

標高 勾配上에 分布하는 *Populus*屬 (버드나무科) 3種 植物 잎의 葉綠素 含量

車 榮 一

(慶熙大學校 自然科學大學 環境保護學科)

Leaf Chlorophyll Contents of Three *Populus* (Salicaceae) Species Occurring on Elevational Gradient

Cha, Young-II

(Dept. of Environmental Sciences, Kyung Hee Univ.)

ABSTRACT

On the east slope of the front ranges of the Colorado Rockies, USA, three species of *Populus* are distributed at different elevations from the Great Plains to the timberline. At elevations 1,720 m (*P. sargentii*), 2,335 m (*P. angustifolia*) and 3,190 m (*P. tremuloides*) chlorophyll contents of leaves of these dioecious trees were determined.

Total chlorophyll content was in the range of 0.86~1.56 mg/g leaf, increasing with elevation as a second-degree polynomial, and the peak content was estimated to be reached at about 2,800 m.

Total chlorophyll content was greater in female than in male trees in the two higher elevation species, but not in *P. sargentii*, the low elevation species.

Chlorophyll *b* content was greater than chlorophyll *a* content in the same two higher elevation species. The increase of total chlorophyll content with the increase in elevation was due more to the increase of chlorophyll *b* than to the increase of chlorophyll *a* content.

These phenomena appear to be the result of adaptation of these species to different environmental condition at different elevation. Sequential distribution of plant populations on environmental gradients in such a way that variation in given plant characters parallell the environmental gradient must occur not only in ecotypes of a species, but also in different but closely related species.

緒 論

標高가 높은 곳은 氣溫이 낮고 生育期間이 짧으므로 이러한 곳에 棲息하는 植物이 짧은 生育期間 內에 年生活環을 完結하기 위해서는 光合成을 비롯한 諸般 代謝를 빠른 속도로 進行시켜야 한다(Marr, 1961; Tranquillini, 1964; Bliss, 1971).

Taraxacum officinale 이나 *Verbascum thapsis* 등 여러 植物에서 標高가 높아질수록 잎의 葉綠素 含量이 큰 것은 이와 같은 必要性 때문인 것으로 생각되고 있다(May and Villarreal,

1974; Williams *et al.*, 1975).

高等植物에 있어 總葉綠素 含量은 葉綠素 *a*와 *b*의 含量에 依해 決定되는데, 葉綠素 *b*는 *a*보다 쉽게 光酸化(Rabinowitch, 1945) 되며, 이로 인해 光合成 明反應에 보다 必須的인 葉綠素 *a*를 보호하는 역할도 한다(Bishop, 1966). 따라서 棲息地의 標高 增加에 따른 總葉綠素 含量의 增加는 葉綠素 *a*보다는 *b*의 增加에 더 크게 基因할 것이다.

標高의 差異에 따른 이와 같은 植物 形質의 變化에 關한 지금까지의 報告는 同種의 植物 個體群, 即 生態型에 對한 것이었다(Clausen, *et al.*, 1940; Gerhold, 1958; Mooney and Billings, 1961; McNaughton, 1967, 1975; Tiezen and Bonde, 1967; Williams, 1971; May and Villarreal, 1974; Means, 1974; Williams *et al.*, 1975). 그러나 標高 增加에 따른 葉綠素 含量의 增加가 環境要因의 差異로 인한 植物의 適應에 基因하는 것이라면 이러한 現象은 同種의 生態型들에서만이 아니라 近緣의 異種 植物들에서도 나타날 것으로 생각된다.

美國 Colorado州 Rocky山脈 東斜面에는 3種의 *Populus*屬(버드나무科) 植物이 서로 다른 垂直分布를 나타내고 있다. *P. sargentii*는 大平原 西部의 1,600 m로부터 1,900 m, *P. angustifolia*는 1,900~2,400 m, 그리고 *P. tremuloides*는 2,400 m로부터 3,400 m 內외의 樹木 上限線 가까이까지 흔하게 分布한다. 이들 以外에도 2,500 m 內외의 지역에 *P. balsamifera*가 棲息하나 희귀하다(Little, 1971). 이들은 매우 近緣의 種들로서, 특히 *P. sargentii*와 *P. angustifolia*는 共存지역에서 흔히 種間雜種을 形成하는 것으로 알려져 있다. 따라서 이들 3種의 植物은 環境 勾配上의 서로 다른 범위에 棲息하는 異種 植物들의 잎의 葉綠素 含量의 勾配를 조사하기에 適應한 對象이라고 생각된다. 더우기 이들은 雌雄異株로서, 有性 生殖을 行함에 있어 一般的으로 雌性은 雄性보다 에너지 및 物質의 所要量이 크다(Trivers, 1972; Pianka, 1974)는 것을 고려할 때, 이들 植物에 있어 雌雄株 間에 잎의 크기와 數 등 形態學的, 生理學的 큰 差異가 없는 限 雄性株보다 雌性株의 잎의 葉綠素 含量이 클 것으로 생각된다.

따라서 本 調查에서는 서로 다른 標高에 分布되어 있는 *Populus*屬 3種 植物들을 對象으로 1. 標高가 높은 곳에 分布되어 있는 種은 낮은 곳에 分布되어 있는 種보다 잎의 總葉綠素 含量이 큰가? 2. 標高에 따른 이와 같은 葉綠素 含量의 增加는 葉綠素 *a*보다 葉綠素 *b* 含量의 增加에 더 크게 基因하는가? 3. 同一한 標高에 分布되어 있는 植物들에 있어 雄性株보다 雌性株의 잎의 葉綠素 含量이 큰가? 를 밝히고자 하였다.

材料 및 方法

葉綠素 含量의 測定에 사용한 *Populus*屬 3種 植物의 잎은 1975年 6月 11日부터 7月 20日 사이에 美國 Colorado州 Denver市 부근의 個體群들에서 蒐集하였다. *P. sargentii*는 Arapahoe county Englewood市 근교의 Dry creek 및 Willow creek 兩岸(標高 1,720 m), *P. angustifolia*는 Idaho Springs市의 Chicago creek 南岸(標高 2,335 m), 그리고 *P. tremuloides*는 Evans 山의 Echo湖 南岸(標高 3,190 m)에서 採取하였다. 이들 세 地點은 서로 80 km 以內에 位置 하였으며, 緯度는 대체로 비슷하였다(Fig. 1).

成熟한 雌雄 各 9株로부터 地面에서 2~6 m 內에 存在하는 南쪽을 向한 가지에 부착된 成熟한 잎 4~5枚를 採取, plastic wrap에 包裝하여 얼음 속에 넣은 채 暗黑상태로 實驗室로 운반하였다.

實驗室로 운반된 잎은 표면을 증류수로
洗滌, 濾過紙로 물기를 제거한 다음, 葉脈
을 제거한 葉身조직 1.0 g을 80% spectro-
grade acetone 40 ml에 넣고 Vir-Tis 45
homogenizer를 사용하여 2°C에서 中間 속
도로 1.5분동안 homogenize하였다. Homo-
genate는 Whatman No. 1 濾紙 3枚를 통
하여 suction-filter한 후 2°C의 80% acetone
으로 세척, 최종 용량이 100 ml가 되도록 하
였다.

이렇게 하여 얻은 葉綠素 溶液의 葉綠素
含量은 Beckman Kintrac VII spectrophoto-
meter를 사용하여 645, 652, 및 663 nm에서
의 absorbance(D)를 測定, 다음과 같은 式
들에 代入함으로써 잎의 葉綠素 含量을 계
산하였다(Arnon, 1945).

mg 엽록소 a/g leaf

$$= [12.7(D_{663}) - 2.69(D_{645})] / 10$$

mg 엽록소 b/g leaf = [22.9(D₆₄₅) - 4.68(D₆₆₃)] / 10

mg 총엽록소/g leaf = [20.2(D₆₄₅) + 8.02(D₆₆₃)] / 10

採取한 잎은 最大 6時間 以內에 absorbance를 測定하였다. 葉綠素 含量에 關한 data는 種,
即 標高 및 性別에 따른 2元配置의 分散分析으로 有意差를 檢定하였으며, 이러한 檢定에
有意성이 있을 경우 標高(km)에 따른 葉綠素 含量(mg Chl./g leaf)의 回歸式을 最少自乘
法으로 계산한 후, 이들 回歸式의 有意성을 역시 分散分析에 依해 檢定하였다(Sokal and
Rohlf, 1973). 이와 같은 統計分析은 Televideo TS2605 개인用 電算機 上에서 Ecosoft, Inc.
(1984)의 Microstat 統計 package를 이용하여 처리하였다.

結 果

調査된 3種의 *Populus*屬 植物들의 잎의 總葉綠素 含量(Table 1)은 0.86~1.56 mg/g leaf
로서 標高가 낮은 곳에 棲息하는 種보다 標高가 높은 곳에 棲息하는 種에서 더 높았으며
(F=58.59, df=2 and 48, p<0.005), 雄性株보다 雌性株에서 더 높았다(F=9.79, df=1
and 48, p<0.005)(Table 2). 그러나 이와 같은 差異는 주로 標高가 높은 곳에 棲息하는
두 種의 잎의 總葉綠素 含量이 標高가 낮은 곳에 棲息하는 *P. sargentii*의 總葉綠素 含量보
다 높고, 雌雄 間에도 差異가 있었기 때문이며, 2,334 m에 棲息하는 *P. angustifolia*와 3,190
m의 *P. tremuloides* 사이에는 總葉綠素 含量에 差異가 없었고, 標高 1,720 m의 *P. sargentii*
에 있어서는 雌雄株 사이에 總葉綠素 含量에 별 差異가 없었다(Fig. 2). 그리고 標高 增加
에 따른 總葉綠素 含量의 增加 傾向은 雌雄株 間에 큰 差異가 없었다(F=3.05, df=2 and
48, p<0.05).

이들 3種 植物의 잎의 總葉綠素 含量(mg total chlorophyll/g leaf)과 이 植物들의 棲息
地의 標高(km) 사이의 關係(Fig. 2)는 直線回歸보다는 二次 多項式 回歸에 의해 보다 잘

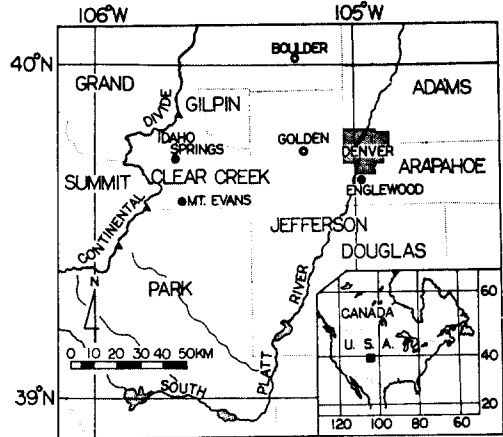


Fig. 1. Map of central Colorado, USA, showing the area (●) where the *Populus* leaf samples were collected. Inset: map of North America, indicating the location (■) of the main map.

Table 1. Chlorophyll contents(mg chlorophyll/g leaf) of leaves of the three *Populus* species. *P. sargentii* was from 1,720 m, *P. angustifolia* from 2,335 m, and *P. tremuloides* from 3,190 m in elevation

Species	<i>P. sargentii</i>			<i>P. angustifolia</i>			<i>P. tremuloides</i>		
	<i>a</i>	<i>b</i>	total	<i>a</i>	<i>b</i>	total	<i>a</i>	<i>b</i>	total
Male trees	.443	.500	.943	.569	.589	1.158	.654	.744	1.398
	.345	.364	.709	.653	.709	1.362	.663	.768	1.431
	.421	.499	.920	.601	.659	1.260	.547	.581	1.128
	.405	.438	.843	.538	.495	1.033	.634	.724	1.358
	.458	.471	.929	.496	.422	.918	.557	.608	1.165
	.422	.396	.818	.615	.704	1.319	.673	.780	1.453
	.519	.553	1.072	.755	.911	1.666	.621	.722	1.343
	.436	.391	.827	.695	.763	1.458	.619	.662	1.281
	.418	.377	.795	.687	.806	1.493	.593	.626	1.219
	Mean	.430	.443	.873	.623	.673	1.296	.618	.691
Female trees	.387	.384	.771	.676	.736	1.412	.708	1.051	1.759
	.452	.490	.942	.814	.953	1.767	.661	.747	1.408
	.474	.545	1.019	.720	.861	1.581	.738	.874	1.612
	.504	.541	1.045	.818	.975	1.793	.629	.709	1.338
	.394	.388	.782	.710	.804	1.514	.746	1.147	1.893
	.372	.297	.669	.709	.790	1.499	.766	.936	1.702
	.409	.356	.765	.660	.697	1.357	.793	.975	1.768
	.445	.381	.826	.720	.795	1.515	.655	.745	1.400
	.474	.420	.894	.579	.594	1.173	.573	.613	1.186
	Mean	.435	.422	.857	.712	.801	1.512	.697	.866

Table 2. Analysis of variance of total chlorophyll content(mg chlorophyll/g leaf) of leaves of the three *Populus* species
 ***: $p < 0.005$, **: not significant

Source of variation	df	SS	MS	F
Species	2	3.706	1.853	58.59***
Sex	1	0.310	0.310	9.79***
Species × Sex	2	0.193	0.097	3.05**
Error	48	1.518	0.032	—
Total	53	5.726	—	—

나타낼 수 있었다. 雄性株들에 있어서는
 總葉綠素 含量 = $-2.16 + 2.55(\text{標高}) - 0.46(\text{標高})^2$

의 關係($F=20.84$, $df=2$ and 24 , $p < 0.005$)
 가 나타났으며 總葉綠素 含量의 總變異의
 63%가 이러한 回歸關係에 의해 說明되었
 다. 또한 雌性株에서는

$$\text{總葉綠素 含量} = -3.73 + 3.85(\text{標高}) - 0.69(\text{標高})^2$$

의 關係($F=38.05$, $df=2$ and 24 , $p < 0.005$)

가 存在하였으며 總變異의 76%가 回歸關係에 의해 說明되었다.

棲息地の 標高에 따른 葉綠素 *a* 및 *b* 含量(Table 1)의 變化는 總葉綠素 含量의 變化와 거
 의 비슷하였다(Fig. 3). 葉綠素 *a* 및 *b*의 含量 모두 標高가 낮은 곳에 棲息하는 *P. sargentii*
 에서 낮았고 높은 곳에 棲息하는 *P. angustifolia*와 *P. tremuloides*에서 높았으며, 特別히 雄性

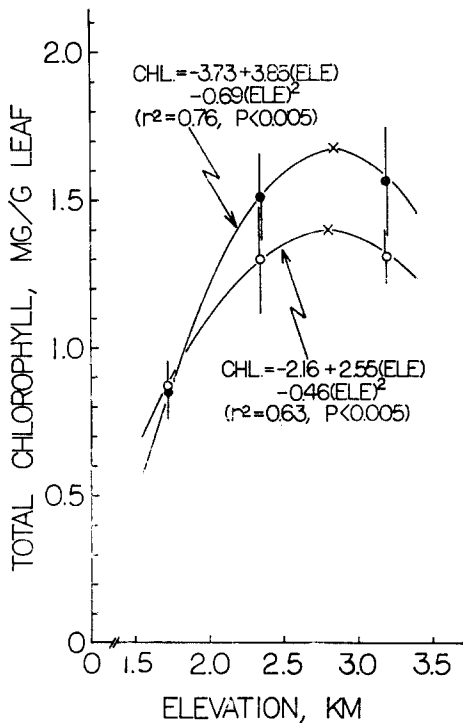


Fig. 2. Total chlorophyll content of the three *Populus* species occurring on an elevational gradient. —○—, male trees; —●—, female trees. ×, calculated maximum at 2.77 km in males, and 2.79 km in females. Vertical bars indicate .95 confidence intervals.

Table 3. Analysis of variance of chlorophyll *a* content (mg chlorophyll/g leaf) of leaves of the three *Populus* species
***: $p < 0.005$, **: not significant

Source of variation	df	SS	MS	F
Species	2	0.637	0.319	81.67***
Sex	1	0.044	0.044	11.28***
Species × Sex	2	0.019	0.010	2.44 ^{ns}
Error	48	0.189	0.004	—
Total	53	0.889	—	—

株보다 雌性株에서 더 높았다 (Tables 3 and 4). 標高 增加에 따른 葉綠素 *a* 含量의 增加 傾向은 雌雄 株間에 큰 差異가 없었으

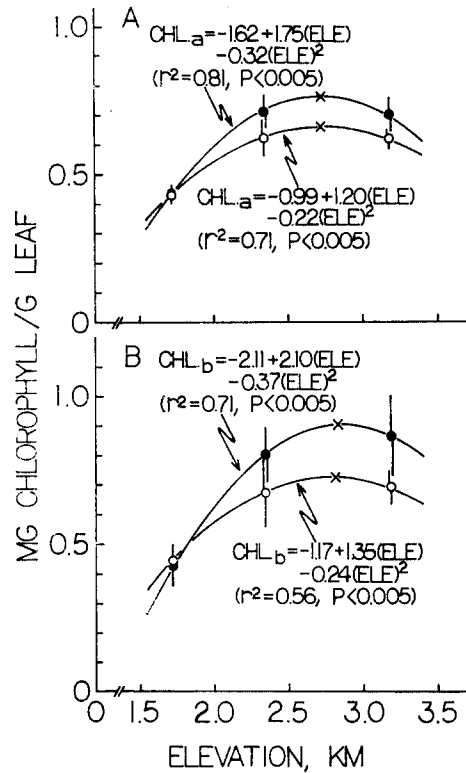


Fig. 3. Contents of chlorophyll *a* (A), and chlorophyll *b* (B) of leaves of the three *Populus* species occurring on an elevational gradient. —○—, male trees; —●—, female trees. ×, calculated maximum of chlorophyll *a* content at 2.73 km in both males and females, and of chlorophyll *b* content at 2.81 km in males and 2.84 km in females. Vertical bars indicate .95 confidence intervals.

Table 4. Analysis of variance of chlorophyll *b* content (mg chlorophyll/g leaf) of leaves of the three *Populus* species
***: $p < 0.005$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$

Source of variation	df	SS	MS	F
Species	2	1.282	0.641	44.83***
Sex	1	0.120	0.120	8.37**
Species × Sex	2	0.094	0.047	3.29*
Error	48	0.685	0.014	—
Total	53	2.195	—	—

나($F=2.44$, $df=2$ and 48 , $p<0.05$), 葉綠素 b 含量的 增加 傾向은 雄性株보다 雌性株에 있어 더욱 현저하였다($F=3.287$, $df=2$ and 48 , $p<0.05$).

이들 3種 植物의 잎의 葉綠素 a 含量($\text{mg chlorophyll } a/\text{g leaf}$)과 棲息地의 標高(km) 사이의 關係(Fig. 3A)는 雌性株들에 있어서는

$$\text{葉綠素 } a \text{ 含量} = -0.99 + 1.20(\text{標高}) - 0.22(\text{標高})^2$$

의 回歸式($F=29.97$, $df=2$ and 24 , $p<0.005$)으로, 그리고 雌性株들에 있어서는

$$\text{葉綠素 } a \text{ 含量} = -1.62 + 1.75(\text{標高}) - 0.32(\text{標高})^2$$

의 回歸式($F=49.09$, $df=2$ and 24 , $p<0.005$)으로 나타낼 수 있었으며, 雄性 및 雌性株들에 있어 葉綠素 a 含量的 總變異의 71% 및 81%가 이와 같은 回歸關係에 의해 說明되었다. 또한 葉綠素 b 含量과 標高와의 關係(Fig. 3B)는 雄性株들에 있어서는

$$\text{葉綠素 } b \text{ 含量} = -1.17 + 1.35(\text{標高}) - 0.24(\text{標高})^2$$

의 式($F=15.58$, $df=2$ and 24 , $p<0.005$)으로, 그리고 雌性株들에 있어서는

$$\text{葉綠素 } b \text{ 含量} = -2.11 + 2.10(\text{標高}) - 0.37(\text{標高})^2$$

의 式($F=29.46$, $df=2$ and 24 , $p<0.005$)으로 나타낼 수 있었으며, 雄性 및 雌性株들에 있어 總變異의 56% 및 71%가 이와 같은 回歸關係에 의해 說明되었다.

考 察

標高가 높은 곳은 標高가 낮은 곳에 비해 氣壓이 낮고 風速이 빠르며 日射量이 크고 氣溫 및 地溫이 낮다(Spomer, 1962; Marr, 1961; Barry, 1981). 따라서 특히 生育期間이 짧으므로(Salisbury *et al.*, 1964; Bliss, 1971; Tranquillini, 1974) 植物은 빠른 속도로 代謝를 進行하여 이러한 짧은 生育期間 內에 年生活環을 마쳐야 한다. 이러한 複合的인 環境條件의 差異로 인해 標高가 다른 곳에 棲息하는 植物들 사이에는 適應의 結果 形質의 差異가 쉽게 나타난다(Mooney and Billings, 1961; May and Villareal, 1974; Williams *et al.*, 1975).

Türresson(1922 a,b) 以來 環境條件의 差異에 따른 植物의 適應의 差異에 關해서는 많은 研究가 報告된 바 있다(Clausen *et al.*, 1940; Hadley and Bliss, 1964; Billings and Mooney, 1968; McNaughton, 1966, 1975). 그러나 지금까지의 이러한 報告는 모두 同種의 生態型들에 關한 것으로, 어떤 한 種의 여러 個體群들이 각기 다른 環境 下에 棲息할 때, 이러한 相異한 環境條件에 適應함으로써 遺傳的인 差異를 獲得하게 되고, 結果的으로 環境要因의 勾配에 따라 形質의 勾配가 나타나며, 그 種은 環境 勾配上 보다 넓은 分布範圍를 가지게 된다는 것이다.

P. sargentii, *P. angustifolia* 및 *P. tremuloides*의 3種의 木本植物에 있어, 棲息地의 標高가 增加함에 따라 잎의 總葉綠素 含量이 增加하는 것은 生育期間이 짧아지는 등의 環境要因의 差異에 各 種이 잘 適應되어있음을 나타낸다. 특히 잎의 크기와 모양, 樹高, 樹型 등 여러가지 形質에 있어 이들 3種의 植物들 사이에 적지 않은 差異가 存在함에도不拘하고 이와 같은 關係가 存在하는 것은 잎 1g當 光合成產物의 生産能力에 있어서도 類似한 勾配가 存在하리라는 것을 意味하고 있다(Cha, 1975). 이러한 現象은 또한 環境要因의 勾配에 따른 形質의 勾配가 同種의 生態型들 사이에만 나타나는 것이 아니라 一連의 近緣種들 사이에도 나타날 수 있다는 것을 보여준다. 近緣의 異種들 사이에 遺傳的 形質의 差異가 存在한다는 것은 種의 定義上 當然한 것이나, 이들이 하나의 環境 勾配上에 分布할 때 이

와 같은 適應的인 分布 序列을 이룬다는 事實은 아직 報告된 바 없는 것으로 생각된다.

그러나 잎의 總葉綠素 含量은 標高 增加에 따라 單純히 直線的으로 增加한 것이 아니라 拋物線에 가까운 2次函數的 증가를 보이는 것은 標高 增加에 따라 葉綠素의 合成단이 아니라 光酸化 역시 增加(Rabinowitch, 1945; Edelman and Schooler, 1965; Taylor and Rowley, 1971) 됨으로써 어떤 最適의 標高 以上の 棲息地에서는 葉綠素 含量이 오히려 減少됨을 나타내고 있다. 이들 3種의 *Populus*의 경우, 標高 2,800 m 內外에서 葉綠素 含量이 最大가 될 것으로 推定(Fig. 2)되며, 이 標高에 分布되어 있는 種은 *P. tremuloides*이다.

葉綠素 含量의 이러한 曲線的 增加는 種間의 比較에서만이 아니라 同種의 여러 生態型들 사이에서도 나타날 수 있을 것으로 생각된다. 예를 들어 標高 2,400~3,400 m에 分布되어 있는 *P. tremuloides*의 경우, 잎의 葉綠素 含量이 標高 增加에 따라 점차 增加하여 2,800 m 정도에서 最大에 達한 후 점차 減少할 것이다. 同種의 植物들에 있어 標高 增加에 따라 葉綠素 含量이 오히려 減少한다(Gerhold, 1959; Mooney and Billings, 1961; Means, 1974; Covington, 1975)는 報告는 이와 같은 現象에 基因하는 것으로 보인다. 이들 報告는 주로 標高가 높은 곳에 棲息하는 植物들을 對象으로 調査된 것이기 때문이다.

雌性株는 열매 및 種子를 生産해야한다는 點에서 이들 種에 있어서도 雄性株보다 “子孫에 對한 投資”(parental investment)가 큰 것으로 보인다. 確實한 資料가 蒐集되지는 않았으나, 잎 單位重量에 對한 花穗의 크기와 數 등에 있어 雌雄株 間에 현저한 差異가 있는 것으로는 보이지 않는다. 따라서 *P. angustifolia* 및 *P. tremuloides*와 같이 標高가 높은 곳에 棲息하는 種들에 있어 雄性株보다 雌性株의 잎의 葉綠素 含量이 현저하게 높다는 것은 매우 適應的인 現象이다. 標高가 낮은 곳에 棲息하는 *P. sargentii*에서는 雌雄株 間에 葉綠素 含量의 差異가 없었는데, 이 種의 棲息地에서는 生育期間의 길이가 充分하여 雌性株의 잎의 葉綠素 含量을 雄性株에서보다 더 크도록 增加시키는 淘汰壓이 作用하지 않았던 것으로 보인다.

標高 增加에 따른 葉綠素 a 및 b 含量의 增加는 대체로 비슷한 樣狀을 나타내었으나 그 增加의 程度는 葉綠素 b에서 더욱 현저하였으며, 따라서 標高 增加에 따른 總葉綠素 含量의 增加는 葉綠素 a의 增加보다는 葉綠素 b의 增加에 더 크게 基因하였다. 葉綠素 b는 葉綠素 a보다 쉽게 光酸化됨으로써 反應센터葉綠素 a를 包含하는 葉綠素 a를 保護(Bishop, 1966)하는 役割이 있으므로, 이러한 現象 역시 適應的인 것이다.

摘 要

美國 Colorado州 Rocky 山脈 東斜面에는 大平原 西部에서부터 樹木 上限線에 이르기까지 *Populus*屬의 3種의 雌雄異株 木本植物이 서로 다른 標高에 分布되어 있다. 標高 1,720 m (*P. sargentii*), 2,335 m (*P. angustifolia*) 및 3,190 m (*P. tremuloides*) 地點에 棲息하는 植物의 잎을 採取, 그 葉綠素 含量을 測定한 結果, 總葉綠素 含量은 0.86~1.56 mg/g leaf의 範圍 內에서 標高 增加에 따라 2次函數的으로 增加하였으며, 2,800 m 內外의 地點에서 最大에 達하는 것으로 推定된다. *P. sargentii* 以外的의 두 高標高種에서는 雄性株보다 雌性株의 總葉綠素 含量이 더 높았다. 두 高標高種에서 葉綠素 b 含量은 葉綠素 a 含量보다 높았으며, 標高 增加에 따른 總葉綠素 含量의 增加는 주로 葉綠素 b 含量의 增加에 基因하였다.

이와 같은 現象은 標高 增加에 따른 여러가지 環境要因의 變化, 특히 生育期間의 短縮에 對한 植物의 適應의 結果라고 생각된다. 이는 또한 同種의 生態型들에서 볼 수 있는 것과

같은 環境要因의 勾配에 따른 植物 形質의 勾配가 近緣의 異種植物들에서도 나타날 수 있음을 보여주고 있다.

引 用 文 獻

- Arnon, D.I. (1949). Copper enzyme in isolated chloroplasts: polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.*, **24** : 1~15.
- Barry, R.G. (1981). *Mountain weather and climate*. Methuen, London, pp.23~54.
- Bishop, N.I. (1966). Partial reactions of photosynthesis and photoreduction. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **47** : 185~208.
- Billings, W.D. and H.A. Mooney. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. *Biol. Rev.*, **43** : 481~529.
- Bliss, L.C. (1971). Arctic and alpine plant life cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2** : 405~438.
- Cha, Y.I. (1975). Energy acquisition and allocation in three species of *Populus* (Salicaceae) occurring at different altitudes. M.S. thesis. Univ. Denver, Denver, Colo.
- Clausen, J., D.D. Keck and W.M. Hiesey. (1940). Experimental studies on the nature of species. I. The effect of varied environments on Western North American plants. Carnegie Institution of Washington, Publ. 520. Carnegie Institution of Washington, Washington, D.C.
- Covington, W.W. (1975). Altitudinal variation of chlorophyll concentration and reflectance of the bark of *Populus tremuloides*. *Ecology*, **56** : 715~720.
- Edelman, J. and A.I. Schooler. (1969). Light as a major factor in chlorophyll destruction in sugar cane leaf tissue. *Z. Pflanzenphysiol.*, **60** : 470~471.
- Ecosoft, Inc. (1984). *Microstat: an interactive general-purpose statistics package*. Ecosoft, Inc., Indianapolis.
- Gerhold, H.D. (1959). Seasonal variation of chloroplast pigments and nutrient elements in needles of geographical races of Scotch pine. *Silvae Genetica*, **8** : 105~132.
- Hadley, E.B. and L.C. Bliss. (1964). Energy relationship of alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. *Ecol. Monogr.*, **34** : 331~357.
- Little, E.L. (1971). *Atlas of United States trees. Vol. 1. Conifers and important hardwoods*. Miscellaneous Publ. No. 1.146, USDA Forest Service, Washington, D.C.
- Marr, J.W. (1961). *Ecosystems of the east slope of the front range in Colorado*. Univ. Colorado Studies, Ser. Biol., **8** : 1~34.
- May, D.S. and H.M. Villarreal. (1974). Altitudinal differentiation of the Hill reaction in populations of *Taraxacum officinale* in Colorado. *Photosynthetica*, **8** : 73~77.
- McNaughton, S.J. (1966). Ecotype function in the *Typha* community-type. *Ecol. Monogr.*, **36** : 297~325.
- McNaughton, S.J. (1975). r- and K-selection in *Typha*. *Amer. Natur.*, **109** : 251~261.
- Means, K.S. (1974). Biochemical and morphological variation in *Picea engelmannii* populations at diverse altitudes. M.S. thesis, Univ. Denver, Denver, Colo.
- Mooney, H.A. and W.D. Billings. (1961). Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. *Ecol. Monogr.*, **31** : 1~29.
- Pianka, E.R. (1974). *Evolutionary ecology*. Harper and Row, New York, p.119.
- Rabinowitch, E.I. (1945). *Photosynthesis and related processes. Vol. 1*. Intersci. Publ., New York.

- Salisbury, F.B., G.G. Spomer, M. Sorbal and R.T. Ward. (1968). Analysis of an alpine environment. Bot. Gaz., 129 : 16~31.
- Sokal, R.R. and R.J. Rohlf. (1973). Introduction to biostatistics. Freeman, San Francisco, Calif.
- Spomer, G.G. (1962). Physiological ecology of alpine plants. Ph. D. thesis. Colorado State Univ., Ft. Collins, Colo.
- Taylor, A.O. and J.A. Rowley. (1971). Plants under climatic stress. I. Low temperature, high light effects on photosynthesis. Plant Physiol., 47 : 713~718.
- Tiezen, L.L. and E.K. Bonde. (1967). The influence of light intensity on growth and chlorophyll in arctic, subarctic, and alpine populations of *Deschampsia caespitosa* and *Trisetum spicatum*. Univ. Colorado Studies, Ser. Biol., 25 : 1~21.
- Tranquillini, W. (1964). The physiology of plants at high altitudes. Ann. Rev. Plant Physiol., 15 : 345~362.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. In Sexual selection and the descent of man, 1871~1971, B. Campbell (ed.). Aldine, Chicago, Illinois.
- Türresson, G. (1922a). The species and variety as ecological units. Hereditas, 3 : 100~113.
- Türresson, G. (1922b). The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, 3 : 211~350.
- Türresson, G. (1925). The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas, 6 : 147~236.
- Williams, G.J., III. (1971). Populational differentiation in the Hill reaction of United States, Mexico, and Central America *Liquidambar styraciflua* L. Photosynthetica, 5 : 139~145.
- Williams, G.J., III, R. Lazor and P. Yourgrau. (1975). Temperature adaptations in the Hill reaction of altitudinally and latitudinally diverse populations of *Verbascum thapsis* L. Photosynthetica, 9 : 35~39.

(1987年 3月 20日 接受)