

數種 常綠植物의 越冬 중 水分狀態

金 俊 鎬 · 李 昌 錫

(서울대학교 自然科學大學 植物學科)

Water Status of Several Evergreen Plants during Overwintering

Kim, Joon-Ho and Chang-Seok Lee

(Department of Botany, Seoul National University)

ABSTRACT

The water status of the leaves of several evergreen plants was investigated in order to discuss the geographical distribution of them. Relationship between relative water content and water potential of the leaves showed linear decrease for evergreen conifers but exponential decrease for Korean box tree (*Buxus microphylla* var. *koreana*). On the basis of the leaf water potential, the water status of the conifers during wintering was distinctly divided into three periods; hardening, cold resistance and dehardening, but lacking in those periods for the Korean box tree, where the status continuously decreased. In the cold resistance the leaf water potentials were -23 bar for both spruce (*Picea jezoensis*) and yew (*Taxus cuspidata*) and, -12 bar for both Korean white pine (*Pinus koraiensis*) and red pine (*Pinus densiflora*). From these results and threshold temperature at beginning of hardening, distribution of the conifers was explained that in order of the red pine, the Korean white pine, the yew and the spruce the distribution could be extended at higher altitudes and in more northward areas, whereas the distribution of the Korean box tree was restricted to the lowland of temperate zone.

緒 論

온대지방에서 월동하는 상록식물의 잎은 그 끝이 시들거나 변색하는 현상이 나타난다. 이 원인은 극심한 水分缺乏으로 인한 傷害로 생각되어 왔다(Wardle, 1968, 1974; Sakai, 1970; Lindsay, 1971; Kozłowski, 1976; Daubenmire, 1979; Larcher, 1980). Kozłowski(1976)는 이러한 상해의 원인을, 청명한 겨울 낮의 햇빛에 의한 대기온도 상승에 따른 증산량 증가와 根圈의 저온으로 인한 吸水量 부족의 불균형에서 온다고 설명하였다. 또, 겨울의 찬바람도 증산량을 증가시키고, 그 양은 긴 겨울에 보충되지 않은 채 누적적으로 증가된다(Tranquillini, 1964). 乾燥傷害는 미성숙 조직에서 큰데, 그 조직의 저온에 대한 馴化期間은 冬季의 생존에 중요한 영향을 미친다(Wardle, 1974). 즉, 겨울중 잎의 蒸散率은 큐티클층의 厚薄에 따라 다른데 그 두께는 잎의 성장기간의 길이와 관계가 있다(Tranquillini, 1976). 따라서 겨울중 식물조직의 수분결핍 상해는 現實的 低溫보다 오히려 조직의 未馴化에 원인이 있을 것이다(Kincaid and Lyons, 1981). 식물 조직의 乾燥抵抗과 低溫抵抗은 세

포질 밖으로 脫水되는 점에서 같다(Larcher, 1980). 즉 細胞내의 수분은 低溫에서 脫水되어 細胞間隙 내에서 結氷하므로 건조하는데, 溫帶植物은 세포막의 透過性이 작아서 충분히 탈수되지 않은 물이 세포내에서 結氷하여 죽지만, 寒帶植物은 투과성이 크므로 완전히 탈수되어 세포내 결빙이 없는 채 월동한다(Burke *et al.* 1976).

한편, 식물조직이 겨울에 수분결핍을 경험한다는 이상의 결과와는 대조적으로, *Eucalyptus pauciflora*의 어린 잎은 겨울에 枯死하지만 수분량은 감소되지 않는다(Slatyer, 1976). Marchand and Chabot(1978)는 상록침엽수 잎이 休眠 때문에 증산율이 낮아지는데, 그 원인은 冷風이 잎과 대기 사이의 熱平衡을 유지시키는데 있다고 주장하였다. 또, 잎이 불리한 환경에서 기공을 닫음으로써 생장기의 10배 이상의 擴散抵抗을 가지게 되어 수분 손실이 차단된다. 예컨대, *Picea rubens* 잎의 수분 포텐셜은 幼·老植物, 高度 및 季節 등의 차이보다 오히려 한 개체 내의 부분에 따른 차이가 더 컸다(Kincaid and Lyons, 1981).

한편, 한국에서 常綠葉을 가지고 월동하는 식물은 대부분 針葉植物이며, 소수의 闊葉植物이 있을 뿐이다. 침엽수 중에서도 주목과 가문비나무는 亞寒帶 또는 亞高山에, 소나무와 잣나무는 溫帶 또는 低地에 분포하고, 상록활엽식물인 회양목은 한반도 중부의 山麓에 분포한다(Nakai, 1918a, b; 鄭 및 李, 1965; 康, 1984a, b). 월동중 이들 상록식물의 水分狀態에 관한 연구는 아직 미흡하다.

본 연구의 목적은 한반도에서 상록잎을 가지고 월동하는 몇 종 식물 잎의 상대수분함량과 수분 포텐셜의 계절 변화를 측정하여 水分狀態의 변화 패턴을 밝히고, 더욱 이 식물들의 지리적 분포를 논의하는 데 있다.

材料 및 方法

재료 재료는 상록침엽식물인 주목(*Taxus cuspidata*), 가문비나무(*Picea jezoensis*), 잣나무(*Pinus koraiensis*) 및 소나무(*Pinus densiflora*)와 상록활엽식물인 회양목(*Buxus microphylla* var. *koreana*)의 잎을 이용하였다. 1983년 재료는 서울대학교 구내에서, 1985~1986년의 것은 충북대학교 구내의 것을 각각 이용하였다. 수분포텐셜의 日變化를 막기 위하여 오전 7:30~8:00에 측정하였고, 식물체 각 부위 간의 오차를 막기 위하여 가능한 한 동일 부위의 잎을 채취하였다.

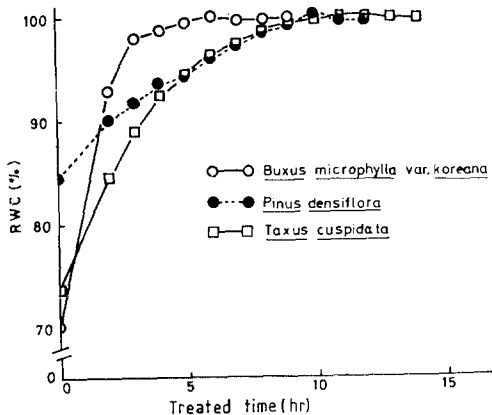


Fig. 1. Time trend in hour for saturating relative water content(RWC) in the different kinds of leaf.

수분포텐셜 및 상대수분함량의 측정 Shardakov법(Barrs, 1968)에 의하여 잎의 수분포텐셜을 측정하였다. 재료에 손이 닿지 않도록 폴리에틸렌 장갑을 끼고 잎을 2mm 길이로 절단하였다. 1.0M 설탕원액을 0.05 M 차이로 희석한 일련의 용액에 재료를 담근 후 밀폐하여 항온기 내에서 10hrs 유지한 후 반응을 관찰하였다. 상대수분함량(RWC)은 Čatský(1974)와 Suh and Kim(1981)에 따라 채취한 잎의 현장생중량, 수분포화중량 및 건중량을 각각 측정하여 다음 식으로 계산하였다.

$$RWC = \frac{\text{현장생중량} - \text{건중량}}{\text{수분포화중량} - \text{건중량}} \times 100$$

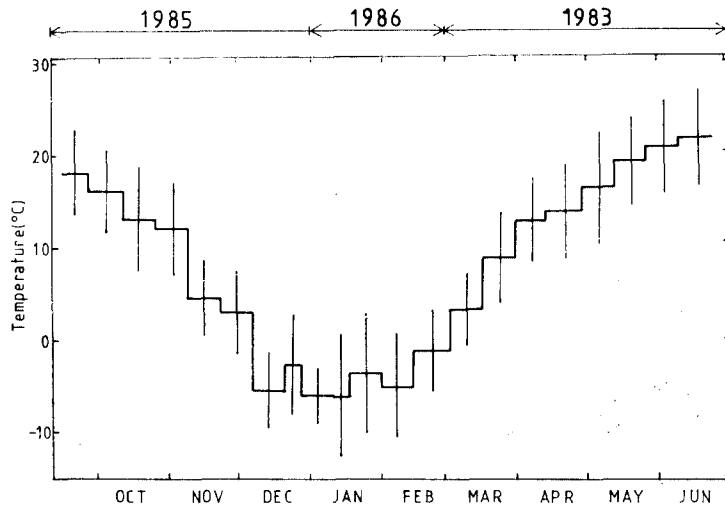


Fig. 2. Fluctuation of mean temperature at each sampling period(histogram) and standard deviation(vertical line).

예비실험에서 잎을 물에 담그어 수분포화에 도달하는데 회양목은 6hrs, 소나무와 주목은 10hrs 소요되었으므로(Fig. 1), 본 실험에서도 수분포화중량은 위의 시간에 맞추어서 잎을 물에 담그었다. 이들의 측정은 3회 이상 반복하였다.

기상요인 기상요인은 중앙기상대의 자료를 이용하였다. 월동중 잎의 수분포텐셜과 가장 밀접한 관계를 갖는 기온은, 수분포텐셜을 측정한 기간별 평균값과 표준편차를 계산하였다(Fig. 2). 강수량은 실제로 본 연구를 위하여 재료를 채취한 서울(1983. 3. ~6.)과 청주(1985. 9. ~12. 및 1986. 1. ~2.)의 기록을 종합하였다(Fig. 3).

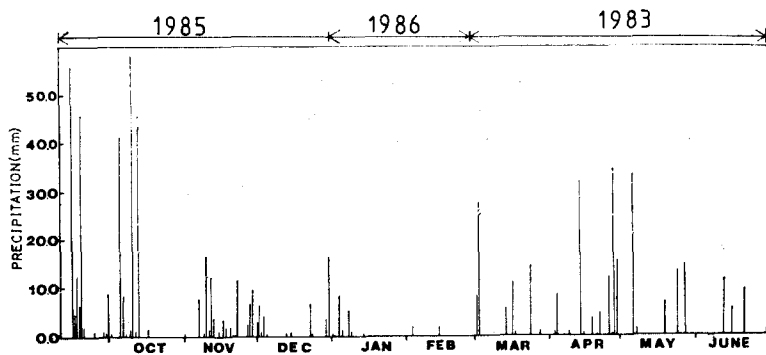


Fig. 3. Daily precipitation in mm during the experimental period. Data in 1983 is recorded in Seoul and those in 1985~1986 recorded at Chungju.

結 果

기상요인 재료의 표집기간 별 평균기온이 0°C 이하로 되는 기간은 12월~2월의 약 3개월이었다(Fig. 2). 표집기간별 평균기온은 10월~12월 초순에는 급격한 직선적 저하를 보였고, 12월 초순~2월 하순에는 0°C 이하에서 수평을 유지하였으며, 3월 초순~5월 하순에는 직선적 상승을 하였다.

강수량은 10월 중순~2월 하순에는 현저히 적었고, 3월 초순~4월 하순에는 다소 증가하였지만, 5월 초순~6월 하순에는 감소하였다(Fig. 3).

잎의 수분포텐셜과 상대수분함량 수분 포텐셜과 상대수분함량 사이의 관계는 침엽식물 잎에서는 1차함수적 비례를 나타내었지만, 회양목 잎은 log함수적 비례를 나타내었다(Fig. 4). 양자 사이의 관계에 대하여 Suh and Kim(1981), Kim and Lee-Stadelmann(1984) 및 Lee(1982)는 각각 강낭콩과 넝쿨고사리에서 1차함수 또는 log함수적 정비례를 관찰하고 있다. 여기에서 월동중의 회양목 잎은 針葉植物 잎보다 相對水分含量이 낮아짐에 따라 수분포텐셜이 더 급격히 저하됨이 주목된다.

잎의 수분포텐셜 및 계절변화 침엽식물인 주목, 가문비나무, 소나무 및 잣나무와 상록활엽식물인 회양목의 수분포텐셜 변화의 패턴은 서로 달랐다(Fig. 5). 생육기간의 정상 수분포텐셜은 주목, 가문비나무, 잣나무, 소나무 및 회양목 잎에서 각각 -14.7, -15.7, -8.7, -8.4, 및 -15.5 bars로서 큰 차이가 없었다.

그런데, 침엽수 잎의 수분포텐셜은 10월 초순~11월 중순부터 12월 초·중순까지 기온에 비례하여 저하하였다. 이 기간이 침엽식물 葉組織의 硬化期(hardening period)라고 생각된다(Larcher, 1980). 경화기의 온도(t) 하강과 수분포텐셜(ψ) 저하 사이의 관계를

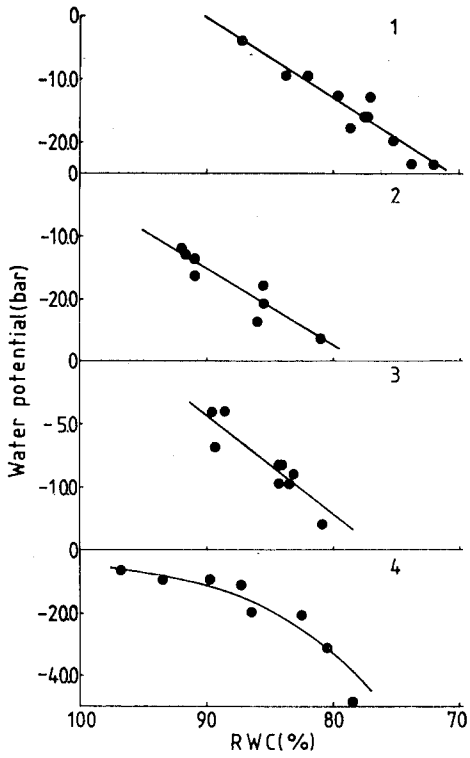


Fig. 4. Relationships between relative water content(RWC) and water potential for the evergreen leaves.
 1: *Taxus cuspidata* $\psi = 1.3rwc - 117.8$, $r = 0.95$
 2: *Picea jezoensis* $\psi = 1.2rwc - 125.9$, $r = 0.93$
 3: *Pinus koraiensis* $\psi = 0.8rwc - 73.0$, $r = 0.91$
 4: *Buxus microphylla* var. *koreana* $\psi = -11.54 \cdot e^{0.1rwc}$, $r = 0.94$

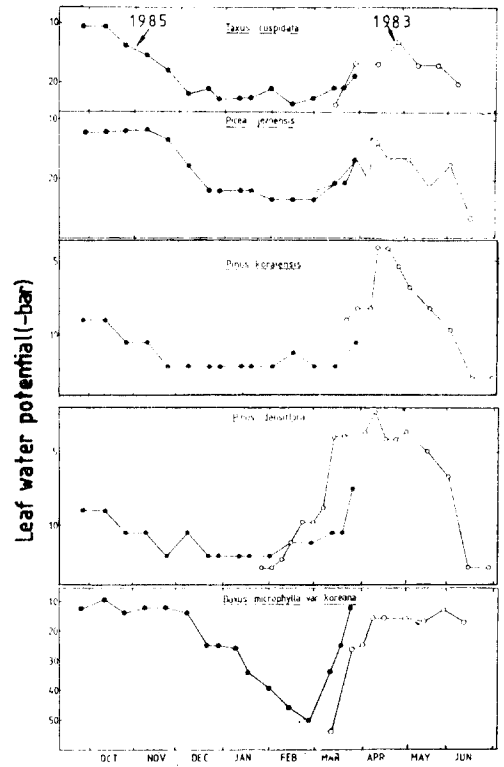


Fig. 5. Changes of leaf water potential in the evergreen plants during wintering.

Table 1. Formulas explaining relationship between water potential (ψ) and temperature (t) for hardening period in autumn and dehardening period in spring

Species	Hardening	Dehardening
<i>Taxus cuspidata</i>	$\psi=0.5t-20.5$	$\psi=0.5t-22.0$
<i>Picea jezoensis</i>	$\psi=0.6t-18.8$	$\psi=0.4t-22.5$
<i>Pinus koraiensis</i>	$\psi=0.3t-13.4$	$\psi=0.3t-10.6$
<i>Pinus densiflora</i>	$\psi=0.3t-13.4$	$\psi=0.4t-10.6$
<i>Buxus microphylla</i> var. <i>koreana</i>	$\psi=1.1t-15.3$	$\psi=2.4t-46.0$

Temperature in *Buxus microphylla* var. *koreana* during hardening period indicates the accumulative value of temperature below 0°C

回歸式으로 유도하여 Table 1에 종합하였다. 여기에서 回歸係數는 회양목, 가문비나무, 주목, 잣나무=소나무 순으로 값이 작았다. 즉, 회양목은 온도 하강에 따라 수분포텐셜의 저하가 가장 빨랐고, 잣나무와 소나무가 느리게 일어났다. 침엽식물의 종류별 경화 개시기는 주목, 잣나무 및 소나무는 10월 초순부터, 가문비나무는 그 보다 1개월 늦은 11월 초순부터였다. 경화의 停止는 前 3者에서 11월 하순~12월 초순에, 後者에서 12월 중순에 일어났다.

평균기온이 0°C 이하로 유지된 12월 초·중순부터 2월 하순 사이의 침엽식물 수분포텐셜은 대체로 일정 값을 계속 유지하였다. 이 기간이 針葉植物의 耐寒期 또는 休眠期(cold resistance or dormancy period)라고 생각된다. 내한기의 수분포텐셜은 주목, 가문비나무, 잣나무 및 소나무에서 각각 -23, -23, -12 및 -12 bars로서 가문비나무와 주목이 낮고 잣나무·소나무가 높았다(Table 2). 침엽식물이 耐寒期에 수분포텐셜을 일정하게 유지한 채 더 이상 저하되지 않는 까닭은 耐寒性 針葉植物의 특이한 耐寒機作이라고 생각된다(Marchand and Chabot, 1978; Kincaid and Lyons, 1981). 기온이 0°C 이상으로 상승한 후, 주목과 가문비나무는 3월 초순부터, 잣나무와 소나무는 3월 하순(1983년의 소나무는 2월 중순)부터 약 1개월간 수분포텐셜이 상승하였다. 이 기간이 脫硬化期(dehardening period)이다(Larcher, 1980). 탈경화 과정의 온도와 수분포텐셜의 관계식을 Table 1에 표시하였다. 이 회귀식에서 침엽식물 중 주목이 온도 상승에 따라 포텐셜이 가장 빨리 높아지고, 잣나무가 가장 느리게 높아졌다. 수분포텐셜의 변화는 가문비나무에서 경화 과정중에 빠르고, 잣나무에서 탈경화 과정중에 빨랐고 그밖의 식물은 양 과정이 같았다. 수분포텐셜은 4월 초순~5월 초순의 약 1개월간 높은 채 유지되다가 5~6월 이후에 다시 낮아져서 주목, 가문비나

Table 2. Threshold temperature in both hardening and dehardening periods, and water potentials in different conditions

Species	Temperature(°C)				Water potential(bar)		
	Hardening		Dehardening		Growth period	Dormancy in winter	Drought in summer
	Begin- ing	End	Begining	End			
<i>Taxus cuspidata</i>	13.0	-2.5	3.5	9.0	-14.7±3.4	-22.6±0.9	-19.7±1.9
<i>Picea jezoensis</i>	4.5	-5.5	3.5	9.0	-15.7±3.4	-23.1±0.5	-26.7±0.9
<i>Pinus koraiensis</i>	13.0	4.5	3.5	9.0	-8.8±0.4	-12.0±0.8	-12.9±1.8
<i>Pinus densiflora</i>	13.0	4.5	3.5	9.0	-8.4±0.8	-11.7±0.6	12.9±1.8
<i>Buxus microphylla</i> var. <i>koreana</i>	-5.5	-1.0	3.5	13.0	-15.5±1.5	-50.5±1.5	-17.0±0.7

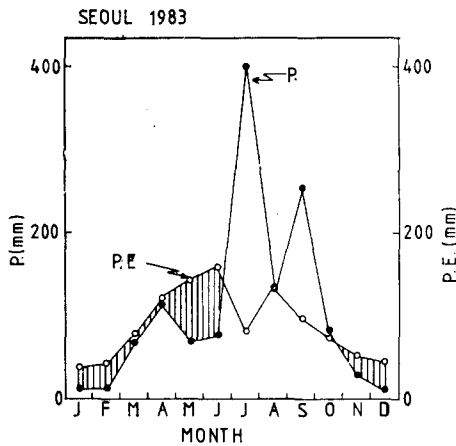


Fig. 6. Annual changes of precipitation and potential evaporation in Seoul, 1983.

일정하게 높은 값을 계속 유지하였다. 즉 회양목의 수분포텐셜은, 침엽식물이 경화기와 내한기의 구별이 있는 것과 대조적으로, 월동중 계속하여 저하되었다. 따라서 회양목이 2월 하순 이후에 0°C 이하의 저온이 계속 유지된다면 수분포텐셜의 저하로 말미암아 水分狀態가 危機를 면치 못할 것이다. 脫硬化가 끝난 회양목의 수분포텐셜은 약 -16 bars를 유지하였다. 그리고 회양목은 夏季에 수분결핍을 경험하였는데도, 침엽식물과는 대조적으로, 수분포텐셜이 저하되지 않았다(Fig. 3 및 5 참조).

論 議

상록식물 잎의 硬化와 脫硬化의 開始期와 終了期의 평균 기온 閾值, 그리고 생육기, 내한기 및 여름의 수분결핍기의 수분포텐셜을 Table 2에 종합하였다. 경화 개시 기온역치는 회양목 -5.5°C , 가문비나무 4.5°C 이고, 나머지는 13°C 였다. 脫硬化 개시 기온역치는 모두 3.5°C 였다. 회양목은 침엽수보다 파격적으로 낮은 온도에서 경화되기 시작하고, 가문비나무가 다른 침엽식물보다 저온에서 경화된다. 低溫에 견디면서 월동하는 식물은 耐寒期의 수분포텐셜이 대단히 중요한 越冬 危機가 될 것이다. 본 실험에서 내한기의 가문비나무와 주목 잎은 모두 -23 bars를, 잣나무와 소나무는 모두 -12 bars를 유지하여 前2者は 後2者보다 약 1/2로 수분포텐셜이 낮게 유지되었다(Fig. 5 및 Table 2). 이러한 수분포텐셜의 차이는 상록침엽식물의 垂直 또는 地理分布의 제한요인이 될 것이다(Burke *et al.* 1976).

가문비나무와 주목은 한반도 남부에서는 해발 1,300m 이상(康, 1984a, b), 북부에서는 1,200m(Nakai, 1918a)에 분포하고 잣나무는 남부에서 600~1,200m, 북부에서 山麓에 분포하는 亞寒帶植物이다(鄭 및 李, 1965). 이들이 분포하는 高度나 地理分布로 보아 가문비나무가 가장 높거나 보다 北方에, 주목과 잣나무는 그보다 낮거나 南方에 분포한다.

본 실험 결과로부터 가문비나무는 가장 늦은 硬化 開始期, 낮은 氣溫 閾值, 내한기중의 낮은 수분포텐셜을 갖는 것으로 보아 耐寒性이 가장 강한 식물이라고 판단된다. 주목과 잣나무는 경화 개시기와 기온역치는 같지만 내한기의 수분포텐셜은 전자가 후자보다 1/2만큼 낮다. 따라서 주목이 잣나무보다 높은 標高나 北方에 분포할 수 있는 耐寒性을 가질 것이다. 소나무는 다른 침엽식물보다 내한성이 적을 것으로 보인다. 이상에 언급한 越冬중의

무, 잣나무 및 소나무가 각각 -20 , -27 , -13 및 -13 bars를 가졌다. 이러한 포텐셜의 저하는 강수량 부족에 의한 根圈의 水分缺乏에 원인이 있을 것으로 생각된다. 실제로 본 실험이 이루어지던 1983년 5~6월의 강수량은 적었고 잠재증발량은 많았다(Fig. 6). 따라서 針葉植物은 수분 결핍을 경험하였을 것으로 예상되며, 이 기간의 수분포텐셜은 생육기간의 평균값보다 낮아서 冬季의 수준이었다.

한편 常綠闊葉植物인 회양목의 수분포텐셜은 12월 초순부터 2월 하순까지 지속적으로 저하되었고, 3월 초순~4월 중순에 급격히 상승하였으며(脫硬化期) 그 이후에는

水分狀態로 보아 소나무, 잣나무, 주목, 가문비나무의 順으로 높은 標高 또는 보다 北方으로 分布限界를 넓힐 수 있을 것이다. Burke 등(1976)은 온대식물인 *Quercus rubra*가 -13°C 에서 세포간격내 結氷이, -40°C 에서 세포내 結氷이 일어남으로써 죽으므로 그 分布가 南方에 한정되지만, 寒帶植物인 *Picea mariana*와 *Populus tremuloides*는 세포간격내 結氷만 일어날 뿐 충분히 脫水되어 세포내 結氷이 일어나지 않은 채 월동하므로 그 分布가 北方에 까지 확대되는데 그 原因은 細胞膜의 透過性 差異라고 밝히고 있다.

한편, 회양목은 상대수분함량과 수분포텐셜의 관계(Fig. 4), 경화 개시기의 낮은 기온역치(Table 2), 경화 과정 중의 수분포텐셜의 계속된 저하 및 夏季의 乾燥期의 수분포텐셜의 不變(Fig. 5) 등으로 미루어, 침엽식물과는 다른 水分狀態임을 알 수 있다. 가문비나무와 주목이 耐寒期에 수분포텐셜을 일정하게 유지하여 乾燥傷害를 기피하고 있는데 비하여 회양목은 계속 저하하므로 傷害를 받을 가능성이 있다. 실제로 회양목이 한반도 中部의 山麓(溫帶)에 분포할 뿐 亞高山이나 亞寒帶에 분포하지 않는 이유가 저온 기간의 수분포텐셜의 계속 저하로 설명된다. 또, 회양목이 여름의 乾燥期에도 수분포텐셜이 낮아지지 않는 현상이 이에 큐티클층이 발달됨으로써 증산이 억제될 것이 예상되고(Tranquillini, 1976), 또 바위틈에서 생육하므로 유전적으로 乾燥耐性이 있는 것으로 생각된다. 또 회양목은 여름의 건조기에 수분포텐셜을 일정하게 유지하고, 월동중에는 계속 저하하는 현상으로 보아 乾燥보다 低溫이 그 分布限界를 한정하는 요인이 될 것이다.

摘 要

越冬 중 몇 종의 常綠植物 잎의 水分狀態를 측정된 결과로 부터 그 식물들의 地理分布를 논의하였다.

기온변화에 따른 상록 잎의 相對水分含量과 수분포텐셜의 관계는 針葉植物에서 1차함수에, 회양목에서 log함수에 따라 변화하였다. 월동 중 침엽식물 잎의 수분포텐셜은 硬化期, 耐寒期 및 脫硬化期로 구분되었고, 耐寒期의 평균 수분포텐셜은 가문비나무와 주목에서 -23bar , 잣나무와 소나무에서 -12bar 였다. 그런데 회양목 잎의 수분포텐셜은 월동 중 계속 저하하였다. 잎의 수분포텐셜을 기초로 한 침엽식물의 分布는 소나무, 잣나무, 주목, 가문비나무의 순으로 보다 높은 標高와 보다 北方으로 확대될 수 있고, 회양목의 그것은 溫帶의 低地에 한정됨이 설명되었다.

引 用 文 獻

- 鄭台鉉·李愚喆. (1965). 韓國森林植物帶 및 適地適樹論. 成大論文集, 10 : 329~434.
 康祥俊. (1984 a). 小白山 주목群落의 構造와 動態. 자연보존, 48 : 31~48.
 康祥俊. (1984 b). 智異山 亞高山 針葉樹林의 再生過程. 생태학회지, 7 : 185~193.
 李點淑. (1982). 녁줄고사리 地下莖의 乾燥抵抗에 대한 生態學的 研究. 서울대碩士學位論文 p. 63.
 Barrs, H.D. (1968). Determination of water deficits in plant tissues. In, Water deficits and plant growth. Vol. 1. T.T. Kozlowski, (ed.). Academic Press, N.Y. pp. 235-368.
 Burke, M.J., L.V. Gusta, H.A. Quamme, C.J. Wieser and P.H. Li. (1976). Freezing and injury in plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 27 : 507~528.
 Čatský, J. (1974). Relative water content. In, Methods of studying plant water relations. B. Slavík, (ed.). Springer-Verlag, Berlin. pp. 136~156.

- Daubenmire, R.F. (1979). Plants and environment. 3rd ed. John Wiley and Sons, N.Y. pp.74~154.
- Kim, J.H. and O.Y. Lee-Stadelmann. (1984). Water relations and cell wall elasticity quantities in *Phaseolus vulgaris* leaves. J. Exp. Bot., 35 : 841~858.
- Kincaid, D.T. and E.E. Lyons. (1981). Winter water relations of red spruce on Mount Monadnock, New Hampshire. Ecology, 62 : 1155~1161.
- Kozlowski, T.T. (1976). Water supply and leaf shedding. In, Water deficits and plant growth, Kozlowski, T.T. (ed.), Vol. 4, Academic Press, New York. pp.191~231.
- Larcher, W. (1980). Physiological plant ecology, 2nd ed. Springer-Verlag, New York, pp.18~60.
- Lindsay, J.H. (1971). Annual cycle of leaf water potential in *Picea engelmannii* and *Abies lasiocarpa* at timberline in Wyoming. Arctic and Alpine Research, 3 : 131~138.
- Marchand, P.H. and B.F. Chabot. (1978). Winter water relations of tree-line plant species on Mt. Washington, New Hampshire. Arctic and Alpine Research, 10 : 105~116.
- Nakai, J. (1918a). Report on the vegetation of Diamond Mountains, Corea (in Japanese). The Government of Chosen, Seoul. p.204.
- Nakai, T. (1918b) Flora of Mt. Paik-Tu-San. (in Japanese). The Government of Chosen. p.77.
- Sakai, A. (1970). Mechanism of desiccation damage of conifers wintering in soil-frozen areas. Ecology, 51 : 657~664.
- Slatyer, R.O. (1976). Water deficits in timberline trees in the Snowy Mountains of South-eastern Australia. Oecologia(Berlin), 24 : 357~366.
- Suh, K.H. and J.H. Kim. (1981). Effects of water stress on leaf diffusive resistance and net photosynthetic rate in snapbean (*Phaseolus vulgaris* L.). Korean J. Bot., 24 : 61~72.
- Tranquillini, W. (1964). The physiology of plants at high altitudes. Ann. Rev. Plant Physiol., 15 : 345-362.
- Tranquillini, W. (1976). Water relations and alpine timber line. In, Water and plant life. O.L. Lange, L. Kappen and E.D. Sculze(eds). Springer-Verlag, Berlin, pp.473~491.
- Wardle, P. (1968). Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) at its upper limits on the Front Range, Colorado. Ecology, 49 : 483~495.
- Wardle, P. (1974). Alpine timberlines. In, Arctic and alpine environments. J.D. Ives and R.G. Barry (eds). Methuen, London. pp.371~402.

(1986年 11月 20日 接受)