

## 광환경 차이에 의한 활엽수종 유묘의 성장과 물질생산에 관한 연구<sup>1</sup>

김선아<sup>2</sup> · 최정호<sup>2</sup> · 권기원<sup>2</sup>

## Studies on Growth and Biomass Production of Deciduous Tree Seedlings under Different Light Environment<sup>1</sup>

Sun A Kim<sup>2</sup>, Jeong Ho Choi<sup>2</sup> and Ki Won Kwon<sup>2</sup>

### 요 약

본 연구에서는 인공피음에 의해서 광조건을 3단계로 달리하여 생육시킨 펜듈라자작나무, 층층나무, 물푸레나무를 대상으로 성장량과 물질생산량 등 특성을 조사하여 생리·생태적 특성을 밝히고자 연구를 실시하였다.

인공피음처리에 따른 조사 대상 수종의 묘고성장 차이는 거의 없었으며, 근원직경의 생장은 전광처리구가 투광율 7-10%의 피음처리구보다 상대생장율이 29-32% 이상 우수한 성장율을 나타냈다. 하지만 층층나무의 근원직경생장은 투광율 26-34% 처리구에서 높은 성장율을 나타냈다.

대부분의 수종에서 피음처리 수준에 따른 광량감소와 함께 총 물질생산량도 감소하였고, 잎과 줄기의 비율이 뿌리에 비해 증가하는 경향을 보였다. 유묘의 T/R율은 대부분의 수종이 피음의 강도가 강할수록 T/R율이 높아지는 경향으로 전광처리구의 0.51~1.13보다 투광율 7-10%의 강피음처리구가 1.00~2.27로 높게 나타났다.

전체적으로 비교할 때 인공피음처리에 의한 광량이 감소할수록 SLA, LAR, LWR은 광환경의 변화에 따른 피음의 강도가 강할수록 통계적으로 유의적인 차이를 보이며 증가하였다.

### ABSTRACT

The study was carried out to determine the growth and biomass production of deciduous trees including *Betula pendula*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Cornus controversa* subjected to artificial shade treatment of three levels in nursery field. The results were as follows;

The height growth of seedlings was no difference subjected to artificial shade treatment. The root collar diameters of the relative growth rates of seedlings grown in full sun showed

1. 접수 2002년 11월 30일 Received on November 30, 2002

2. 충남대학교 환경임산자원학부 Environmental Science and Forest Resources, Chungnam University, Korea

29-32% as compared with those subjected to the shade treatment of 7-10% light intensities of full sun. *Cornus controversa* of the root collar diameters of the relative growth rates were better in the seedlings grown in 26-34% light intensities of full sun.

Total dry mass including the dry mass of leaves, shoot and root were as a whole decreased with shade treatment. The ratio of the dry mass of leaves and stem increased the dry mass of root. T/R ratio of the seedlings increased by decreasing the relative light intensity. And the T/R ratio of 7-10% light intensities of full sun was ranged from 1.00~2.27 were greater in the full sun light was ranged from 0.51~1.13.

Light intensity by artificial shade treatment decreased in deciduous trees when compared on the whole, it showed tendency that SLA increases, increased that seeing resemblant tendency in LAR and LWR and changed of light intensity is strong, it increased that showed difference as statistical.

**keywords :** *Betula pendula*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Cornus controversa*, artificial shade treatment, relative light intensity, height growth, root collar diameter, T/R ratio, SLA, LAR, LWR

## 서론

임업의 직접적인 목적은 산림을 대상으로 목재생산뿐 아니라 산림환경 기능을 창출하는 생산지로서 가꾸어야 한다는 사회적인 요청과 함께 재생가능한 산림자원에 대한 관리 문제가 대두되고 있다. 따라서 인공조림에 의한 갱신은 지양되고 기존 천연림을 육성하는 정책이 중요한 과제일 것이다. 하지만 이들 산림을 구성하는 임분의 구조 개선시 실시되는 수하식재와 천연 발생 치수의 보육에는 임분내 광환경이 무엇보다도 중요한 제한인자가 될 수 있다<sup>5)</sup>.

이는 광선이 모든 식물의 대사작용과 생장에 필요한 궁극적인 에너지원이며 광합성을 통해 이들 에너지가 식물체 내에 고정되기 때문이다<sup>18)</sup>.

광선과 관련한 선행 연구결과 피음이 식물 생장에 미치는 영향은 식물의 물질생산과 직접 연관되며 식물의 물질생산과 피음에 관한 연구는 일찍이 荒木 등(1969)이 여러 수종의

1년생 유묘를 재료로 광도와 묘목의 생증량간의 관계를 연구하였고, 그의 내음성과 비내음성에 관한 연구를 위시하여 광도와 생장, 물질분배와의 관계에 관한 연구는 많은 수종에서 다양하게 이루어졌다<sup>1,9,11,12,14,15,17,19)</sup>.

국내에서도 광도가 유묘의 생장과 물질생산에 미치는 영향에 관한 연구가 층층나무, 곰솔, 잣나무 등 일부 수종을 대상으로 이루어졌다<sup>2,3,6,8)</sup>.

하지만 수종 구성이 다양한 우리나라의 산림에 이들 연구 결과를 그대로 적용하는 조림 기술 개발은 현실적으로 문제가 있으며 주요 수종에 대한 정확한 연구 결과가 필요할 것으로 사료된다.

본 연구에서는 인공피음에 의해서 광조건을 달리하여 자란 활엽수종을 대상으로 생장량과 물질생산량 등 생리·생태적 특성을 조사하여 이를 산림의 총체적 생산성을 고도화하는 조림기술 개발에 응용할 수 있는 기초자료를 제공하고자 하였다.

## 재료 및 방법

### 2.1. 시험지

대전광역시 유성구에 위치한 충남대학교 농과대학에 위치한 연습림 부설 묘포장에서 2000년 3월초부터 2000년 11월까지 실험을 실시하였다.

### 2.2. 연구재료

펜들라자작나무(*Betula pendula*), 물푸레나무(*Fraxinus rhynchophylla*), 층층나무(*Cornus controversa*) 2년생 묘목을 대상으로 4월초 피트모스, 마사토, 계분을 1:2:1로 잘 배합한 배양토를 사용하여 pot에 식재하였으며, 5월 초순까지 1개월간 무피음 하에서 정상적인 생리상태를 회복할 때까지 활착시켰다.

### 2.3. Pot 계배 묘목에 대한 인공 광처리

5월 초순 시중에서 판매하는 검정색 차광막을 이용하여 3단계로 나누어 피음처리를 하였다. 이들 각 피음처리구의 환경요인의 차이를 알아보기 위하여 온습도계(HM34C, Vaisala)와 광량측정기(Li-250, LI-Cor, Inc.)를 이용하여 정기적으로 측정하였으며, 6월중 맑은 날을 택하여 일일 시간대별로 지면과 평행한 방향으로, 처리 대상 묘목의 평균 묘고 높이에서 측정한 결과는 다음과 같다(Fig. 1).

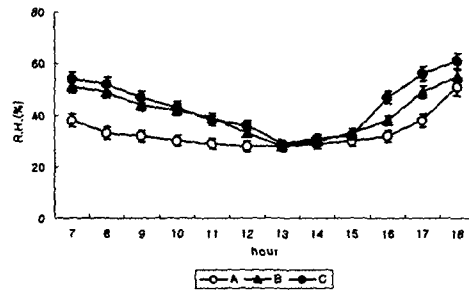
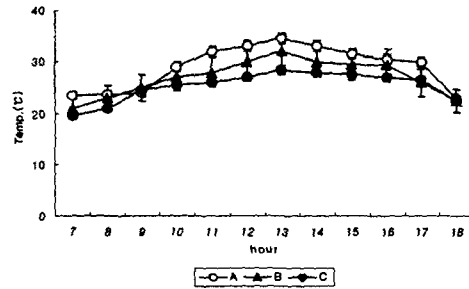
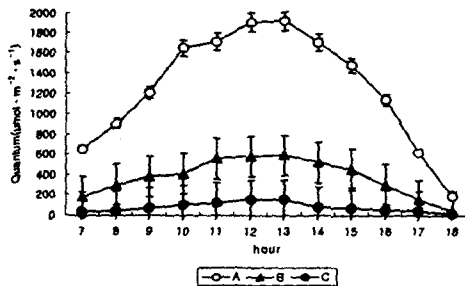


Fig. 1. Changes of light intensity, air temperature, and relative humidity in the nursery field subjected to three levels of artificial shading treatments in sunny days on June.

Relative light transmittances; A : 100%, B : 26~34%, C : 7~10%

피음망이 설치되지 않은 전광처리구의 상대광량을 100%로 설정한 후에 각 피음구에서 측정된 광량을 전광처리구의 광량과 비교하여 상대투광율로 환산하였다. 각 피음처리구 별로 반복 측정하여 환산한 상대투광량은 보통 피음처리구가 26~34%, 강피음처리구가 7~10%의 상대투광율을 유지하였다. 또한 피음망 내부의 대기온도도 피음처리가 강할수록 2~4°C의 차이를 보이며 낮아지는 경향을 보였고, 상대습도는 2~19%로 피음의 강도가 높을수록 상대습도가 높아지는 경향을 보였다.

2.4. 측정 및 결과 분석 방법

생장량은 5월초, 10월초에 총묘고와 근원경을 각처리별 수종별로 묘목 10본에서 측정하였고, 10월초에 묘목을 채취하여 잎, 가지, 뿌리를 구분하여 물질생산량을 측정하였으며, 잎을 건조하기 전에 leaf area meter(Li-1600, Li-co.)을 이용하여 엽면적으로 측정하였다. 건중량 및 엽면적 측정 결과에 의해 묘목 건중량의 배분비율 및 T/R율(지상부/지하부), SLA(Specific leaf area = Leaf area/leaf dry weight), LAR(Leaf area ratio = Leaf area/total dry weight), LWR(Leaf weight ratio = Leaf dry weight/total dry weight)을 계산하였다.

유묘의 성장특성 분석자료는 피음처리에 따른 영향을 분석하기 위하여 Duncan의 다중검정법으로 피음처리간 분석을 실시하였다. 모든 통계분석은 PC SAS program Version 8.0<sup>20)</sup>을 이용하여 실시하였다.

결과 및 고찰

조사대상 수종별 인공피음처리에 따른 상대성장량은 Table 1과 같다.

조사대상 수종의 묘고생장은 전 수종에서 인공피음에 대한 뚜렷한 차이는 나타나지 않았으나 층층나무의 경우 보통피음처리구에서 상대생장을 138.1%로 다른 처리구에 비해 묘고생장이 높게 나타났다. 하지만 근원직경생장에서는 전 수종에서 전광처리구에 비해 피음의 강도가 강해질수록 직경생장이 감소하는 것으로 나타났다. 각 수종의 상대성장량을 살펴보면 팬들라자작나무의 묘고생장은 보통피음처리구에서 123.8%로 다른 처리구에 비해 상대적으로 높게 나타났으며, 근원직경생장은 전광처리구, 보통피음처리구, 강피음처리구가 148.0% > 125.9% > 106.5% 순으로 높게 나타났다.

또한 수목 자체의 생리적 특성으로 고정생장을 하는 물푸레나무는 이식 후유증과 함께 6월이후 묘고 생장에서는 피음처리 간에 차이를 관찰할 수 없었다. 그러나 근원직경생장은 전광처리구가 138.2%, 보통피음처리구가 120.5%, 강피음처리구가 109.5%로 피음의 강도가 강할수록 근원직경의 생장율이 감소되는 경향으로 전광처리구보다는 보통피음처리구에서 약 15%, 강피음처리구에서는 약 30% 정도 낮게 나타났다.

층층나무의 묘고생장에서도 팬들라자작나무와 물푸레나무와 마찬가지로 보통피음처리구에서 138.1%로 상대생장율이 가장 높게 나타났다. 하지만 근원직경 생장에서는 보통피음처리구, 전광처리구, 강피음처리구가 141.8% > 130.8% > 120.9%로 보통피음 처리구에서 상대생장율이 높게 나타났다.

조사 대상 수종의 광환경의 차이에 의한 상대성장량은 전체적으로 이식 후유증과 함께 묘고생장이 뚜렷한 차이를 보이지 않았으며, 고정생장을 하는 물푸레나무와 층층나무는 광환경에 따른 뚜렷한 차이를 볼 수 없었으나 근원직경 생장은 피음의 강도가 강해질수록 상대생장율이 감소하는 경향을 나타냈다<sup>4, 8)</sup>.

조사대상 수종의 물질생산량을 특성을 Table 2에 나타내고 있다.

팬들라자작나무, 물푸레나무, 층층나무 유묘의 전체 물질생산량은 모든 처리구에서 피음의 강도가 강해질수록 감소하는 경향을 나타냈으며, 이러한 결과는 층층나무 1년생 유묘 등 선행연구결과와 비교해 볼 때 유사한 경향을 나타냈다<sup>6, 7)</sup>. 피음처리에 따른 각 수종의 변화를 살펴보면 팬들라자작나무는 전광처리구, 보통피음처리구, 강피음처리구에 따라 잎의 물질생산량은 9.2g, 5.1g, 1.7g 이었으며, 줄기의 물질생산량은 16.9g, 10.4g, 6.1g 이었다. 또한 뿌리의 물질생산량은 각 피음처리구별로 28.3g, 11.3g, 4.8g으로 피음의 강도가 강해질수록 통계적으로 유의적인 차이를 보이며 급격히 줄어드는 경향을 나타냈다.

Table 1. The relative growth ratios of the growth performances of height and root collar diameter in the seedlings of deciduous tree seedlings subjected to artificial shading treatments

Relative light intensities(%)		Height(cm)		Growth ratio(%)	Root collar diameter(mm)		Growth ratio(%)
		May	October		May	October	
<i>Betula pendula</i>	A	82.8	94.3	114.0	6.3	9.3	148.0
	B	85.9	106.5	123.8	6.6	8.3	125.9
	C	75.0	85.7	114.3	7.1	7.6	106.5
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	A	56.1	57.6	102.8	8.9	12.3	138.2
	B	61.2	63.1	103.0	7.5	9.1	120.5
	C	53.6	54.9	102.5	7.1	7.8	109.5
<i>Cornus controversa</i>	A	33.9	37.4	110.5	3.6	4.8	130.8
	B	32.1	44.8	138.1	3.3	4.6	141.8
	C	26.6	29.8	112.3	2.9	3.0	102.9

※ Relative Light transmittances; A : 100%, B : 26~34%, C : 7~10%

Table 2. Effect of light intensity on the biomass production and biomass distribution of deciduous tree Seedlings

Relative light intensities(%)		Dry weight(g)			T/R	Dry weight percentages of each part of seedlings(%)		
		Leaves	Shoot	Root		Leaves	Shoot	Root
<i>Betula pendula</i>	A	9.2±0.9a*	16.9±2.7a	28.3±4.2a	0.93±0.11a	17.0±1.2a	31.0±2.9a	51.9±2.8a
	B	5.1±1.1b	10.4±2.8b	11.3±2.3b	1.37±0.17b	19.2±2.3a	38.5±2.7b	42.4±3.3b
	C	1.7±0.8c	6.1±1.2c	4.8±1.3c	1.63±0.22c	12.9±3.7b	48.9±2.2c	38.2±3.0b
<i>Fraxinus rhynchophyll</i>	A	8.6±2.2a	20.0±3.2a	59.8±2.1a	0.51±0.13a	9.8±1.1a	23.6±5.3a	66.6±5.6a
	B	7.8±1.5ab	15.3±3.4b	28.7±6.1b	0.82±0.15b	15.1±0.8b	29.6±3.9a	55.4±4.3b
	C	5.9±1.6b	7.7±0.7c	13.9±3.3b	1.00±0.10c	21.3±2.5c	28.5±3.1a	50.2±2.5b
<i>Cornus controversa</i>	A	1.0±0.4a	1.6±0.4a	2.3±0.7a	1.13±0.17b	19.8±3.7b	33.0±2.9a	47.2±3.9a
	B	1.0±0.4a	1.4±0.3b	1.9±0.7b	1.31±0.23a	21.8±3.2ab	34.7±5.1b	43.6±4.2b
	C	0.5±0.1a	0.8±0.2b	0.6±0.2b	2.27±0.53a	24.9±2.6a	43.9±4.8b	31.2±4.8b

※ Relative Light transmittances; A : 100%, B : 26~34%, C : 7~10%

\* Different letters within a column indicate statistical difference at the 5% level by Duncan's multiple range test.

물푸레나무에서도 펜들라자작나무와 비슷한 경향으로 줄기의 물질생산량이 피음의 강도가 강할수록 통계적으로 유의적인 차이를 보이면서 급격히 감소하였으나, 잎의 물질생산량은 전광처리구가 8.6g, 보통피음처리구가 7.8g, 강피음처리구가 5.9g으로 감소하는 경향을 나타냈다. 또한 뿌리의 물질생산량도 피음의 강도가 강할수록 감소하는 경향을 나타냈지만 보통피음처리구와 강피음처리구간에는 통계적으로 유의적인 차이는 보이지 않았다.

층층나무에서도 다른 조사 수종과 마찬가지로 피음처리의 강도가 강할수록 물질생산량이 감소하는 경향을 보였지만 보통피음처리구와 강피음처리구와의 물질생산량의 차이가 적은 반면 전광처리구와 강피음처리구간에는 통계적으로 유의적인 차이를 보였다.

건물질 분배비율에 있어서는 층층나무와 물푸레나무에서는 광량이 감소할수록 엽과 줄기의 비율이 증가하는 경향을 보였으며, 뿌리의 비율은 감소하는 경향을 보였다. 그러나 펜들라자작나무에서는 줄기와 뿌리에서는 다른 수종과 같은 경향을 보였으나, 엽비율은 강피음처리구에서 급격히 감소하는 경향을 보였다.

일반적으로 높은 광도 하에서는 유묘의 뿌리 biomass는 줄기의 biomass 보다는 빨리 증가하지만 광도가 감소된 상태에서는 대부분의 수목이 수광경쟁에서 유리한 조건을 유지하기 위해 순biomass 생산의 대부분을 줄기의 묘고생장에 이용하게 되므로 T/R율은 증가하게 된다<sup>16)</sup>. 본 실험에서도 비슷한 결과로, 펜들라자작나무에서는 광량이 감소함에 따라 T/R율이 0.93에서 1.63으로, 물푸레나무에서는 0.51에서 1.00으로 층층나무에서는 전광처리구와 보통피음처리구 간에는 통계적으로 유의적인 차이를 보이지는 않았지만, 1.13에서 2.27로 증가하는 경향을 보였다. 이것은 광조건이 불리할수록 뿌리에 분배되는 물질의 비율이 상대적으로 낮아진 결과로 보여진다. 엽면적 지수와 관련된 결과를 Table 3에서 살펴보면 펜들라자작나무는 강피음처리구에서 아주 뚜렷하게 감소하는 경향을 보였는데 그 주요원인은 광부족에 의해서 낙엽이 지는 현상이 다른 수종보다 조기에 일어났기 때문이라고 생각되어진다<sup>7)</sup>.

물푸레나무와 층층나무는 보통피음처리구에서 933.4±186.6cm<sup>2</sup>, 221.8±98.6cm<sup>2</sup>로 엽면적이 가장

Table 3. Effect of light intensity on the leaf area, SLA, LAR, LWR of deciduous tree Seedlings

R.L.I(%)		Leaf area(cm <sup>2</sup> )	SLA(cm <sup>2</sup> · g <sup>-1</sup> )	LAR(cm <sup>2</sup> · g <sup>-1</sup> )	LWR(g · g <sup>-1</sup> )
<i>Betula pendula</i>	A	1444.0±203.1a	156.25±19.99b	25.02±1.57b	0.17±0.01a
	B	1147.8±348.4a	222.39±31.41b	35.89±2.75b	0.19±0.02a
	C	612.5±181.7b	389.58±89.02a	45.30±5.67a	0.13±0.04b
<i>Fraxinus rhynchophylla</i>	A	888.7±268.4a	102.67± 9.91c	10.12±1.64c	0.10±0.01c
	B	933.4±186.6a	119.92± 4.26b	18.04±0.88b	0.15±0.01b
	C	877.1±229.0a	147.93± 7.95a	33.44±1.77a	0.21±0.03a
<i>Cornus controversa</i>	A	129.3± 56.5a	129.50±68.00c	27.66±3.28c	0.20±0.04b
	B	221.8± 98.6a	229.94±17.20b	47.22±3.24b	0.22±0.03ab
	C	133.1± 38.9a	274.35±32.03a	68.83±5.02a	0.25±0.03a

※ Relative Light transmittances; A : 100%, B : 26~34%, C : 7~10%

\* Different letters within a column indicate statistical difference at the 5% level by Duncan's multiple range test.

넓었으나, 전광처리구과 강피음처리구에서는 광처리에 따른 뚜렷한 차이를 보이지 않았다.

SLA(specific leaf area)는 펜들라자작나무에서는 156.25~389.58, 물푸레나무에서는 102.67~147.93, 층층나무에서는 129.50~274.35로 모든 수종에서 광량이 감소할수록 증가하는 경향을 보였다.

물푸레나무의 경우는 펜들라자작나무나 층층나무에 비해 그 증가폭이 크게 나타나지는 않았다. 이러한 피음에 따른 SLA의 증가현상은 광량이 감소하면서 엽면적은 상대적으로 넓어지고 잎의 두께가 더욱 얇아지는데 그 원인이 있다. 이러한 경향은 여러 활엽수와 초본을 대상으로한 다른 실험들에서도 비슷한 경향을 나타내었다<sup>10,13,21</sup>.

LWR에서도 물푸레나무와 층층나무는 광량이 감소할수록 점진적으로 증가하는 경향을 보였다. 그러나 펜들라자작나무에서는 강피음처리구에서 조기 낙엽현상에 의해 엽물질생산량이 현저하게 감소하였기 때문에 LWR이 급격히 감소하는 모습을 보였다. 또한 LAR도 모든 수종에서 광량이 적은 조건에서 성장한 개체일수록 증가하였다.

펜들라자작나무에서의 엽물질생산량이나 엽면적은 강피음처리구에서 아주 뚜렷하게 감소하는 경향을 보였으며, 그 주요 원인은 광부족이 심해지면서 내음성이 약한 펜들라자작나무의 낙엽현상이 다른 수종보다 조기에 일어났기 때문이라고 생각되어진다. 물푸레나무와 층층나무에서는 보통피음처리구에서 엽면적이 가장 많았지만, 피음처리간에 통계적으로 유의적인 차이를 보이지는 않았다.

### 인용문헌

- 권기원, 김선아, 이돈구. 1996. 인공 피음처리 하에서 자라는 몇가지 침엽수 및 활엽수 잎의 엽록소 함량에 미치는 광도 효과. 충남대학교 환경 문제연구소. 14:42-49.
- 김영채. 1988. 무기적 환경요인이 잣나무 유묘의 생육에 미치는 영향에 관한 연구(VII) -이식상에서의 중량생장에 관한 피음처리 영향-. 한국임학회지. 77(1) : 100-108.
- 김종진. 2000. 광도가 곰솔 유묘의 성장과 물질생산에 미치는 영향. 임산에너지. 19(1) : 7-12.
- 이경준. 1997. 수목생리학. 서울대학교 출판부. pp. 30-80.
- 이돈구의 8인. 1994. 국유림 경영 현대화 산학 협동 실연 연구 보고서(V). 산림청 pp 314.
- 조재형, 홍성각, 김종진. 2000. 피음이 층층나무 1년생 유묘의 성장에 미치는 영향. 임산에너지. 19(1):20-29.
- 최정호. 2001. 인공피음이 주요수종의 성장 및 수분특성과 광합성에 미치는 영향. 충남대학교 대학원 박사학위논문. pp. 35-38.
- 최정호, 권기원, 정진철. 2002. 인공피음처리가 주요 활엽수종의 성장과 물질생산에 미치는 영향. 임산에너지. 21(1):65-75.
- 谷本丈夫. 1975. 林木の生長に及ぼす人工庇陰の影響(I). 日林誌. 57(12) :407-411.
- 谷本丈夫. 1976. 林木の生長に及ぼす人工庇陰の影響(II). 日林誌. 58(5) :155-160.
- 三那三郎, 四手井綱英. 1965. 陽光量と樹木の生育に関する研究(I) 2,3の落葉廣葉樹苗木の庇蔭効果について. 日林誌. 47(1):9-16
- 荒木眞之. 1969. 庇陰下におけるカラマツ苗木の大小差と生長. 日林誌. 51(6) : 143-149
- Loach, K. 1967. Shade tolerance in tree seedlings 1. Leaf photosynthesis and respiration in plants raised under artificial shade. New Phytol. 66 : 607-621.
- Loach, K. 1970. Shade tolerance in tree seedlings 1. Growth analysis of plants raised under under artificial shade. New Phytol. 69 : 273-286.

15. Jackson, L. W. R. 1967. Effect of shade on leaf structure of deciduous tree species. *Ecol.* 48 : 498-499.
16. Kimmins, J. P. 1997. *Forest Ecology*. The University of British Columbia, Macmillan Publishing Company. 168p.
17. Kolb, T. E. , and K.C. Steiner. 1990. Growth and biomass partitioning of northern red oak and yellow-poplar seedlings : Effects of shading and grass root competition. *Forest Science.* 36 : 34-44
18. Kozlowski, T. T., P. J. Kramer, and S. G. Pallardy. 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. A.P.. N.Y. 811pp.
19. Robert H. Jones, and Kenneth W. McLeod. 1990. Growth and photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese Tallowtree and Carolina Ash Seedlings. *Forest Science.* 36 : 851-862
20. SAS Institute Inc. 2000. *SAS/STAT TM Guide for personal Computer*. Version 8 Edition. SAS Institute Inc., N. C. 1026p.
21. Sims, D. A. and R. W. Pearcy. 1992. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza*(Araceae) to a transfer from low to high light. *Amer. J. Bot.* 79(4) : 449-455.