

제주도 황근(*Hibiscus hamabo*) 잎의 기체 교환과 자생지에서의 토양호흡

최유진, 김광중, 이정민, 김형섭¹, 손요환*

고려대학교 환경생태공학과, ¹고려대학교 생명자원연구소

Leaf gas exchange of *Hibiscus hamabo* and soil respiration in its habitats on Jeju Island

Yoojin Choi, Gwang-Jung Kim, Jeongmin Lee, Hyung-Sub Kim¹ and Yowhan Son*

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

¹Institute of Life Science and Natural Resources Research, Korea University, Seoul 02841, Republic of Korea

Contribution to Environmental Biology

- The study confirms the relationship between soil respiration and photosynthesis of *H. hamabo*.
- The study provides fundamental data for the research of carbon fluxes in mangrove associates including *H. hamabo*.

*Corresponding author

Yowhan Son

Tel. 02-3290-3015

E-mail. yson@korea.ac.kr

Received: 31 July 2023

First revised: 19 September 2023

Second revised: 25 October 2023

Revision accepted: 8 November 2023

Abstract: Mangroves are distributed in intertidal zones of coastal environments or estuarine margins, playing a critical role in the global carbon cycle. However, understanding of the carbon cycle role of mangrove associates in the Republic of Korea is still limited. This research measured soil respiration and leaf gas exchange in three habitats of *Hibiscus hamabo* (Gimnyeong, Seongsan, and Wimi) and analyzed the impacts on sites and months. Soil respiration was measured once a month from June to October 2022 and leaf gas exchange was measured monthly from June to September 2022. Soil respiration in August ($5.7 \pm 0.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) was significantly higher than that in other months ($p < 0.001$) and soil respiration increased as air temperature increased ($p < 0.001$). In Seongsan, net photosynthesis in July ($9.0 \pm 0.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) was significantly higher than that in other months ($p < 0.001$). Net photosynthesis increased as stomatal conductance and transpiration rate increased during the entire period ($p < 0.001$). Furthermore, a weak positive linear relationship was observed between soil respiration and net photosynthesis ($r^2 = 0.12$; $p < 0.01$). The results indicated that soil respiration was influenced not only by air temperature and season but also by net photosynthesis. This study is expected to provide basic information on the carbon dynamics of mangrove associates.

Keywords: mangrove associates, carbon flux, soil respiration, net photosynthesis

1. 서 론

맹그로브는 육지와 바다 사이 조간대에 서식하는 식물 집단으로, 전지구 탄소 순환에서 중요한 역할을 하는 블루

카본이다(Matsui *et al.* 2010). 맹그로브림은 열대우림, 이탄습지, 염습지 등 다른 생태계 유형보다 탄소를 더 많이 저장하고, 비교적 좁은 분포 면적(해양 면적의 약 0.5%)에도 불구하고 전 세계 순생태계생산의 약 3%를 차지하는

것으로 알려져 있다(Alongi 2014). 따라서 맹그로브림은 열대 및 아열대 기후에서 탄소 배출 및 흡수에 대해 활발히 연구되고 있다.

맹그로브는 진정 맹그로브(true mangroves)와 맹그로브림의 육지 쪽 가장자리에 분포하는 준맹그로브(mangrove associates)로 구분되며, 우리나라에는 준맹그로브 수종인 황근(*Hibiscus hamabo*)이 제주도 해안 인근에 자생한다(Nakanishi 1985, 2000). 황근은 아욱과 낙엽성 관목으로 한국적색목록에 멸종위기 범주인 취약종으로 분류된다(NIBR 2018). 국내에서 황근의 분포 및 식생 현황에 대한 생태학적 기초 연구는 진행된 바 있으나(Ahn 2003; Ahn et al. 2003), 탄소 배출 및 흡수에 관한 연구는 진행된 바가 없다.

토양호흡과 잎의 기체 교환은 육상생태계 탄소 순환의 주요 과정 중 하나이다. 토양호흡은 기온, 토양 온도, 토양 수분함량, 지하부 바이오매스, 토양 미생물의 활성, 낙엽층의 양, 계절 등의 영향을 받고(Yuste et al. 2003; Lovelock 2008; Chen et al. 2016), 광합성은 기온, 상대습도, 광량, 식물계절 등 다양한 요인에 의하여 조절된다(Lin et al. 2012). 따라서 생태계 내 탄소 동태 분석을 위해서는 토양호흡과 광합성의 변화 그리고 이에 영향을 미치는 요인을 파악하는 것이 필요하다. 본 연구는 국내 자생 준맹그로브의 탄소 동태를 파악하기 위한 기초 연구로서 제주도 황근 자생지 3개소를 대상으로 토양호흡과 잎의 기체 교환을 주기적으로 측정하고, 토양호흡과 잎의 기체 교환에 영향을 미치는 요인을 분석하고자 수행되었다.

2. 재료 및 방법

2.1. 연구 대상지

본 연구는 대한민국 제주도 해안 지역에 위치한 황근 자생지인 김녕(33°33'N, 126°45'E), 성산(33°27'N, 126°55'E), 그리고 위미(33°16'N, 126°40'E)에서 2022년 6월부터 10월까지 수행되었다(Fig. 1). 김녕과 위미는 토양이 거의 없는 암석해안이고, 성산은 토양층이 발달한 식산봉 전면에 위치한다. 연구 기간 동안 대기 온·습도 센서(HOBO Pro V2 U23; Onset Computer Corporation, MA, USA)를 설치하여 1시간에 1번씩 측정한 결과, 8월에 기온이 가장 높고, 10월에 가장 낮았다. 8월에는 김녕, 성산, 위미에서 평균 기온이 각각 28.5°C, 27.6°C, 28.6°C였고, 10



Fig. 1. Map showing study sites in Jeju Island, the Republic of Korea.

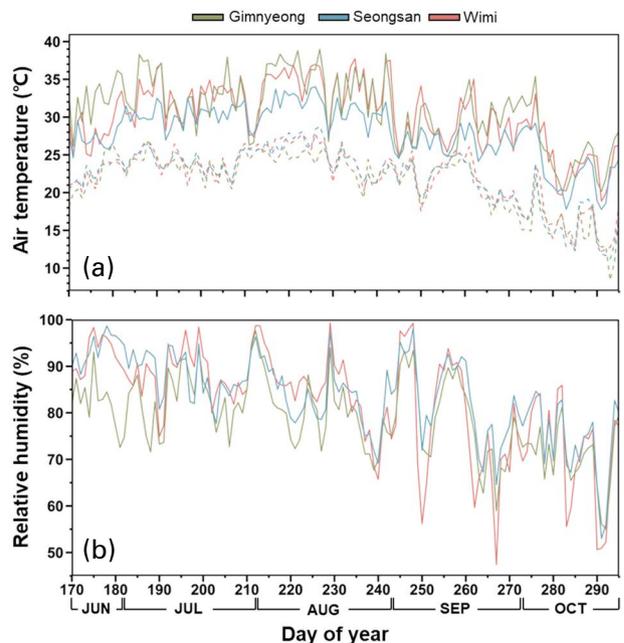


Fig. 2. Daily averages of (a) maximum air temperature (solid lines) and minimum air temperature (dotted lines) and (b) relative humidity.

월에는 3개소에서 각각 19.7°C, 18.3°C, 18.9°C였다(Fig. 2a). 또한 김녕, 성산, 위미에서 가장 습한 달의 평균 상대습도는 각각 83.2% (7월), 93.9% (6월), 92.7% (6월)였고, 평균 상대습도가 가장 낮은 10월에는 각각 70.2%, 71.7%, 69.0%였다(Fig. 2b). 김녕, 성산, 위미에서 0~10 cm 깊이 토양의 pH 범위는 각각 5.0~7.6, 6.1~8.5, 6.5~8.1이었고,

평균 토양 전기전도도(EC)는 각각 2.8 dS m^{-1} , 3.9 dS m^{-1} , 2.6 dS m^{-1} 로 Hardie and Doyle (2012)에 제시된 분류 체계에 따르면 염분 농도가 매우 높은 수준(Extreme class)에 해당한다.

2.2. 토양호흡

2022년 6월부터 10월까지 매월 1회씩 토양층이 존재하지 않아 측정이 불가능한 김녕을 제외하고, 성산과 위미에서 소형 아크릴 챔버와 휴대용 토양호흡 측정기(GMP343&MI70; Vaisala, Finland)를 이용하여 챔버 내 CO_2 농도를 15초 간격으로 5분간 측정하였다. 모든 측정은 9시부터 14시 사이에 수행하였다. 측정된 CO_2 농도 변화를 바탕으로 Eq. 1을 이용하여 토양호흡을 계산하였다(Davidson *et al.* 1998).

$$R_s = \frac{d\text{CO}_2}{dt} \times \frac{PV}{ART} \quad (\text{Eq. 1})$$

R_s 는 토양호흡($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), P 는 대기압(kPa), V 는 챔버 부피(cm^3), A 는 챔버 단면적(cm^2), 1 은 기체 상수, 그리고 T 는 기온(K)이다.

2.3. 잎의 기체 교환

잎의 기체 교환은 2022년 6월부터 9월까지 매월 1회씩 9시부터 14시 사이에 휴대용 광합성 측정 장비(LI-6800; LI-COR, NE, USA)를 사용하여 측정하였다. 그러나 7월에는 기상 악화로 김녕과 위미에서는 측정이 불가능하였다. 챔버 환경은 광합성 광량자속밀도 $1,500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 상대습도 60%, CO_2 농도 $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$, 온도 26°C 로 유지하였다. 기체 교환은 생육이 양호한 황근 4~10개체를 선정하고, 자연광에 노출된 것 중 색깔과 크기가 비슷한 상태의 잎을 개체당 2개씩 측정하였다. 기체 교환을 측정된 잎을 채취하여 스캐너(Perfection V700; Epson, Japan)와 엽면적 분석 시스템(WinSEEDLE, Regent, Canada)으로 엽면적을 측정하고, 단위 엽면적당 잎의 기체 교환(순광합성률, 기공전도도, 증산속도)으로 환산하였다.

2.4. 통계분석

동일한 시기에 대상지 간 토양호흡과 잎의 기체 교환의 차이가 있는지 파악하기 위하여 각각 t 검정과 일원 분산 분석을 수행하였고, 측정 시기에 따른 차이를 파악하기 위하여 일원 분산분석을 수행하였다. 사후검정에는 Tukey's

test를 이용하였다. 일반적으로 토양호흡은 기온 또는 토양 온도와 양의 지수 관계를 나타내므로 대상지에서 측정된 기온과 토양호흡 사이의 관계는 Eq. 2를 이용하여 나타내었다(Lloyd and Taylor 1994).

$$R_s = a \times \exp(b \times T) \quad (\text{Eq. 2})$$

이때, a 와 b 는 매개변수, 그리고 T 는 온도($^\circ\text{C}$)이다. 기공전도도 및 증산속도와 순광합성률 사이의 관계는 Eq. 3의 비선형 회귀식을 이용하여 나타내었다.

$$A = a \times \ln(g_s \text{ or } E) + b \quad (\text{Eq. 3})$$

A 는 순광합성률($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_s 는 기공전도도($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), E 는 증산속도($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), 그리고 a 와 b 는 매개변수이다. 또한 토양호흡과 순광합성률의 관계는 두 개 변수에 대한 측정이 모두 이루어진 6월부터 9월까지의 성산과 6, 8, 9월에 위미에서 측정된 자료를 이용하여 선형 회귀분석을 수행하였다. 모든 통계 분석에 R 4.3.0 (R Core Team 2023)를 사용하였고, 데이터의 시각화는 'ggplot2' 패키지를 활용하였다(Wickham 2011).

3. 결 과

토양호흡은 다른 시기(6~9월)에 비하여 유의하게 감소한 10월을 제외하고 대상지 간 유의한 차이는 나타나지 않

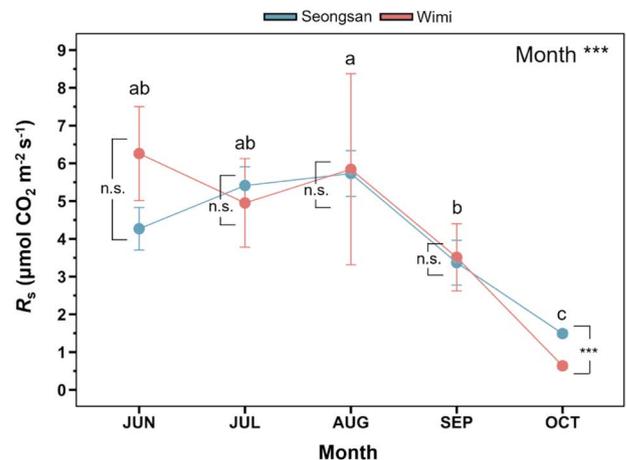


Fig. 3. Monthly soil respiration. Vertical bars indicate the standard errors of each site. Different letters above the bars indicate significant differences among months at all sites. Asterisks (***) denote statistical significance at $p < 0.001$, and n.s. indicates a statistically non-significant difference ($p > 0.05$).

았다. 그리고 두 대상지 자료를 종합하였을 때, 토양호흡은 측정 시기에 따라 유의한 차이가 있었다($p < 0.001$; Fig. 3). 성산과 위미에서 측정한 토양호흡($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; 평균 \pm 표준오차)은 각각 6월에 4.3 ± 0.6 과 6.2 ± 1.2 , 7월에 5.4 ± 0.5 와 5.0 ± 1.2 였고, 8월에는 5.7 ± 3.4 와 5.8 ± 2.5 였다. 9월은 성산과 위미에서 각각 3.4 ± 0.6 과 3.5 ± 0.9 , 그리고 10월은 1.5 ± 0.1 과 0.6 ± 0.1 로 나타났다. 따라서 8월에 측정한 대상지 2개소의 평균 토양호흡은 $5.7 \pm 0.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 로 다른 시기보다 유의하게 높았으며, 두 대상지의 10월 평균 토양호흡은 $1.3 \pm 0.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 로 가장 낮았다($p < 0.001$). 토양호흡과 기온 간의 비선형회귀 분석 결과, 성산과 위미에서 각각 $R_s = 0.24 \times \exp(0.11 \times T)$

와 $R_s = 0.01 \times \exp(0.22 \times T)$ 로 나타나 토양호흡이 측정 시점의 기온이 증가함에 따라 증가하는 경향이 나타났다($p < 0.01$; Fig. 4).

동일한 시기에 측정한 잎의 기체 교환은 대상지 간 유의한 차이가 없었다. 또한 측정 시기별로 자료를 종합하였을 때, 7월에 성산에서의 순광합성률, 기공전도도, 증산속도는 각각 $9.0 \pm 0.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $112.0 \pm 18.0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $2.3 \pm 0.3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 로 다른 시기에 비해 높았다($p < 0.001$; Fig. 5). 한편 연구 기간 동안 모든 대상지에서 순광합성률과 기공전도도 그리고 순광합성률과 증산속도의 관계는 각각 $A = 4.0 \times \ln g_s - 9.1$ ($p < 0.001$), $A = 3.9 \times \ln E + 6.6$ ($p < 0.001$)으로 나타났다(Fig. 6). 그리고 토양호흡과 순광합성률은 약한 양의 선형상관관계($r^2 = 0.12$, $p < 0.01$)를 보였다(Fig. 7).

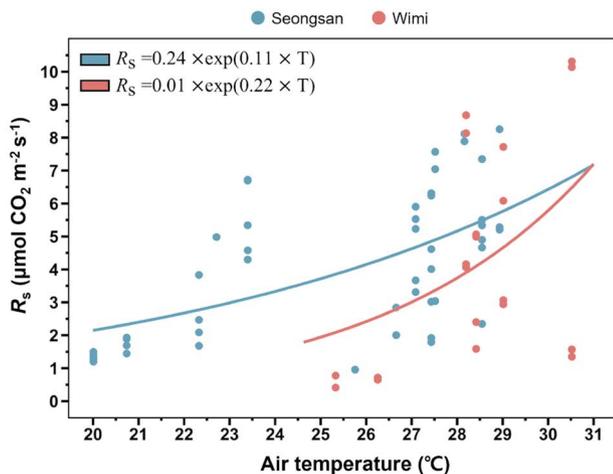


Fig. 4. Relationship between air temperature and soil respiration. The blue and red solid lines represent asymptotic nonlinear functions in Seongsan and Wimi, respectively.

4. 고찰

토양호흡은 월별로 뚜렷한 차이가 나타났으며, 이는 계절이 황근 자생지의 토양호흡에 영향을 미칠 수 있음을 나타낸다. 아열대 기후인 중국 장저우의 *Kandelia candel* 맹그로브림에서 2010년 5월부터 2011년 4월까지 측정한 토양호흡이 계절에 따라 유의한 차이를 보였다. 특히 2010년 6월부터 10월까지 생장 기간 중 측정한 토양호흡은 약 $2.0 \sim 6.18 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 으로 본 연구 결과와 비슷하고, 같은 해 11월부터 2011년 4월까지 측정한 비생장 기간의 토양호흡은 약 $1.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 미만으로 계절에 따른 차이가 뚜렷하였다(Jin *et al.* 2013). 이에 따라 토양호흡

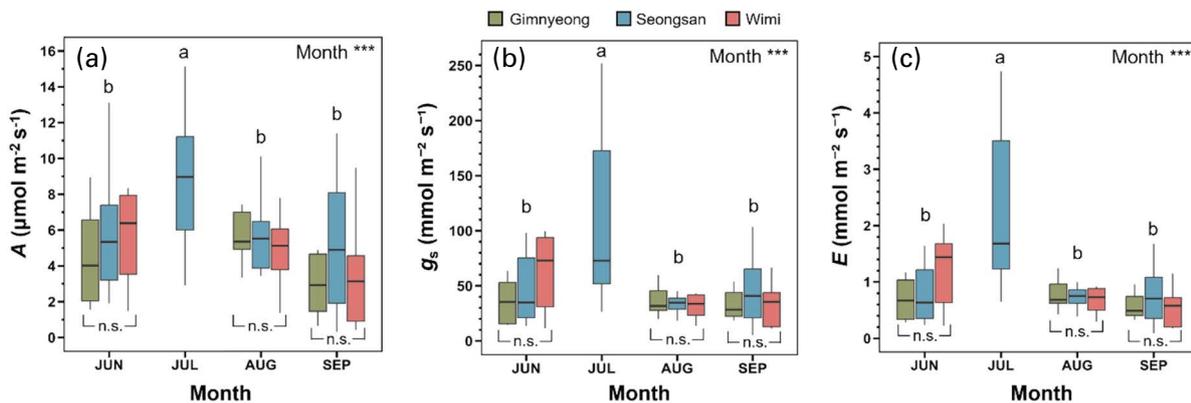


Fig. 5. Monthly (a) net photosynthetic rate, (b) stomatal conductance, and (c) transpiration rate in the three study sites. Different letters above the bars indicate significant differences among months at all sites. Asterisks (***) denote statistical significance at $p < 0.001$, and n.s. indicates a statistically non-significant difference ($p > 0.05$).

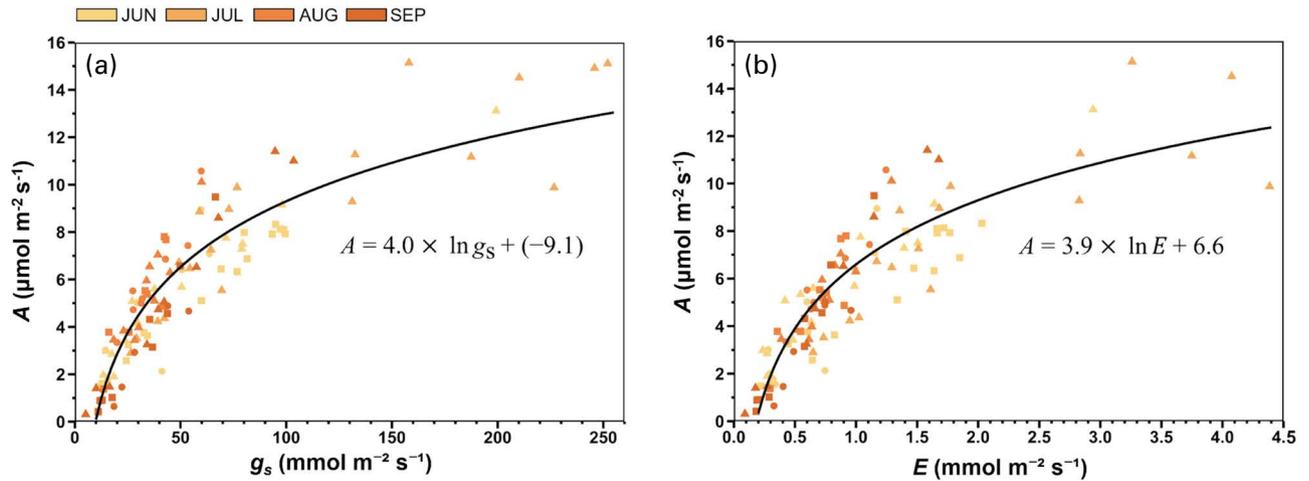


Fig. 6. Net photosynthetic rate (A) as a function of (a) stomatal conductance (g_s), and (b) transpiration rate (E). The circle, triangle, and square shapes represent the study sites of Gimnyeong, Seongsan, and Wimi, respectively. The black solid line represents an asymptotic nonlinear function.

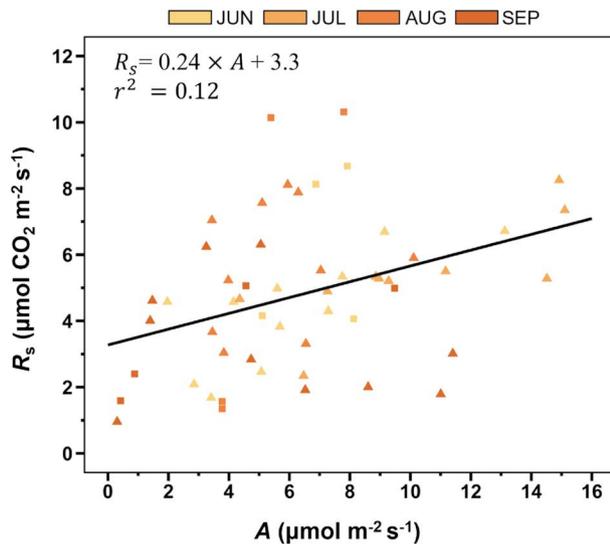


Fig. 7. Soil respiration (R_s) as a function of net photosynthetic rate (A). The triangle and square shapes represent the study sites of Seongsan and Wimi, respectively. The black solid line represents a linear function.

의 계절의 영향을 더 정확히 파악하기 위해서는 겨울을 포함한 모든 계절에 측정이 필요한 것으로 보인다.

토양호흡은 온도와 양의 상관 관계를 가지는 것으로 알려져 있고(Lloyd and Taylor 1994), 본 연구에서도 토양호흡이 기온 증가에 의하여 증가하는 경향을 보였다. 토양호흡의 온도 반응은 식물의 광합성, leaf area index (LAI), 지하부 바이오매스, 낙엽의 양, 그리고 토양 미생물 활성 등

다양한 생물적 요인에 의해 변화할 수 있다(Shi *et al.* 2006; Cleveland *et al.* 2007; Lovelock 2008; Dilly *et al.* 2011; Gao *et al.* 2018). 또한 일반적으로 온도가 증가함에 따라 효소 활성과 토양 미생물 활성이 증가하여 토양호흡이 증가하는 것으로 알려져 있다(Munjonji *et al.* 2021). 따라서 본 연구에서 온도 상승에 따라 토양호흡이 유의하게 높게 나타난 것은 여름철에 효소 활성과 토양 미생물 활성이 증가하고 식물의 생장이 증가함에 따른 식물의 광합성, LAI 증가의 영향을 받은 것으로 보인다.

잎의 기체 교환은 기온, 상대습도, 대기 중 CO_2 농도, 광합성 유효 복사(photochemical activation radiation, PAR) 등 환경 요인의 영향을 받고(Oh *et al.* 2020), 계절에 따른 식물의 성장 단계에 영향을 받는다. 일반적으로 식물의 순광합성률은 개화 혹은 결실 단계 이전에 정점을 보이지만(Lewis *et al.* 2002), 본 연구에서도 성산에서 측정된 순광합성률이 개화 시기인 7월에 가장 높았다(Fig. 5). 여름철 황근의 순광합성률($4.5\sim 9.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)과 증산속도($0.7\sim 2.3 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)는 동일한 속의 준맹그로브인 *H. tiliaceus*의 여름철 평균 순광합성률($3.7\sim 9.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)과 증산속도(약 $0.6\sim 1.6 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 결과와 유사하였다(Naidoo *et al.* 2002).

순광합성률은 기공전도도와 증산속도가 증가함에 따라 증가하였고 이는 다른 선행연구 결과와 일치하였다(Andrews and Muller 1985; Damour *et al.* 2010; Endres 2010; Kilpeläinen *et al.* 2020). 이러한 결과는 기공전도도

가 낮을 때 증산속도가 감소하고 대기 중 CO₂ 흡수가 제한되어 순광합성률이 감소하기 때문이다 (Farquhar and Sharkey 1982). 이는 맹그로브림의 육지 쪽 가장자리에 서식하는 *Rhizophora mangle*의 기공전도도와 순광합성률이 강한 상관관계를 나타낸 것과 일치하는 결과이다 (Lin and Sternberg 1992). 맹그로브는 염분이 많은 환경에서 수분 이용을 제한하면서 대사 장애를 방지할 수 있는데, 이때 기공전도도와 순광합성률 사이의 강한 상관관계가 나타나기 때문이다 (Ball 1988; Flexas *et al.* 2004; Maseyk *et al.* 2019).

토양호흡과 순광합성률이 양의 선형 관계인 것은 토양 호흡이 계절에 따른 식물 생장의 영향을 받고 (Fu *et al.* 2002), 광합성에 의하여 지하부로 이동하는 CO₂의 양이 조절되기 때문으로 보인다 (Bahn *et al.* 2009). 그리고 이는 총1차생산량이 증가함에 따라 토양호흡이 선형적으로 증가하며 총1차생산량의 증가는 순광합성률의 증가에 기인하는 것과 관련이 있다 (Högberg *et al.* 2001; Hibbard *et al.* 2005; Tang *et al.* 2005; Vargas *et al.* 2010). 본 연구 결과는 *Bruguiera gymnorrhiza*, *Aegiceras corniculatum*, *Kandelia obovate*가 자생하는 중국의 맹그로브림에서 순생태계생산이 증가함에 따라 생태계 호흡이 증가하는 것과 유사하다 (Cui *et al.* 2018).

본 연구는 황근 자생지에서 토양호흡과 광합성에 영향을 미치는 요인과 월별 변화에 대해 파악하였다. 향후 국내 준맹그로브 수종의 탄소 동태를 분석하는 데에 기초 자료로 활용할 수 있을 것으로 기대된다. 한편 해안의 암석 틈에서 자라는 수종 특성에 의하여 김녕에서는 토양이 거의 존재하지 않아 토양호흡 측정이 불가능하였다. 또한 토양 호흡과 잎의 기체 교환 측정이 월 1회로 한정되었기 때문에 탄소 동태를 연속적으로 파악하는 데에 한계가 있었다. 따라서 토양호흡과 기체 교환의 측정 기간과 횟수를 증가시키고 대상지별 토양 온도, 광량 등 토양호흡과 잎의 기체 교환에 영향을 끼치는 주요 환경 인자 모니터링을 추가한다면 더 정확한 탄소 동태 분석이 가능할 것으로 판단된다.

적 요

맹그로브는 육지와 바다 사이 조간대에 서식하는 식물 집단으로, 전지구 탄소 순환에서 중요한 역할을 한다. 그러나 국내에 자생하는 맹그로브 관련 수종의 탄소 순환에 관

한 연구는 진행된 바가 없다. 본 연구는 준맹그로브인 황근 (*Hibiscus hamabo*) 자생지 3곳(김녕, 성산, 위미)에서 토양 호흡과 잎의 기체 교환을 주기적으로 측정하고 이에 영향을 미치는 요인을 파악하고자 하였다. 토양호흡은 2022년 6월부터 10월까지, 잎의 기체 교환은 6월부터 9월까지 각 월 1회씩 측정하였다. 8월의 토양호흡 ($5.7 \pm 0.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)은 다른 달에 비해 유의하게 높았으며 ($p < 0.001$), 기온이 증가함에 따라 토양호흡이 증가하였다 ($p < 0.01$). 7월에 성산에서의 순광합성률은 $9.0 \pm 0.9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 로 다른 시기보다 높게 나타났으며 ($p < 0.001$), 전체 기간 동안 모든 대상지에서 순광합성률은 기공전도도와 증산속도가 증가할수록 증가하였다 ($p < 0.001$). 토양호흡은 순광합성률과 양의 선형관계 ($r^2 = 0.12$; $p < 0.01$)를 나타내었다. 이러한 결과는 토양호흡이 계절을 동반한 기온뿐만 아니라 광합성에 의한 CO₂ 흡수에 영향을 받기 때문인 것으로 보인다. 본 연구는 향후 준맹그로브 수종의 탄소 동태 분석에 기초 자료로 활용될 수 있을 것이다.

CRedit authorship contribution statement

Y Choi: Conceptualization, Methodology, Investigation, Visualization, Writing - Original draft. **GJ Kim:** Conceptualization, Methodology, Investigation, Writing - Review & editing. **J Lee:** Conceptualization, Methodology, Investigation, Writing - Review & editing. **HS Kim:** Investigation, 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

이 논문은 한국연구재단(NRF-2021R1A6A1A10045235), 정인욱학술장학재단(Chunginwook Scholarship Foundation)과 산림청 탄소흡수원 특성화대학원 사업의 지원을 받아 수행된 연구 결과의 일부임.

REFERENCES

- Ahn YH. 2003. Distribution of native *Hibiscus hamabo* and ecological characteristics of naturally inhabited areas in Jeju Island. *Hortic. Sci. Technol.* 21:440–446.
- Ahn YH, KH Chung and HS Park. 2003. Vegetation and flora of *Hibiscus hamabo* inhabited naturally in Soan Island. *J. Environ. Sci. Int.* 12:1181–1187. <https://doi.org/10.5322/jes.2003.12.11.1181>
- Alongi DM. 2014. Carbon cycling and storage in mangrove forests. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 6:195–219. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135020>
- Andrews TJ and GJ Muller. 1985. Photosynthetic gas exchange of the mangrove, *Rhizophora stylosa* Griff., in its natural environment. *Oecologia* 65:449–455. <https://doi.org/10.1007/bf00378922>
- Bahn M, M Schmitt, R Siegwolf, A Richter and N Brüggemann. 2009. Does photosynthesis affect grassland soil-respired CO₂ and its carbon isotope composition on a diurnal timescale? *New Phytol.* 182:451–460. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02755.x>
- Ball MC. 1988. Ecophysiology of mangroves. *Trees* 2:129–142. <https://doi.org/10.1007/bf00196018>
- Chen L, ZT Liu, GX Han, XJ Chu, BY Sun, HF Liu and JW Li. 2016. Effects of environmental and biotic factors on soil respiration in a coastal wetland in the Yellow River Delta, China. *J. Appl. Ecol.* 27:1795–1803. <https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.201606.003>
- Cleveland CC, DR Nemergut, SK Schmidt and AR Townsend. 2007. Increases in soil respiration following labile carbon additions linked to rapid shifts in soil microbial community composition. *Biogeochemistry* 82:229–240. <https://doi.org/10.1007/s10533-006-9065-z>
- Cui X, J Liang, W Lu, H Chen, F Liu, G Lin, F Xu, Y Luo and G Lin. 2018. Stronger ecosystem carbon sequestration potential of mangrove wetlands with respect to terrestrial forests in subtropical China. *Agric. For. Meteorol.* 249:71–80. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.11.019>
- Damour G, T Simonneau, H Cochard and L Urban. 2010. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant Cell Environ.* 33:1419–1438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02181.x>
- Davidson E, E Belk and RD Boone. 1998. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Glob. Change Biol.* 4:217–227. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00128.x>
- Dilly O, S Nii-Annang, G Franke, T Fischer, F Buegger and A Zyakun. 2011. Resilience of microbial respiration, respiratory quotient and stable isotope characteristics to soil hydrocarbon addition. *Soil Biol. Biochem.* 43:1808–1811. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.09.026>
- Endres L. 2010. Photosynthesis and water relations in Brazilian sugarcane. *Open Agric. J.* 4:31–37. <https://doi.org/10.2174/1874331501004010031>
- Farquhar GD and TD Sharkey. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:317–345. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533>
- Flexas J, J Bota, F Loreto, G Cornic and TD Sharkey. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. *Plant Biol.* 6:269–279. <https://doi.org/10.1055/s-2004-820867>
- Fu S, W Cheng and R Susfalk. 2002. Rhizosphere respiration varies with plant species and phenology: A greenhouse pot experiment. *Plant Soil* 239:133–140. <https://doi.org/10.1023/a:1014959701396>
- Gao W, Z Huang, G Ye, X Yue and Z Chen. 2018. Effects of forest cover types and environmental factors on soil respiration dynamics in a coastal sand dune of subtropical China. *J. For. Res.* 29:1645–1655. <https://doi.org/10.1007/s11676-017-0565-6>
- Hardie M and R Doyle. 2012. Measuring soil salinity. pp. 415–425. In: *Plant Salt Tolerance. Methods in Molecular Biology*, vol. 913 (Shabala S and T Cuin, eds.). Humana Press, Totowa, NJ, USA. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-986-0_28
- Hibbard KA, BE Law, M Reichstein and J Sulzman. 2005. An analysis of soil respiration across northern hemisphere temperate ecosystems. *Biogeochemistry* 73:29–70. <https://doi.org/10.1007/s10533-004-2946-0>
- Högberg P, A Nordgren, N Buchmann, AFS Taylor, A Ekblad, MN Högberg, G Nyberg, M Ottosson-Löfvenius and DJ Read. 2001. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411:789–792. <https://doi.org/10.1038/35081058>
- Jin L, CY Lu, Y Ye and GF Ye. 2013. Soil respiration in a subtropical mangrove wetland in the Jiulong River Estuary, China. *Pedosphere* 23:678–685. [https://doi.org/10.1016/s1002-0160\(13\)60060-0](https://doi.org/10.1016/s1002-0160(13)60060-0)
- Kilpeläinen J, PJ Aphalo, A Barbero-López, B Adamczyk, SA Nipu and T Lehto. 2020. Are arbuscular-mycorrhizal *Alnus incana* seedlings more resistant to drought than ectomycorrhizal and nonmycorrhizal ones? *Tree Physiol.* 40:782–795. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa035>
- Lewis JD, XZ Wang, KL Griffin and DT Tissue. 2002. Effects of age and ontogeny on photosynthetic responses of a determinate annual plant to elevated CO₂ concentrations. *Plant Cell Environ.* 25:359–368. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00815.x>

- Lin G and L Sternberg. 1992. Differences in morphology, carbon isotope ratios, and photosynthesis between scrub and fringe mangroves in Florida, USA. *Aquat. Bot.* 42:303–313. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(92\)90050-s](https://doi.org/10.1016/0304-3770(92)90050-s)
- Lin YS, BE Medlyn and DS Ellsworth. 2012. Temperature responses of leaf net photosynthesis: the role of component processes. *Tree Physiol.* 32:219–231. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpr141>
- Lloyd J and JA Taylor. 1994. On the temperature dependence of soil respiration. *Funct. Ecol.* 8:315. <https://doi.org/10.2307/2389824>
- Lovelock CE. 2008. Soil respiration and belowground carbon allocation in mangrove forests. *Ecosystems* 11:342–354. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9125-4>
- Maseyk K, T Lin, A Cochavi, A Schwartz and D Yakir. 2019. Quantification of leaf-scale light energy allocation and photo-protection processes in a Mediterranean pine forest under extensive seasonal drought. *Tree Physiol.* 39:1767–1782. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpz079>
- Matsui N, J Suekuni, M Nogami, S Havanond and P Salikul. 2010. Mangrove rehabilitation dynamics and soil organic carbon changes as a result of full hydraulic restoration and re-grading of a previously intensively managed shrimp pond. *Wetl. Ecol. Manag.* 18:233–242. <https://doi.org/10.1007/s11273-009-9162-6>
- Munjonji L, KK Ayisi, TP Mafeo, T Maphanga and KE Mabitsela. 2021. Seasonal variation in soil CO₂ emission and leaf gas exchange of well-managed commercial *Citrus sinensis* (L.) orchards. *Plant Soil* 465:65–81. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-04986-x>
- Naidoo G, AV Tuffers and DJ Willert. 2002. Changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of two mangroves and a mangrove associate in response to salinity in the natural environment. *Trees* 16:140–146. <https://doi.org/10.1007/s00468-001-0134-6>
- Nakanishi H. 1985. Geobotanical and ecological studies on three semi-mangrove plants in Japan. *Jpn. J. Ecol.* 35:85–92. https://doi.org/10.18960/seitai.35.1_85
- Nakanishi H. 2000. Distribution and ecology of the semi-mangrove, *Hibiscus hamabo* community in western Kyushu, Japan. *Veg. Sci.* 17:81–88. <https://doi.org/10.15031/vegsci.17.81>
- NIBR. 2018. An Overview of Endangered Wildlife. National Institute of Biological Resources. Incheon, Korea. pp. 562–563.
- Oh S, HC Kim, HS Kang, CH Shin and SC Koh. 2020. Seasonal change in the CO₂ fixation rate and water-use efficiency of broad-leaved tree species on Jeju Island. *J. Environ. Sci. Int.* 29:123–132. <https://doi.org/10.5322/jesi.2020.29.2.123>
- R Core Team. 2023. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>. Accessed November 8, 2023.
- Shi PL, XZ Zhang, ZM Zhong and H Ouyang. 2006. Diurnal and seasonal variability of soil CO₂ efflux in a cropland ecosystem on the Tibetan Plateau. *Agric. For. Meteorol.* 137:220–233. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2006.02.008>
- Tang J, DD Baldocchi and L Xu. 2005. Tree photosynthesis modulates soil respiration on a diurnal time scale. *Glob. Change Biol.* 11:1298–1304. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00978.x>
- Vargas R, DD Baldocchi, MF Allen, M Bahn, TA Black, SL Collins, JC Yuste, T Hirano, RS Jassal, J Pumpanen and J Tang. 2010. Looking deeper into the soil: biophysical controls and seasonal lags of soil CO₂ production and efflux. *Ecol. Appl.* 20:1569–1582. <https://doi.org/10.1890/09-0693.1>
- Wickham H. 2011. ggplot2. *Wiley Interdiscip. Rev.-Comput. Stat.* 3:180–185. <https://doi.org/10.1002/wics.147>
- Yuste JC, IA Janssens, A Carrara, L Meiresonne and R Ceulemans. 2003. Interactive effects of temperature and precipitation on soil respiration in a temperate maritime pine forest. *Tree Physiol.* 23:1263–1270. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.18.1263>