

수목 최저 생육온도 이상으로 유지된 조건에서의 한반도 주요 수목 잎의 식물계절학적 반응

홍용식 · 이승연 · 이수인 · 이응필 · 김의주 · 박재훈¹ · 정현모² · 유명한*

공주대학교 생명과학과, ¹한국수자원공사 융합연구소, ²국립생태원 융합연구실

The Phenological Responses of Leaf of Deciduous Woody Species to Base Temperature Maintenance. Hong, Yongsik (0000-0003-3622-3110), Seungyeon Lee (0000-0001-6751-0994), Sooin Lee (0000-0003-4329-3256), Eungpill Lee (0000-0002-0014-8465), Euijoo Kim (0000-0002-9249-7055), Jaehoon Park¹ (0000-0002-7905-8998), Heonmo Jeong² (0000-0003-4151-0659) and Younghan You* (0000-0002-9039-7595) (Department of Biological Sciences, Kongju National University, Gongju 32588, Republic of Korea; ¹K-Water Convergence Institute, K-Water, Daejeon 34045, Republic of Korea; ²Division of Ecosystem Service and Research Planning, National Institute of Ecology, Seocheon 33657, Republic of Korea)

Abstract This study was conducted to confirm phenological response of main deciduous woody species in Korea according to elevated temperature. Based on seeds collected from the same place, 39 woody species were cultivated in field (control) and in greenhouse (treatment) that was maintained above base temperature (4.8°C). And then, we observed phenotype change of leaves focused on phenological response and explained relation with their current distribution area. As a result, initiation period of leaves unfolding was 1st~3rd, May in control. It was 13, December~7, January in treatment. Period of leaves yellowing was 11~26, October in control. It was 30, October~13, November in treatment. Consequently, initiation period of leaves unfolding was faster by 119~140 days and period of leaves yellowing was slower by 3~32 days since elevated temperature. Period of leaves growth increased in treatment by 148 days than control. *Quercus mongolica* and *Quercus serrata* that cultivated in treatment was changed as evergreen trees which have grown up continually during one year. Also, initiation period of leaves unfolding of *Sorbus alnifolia* in treatment was faster than in control. However, difference of the period between control and treatment was smallest. Because period of yellowing leaves was moved ahead. Phenological response of leaves according to elevated temperature had no relation of type of their current distribution area. This is the result of acclimation due to elevated temperature during the winter and suggests that the phenotype of leaves of 39 deciduous woody species is more sensitive to the current growth condition than to the past growth condition.

Key words: leaf initiation, leaf yellowing, growing days, distribution types, base temperature

서 론

Manuscript received 11 September 2018, revised 6 December 2018,
revision accepted 31 December 2018
* Corresponding author: Tel: +82-41-850-8508, Fax: +82-41-850-0957,
E-mail: youeco21@kongju.ac.kr

온도는 생물의 생활사에 가장 큰 영향을 미치며(Adler and HilleRisLambers, 2008), 식물의 분포와 수도, 종자휴면, 발아 등을 결정하는 중요한 환경요인이다(Woodward

© 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 Williams, 1987; Walck *et al.*, 2011). 즉, 온도변화는 의심할 여지없이 식물종 개체의 분포와 보충뿐만 아니라, 더 나아가 개체군 통태에도 영향을 미칠 것이다 (Arft *et al.*, 1999; Diemer, 2002; Fitch *et al.*, 2007; Walck and Dixon, 2009; Baeten *et al.*, 2010). 이처럼, 식물은 생육공간의 단기간뿐만 아니라 장기간의 온도변화에 대하여 반응하며, 주기적인 온도변화에 대한 식물의 반응은 결국 내적인 리듬으로 통합된다. 혹은 순응하지 못한 것은 죽게 된다.

북반구의 온대림은 낙엽수가 우점종이다. 온대지방의 낙엽수는 주변온도가 최저생육온도 이하로 내려가면 물질대사율이 낮아져, 잎은 단풍이 들고 낙화하여 식물계절학적인 변화를 겪는다. 또한 식물은 주변 환경의 온도가 상승하면 광합성과 물질생산이 이에 비례하여 증가할 것으로 예견되었지만, 오히려 온도상승은 식물에 열스트레스로 작용하여 생육과 종자생산의 감소를 일으키는 것으로 밝혀지고 있다 (Roberts and Ellis, 1989; Harding *et al.*, 1990; Nijs and Impens, 1996). 이러한 온도상승이 식물의 계절학적 반응에 미치는 영향은 현재 지구대기의 온도가 지속적으로 올라가고 있다는 사실을 감안하면, 매우 중요한 연구 주제이다 (Diskinson and Cicerone, 1986).

전 세계적으로 장기적인 온도상승은 낙엽수의 개엽일, 개화일 및 결실일을 앞당기고 (Menzel and Fabian, 1999; Menzel *et al.*, 2001; Fitter and Fitter, 2002; Peñuelas *et al.*, 2002; Saleska *et al.*, 2002; Miller-Rushing and Primack, 2008), 낙엽일은 늦춰지며 (Peñuelas *et al.*, 2002), 생육기간을 연장하였다 (Menzel and Fabian, 1999; Schaber and Badeck, 2005; Piao *et al.*, 2006; Miller and Primack, 2008). 이러한 낙엽수의 계절학적 반응의 변화는 종의 분포범위에 영향을 주어 종간 경쟁을 초래하고 (Morin *et al.*, 2008), 1차순생산력 (Ishigami *et al.*, 2003) 등의 변화를 초래해 생태계 구조와 기능에 영향을 줄 수 있다.

한국은 온도상승에 의한 낙엽수의 개화 (Kim and Ryu, 1985; Yim, 1987), 잎의 계절학적반응 (Min and Choi, 1993; Min, 1994a, b), 예측모형을 이용한 식물계절의 경향분석 (Ho *et al.*, 2006; Yun, 2006; Lee *et al.*, 2009), 난대의 상록활엽수종의 북상함을 예측하였다 (Im and Sin, 2005; Heo *et al.*, 2006). 그러나 인위적으로 온도가 상승된 통제된 온실에서 낙엽수의 식물계절변화를 관찰하고, 야외공간과 비교한 연구는 미흡한 실정이다.

또한 기후변화에 대한 식생의 변화를 좀 더 정확히 예측하기 위해서는 먼저 각 식생대를 구성하는 주요 유식물의 반응을 알아야 할 것이다. 특히 식물의 초기생육단계는 성숙단계보다 온도변화에 더 민감하게 반응하고 (Kullman, 2002; Lloret *et al.*, 2004; Fay and Schultz, 2009; Dalgleish

et al., 2010), 식물계절변화와 유식물의 출현은 항상 동시에 발생되어지기 때문에 (Baskin and Baskin, 1998; Fenner and Thompson, 2005), 온도가 초기식물계절반응에 미치는 영향을 알아보는 것은 지속적인 온도상승에 따른 식물분포예측에 있어 매우 중요하다. 해외의 경우 온도상승조건에서 식물분포의 영향을 예측하고, 낙엽수 유식물의 계절학적 반응은 연구되었다 (Danby and Hik, 2007; Hoch and Körner, 2009; Munier *et al.*, 2010; Takahashi *et al.*, 2011).

본 연구는 한국의 주요 39종의 낙엽수를 수목의 생리적 활성화의 임계온도인 최저생육온도인 4.8°C 이상으로 (Yim, 1987) 유지되는 온실에서 재배하며, 잎의 식물계절반응을 알아보고자 하였다. 또한 동일종을 야외에서 재배하여 온실의 식물계절반응과 비교하였으며, 이를 식물종의 현재 분포범위와 연결하여 해석하고자 시도하였다.

재료 및 방법

본 연구에 이용한 식물종은 국내 주요 낙엽수 39종을 대상으로 하였다 (Table 1).

실험에 사용한 종자는 경기도 포천시에 위치한 광릉수목원 주변 일대에서 1994년 8~10월에 식물종별 성숙하고, 수목활력도가 우수한 모개체를 선별 후 크기가 유사한 종자를 채종하였다.

채종된 종자는 세척을 하여, 종에 따라 공기, 토양, 모래가 동일한 환경에서 층적처리 (stratification treatment) 하거나 4°C 냉장저장고에 2주간 보관하였다 (Forestry Research Institute, 1987).

이듬해인 1995년 3월에 질석이 채워진 플라스틱 화분 (지름 51 cm × 세로 15 cm × 높이 12 cm)에 파종하여 온실에서 발아시켰다. 그해 5~6월에 종에 따라 가지나 잎이 시든 개체나 곤충이 섭식한 개체는 제외하였으며, 높이와 잎 수가 동일한 유식물을 종당 6개체씩 선정하여 플라스틱화분 (지름 23 cm × 높이 27 cm)에 이식하였다. 토양은 건조모래를 사용하였으며, 유기물 처리는 관악산의 신갈나무 부엽토를 사용하여 한반도 산림토양의 평균 유기물 함량인 4.5%로 처리해 주었다 (Jeong *et al.*, 2002).

7월에 종당 각각 3개의 화분을 항상 최저생육온도 (약 4.8°C) 이상으로 유지되고 있는 온실처리구와 야외대조구로 옮겨 무작위로 배열하였다. 처리구인 온실은 투명한 유리재질로 되어있으며, 광은 자연광을 이용하여 인위적인 광처리를 하지 않았다.

처리한 온도는 온실 내 설치된 바로미터 (barometer)의 기준온도를 4.8°C로 설정하여 일정하게 유지하였으며, 온

Table 1. The Julian Date of leaf initiation, leaf colouring and growing days of deciduous trees in field and greenhouse, and its prolonged growing days by elevating temperature in greenhouse. Observations are conducted from April 1, 1995 to March 31, 1996. Classification of distribution range in Korea are based on Chung and Lee(1965) and Global Biodiversity Information Facility. N, S and W are distributed mainly in northern, southern and all parts of Korea.

Distributed types	Species	Field			Greenhouse			Advanced days in leaf initiation	Changed days in leaf yellowing	Increasing of growing days
		Leaf initiation	Leaf yellowing	Growing days	Leaf initiation	Leaf yellowing	Growing days			
N	<i>Alnus hirsuta</i>	128	298	170	332	330	363	161	32	193
	<i>Syringa dilatata</i>	121	289	168	363	324	326	123	35	158
	<i>Betula platyphylla</i>	120	283	163	351	306	320	134	23	157
	Mean ± SD	123 ± 4.4	290 ± 7.5	167 ± 3.6	349 ± 15.6	320 ± 12.5	336 ± 23.3	139 ± 19.6	30 ± 6.2	169 ± 20.5
S	<i>Frmiana simplex</i>	133	280	147	1	308	307	132	28	160
	<i>Acer palmatum</i>	131	289	158	25	324	299	106	35	141
	<i>Wisteria floribunda</i>	129	288	159	350	316	331	144	28	172
	<i>Ligustrum obtusifolium</i>	121	299	178	1	334	333	120	35	155
	<i>Sophora japonica</i>	129	302	173	351	333	347	143	31	174
	<i>Alnus firma</i>	122	299	177	3	343	340	119	44	163
	<i>Populus tomentiglandulosa</i>	131	301	170	349	305	321	147	4	151
	<i>Quercus serrata</i>	123	286	163	91	90	364	32	-	201
	<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	121	268	147	322	276	319	164	8	172
	<i>Hibiscus syriacus</i>	110	291	181	17	342	325	93	51	144
	<i>Prunus yedoensis</i>	121	286	165	4	307	303	117	21	138
	<i>Ailanthus altissima</i>	132	284	152	47	323	276	85	39	124
	<i>Magnolia obovata</i>	122	282	160	33	301	268	89	19	108
	<i>Diospyros kaki</i>	134	280	146	18	314	296	116	34	150
	<i>Acer buergerianum</i>	129	288	159	19	313	294	110	25	135
	<i>Carpinus laxiflora</i>	123	280	157	21	318	297	102	38	140
<i>Acer saccharinum</i>	133	268	135	58	294	236	75	26	101	
Mean ± SD	126 ± 6.4	287 ± 10.1	160 ± 12.7	101 ± 145.2	316 ± 17.7	306 ± 29.0	116 ± 24.9	29 ± 12.2	146 ± 21.5	
W	<i>Forsythia koreana</i>	115	302	187	357	324	332	123	22	145
	<i>Quercus variabilis</i>	127	288	161	353	324	336	139	36	175
	<i>Quercus dentata</i>	127	288	161	354	296	307	138	8	146
	<i>Quercus acutissima</i>	127	296	169	9	332	323	118	36	154
	<i>Salix koreensis</i>	130	323	193	20	299	340	110	-24	147
	<i>Alnus hirsuta</i>	128	294	166	352	323	336	141	29	170
	<i>Robinia pseudo-acacia</i>	130	295	165	343	312	334	152	17	169
	<i>Quercus mongolica</i>	120	280	160	360	359	364	125	-	159
	<i>Acer ginnala</i>	121	289	168	364	311	312	122	22	144
	<i>Syrax japonica</i>	122	292	170	358	314	321	129	22	151
	<i>Platanus occidentalis</i>	127	298	171	329	276	312	163	-22	141
	<i>Quercus aliena</i>	127	300	173	36	330	294	91	30	121
	<i>Cornus controversa</i>	128	276	148	9	303	294	119	27	146
	<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	128	283	155	34	319	285	94	36	130
	<i>Carpinus cordata</i>	120	283	163	360	294	299	125	11	136
	<i>Sorbus alnifolia</i>	128	293	165	53	277	224	75	-16	59
Mean ± SD	125 ± 4.1	291 ± 10.7	166 ± 10.6	223 ± 161.8	307 ± 16.6	310 ± 30.5	125 ± 25.2	16 ± 18.7	144 ± 28.0	
Grand mean ± SD	125 ± 5.2	289 ± 10.3	164 ± 11.4	181 ± 165.0	312 ± 17.1	310 ± 29.7	122 ± 25.0	23 ± 16.7	147 ± 25.2	

도처리온 온실내부 온도가 4.8°C 이하로 떨어지는 겨울철 인(11~3월) 사이에만 이루어졌다. 겨울철 온도가 최저생육온도 이하로 떨어질 경우 보일러를 가동하여 항상 온도를 유지시켰으며, 각 구배별 재배되는 모든 식물종의 화분 위치에 대한 영향을 최소화하기 위해 한달에 한번 무작위로 위치변경을 하였다.

수분공급은 식물종의 파종 후 첫 생육기인 3~10월 동안에 3~4일 간격을 기준으로 온실처리구와 야외대조구에 같은 날 화분에 포장용수량 이상으로 충분히 공급하였으며, 비생육기인 11월부터 다음해 2월까지의 야외는 약 2주일에 1회, 온실은 약 5일에 1회씩 급수하였다. 영양소 공급은 1995년 5월과 8월에 Hoagland 용액을 만들고 이를 1/2 배 희석하여 화분 밑으로 새어날 정도로 충분히 공급해주었다.

생육기간의 길이는 잎의 표현형적인 반응을 관찰하여 결정하였는데, 살아있는 잎의 1/2이 떨어지거나 단풍이 들면 생육기가 끝난 것으로, 낙엽 후 새잎이 2~3개체 완전 개엽하면 생육기의 시작으로 간주하였다. 즉, 생육기간 길이는 개엽부터 잎의 낙하까지의 기간으로 정하였다. 각 구배별 식물종의 식물계절반응은 1995년 8월 1일부터 1996년 7월 30일까지 4~5월, 10월부터 다음해 2월까지의 이틀에 한번, 그 외 기간은 1주 간격으로 관찰하여 기록하였다.

식물종의 분포유형은 Chung and Lee (1965)이 보고한 수평분포와 세계생물다양성정보기구(Global Biodiversity Information Facility)에서 제공하는 식물종의 분포범위를 참고하였다. 분포유형의 구분은 식물종의 현재 분포범위를 반영하여, 경기도 이남에 분포하는 것은 남부형(S), 북부에서부터 남부지방까지 모두 분포하는 것은 전국형(W)으로 정하였다.

각 구배별 식물계절변화의 차이를 알아보기 위해 Kolmogorov-smirnov test를 이용해 정규분포 여부를 확인하였고, 정규분포를 따르지 않아($p < 0.05$) 비모수 통계분석(Nonparametric analysis) 방법인 Mann-Whitney U-Test를 이용하였으며, Kruskal-Wallis test를 이용하여 분포지 유형간 식물계절변화를 비교하였다($p < 0.05$). 모든 통계분석은 STATISTICA 통계패키지(Statsoft CO. 2007)를 이용하였다(No and Jeong, 2002).

결과 및 고찰

1. 개엽기

온도가 상승함에 따라 낙엽수의 개엽기는 평균 120일이

앞당겨졌으며, 연속된 식물계절반응인 낙엽기와 생육기간보다 높은 가변성을 보여주었다. 또한 통계적으로 유의미한 차이가 있었다(Fig. 1-a).

야외대조구에서 가장 일찍 개엽한 종은 남부형의 무궁화(*Hibiscus syriacus*), 전국형의 개나리(*Forsythia koreana*) 그리고 북부형의 자작나무(*Betula platyphylla*) 순으로 4월 하순에 개엽이 시작되었으며, 개엽일의 차이는 5~10일이었다. 반면에 가장 늦게 개엽한 종은 남부형의 감나무(*Diospyros kaki*), 전국형의 버드나무(*Salix koreensis*)와 아까시나무(*Robinia pseudo-acacia*) 그리고 북부형의 물갸나무(*Alnus hirsuta*) 순으로 5월 초순에서 중순경 개엽이 시작되었으며, 개엽일의 차이는 2~6일이었다(Table 1).

분포유형별 개엽시기의 종간변이범위는 남부형이 24일(4월 20일~5월 14일), 전국형이 15일(4월 25일~5월 10일) 그리고 북부형이 8일(4월 30일~5월 8일) 순이었으며, 분포유형별 개엽시기의 유의미한 차이는 없었다(Fig. 1-a).

온실처리구에서 가장 일찍 개엽한 종은 남부형의 계수나무(*Cercidiphyllum japonicum*), 전국형의 버드나무(*S. koreensis*) 그리고 북부형의 물갸나무(*A. hirsuta*) 순으로 모두 11월 중순에서 하순경 개엽이 시작되었다. 이는 야외대조구에서 분포유형별 가장 일찍 개엽한 종의 개엽시기와 비교해 볼 때 개엽일이 144~154일 앞당겨진 것이다. 또한 전국형의 버드나무(*S. koreensis*)는 야외대조구에서 가장 늦은 개엽을 하였지만, 온실처리구에서 가장 일찍 개엽하는 것으로 보아 온도상승에 가장 민감한 종으로 볼 수 있다.

반면 가장 늦게 개엽한 종은 남부형의 은단풍(*Acer saccharinum*), 전국형의 팔배나무(*Sorbus alnifolia*) 그리고 북부형의 수수꽃다리(*Syringa dilatata*) 순으로 12월 하순에서 2월 하순까지 개엽이 시작되었다(Table 1).

분포유형별 개엽시기의 종간변이범위는 남부형이 102일(11월 18일~2월 27일), 전국형이 95일(11월 20일~2월 22일) 그리고 북부형이 32일(11월 28일~12월 29일) 순으로 나타났다. 이는 생육범위가 비교적 넓은 남부형과 전국형에 해당되는 식물종이 북부형보다 온도상승에 더 민감하며, 가변성이 높은 것으로 볼 수 있다. 또한 분포유형별 평균 개엽시기는 야외대조구보다 북부형이 139일, 전국형이 125일 그리고 남부형이 116일 앞당겨졌지만, 통계적인 유의미한 차이는 없었다(Fig. 2-a).

본 연구에서 온실처리구 낙엽수의 개엽일이 야외조건보다 뚜렷이 빨라졌으나 분포유형별 분명한 차이는 없었는데, 이는 성숙목보다 유식물이 과거보다 현재의 온도 변화에 더 가변적이고 민감하게 반응한 것으로 해석된다(Racinc, 1971; Burton and Bzzaz, 1991). 실제로 낙엽수 성

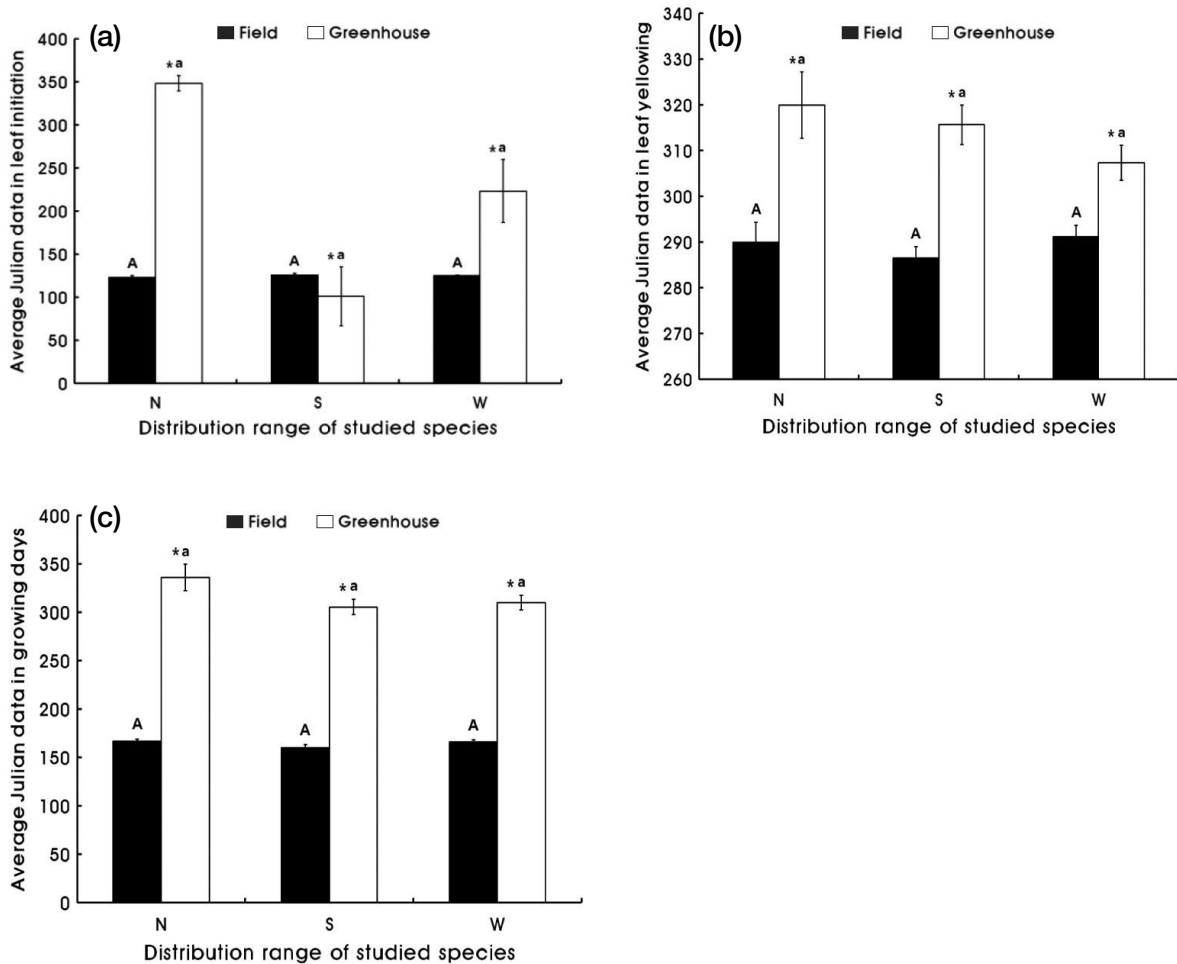


Fig. 1. Mean Julian day of phenological changes in leaf initiation (a), in leaf yellowing (b), and in growing days between the greenhouse and field according to distribution range of deciduous trees (The distribution types are as follow N: northern type, S: southern type and W: all parts of Korea). Uppercase means significant difference among gradients (N, S, W) between the greenhouse and field (Kruskal-Wallis test). Bars are standard errors. Asterisk means significant difference between field and the greenhouse (Mann-Whitney U).

속목은 48년 동안 지중해 지역의 온도가 평균 1.4°C 상승함에 따라 낙엽수의 평균 개엽일이 20.3일 빨라졌으며 (Peñuelas *et al.*, 2002), 중국은 최근 17년 동안 온도가 평균 1°C 상승함에 따라 개엽일이 7.5일씩 빨라졌다 (Menzel and Fabian, 1999). 한국은 잎이 개엽하는 봄철 식물계절 현상이 10년마다 0.7~2.7일 빨라지는 것으로 보고되었다 (Lee *et al.*, 2009).

2. 낙엽기

온도가 상승함에 따라 낙엽수의 낙엽시기는 평균 24일 연장되었으며, 통계적으로 유의미한 차이가 있었다 (Fig. 1-b).

야외대조구에서 가장 일찍 낙엽이 지는 종은 남부형의

계수나무 (*C. japonicum*)와 은단풍 (*A. saccharinum*), 전국형의 층층나무 (*Cornus controversa*) 그리고 북부형의 자작나무 (*B. platyphylla*) 순으로 9월 하순에서 10월 초순경 낙엽이 시작되었으며, 낙엽시기의 차이는 9~16일이었다. 반면에 가장 낙엽이 늦게 지는 종은 전국형의 버드나무 (*S. koreensis*), 남부형의 회화나무 (*Sophora japonica*) 그리고 북부형의 물갸나무 (*A. hirsuta*) 순으로 10월 하순에서 11월 중순경 낙엽이 시작되었으며, 낙엽시기의 차이는 5~26일이었다 (Table 1).

분포유형별 낙엽시기의 중간변이범위는 전국형이 48일 (10월 3일~11월 19일), 남부형이 35일 (9월 25일~10월 29일) 그리고 북부형이 16일 (10월 10일~10월 25일) 순이었으며, 유의미한 차이는 없었다 (Fig. 1-b).

온실처리구에서 가장 일찍 낙엽이 지는 종은 남부형의

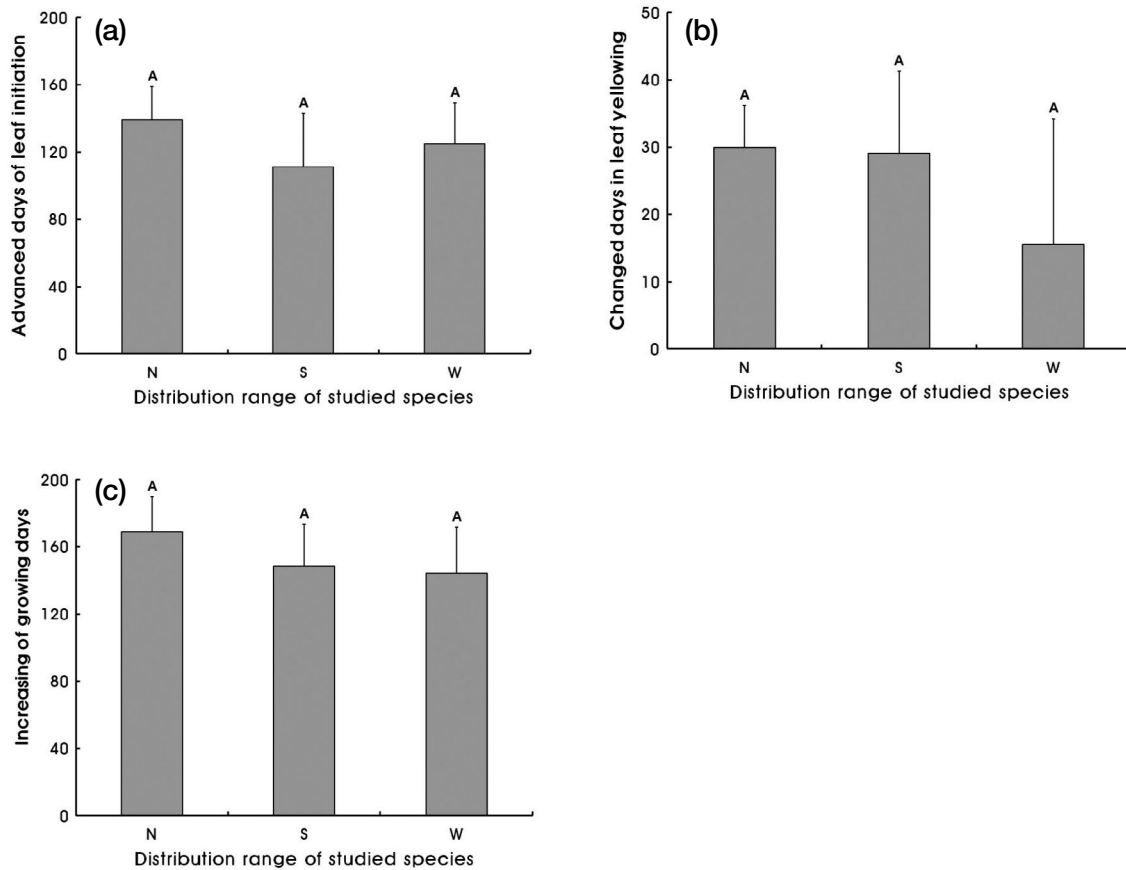


Fig. 2. Mean Julian day of advanced leaf initiation (a), of delayed leaf yellowing (b), and delayed growing days (c) in the greenhouse than field according to distribution range of deciduous trees (The distribution types are as follow N: northern type, S: southern type and W: all parts of Korea). Bars are standard deviation. There were not significant differences among any distribution pattern (Kruskal-Wallis test).

계수나무 (*C. japonicum*)와 전국형의 양버즘나무 (*Platanus occidentalis*), 북부형의 자작나무 (*B. platyphylloa*) 순으로 10월 초순에서 11월 초순경 낙엽이 시작되었으며, 낙엽시기의 차이는 29일이었다. 반면에 가장 낙엽이 늦게 지는 종은 북부형의 물갸나무 (*A. hirsuta*), 전국형의 상수리나무 (*Quercus acutissima*) 그리고 남부형의 사방오리 (*Alnus firma*) 순으로 11월 하순에서 12월 초순경 낙엽이 시작되었으며, 낙엽시기의 차이는 1~12일이었다 (Table 1).

분포유형별 낙엽시기의 중간변이범위는 남부형이 66일 (10월 3일~12월 9일), 전국형이 55일 (10월 3일~11월 28일) 그리고 북부형이 23일 (11월 2일~11월 26일) 순으로 비교적 생육범위가 넓은 남부형과 전국형에 해당하는 식물종이 북부형보다 온도상승에 실질적으로 더 민감한 것으로 볼 수 있다. 그러나 개엽기의 식물계절반응보다 낙엽시기의 가변성은 적었다. 온실처리구에서 분포유형별 평균 낙엽시기는 야외조건보다 북부형이 30일, 남부형이 29일 그리고 전국형이 15일 늦춰졌지만 분포유형별 낙엽일

의 늦춰짐에 대한 유의미한 차이는 없었다 (Fig. 2-b).

그러나 전국형의 버드나무 (*S. koreensis*), 양버즘나무 (*P. occidentalis*) 그리고 팔배나무 (*S. alnifolia*)의 낙엽시기는 야외조건보다 오히려 16~24일 빨라졌으며, 남부형의 줄참나무 (*Q. serrata*)와 전국형의 신갈나무 (*Q. mongolica*)는 1년 내내 잎의 낙엽기가 없이 생육이 진행되는 상록성으로 변화했는데 (Table 1), 이는 온도상승에 따른 낙엽시기가 지리적 분포범위보다 종에 따라 다른 반응을 보여 주는 것으로 볼 수 있다 (Peñuelas *et al.*, 2002). Menzel and Fabian (1999)는 생육범위가 다른 자작나무 (*B. pendula*)와 참나무속인 유럽갈참나무 (*Quercus robur*)의 낙엽시기가 장기간 온도상승에 따라 분명한 공간패턴이 아닌 유럽 전체에 걸쳐 무작위적으로 반응함을 보고하였다.

3. 생육기간

온도가 상승함에 따라 낙엽수 잎의 개엽부터 낙화까지

의 생육기간은 평균 148일 증가되었으며, 모든 식물종에서 뚜렷이 증가하는 경향성을 보였다. 또한 통계적으로 유의미한 차이를 보였다(Fig. 1-c).

야외대조구에서 잎이 달려있는 평균 생육기간은 북부형이 167일(163~170일), 전국형이 166일(148~193일) 그리고 남부형이 160일(135~181일) 순으로, 분포범위별 생육기간의 유의미한 차이는 없었다.

야외대조구에서 재배된 식물종이 분포유형간 잎의 식물계절반응에 뚜렷한 차이가 없는 것은 재배장소가 서식지로부터 남서쪽으로 약 37.5 km 거리에 위치하여 채종장소와 동일한 기후대와 분포유형에 해당하고, 통제된 실험을 통해 외부요인이 차단되었으며, 모계효과를 통해 다음세대의 초기 발아, 유식물의 초기생장, 식물의 표현형적인 반응에 영향을 미친 것으로 해석된다(Rowe, 1964; Parrish and Bazzaz, 1985; Platenkamp and Shaw, 1993).

그러나 온실처리구에서 재배된 유식물의 생육기간은 큰 폭으로 연장되었는데, 이는 온도상승이 낙엽시기를 늦추는 것보다 가변성이 높은 개엽일을 빠르게 함으로써 생육기간을 연장하는 것으로, 해외에서 장기간 온도상승에 따라 모니터링 되어온 낙엽수 성숙목의 식물계절반응과 같았다(Menzel *et al.*, 2001). 실제 중국의 낙엽수 성숙목은 10년당 개엽일이 15.4일씩 빨라지고, 낙엽일이 10.1일씩 늦어짐에 따라 생육기간은 25.5일 연장되었으며(Piao *et al.*, 2006), 유럽의 낙엽수 성숙목은 30년 동안 개엽일이 6일 빨라지고, 낙엽일은 4.8일 늦춰져 생육기간이 10.8일 길어졌다(Menzel and Fabian, 1999; Menzel *et al.*, 2001). 또한 50년 동안 지중해 지역의 평균기온이 2°C 증가함에 따라 사과나무(*Malus domestica*)의 개엽일이 35일 빨라졌으며, 낙엽일은 12일 늦춰져 잎의 생육기간이 47일 연장되었다(Peñuelas *et al.*, 2002).

분포범위별 생육기간의 연장은 평균적으로 온실처리구가 야외대조구보다 북부형이 169일, 남부형이 146일 그리고 전국형이 144일로 큰 폭으로 연장되었으나, 분포범위에 따른 유의미한 차이는 없었다(Fig. 2-c).

온도상승에 따라 낙엽수 잎의 생육기간이 증가하는 것은 생태학적 측면에서 매우 중요하다. 식물종의 동면일을 감소시켜 유식물의 서리피해 가능성을 낮추는 반면(Piao *et al.*, 2006), 겨울눈파열을 위해 일정한 저온기간이 요구되는 종의 생육에는 부정적인 영향을 미칠 수 있다(Peñuelas *et al.*, 2002). 또한 겨울철 휴면기에 들어서야 할 수목이 잎이나 가지가 푸른 채로 생육을 지속하다 갑작스런 온도하강으로 인해 낙엽수가 피해를 받게 되어 생육이 불량하거나 고사하는 사례들이 해외 연구를 통해 보고되었다(Drohan *et al.*, 2002; Thomas *et al.*, 2002; Adams and

Kolb, 2005; Woo, 2009).

Menzel *et al.* (2001)은 낙엽수의 식물계절반응이 지리적 분포보다 환경에 적응한 수종에 따라 변이가 심하여, 식물계절의 공간패턴이 뚜렷이 구분할 수 없음을 보고하였다. 이는 온도상승에 따라 남부형의 졸참나무(*Q. serrata*)와 전국형의 신갈나무(*Q. mongolica*)가 1년 내내 잎의 생육이 지속는 상록성으로 변하여 변이가 가장 큰 종이었으며, 전국형의 팔배나무(*Sorbus alnifolia*)는 생육기간 평균 연장일수인 148일보다 크게 밀도는 59일로 변이가 가장 적은 종으로 확인된 바, 종에 따라 식물계절반응이 서로 다르고, 현재의 분포범위보다 온도에 대한 높은 수준의 가변성이 있는 것으로 볼 수 있었다. Takahashi *et al.* (2011)는 인위적인 온도상승 실험을 통해 유식물의 생육변화를 확인한 결과 낙엽수의 생육기간이 연장되어 추후 상록수와 의 분포지 경쟁을 예측하였다.

전 지구 평균기온의 상승은 현재도 진행중에 있으며, 2100년도에는 2000년보다 적어도 2°C, 심하면 6.4°C 상승할 것이며(IPCC, 2007), 최적생육온도는 겨울철 온도가 4.8°C 이상인 기후변화를 가정한 것이다(Yim, 1987). 식물의 표현형은 과거의 환경과 현재의 환경, 그 식물의 유전학적인 가변성의 합으로서 반응한다(Moon *et al.*, 2015). 본 연구에서 사용된 동일한 지역에서 채종된 종자는 유전자형과 과거의 환경이 동일하므로, 표현형에 영향을 주는 것은 현재의 환경이다. 이는 복제(cloned)된 식물이 온도상승에 따라 자생의 모개체보다 더 민감한 잎의 표현형을 보인 보고와 같았다(Kramer, 1995). 따라서 기후변화에 따라 겨울철 온도가 지속적으로 상승된다면 현재의 생육환경에 대한 순화의 결과로 예상보다 이르거나, 점진적인 잎의 표현형적 변이를 보여줄 것이며, 식물의 현재 분포범위와는 관련이 없는 것으로 사료된다.

적 요

온도상승에 대한 낙엽성 목본식물종의 식물계절반응을 알아보기 위하여 동일지역에서 채종된 종자를 기반으로 야외(대조구)와 온도가 최저생육온도(약 4.8°C) 이상으로 유지되는 온실(처리구)에서 우리나라 주요 낙엽수 39종을 재배하며, 잎의 식물계절변화를 1년 동안 관찰하고, 이를 식물의 현재 분포범위와 관련지어 설명하였다. 잎이 돋는 개엽기는 평균적으로 야외에서 5월 1~3일이었고, 온실처리구에서는 12월 13일~1월 7일이었으며, 잎이 지는 낙엽기는 평균적으로 야외에서 10월 11~26일이었고, 온실에서는 10월 30일~11월 13일이었다. 이처럼 온도상승으로

개엽기는 119~140일 빨라졌으며, 낙엽기는 3~32일 늦춰졌다. 그리고 잎의 생육기간은 야외대조구보다 온실에서 평균 148일 증가하였다. 온도상승조건인 온실에서 재배된 신갈나무와 졸참나무는 1년 동안 낙엽기가 없이 생육기만 지속되는 상록성으로 변화하였으며, 또한 팔배나무의 개엽기는 야외보다 빨라졌으나 그 폭은 가장 적었고, 낙엽기는 오히려 앞당겨져 생육기간의 증가폭이 가장 적었다. 그러나 온도상승에 대한 낙엽수 잎의 식물계절학적 반응은 식물의 현재 분포범위와는 연관성이 없었다. 이는 낙엽수 잎의 표현형이 과거의 환경보다 현재의 생육조건에 더 민감하게 반응한 것으로 사료된다.

REFERENCES

- Adams, H.D. and T.E. Kolb. 2005. Tree Growth Response to Drought and Temperature in a Mountain Landscape in Northern Arizona, USA. *Journal of Biogeography* **32**: 1629-1640.
- Adler, P.B. and J. HilleRisLambers. 2008. The influence of Climate and Species Composition on the Population Dynamics of Ten Prairie Forbs. *Ecology* **89**: 3049-3060.
- Arft, A.M., M.D. Walker, J. Gurevitch, J.M. Alatalo, M.S. Bret-Harte, M. Dale, M. Diemer, F. Gugerli, G.H.R. Henry, M.H. Jones, R.D. Hollister, I.S. Jónsdóttir, K. Laine, E. Lévesque, G.M. Marion, U. Molau, P. Mølgaard, U. Nordenhäll, V. Raszhivin, C.H. Robinson, G. Starr, A. Stenström, Ø. Totland, P.L. Turner, L.J. Walker, P.J. Webber, J.M. Welker and P.A. Wookey. 1999. Response Patterns of Tundra Plant Species to Experimental Warming: A Meta-Analysis of The International Tundra Experiment. *Ecological Monographs* **69**: 491-511.
- Baskin, C.C. and J.M. Baskin. 1998. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press, San Diego.
- Burton, P.J. and F.A. Bazzaz. 1991. Tree Seeding Emergence on Interactive Temperature and Moisture Gradients and Inpaches of Old-Field Vegetation. *American Journal of Botany* **78**: 131-149.
- Chung, T.H. and W.C. Lee. 1965. A Study of The Korean Woody Plant Zone and Favorable Region for The Growth and Proper Species. *Thesis Collection of Sungkyunkwan University* **10**: 329-366.
- Dalgleish, H.J., D.N. Koons and P.B. Adler. 2010. Can Life-History Traits Predict The Respinse of Forb Populations to Changes in Climate Variability? *Journal of Ecology* **98**: 209-217.
- Diemer, M. 2002. Population Stasis in A High-Elevation Herbaceous Plant Under Moderate Climate Warming. *Basic and Applied Ecology* **3**: 77-83.
- Diskinson, R.E. and R.J. Cicerone. 1986. Future Global Warming from Atmospheric Trace Gases. *Nature* **319**: 109-115.
- Danby, R.K. and D.S. Hik. 2007. Responses of White spruce (*Picea glauca*) to Experimental Warming at a Subarctic Alpine Treeline. *Global Change Biology* **13**: 437-451.
- Drohan, P.J., S.L. Stout and G.W. Petersen. 2002. Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) Decline during 1979-1989 in Northern Pennsylvania. *Forest Ecology and Management* **170**: 1-17.
- Fay, P.A. and M.J. Schultz. 2009. Germination, Survival, and Growth of Grass and Forb Seedlings: Effects of Soil Moisture Variability. *Acta Oecologica* **35**: 679-684.
- Fenner, M. and K. Thompson. 2005. The Ecology of Seeds. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fitter, A.H. and R.S.R. Fitter. 2002. Rapid Changes in Flowering Time in British Plant. *Science* **296**: 1689-1691.
- Forest Research Institute. 1987. Illustrated Woody Plant. Forestry Administration, Seoul 496pp.
- Harding, S.A., J.A. Guikema and G.M. Paulsen. 1990. Photosynthetic Decline from High Temperature Stress during Maturation of Wheat, I. Interaction with Senescence Processes. *Plant Physiology* **92**: 648-653.
- Heo, I.H., W.T. Kwon., Y.M. Chun and S.H. Lee. 2006. The Impact of Temperature Rising on the Distribution of Plant - in Case of Bamboos and Garlics -. *Environmental Impact Assessment* **15**(1): 67-78.
- Ho, C.H., E.J. Lee, I. Lee and S.J. Jeong. 2006. Earlier spring in seoul, Korea. *International Journal of Climatology* **26**: 2117-2127.
- Hoch, G. and C. Körner. 2009. Growth and Carbon Relations of Tree line Forming Conifers at Constant vs. Variable Low Temperatures. *Journal of Ecology* **97**: 57-66.
- Im, J.H. and J.H. Sin. 2005. Movement of Forest Vegetation Belt and Change of Phenology According to Climate Change. *Korean Journal of Nature Conservation* **130**: 8-17.
- IPCC. 2007. Climate Change 2007: Synthesis Report. In: Contribution of Working Groups I, II and III to the 4th Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Core Writing Team, Pachauri, R.K. and A. Reiginger, eds.), IPCC, Geneva.
- Ishigami, Y., Y. Shimizu and K. Omasa. 2003. Projection of Climatic Change Effects on Potential Natural Vegetation Distribution in Japan. *Journal of Agricultural Meteorology* **59**: 269-276 (in Japanese).
- Jeong, J.H., K.S. Koo, C.H. Lee and C.S. Kim. 2002. Physico-chemical Properties of Korean Forest Soils by Regions. *Journal of Korean Society of Forest Science* **91**(6): 694-700.
- Karmer, K. 1995. Phenotypic Plasticity of Phenology of Seven European Tree Species in Relation to Climate Warming. *Plant Cell and Environment* **18**: 93-104.
- Kim, J.H. and B.T. Ryu. 1985. On the Flowering and Leafing

- Time of *Rhododendron mucronulatum* and *R. schlippenbachii* along Elevation at Mt. Kwanak. *Journal of Ecology and Environment* **8**(1): 53-59.
- Kullman, L. 2002. Rapid Recent Range-Margin Rise of Tree and Shrub Species in the Swedish Scandes. *Journal of Ecology* **90**: 68-77.
- Lee, K.M., W.T. Kwon and S.H. Lee. 2009. A Study on Plant Phenological Trends in South Korea. *The Korean Association of Regional Geographers* **15**(3): 337-350.
- Lloret, F., J. Peñuelas and M. Estiarte. 2004. Experimental Evidence of Reduced Diversity of Seedlings due to Climate Modification in a Mediterranean-Type Community. *Global Change Biology* **10**: 248-258.
- Menzel, A. and P. Fabian. 1999. Growing Season Extended in Europe between 1951 and 1996. *International Journal of Biometeorology* **44**(2): 76-81.
- Menzel, A., N. Estrella and P. Fabian. 2001. Spatial and Temporal Variability of The Phenological Seasons in Germany from 1951 to 1996. *Global Change Biology* **7**: 657-666.
- Miller-Rushing, A.J. and R.B. Primack. 2008. Global Warming and Flowering Times in Thoreau's Concord: A Community Perspective. *Ecology* **89**: 332-341.
- Min, B.M. and J.K. Choi. 1993. A Phenological Study of Several Woody Plants. *Journal of Ecology and Environment* **16**(4): 477-487.
- Min, B.M. 1994a. Studies on the Leafing Characteristics of Several Woody Plant. *Journal of Ecology and Environment* **17**(1): 37-47.
- Min, B.M. 1994b. Air Temperature and Leaf Growth of Several Woody Plants in Early Growing Season. *Journal of Ecology and Environment* **17**(1): 49-58.
- Moon, H.T., Y.S. Choung and Y.H. You. 2015. Terrestrial Plant Ecology. Hongrung Publishing Company. 51pp.
- Mooney, H.A. and W.D. Billings. 1961. Comparative Physiological Ecology of Arctic and Alpine Populations of *Oxyria digyna*. *Ecological Monographs* **31**: 1-29.
- Morin, X., D. Viner and I. Chuine. 2008. Tree Species Range Shifts at a Continental Scale: New Predictive Insights From a Process-Based Model. *Journal of Ecology* **96**: 784-794.
- Munier, A., L. Hermanutz, L. Jacobs and K. Lewis. 2010. The Interacting Effects of Temperature, Ground Disturbance, and Herbivory on Seedling Establishment: Implications for Treeline Advance with Climate Warming. *Plant Ecology* **210**: 19-30.
- Nijs, I. and I. Impens. 1996. Effects of Elevated CO₂ Concentration and Climate-Warming on Photosynthesis During Winter in *Lolium perenne*. *Journal of Experimental Botany* **47**: 915-924.
- No, H.J. and H.Y. Jeong. 2002. Well-defined Statistical Analysis according to Statistica. Hyeongseol Publisher.
- Parrish, J.A.D. and F.A. Bazzaz. 1985. Nutrient content of *Abutilon theophrasti* seeds and the competitive ability of the resulting plants. *Oecologia* **65**: 247-251.
- Peñuelas, J., I. Filella and P. Comas. 2002. Changed Plant and Animal Life Cycles from 1952 to 2000 in The Mediterranean Region. *Global Change Biology* **8**: 531-544.
- Piao, S., J. Fang, L. Zhou, P. Ciais and B. Zhu. 2006. Variations in Satellite-derived Phenology in China's Temperate Vegetation. *Global Change Biology* **12**: 672-685.
- Platenkamp, G.A. and R.G. Shaw. 1993. Environmental and Genetic Maternal Effects on Seed Characters in *Nemophila menziesii*. *Evolution* **47**: 540-555.
- Racine, C.H. 1971. Reproduction of Three Species of Oak in Relation to Vegetational and Environment Gradients in The Southern Blue Ridge. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **98**(6): 297-310.
- Roberts, E.H. and R.H. Ellis. 1989. Water and Seed Survival. *Annals of Botany* **63**: 39.
- Rowe, J.S. 1964. Environmental Preconditioning, with Special Reference to Forestry. *Ecology* **45**(2): 399-403.
- Saleska, S.R., M.R. Shaw, M.L. Fischer, J.A. Dunne and C.J. Still. 2002. Plant Community Composition Mediates Both Large Transient Decline and Predicted Long-term Recovery of Soil Carbon Under Climate Warming. *Global Biogeochemical Cycles* **16**: 1055-1069.
- Schaber, J. and F.W. Badeck. 2005. Plant Phenology in Germany over The 20th Century. *Regional Environmental Change* **5**: 37-46.
- Takahashi, K., H. Kobori and T. Seino. 2011. Effects of Temperature and Light Conditions on Growth of Current-Year Seedlings of Warm Temperate Evergreen Tree Species and Cool Temperate Deciduous Tree Species. Global Warming Impact-Case Studies on the Economy, Human, Health, and on Urban and Natural Environments 290.
- Thomas, F.M., R. Blank and G. Hartmann. 2002. Abiotic and Biotic Factors and Their Interactions as Causes of Oak Decline in Central Europe. *Forest Pathology* **32**: 277-307.
- Walck, J.L., S.N. Hidayati, K.W. Dixon, K. Thompson and P. Poschlod. 2011. Climate Change and Plant Regeneration from Seed. *Global Change Biology* **17**: 2145-2161.
- Woo, S.Y. 2009. Forest Decline of the World: A Linkage with Air Pollution and Global Warming. *African Journal of Biotechnology* **8**(25): 7409-7414.
- Woodward, F.I. and B.G. Willians. 1987. Climate and Plant Distribution at Global and Local Scales. *Vegetatio* **69**: 189-197.
- Yim, Y.J. 1987. The Effects of Thermal Climate on the Flowering Dates of Plants in South Korea - For the Exploitation of Honey and Pollen Resources Plants -. *Journal of Apiculture* **2**(1): 9-28.
- Yun, J.I. 2006. Climate Change Impact on the Flowering Season of Japanese Cherry (*Prunus serrulata* var. *spontanea*) in Korea during 1941-2100. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **8**(2): 68-76.