와 엽면적 분석 프로그램(WinSEEDLE, Regent, Canada)을 이용하여 측정에 사용된 잎의 엽면적을 측정한 뒤, 단위 엽면적 당 기공전도도, 증산속도 및 순광합성을 산출하였다.

한편, 동년 6월, 7월, 8월, 10월에는 임의로 선정한 2본의 묘목을 대상으로 묘목마다 유사한 양의 잎을 채취하여 2 mm 이내로 잘게 자르고, $20\pm3\text{ mg}$ 을 정량하여 Dimethyl sulfoxide (DMSO) 5 mL에 침전시켰다. 이후 65°C 에서 1시간 중탕하여 엽록소를 추출한 뒤, 분광광도계(UH5300, Hitachi, Japan)를 이용해 648 nm와 665 nm의 파장으로 흡광도를 측정하여 총 엽록소 함량을 산출하였다(Barnes *et al.*, 1992; Hiscox and Israelstam, 1979).

2.3 묘목의 생장 반응

2015년 6월 초에 실험구 당 임의로 30본의 묘목을 선정한 후 동년 6월 19일, 8월 25일, 10월 30일에 동일한 묘목을 대상으로 생장조사를 실시한 후, 월별로 변화를 관찰하였다. 근원경은 디지털 캘리퍼(3418 Traceable Digital Calipers, Control Company, USA)를 이용하여 지표면으로부터 약 1 cm 높이에서 측정하였고, 묘고는 절척을 이용하여 정아까지 측정하였다. 또한 실험구 당 3본의 묘목을 굴취한 후, 지상부와 뿌리로 분리하여 65°C에서 48시간 건조한 뒤 부위별 생물량을 측정하고, 이를 합산하여 전체 생물량을 산출하였다.

2.4 통계분석

대조구와 온난화 처리구 간 기공전도도, 증산속도, 순광합성률, 총 엽록소 함량 등의 생리적 특성 및 균원경, 묘고, 생물량 등의 생장 특성 차이는 일원분산분석(One-way ANOVA)을 이용하여 검정하였다. 특히 총 엽록소 함량의 경우, 일원분산분석을 이용하여 월별로 차이가 있는지 검정하였다. 또한 사후검정에는 Tukey 검정을 이용하였다. 모든 통계분석에는

SAS 9.3 software(SAS Institute Inc., USA)를 사용하였다.

3. 결과 및 고찰

3.1 묘목의 생리 반응

낙엽송 묘목의 기공전도도, 증산속도 및 순광합성률은 온난화 처리 여부와 묘령에 따라 다른 결과를 보였다(Fig. 1). 1년생 낙엽송의 경우, 대조구와 온난화 처리구 간의 차이가 일정한 경향이나 유의성을 보이지 않았다. 반면, 2년생 낙엽송의 경우에는 통계적으로 유의하지는 않았으나, 모든 측정시기에 대조구에 비해 온난화 처리구에서 기공전도도가 낮게 나타났다. 증산속도($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 역시 모든 측정시기에 대조구에 비해 온난화 처리구에서 낮은 값을 보였으며, 특히 6월에 통계적으로 유의한 차이를 보였다(대조구: 1.37 ± 0.14 ; 온난화 처리구: 0.83 ± 0.04). 순광합성률($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)은 모든 측정시기에 온난화 처리구에서 낮은 값을 보였고, 6월에는 대조구에 비해 온난화 처리구에서 순광합성률이 유의하게 낮았다

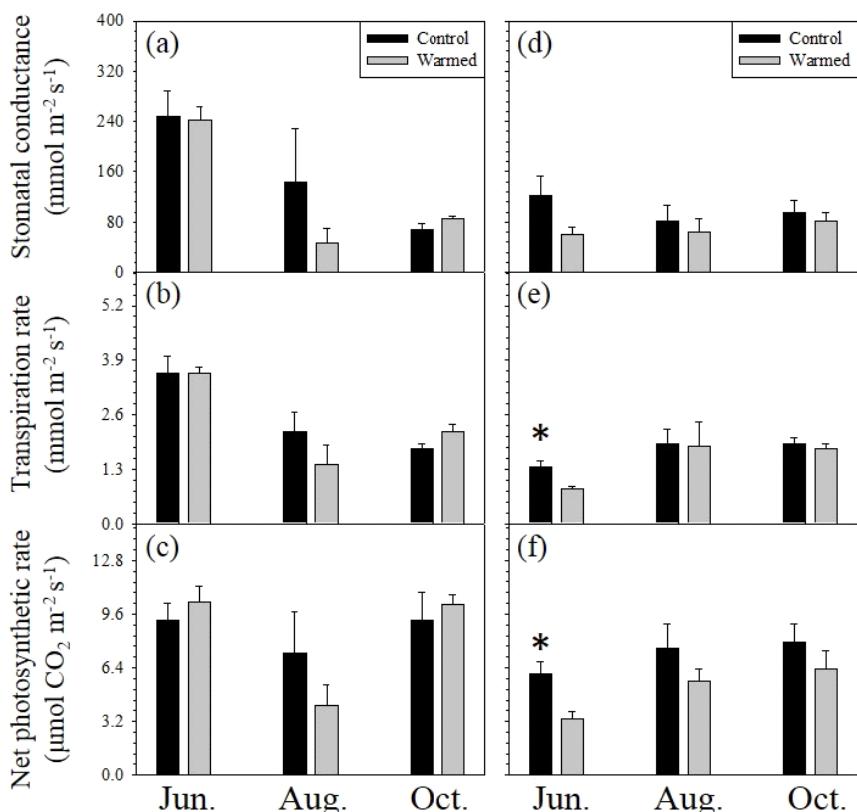


Fig. 1. Stomatal conductance, transpiration rate and net photosynthetic rate of 1-year-old (a-c) and 2-year-old (d-f) *Larix kaempferi* seedlings. Error bars denote one standard error of the mean ($n=3$). Asterisks indicate a statistical significance between control and warmed plots ($P<0.05$).

(대조구: 6.06 ± 0.70 ; 온난화 처리구: 3.39 ± 0.42).

온난화 처리구에서 2년생 낙엽송의 기공전도도, 증산속도 및 순광합성률이 감소하는 경향을 보인 것은 온난화에 의한 건조 스트레스 때문인 것으로 보인다. Kolb and Robberecht (1996)는 1년생 *Pinus* 속의 묘목을 대상으로 한 온난화 실험에서 건조 스트레스에 의해 일평균 기공전도도가 유의하게 감소하였음을 보고한 바 있다. 특히 온난화 처리에 의해 온난화 처리에 따른 생리 반응의 변화가 2년생 낙엽송에 비해 1년생 낙엽송에서 뚜렷하게 나타나지 않은 것은 1년생 낙엽송의 경우 2년생 낙엽송에 비해 온난화 처리 기간이 짧았기 때문인 것으로 보인다.

한편, 기공전도도의 감소는 증산속도의 감소를 초래하며, 이로 인해 광합성 효율이 저하되면서 순광합성률이 감소한 것으로 생각된다(Farquhar and Sharkey, 1982). 또한 순광합성률의 감소는 기공전도도를 더욱 감소시키며, 이는 양성 피드백에 의해 심화되는 것으로 보고되었다(Collatz *et al.*, 1991).

Pinus 속의 묘목을 대상으로 한 선행연구에서는 온도 상승에 대한 적응 기작으로 기공전도도 및 증산속도가 증가하여 묘목의 물관 내 수분의 이동을 촉진함으로써 열 스트레스를 해소할 수 있다고 보고된 바 있다(Kolb and Robberecht, 1996). 그러나 본 연구에서는 건조 스트레스로 인해 기공전도도와 증산속도가 모두 감소하는 결과를 보였으며, 이로 인해 광합성 효율이 낮아져 순광합성률이 감소한 것으로 판단된다.

총 엽록소 함량(mg g^{-1})은 묘령에 관계없이 온난화 처리구에서 대조구에 비해 높은 값을 갖는 것으로 나타났으며, 1년생 낙엽송은 7월(대조구: 0.87 ± 0.02 ; 온난화 처리구: 1.02 ± 0.04)과 10월(대조구: 0.77 ± 0.19 ; 온난화 처리구: 1.50 ± 0.03)에, 2년생 낙엽송은 7월(대조구: 0.95 ± 0.10 ; 온난화 처리구: 1.29 ± 0.04)과 8월(대조구: 0.89 ± 0.01 ; 온난화 처리구: 1.42 ± 0.16)에 처리 간에 통계적으로 유의한 차이를 보였다(Fig. 2).

일반적으로 엽록소 함량은 대기 온도가 상승함에 따라 증가하는 것으로 알려져 있고(Saxe *et al.*, 2001), 선행연구에서도 적외선등을 이용한 온난화 처리에 의해 대기 온도가 광합성 색소 합성의 최적 온도에 도달함으로써 묘목의 엽록소 함량이 증가한 것으로 나타났다(Zhao and Liu, 2009). 본 연구에서 총 엽록소 함량은 1년생과 2년생 낙엽송 모두 6월에는 처리 간에 유의한 차이가 없어 온난화 처리에 의해 엽록소 합성이 증가하지는 않은 것으로 보인다. 그러나 1년생과 2년생 낙엽송 모두 대조구에서는 6월 이후로 총 엽록소 함량이 통계적으로 유의하게 감소하였으나, 온난화 처리구에서는 총 엽록소 함량의 월별 차이가 없는 것으로 나타났다. 이는 온난화 처리에 의해 엽록소의 퇴화가 지연되었기 때문으로 판단된다(Lee *et al.*, 2013; Fracheboud *et al.*, 2009).

한편, Laio *et al.*(2001)은 높은 증산속도가 토양 수분 함량의 감소에 영향을 줄 수 있다고 보고하였다. 본 연구에서도 1년생 낙엽송의 경우, 증산속도는 대조구와 온난화 처리구 간에 유의한 차이가 없었으나, 2년생 낙엽송은 온난화 처리에 의해 증산속도가 감소한 것으로 나타났다. 2015년 5월부터 동년 10월까지 측정한 자료에 의하면 토양 수분 함량은 1년생 낙엽송 실험구의 경우, 대조구에 비해 온난화 처리구에서

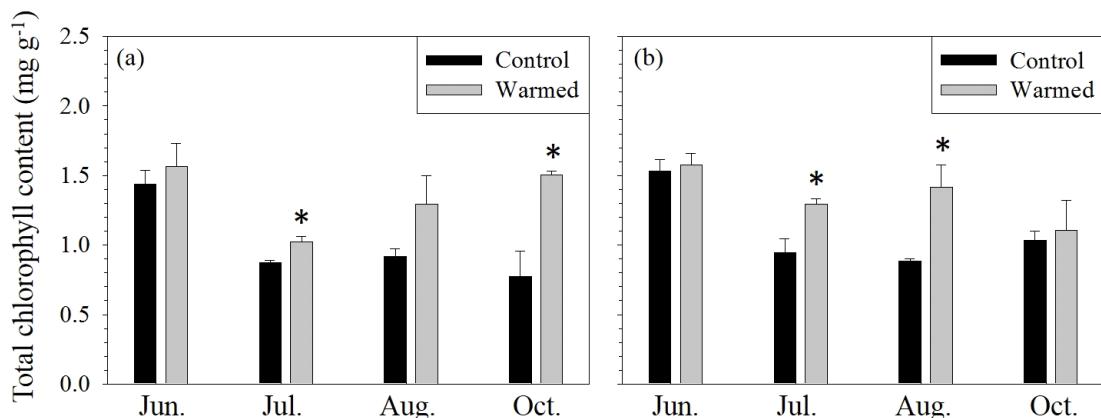


Fig. 2. Total chlorophyll content of 1-year-old (a) and 2-year-old (b) *Larix kaempferi* seedlings. Error bars denote one standard error of the mean ($n=3$). Asterisks indicate a statistical significance between control and warmed plots ($P<0.05$).

3% 가량 더 낮은 것으로 나타났고, 2년생 낙엽송 실험구에서는 온난화 처리구에 비해 대조구에서 10% 가량 더 낮게 나타났다. 이는 1년생 낙엽송의 경우, 대조구와 온난화 처리구 간에 증산속도에는 유의한 차이가 없었으며, 2년생 낙엽송에 비해 묘목의 크기가 작아 온난화 처리에 의해 토양이 직접적으로 가열되어 토양 수분 함량이 감소한 것과 관련이 있는 것으로 보인다. 또한 2년생 낙엽송의 경우에는 온난화 처리구에 비해 대조구에서의 증산속도가 높았던 것이 대조구의 토양 수분 함량 감소에 영향을 미친 것으로 생각된다.

3.2 묘목의 생장 반응

1년생과 2년생 낙엽송 모두 균원경과 묘고 등의 생장 특성은 대조구와 온난화 처리구 간에 유의한 차이나 경향을 보이지 않았다(Fig. 3). 앞, 지상부, 뿌리 등의 부위별 생물량과 전체 생물량 역시 묘령에 관계없이 대체로 대조구와 온난화 처리구 간에 통계적으로 유의한 차이는 나타나지 않았다(Table 1).

선행연구에서 지하부의 생장은 온난화 처리에 따라 증가 혹은 감소하는 것으로 나타났다(Yin et al., 2008). 그러나 메타 분석한 결과에 따르면 온난화 처리에 의한 지하부의 생물량 변화는 뚜렷하지 않은 것으로 나타났으며(Wu et al., 2011), Way and Oren (2010)은 일반적으로 온난화에 의한 생장의 영향은 지하부 및 직경 생장보다 지상부의 길이 생장에서 더 크다고

보고하였다. 본 연구에서도 처리에 따른 지하부 생물량의 차이는 유의하지 않은 것으로 나타났으며, 이와 관련되어 뿌리 생장의 잠재적인 지표가 되는 균원경 역시 처리에 따른 차이가 일정한 경향을 보이지 않은 것으로 생각된다(Rose et al., 1991). 또한 생물량의 경우, 대체로 표준오차가 크게 나타났는데, 이는 처리별 반복수가 적기 때문인 것으로 보인다.

한편, 묘목의 지상부 생장은 유전적 특성, 환경 조건, 묘령 등에 따라 다르게 나타날 수 있다고 알려져 있다(Yin et al., 2008; Danby and Hik, 2007; Mortensen, 1994). 선행연구에서는 적외선등을 이용한 온난화 처리에 의해 *Pinus tabulaeformis* 와 *Picea asperata*의 묘고가 증가하였다고 보고된 바 있으며 (Zhao and Liu, 2009), 온난화에 따른 건조 스트레스에 대한 적응 기작으로 줄기에서 일어나는 수분의 손실을 줄이기 위해 묘고가 감소하는 결과가 나타나기도 하였다(Arend et al., 2011). 그러나 본 연구에서는 지상부의 생장이 유의한 차이를 나타내지 않았으며, 이는 지상부의 생장에 영향을 줄 수 있는 순광 합성률이나 총 엽록소 함량과 같은 생리적 특성이 일정한 경향을 나타내지 않아, 묘목의 생장 반응이 증가 또는 감소로 일관되게 이어지지 않은 것으로 판단된다.

본 연구에서는 생리 반응에 비해 생장 반응은 묘령이나 온난화 처리 여부에 따른 차이가 명확하게 나타나지 않았다. 일반적으로 외부 환경요인에 대한 수목의 반응은 생리적 과정

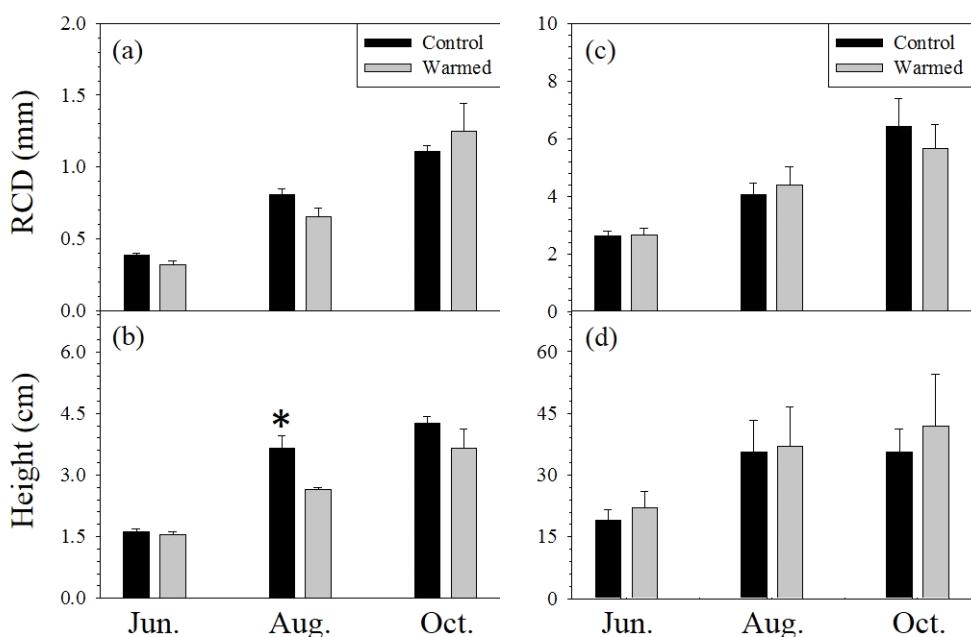


Fig. 3. Root collar diameter (RCD) and height of 1-year-old (a,b) and 2-year-old (c,d) *Larix kaempferi* seedlings. Error bars denote one standard error of the mean ($n=3$). Asterisk indicates a statistical significance between control and warmed plots ($P<0.05$).

Table 1. Component biomass (shoot, root and total biomass) of 1-year-old and 2-year-old *Larix kaempferi* seedlings

Seedling age	Component	Jun.		Aug.		Oct.	
		Control	Warmed	Control	Warmed	Control	Warmed
1-year-old	Shoot (mg)	13.42 (1.91)	10.86 (1.48)	117.78 (45.53)	64.20 (17.38)	227.97 (29.26)	243.34 (45.98)
	Root (mg)	3.84* (0.20)	3.07 (0.14)	20.78 (4.78)	24.34 (6.06)	177.89 (15.96)	231.61 (47.57)
	Total (mg)	17.27 (2.09)	13.92 (1.62)	138.56 (44.03)	88.54 (19.93)	405.86 (42.83)	474.96 (79.80)
2-year-old	Shoot (g)	1.95 (0.36)	2.01 (0.67)	5.28 (1.77)	6.77 (2.41)	9.54 (2.40)	11.06 (4.58)
	Root (g)	0.37 (0.05)	0.40 (0.14)	1.33 (0.36)	1.74 (0.46)	5.42 (1.21)	4.84 (1.19)
	Total (g)	2.32 (0.39)	2.41 (0.80)	6.61 (2.12)	8.51 (2.86)	14.96 (3.57)	15.90 (5.70)

The numbers represent the mean with standard error in parentheses (SE) (n=3). Asterisk indicates a statistical significance between control and warmed plots ($P<0.05$).

을 거쳐 생장의 형태로 나타나기 때문에(Lee, 2011; Chapin and Shaver, 1996), 생장 반응에 대한 온난화 처리의 영향은 보다 장기적으로 관찰할 필요가 있다고 판단된다.

4. 결 론

본 연구는 실외 인위적 온난화 처리에 대한 낙엽송 묘목의 생리 및 생장 반응을 알아보기 위하여 수행되었다. 실험은 1년생과 2년생 낙엽송을 대상으로 하였으며, 각각의 반응은 묘령별로 다른 결과를 나타냈다. 기공전도도, 증산속도 및 순광합성률은 1년생 낙엽송의 경우 특별한 경향이나 유의한 차이를 보이지 않았으며, 2년생 낙엽송은 온난화 처리구에서 기공전도도, 증산속도, 순광합성률이 감소하는 경향을 보였다. 이는 온난화 처리에 따른 건조 스트레스와 광합성 효율의 저하 및 생리적 특성 상호 간의 피드백 작용에 의한 것으로 보인다. 총 엽록소 함량은 묘령에 관계없이 대조구에 비해 온난화 처리구에서 더 높았으며, 이는 온난화 처리에 의해 엽록소의 퇴화가 지연되었기 때문인 것으로 생각된다. 한편, 균원경과 묘고 및 부위별 생물량 등의 생장 특성은 온난화 처리에 의한 유의한 차이나 경향을 보이지 않았다. 이는 온난화 처리에 따라 기공전도도, 증산속도 및 순광합성률이 일정한 변화를 보이지 않고, 엽록소 함량과 순광합성률이 다른 경향을 보이는 등 생리적 특성 사이의 결과가 일관되지 않았을 뿐 아니라,

수목에 있어서 외부 환경요인에 대한 반응은 생리적 과정을 거쳐 생장의 형태로 나타나기 때문인 것으로 판단된다. 따라서 온난화 처리에 대한 정확한 반응을 예측하기 위해서는 보다 장기적인 관찰이 필요할 것으로 보인다. 아울러 토양 수분 함량 역시 식물의 생리 및 생장 반응에 영향을 미치기 때문에 이를 보완한 연구가 필요할 것으로 생각된다.

사 사

본 논문은 산림청 임업기술연구개발사업 ‘인위적 온난화 처리를 통한 산림의 영향분석 및 기후변화 대응 적응대책 연구(과제번호: S111115L030100)’의 지원에 의한 연구 결과의 일부로 작성되었습니다.

REFERENCES

- Arend M, Kuster T, Günthardt-Goerg MS, Dobbertin M. 2011. Provenance-specific growth responses to drought and air warming in three European oak species (*Quercus robur*, *Q. petraea* and *Q. pubescens*). Tree Physiol 31(3): 287-297.
- Barnes JD, Balaguer L, Manrique E, Elvira S, Davison AW. 1992. A reappraisal of the use of DMSO for the extrac-

- tion and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants. Environ Exp Bot 32(2):85-100.
- Byun JK, Kim YS, Yi MJ, Son Y, Kim C, Jeong JH, Lee CY, Jeong YH. 2007. Growth response of *Pinus densiflora*, *Larix leptolepis*, *Betula platyphylla* var. *japonica* and *Quercus acutissima* seedlings at various levels of fertilization. J Korean For Soc 96(6):693-698 (In Korean with English abstract).
- Chapin III FS, Shaver GR. 1996. Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climatic change. Ecology 77(3):822-840.
- Collatz GJ, Ball JT, Grivet C, Berry JA. 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer. Agric For Meteorol 54(2):107-136.
- Danby RK, Hik DS. 2007. Responses of white spruce (*Picea glauca*) to experimental warming at a subarctic alpine treeline. Global Change Biol 13(2):437-451.
- Farquhar GD, Sharkey TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. Annu Rev Plant Physiol 33(1):317-345.
- Fisichelli N, Wright A, Rice K, Mau A, Buschena C, Reich PB. 2014. First-year seedlings and climate change: species-specific responses of 15 North American tree species. Oikos 123(11):1331-1340.
- Fracheboud Y, Luquez V, Björkén L, Sjödin A, Tuominen H, Jansson S. 2009. The control of autumn senescence in European aspen. Plant Physiol 149(4):1982-1991.
- Han S, Lee SJ, Yoon TK, Han SH, Lee J, Kim S, Hwang J, Cho MS, Son Y. 2015. Species-specific growth and photosynthetic responses of first-year seedlings of four coniferous species to open-field experimental warming. Turk J Agric For 39(3):342-349.
- Hiscox JT, Israelstam GF. 1979. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. Can J Bot 57(12):1332-1334.
- Hwang J, Son Y. 2006. Short-term effects of thinning and liming on forest soils of pitch pine and Japanese larch plantations in central Korea. Ecol Res 21(5):671-680.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). 2014. Climate change 2014: Synthesis report. Intergovernmental Panel on Climate Change, Switzerland.
- Kim JJ, Lee KJ, Song KS, Cha YG, Chung YS, Lee JH, Yoon TS. 2010. Exploration of optimum container for production of *Larix leptolepis* container seedlings. J Korean For Soc 99(4):638-644 (In Korean with English abstract).
- Kolb PF, Robberecht R. 1996. High temperature and drought stress effects on survival of *Pinus ponderosa* seedlings. Tree Physiol 16(8):665-672.
- Korea Forest Service. 2012. Guidelines for seed and seedling management. Korea Forest Service, Korea.
- Korea Forest Service. 2015. Statistical yearbook of forestry. Korea Forest Service, Korea.
- Laio F, Porporato A, Ridolfi L, Rodriguez-Iturbe I. 2001. Plants in water-controlled ecosystems: active role in hydrologic processes and response to water stress: II. Probabilistic soil moisture dynamics. Adv Water Resour 24(7):707-723.
- Lee KJ. 2011. Tree physiology. Seoul National University Press, Korea (In Korean).
- Lee SJ, Han S, Yoon TK, Jo W, Han SH, Jung Y, Son Y. 2013. Changes in chlorophyll contents and net photosynthesis rate of 3-year-old *Quercus variabilis* seedlings by experimental warming. J Korean For Soc 102(1):156-160 (In Korean with English abstract).
- Lewis JD, Lucash M, Olszyk D, Tingey DT. 2001. Seasonal patterns of photosynthesis in Douglas fir seedlings during the third and fourth year of exposure to elevated CO₂ and temperature. Plant Cell Environ 24(5):539-548.
- Mortensen LV. 1994. Effects of carbon dioxide concentration on assimilate partitioning, photosynthesis and transpiration of *Betula pendula* Roth. and *Picea abies* (L.) Karst. seedlings at two temperatures. Acta Agric Scand B Soil Plant Sci 44(3):164-169.
- National Institute of Forest Science. 2012. Economic tree species 4: *Larix kaempferi*. National Institute of Forest Science, Korea (In Korean).
- Niu S, Li Z, Xia J, Han Y, Wu M, Wan S. 2008. Climatic warming changes plant photosynthesis and its temperature dependence in a temperate steppe of northern China. Environ Exp Bot 63(1):91-101.
- Rose R, Atkinson M, Gleason J, Sabin T. 1991. Root volume as a grading criterion to improve field performance of Douglas-fir seedlings. New For 5(3):195-209.

- Saxe H, Cannell MG, Johnsen Ø, Ryan MG, Vourlitis G. 2001. Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytol* 149(3):369-399.
- Sung HI, Song KS, Cha YG, Kim JJ. 2011. Characteristics of growth and seedling quality of 1-year-old container seedlings of *Quercus myrsinaefolia* by shading and fertilizing treatment. *J Korean For Soc* 100(4):598-608 (In Korean with English abstract).
- Walck JL, Hidayati SN, Dixon KW, Thompson K, Poschilod P. 2011. Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biol* 17(6):2145-2161.
- Way DA, Oren R. 2010. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: A review and synthesis of data. *Tree physiol* 30(6):669-688.
- Wu Z, Dijkstra P, Koch GW, Penuelas J, Hungate BA. 2011. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: A meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biol* 17(2):927-942.
- Xu Z, Hu T, Zhang Y. 2012. Effects of experimental warming on phenology, growth and gas exchange of treeline birch (*Betula utilis*) saplings, Eastern Tibetan Plateau, China. *Eur J For Res* 131(3):811-819.
- Yazaki K, Ishida S, Kawagishi T, Fukatsu E, Maruyama Y, Kitao M, Tobita H, Koike T, Funada R. 2004. Effects of elevated CO₂ concentration on growth, annual ring structure and photosynthesis in *Larix kaempferi* seedlings. *Tree Physiol* 24(9):941-949.
- Yin HJ, Liu Q, Lai T. 2008. Warming effects on growth and physiology in the seedlings of the two conifers *Picea asperata* and *Abies faxoniana* under two contrasting light conditions. *Ecol Res* 23(2):459-469.
- Zhao C, Liu Q. 2009. Growth and photosynthetic responses of two coniferous species to experimental warming and nitrogen fertilization. *Can J For Res* 39(1):1-11.