

光 및 低温處理한 벼잎 切片에서 分離한 葉綠體의 電子傳達 活性

文炳鎔·朴敏哲*·權寧命

(서울대학교 自然科學大學 植物學科·*聖心女子大學 生物學科)

Electron Transport Activities of Chloroplasts Isolated from the Detached Rice Leaves Stored under Low Temperature with Illumination

Moon, Byoung Yong, Min Chul Park* and Young Myung Kwon

(Department of Botany, Seoul National University, Seoul and *Department of Biology,
Song Sim College for Women, Bucheon)

ABSTRACT

The electron transport activities of chloroplasts isolated from the detached rice (*Oryza sativa* L. cv. Chucheong) leaves stored under low temperature(4°C) with light illumination were investigated to understand the role of light in the low temperature inhibition of photosynthesis in the chilling-sensitive plants. Chlorophyll content of the detached leaves upon incubation at 28°C and 4°C in the dark was also measured. The rice seedlings were grown with Hoagland medium in the growth chamber of 28°C temperature and 400 ft·c fluorescent light with the photoperiod of 16 h. Although chlorophyll content of the detached leaves stored in the dark declined by 61.7% after 28°C treatment, there occurred only 5.2% decrease of chlorophyll with 4°C treatment. Low temperature treatment(4°C) for 6 days brought about decreases in total photosystem(PS II+PS I) activities by 35.2% and 73.6% in the presence and absence of light, respectively, while after 28°C treatment of the detached leaves for 6 days in the dark there was only 27.6% decrease in PS II+PS I activity. PS II activities were also decreased by 35.6% and 72.2% in the light and dark, respectively. PS I activities were decreased slightly, however, by 7.6% and 16.2% in the light and dark, respectively. Investigations into DPC→DCPIP and NH₂OH→DCPIP activities revealed that low temperature inhibition of PS II activities was not due to the inactivation of the water oxidation capacity at low temperature. It was concluded that light protects the electron transport activities of isolated rice chloroplasts from the inhibitory effect of low temperature in the detached leaves.

열대 및 아열대산의 식물은 저온에서 특히 심한 성장 저해를 받으며, 광합성과 역시 온도 변화에 따라 매우 민감하게 활성이 변하는 것으로 알려져 있다(Berry and Björkman, 1980). 저온에서 광합성이 억제되는 것은 기공저항의 증가로 인해 엽육세포내의 CO₂ 농도가 저하되는 것에 원인이 있기도 하지만, 본질적으로는 저온에서 엽록체의 생화학적 기능이 저해되기 때문이다(Martin and Ort, 1982; Martin *et al.* 1981). 광합성의 저하는 또한 저온에서 엽록체의 전자전달 활성이 억제되는 것과 밀접하게 관련되어 있다(Berry and Björkman, 1980; Berry *et al.*, 1970; Björkman *et al.*, 1978). Kaniuga 등(1978a)은 토마토의 잘라낸 잎을 저온처리하여 분리엽록체의 Hill반응 활성을 조사한 결과, 그 활성이 저하된 것은 물의 산화능이 저해된 때문이며, 식물체를 저온처리 할때 나타나는 전자전달 활성의 저하 역시 같은 이유 때문일 것이라고 하였다. 그러나, Martin과 Ort(1982)는 저온처리 전후에 활성형의 PS II 반응중심의 농도에 별다른 변화가 없음을 밝히고, 토마토잎을 저온처리할 때 엽록체에 의한 물의 산화능과 PS II의 활성은 거의 손상되지 않는다고 하였다.

최근에는 저온처리한 벼잎의 엽록체는 틸라코이드막에서 LHC II의 인산화가 저해되어 PS II가 손상되고 이로 인해 전자전달 활성이 저하된다고 하는 사실이 알려져 있다(Moll and Steinback, 1986; Moll *et al.*, 1987). 이와같은 대조적인 결과들은 전자전달계의 활성을 서로 다른 방법으로 측정하였을 뿐 아니라, 저온처리시 빛의 유무에 따라 저온에 의한 전자전달 활성 억제메카니즘이 서로 다르게 나타날 수 있음을 고려하지 않은데서 얻어진 결과라 생각될 수 있다. 저온 감수성 식물에 대한 빛과 저온의 효과에 대해서는 서로 상반되는 결과들이 보고되었다. 저온에서 높은 광도의 빛은 몇몇 식물의 잎에 괴사부위를 발생시키며(Taylor and Rowley, 1971; Taylor and Craig, 1971), 대두와 C₄식물인 *Paspalum* 및 *Sorghum*의 엽록체의 미세구조를 변화시켰다(Taylor and Craig, 1971; Ballantine and Forde, 1970). Kislyuk(1967)에 의하면 오이 잎을 2°C에서 25시간 처리하면서 빛을 조사한 경우, 광합성기구에 상당한 저해를 가져왔으며, Wright와 Simon(1973)은 오이를 5°C에서 3일간 7,500 lux의 빛으로 처리하였을때, 엽록소의 함량이 50% 손실되었지만 미토콘드리아와 엽록체의 구조에 영구적인 상해는 가져오지 않았다고 하였다. 반면에 Kaniuga 등(1978a)은 토마토 식물에서 빛(8,000 lux)이 저온의 상해효과로부터 Hill반응 활성을 보호하며, 엽록소 함량은 저온처리중 감소하지 않았다고 하였다. Kaniuga와 Michalski(1978)는 토마토 잎의 저온처리중 발생한 유리 지방산의 저해적 효과에 대하여 빛이 과산화반응을 일으킴으로써 그 저해효과를 제거하기 때문에 빛에 의해 Hill반응 활성이 회복된다고 하였다. 또한, Kaniuga 등(1978b)에 의하면 저온에서 나타나는 Hill반응 활성의 저하는 엽록체로부터 Mn²⁺의 유출이 일어남으로써 물의 산화능이 저해되기 때문이지만, 빛을 조사할 경우에는 Mn²⁺이 엽록체의 틸라코이드막에 유입됨으로써 기능이 완전한 Mn²⁺ pool이 형성되고 물의 산화능이 활성화되면서 Hill반응의 활성이 회복된다고 하였다. 이와 관련하여 Sochanowicz와 Kaniuga(1979)는 저온처리한 토마토 잎에 빛을 조사할 경우 Mn²⁺의 유입이 일어나는데, 빛은 순환성 광인산화를 통하여 ATP의 공급에 관여한다고 하였다. 이상과 같은 결과들은 저온처리한 저온 감수성 식물에 대하여, 빛의 효과가 실험에 따라 서로 상이하게 나타난 것으로 보이지만, 조사한 빛의 광도에 따라 결과가 다를 수 있다. 즉, 비교적 강한 광도의 빛은 광억제 현상을 통하여 저온에 처한 식물의 상해효과를 더욱 가속화시킨 반면, 8,000 lux 이하의 비교적 낮은 광도의 빛은 오히려 저온에 처한 식물의 광화학적 활성을 보호한 것으로 해석된다.

본 실험은 저온 감수성 식물인 벼가 저온에서 나타내는 여러가지 반응을 조사하는 작업의 일환으로, 이상과 같은 관점을 배경으로 하여 저온에서 나타나는 광합성 저하에 대한 측면을 고

활하기 위하여 일차적으로 분리엽록체의 전자전달 활성을 빛의 효과와 관련하여 조사한 것이다. 저온의 효과를 유발시키기 위하여 잘라낸 벼 유식물의 잎을 광조건 혹은 암조건에서 저온 처리하고 엽록체를 분리하여 각 광화학반응의 전자전달 활성을 측정하고자 하였다. 또한 엽록체의 전자전달계에서 물의 산화부위의 작용을 배제한 후 전자전달의 활성을 측정하기 위하여 DPC(1,5-diphenyl carbazide)와 hydroxylamine(NH₂OH)을 인공 전자공여체로 사용하였다.

DPC는 물의 산화부위와 PS II 사이의 중간전자전달체를 환원시킴으로써 PS II에 전자를 공급할 수 있고(Michalski and Kaniuga, 1980), hydroxylamine은 물의 산화부위중 Mn²⁺의 결합부위에 작용하여 Mn²⁺의 이탈을 초래함으로써 산소 발생을 저해하고 전자를 PS II에 공급한다(Cheniae and Martin, 1970; Binder and Bachofen, 1979).

실험에 사용한 벼(*Oryza sativa* L. cv. Chucheong)의 종자는 경기도 화성군 농촌지도소 태안 지소에서 입수한 것을 28°C, 400 ft·c의 형광등하에서 Hoagland용액으로 11일간 배양한 후 잎을 잘라 내어 동일한 광조건 혹은 암조건에서 저온처리 하였다. 엽록체의 분리와 전자전달계의 활성 측정은 Lee 등(1983)의 방법에 따랐으며, PS II+PS I의 활성과 PS II의 활성은 FeCy(potassium ferricyanide)를 최종 전자수용체로 하여 O₂ 방출량으로 측정하였고, PS I 및 H₂O→MV, DPC→MV, NH₂OH→MV의 활성은 MV(methyl viologen)를 전자수용체로 하여 O₂ 흡수량으로 측정하였다. Hill반응의 활성은 Chung(1982)의 방법에 준하여 전자수용체로서 DCPIP(2,6-dichlorophenolindophenol)를 사용하고 580nm에서의 흡광도 변화를 분광광도계로 측정하여 산출하였다. DPC→DCPIP의 활성과 NH₂OH→DCPIP의 활성측정은 Vernon과 Shaw(1969)의 방법을 변형하여 측정하였고, 엽록소의 정량은 Arnon(1949)의 방법을 이용하였다.

먼저, 잘라낸 벼잎을 암조건인 28°C와 4°C에서 배양하면서 엽록소의 함량을 경시적으로 조사한 결과(Table 1), 시간이 경과함에 따라 총 엽록소의 함량, 엽록소 a와 b의 함량은 점차 감소하는 경향을 나타냈다. 그러나, 28°C에서는 처리후 4일째에 이들의 함량이 각각 61.7%, 61.4%, 62.7% 감소한데 비하여 4°C에서는 각각 5.2%, 4.8%, 6.4%밖에 감소하지 않았다. 이와같은 결과는 28°C의 온도에서는 벼잎의 엽록소 분해가 가속화되어 노화 현상이 급격히 진행되는데 비하여 4°C에서는 분해율이 낮아 노화 현상이 별로 진전되고 있지 않음을 알 수 있다(Thomas and Stoddart, 1980; Maunder and Brown, 1983). 한편, 저온처리중 광조건과 암조건에 따른 광합성 활성의 변화를 보기 위하여 벼의 잘라낸 잎을 4°C로 처리하면서 시간별로 분리한 분리엽록체의 전자전달 활성을 조사하였다. 28°C에서 6일간 암처리한 대조구의 경우, PS II+I의 활성은 27.6%의 감소율을 나타냈다. 이에 반하여, 4°C로 처리한 경우 PS II+I의 활성은 처리후 점차 감소하며, 처리후 6일째에 빛처리의 경우 35.2%, 암처리의 경우 73.6%의 감소를 보여, 빛에 의하여 저온에서의 전자전달의 불활성화가 지연되는 것으로 나타났다(Fig. 1).

Table 1. Chlorophyll content in the detached leaves of rice stored under different temperatures in the dark

Days	Total Chl		Chl a		Chl b	
	28°C	4°C	(μ g/g fresh wt)		28°C	4°C
0	2102±97	2367±75	1525±73	1801±118	576±25	566±33
2	1667±54	2330±87	1254±46	1771±123	413±11	559±15
4	804±111	2244±113	589±91	1714±89	215±22	530±25
6	-	2191±80	-	1655±62	-	536±36

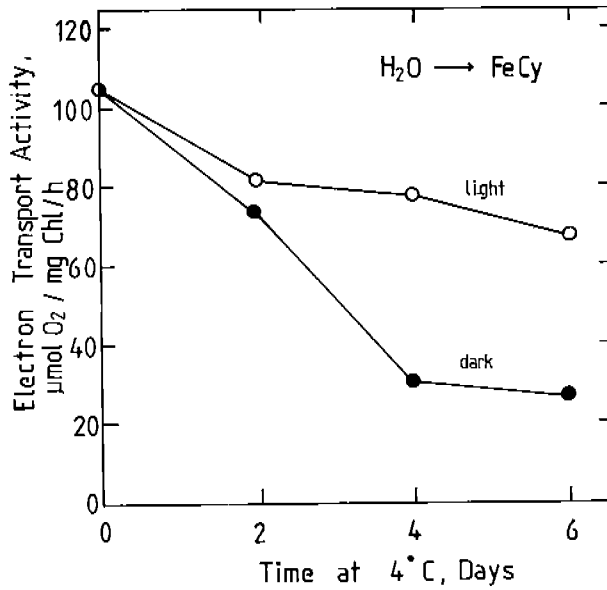


Fig. 1. Total photosystem (PSII+PSI) activities of chloroplasts isolated from the detached leaves of rice stored at 4°C in the light and dark. The activity was measured as O₂ evolution.

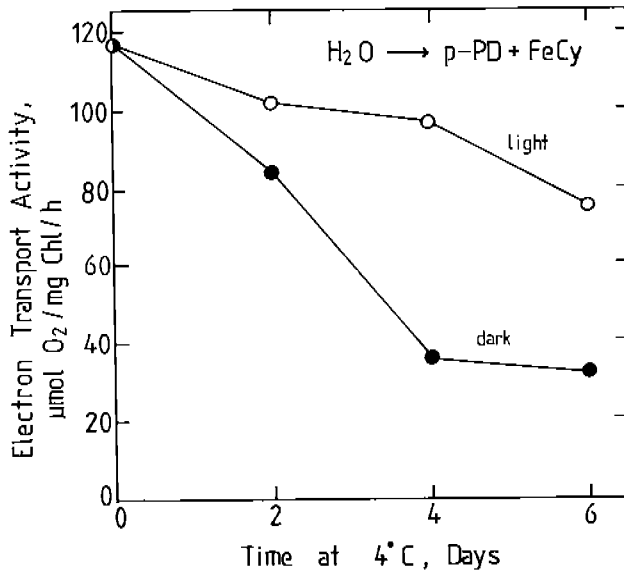


Fig. 2. PSII activities of chloroplasts isolated from the detached leaves of rice stored at 4°C in the light and dark. The activity was measured as O₂ evolution. p-PD = *p*-phenylenediamine.

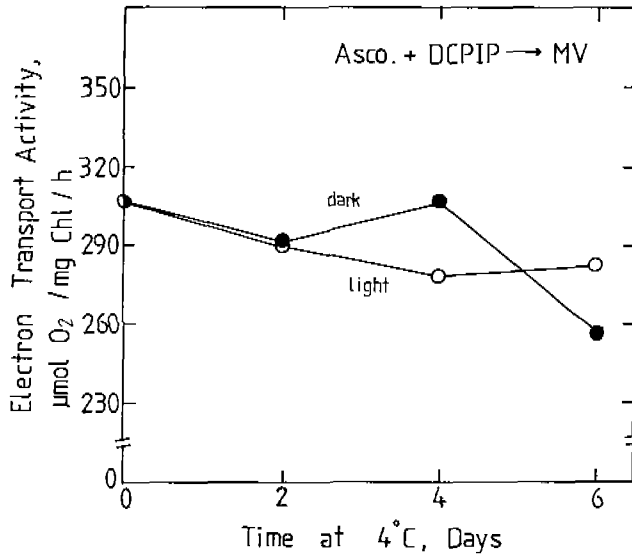


Fig. 3. PS I activities of chloroplasts isolated from the detached leaves of rice stored at 4°C in the light and dark. The activity was measured as O₂ uptake. Asco. = Ascorbate.

콩과 토마토의 잎에서도 저온 암처리에 의하여 감소되었던 엽록체의 전자전달 활성이 빛에 의하여 다시 부분적으로 회복되었는데(Kaniuga *et al.*, 1978b ; Margulies and Jagendorf, 1960), 실험에 사용한 8,000 lux의 빛은 저온에서 엽록체의 전자전달계를 보호한 기능이 있는 것으로 여겨진다. PS II의 활성도 저온처리 시간에 따라 점차 감소하여 처리후 6일째에 광조건하에서는 35.6%, 암조건하에서는 72.2%의 감소를 보였다(Fig. 2). 이러한 감소율은 PS II+PS I의 활성의 경우와(Fig. 1) 유사하게 나타났다.

그러나 PS I의 활성은 광조건하에서 저온처리한 경우 7.6%, 암조건에서 저온처리한 경우는 16.2%가 감소되었을 뿐이다(Fig. 3). PS I 전자전달활성의 감소율은 PS II에 비하여 현저히 낮게 나타났고, 토마토와 콩에서도 PS I의 활성은 저온에 의한 억제를 거의 받지 않은 것으로 보아(Margulies and Jagendorf, 1960; Margulies, 1972; Kaniuga *et al.*, 1978a), PS I의 활성이 PS II에 비하여 저온에서 안정되어 있으며 그 안정도는 빛에 의하여 더욱 높게 유지되고 있는 것으로 해석된다. 따라서, 저온처리후 분리엽록체의 전자전달 활성의 감소는 PS II 활성의 감소때문임을 알 수 있다. PS II의 감소 내용을 보다 상세히 알아보기 위하여 DPC와 hydroxylamine으로 물의 산화로부터의 전자공급을 차단시키고 PS II에 인위적으로 전자를 공여하면서(Vernon and Shaw, 1969; Binder and Bachofen, 1979) 전자전달 활성을 측정하였다(Fig. 4). H₂O → DCPIP의 Hill반응 활성은 저온처리일수에 따라 점차 감소하는 경향을 보였고 저온 처리후 6일째에 65.8%의 감소율을 나타냈는데, 산소 발생량으로 측정된 전자전달(H₂O → FeCy)의 감소율(73.6%)보다 조금 낮은 값이었다. DPC → DCPIP의 광화학 활성 역시 저온처리에 따라 점차 감소하는 경향을 보였고 저온 처리후 6일째에는 50.6%의 억제율을 나타냈으며, NH₂OH → DCPIP의 활성은 40.2%의 감소율을 나타냈다. 저온에 의한 H₂O → DCPIP의 활성 억제가 위와 같은 물의 산화부위를 제외한 전자전달계의 활성 감소에서 기인하는 것이라고 한

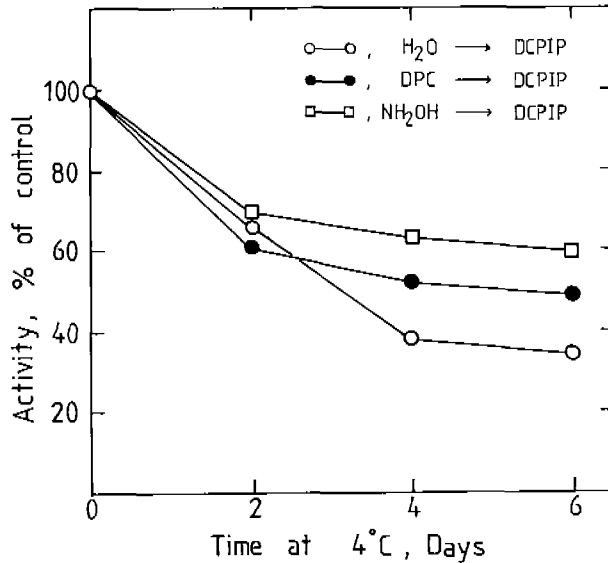


Fig. 4. Relative activities of photochemical reactions of chloroplasts isolated from the detached leaves of rice stored at 4°C in the dark. DPC and NH₂OH were used as artificial electron donors in the experiment at the concentrations of 0.42 and 8.3mM, respectively. The activity was measured as absorbance changes of DCPIP reduction.

다면 저온에서 엽록체의 물 산화능은 거의 손상을 받지 않은 것으로 생각된다. 이와 같은 결과와 더불어, DPC 및 hydroxylamine의 인공 전자공여체를 사용하여 산소 흡수량으로 측정된 전자전달계의 활성 역시 유사한 양상을 보여주었다(Fig. 5). H₂O→MV의 전자전달활성은 대조구인 28°C에서 6일간 암처리 하였을때 9.2%의 감소율에 불과했으나 저온 처리후 6일째에 57.0%의 감소율을 보였고, DPC→MV의 활성과 NH₂OH→MV의 활성 역시 각각 50.8%, 45.3%의 감소율을 나타냈다. 토마토의 잎을 저온처리하여 조사한 분리엽록체의 전자전달 활성의 감소는 저온에 민감한 물의 산화부위에서 일어나는 것으로, 저온처리로 인하여 Mn²⁺이 물의 산화부위로부터 이탈되기 때문이라는 견해가 있다(Kaniuga *et al.*, 1978a; Kaniuga *et al.*, 1978b). 그러나 저온처리후 PS II의 양자수율과 활성형 PS II 반응중심의 농도에 대한 연구에서 토마토의 경우 PS II의 활성과 물의 산화능은 저온에서 손상되지 않는다는 것이 밝혀진 바 있다(Martin and Ort, 1982). 또한 벼에 대한 저온처리시 환원형 플라스토퀴논의 pool이 증가하고, LHC II의 인산화가 억제됨으로써 PS II의 반응중심에 광억제에 따른 손상이 생겨 결과적으로 엽록체의 전자전달 활성이 저하되는 것이라는 의견도 제시된 바 있다(Moll and Steinback, 1986; Moll *et al.*, 1987). 본 실험에서는 PS II의 활성이 저온에서 감소되는 점은 Kaniuga 등(1978a)의 결과와 일치하나 물의 산화능이 저온에서 억제되지 않았다는 점(Fig. 4, Fig. 5)에서는 Martin과 Ort(1982)의 주장과 상충된다고 할 수 있다. 따라서 본 실험 결과 나타난 저온에서의 현저한 PS II의 활성 감소는 엽록체에 의한 물의 산화능이 감소된데서 비롯되었다기보다

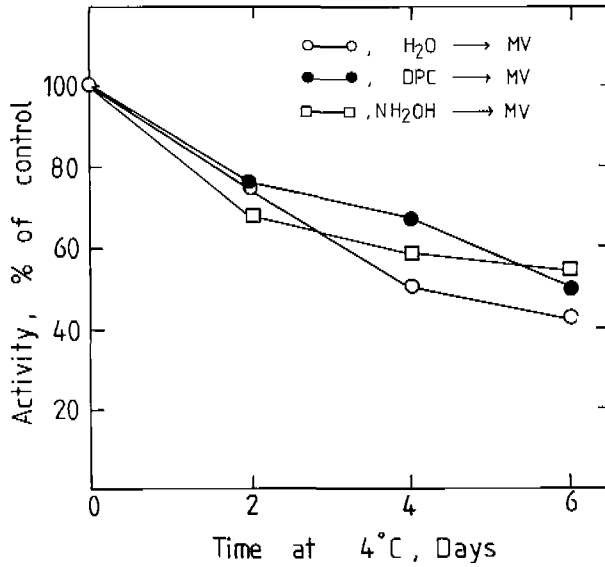


Fig. 5. Relative activities of electron transport of chloroplasts isolated from the detached leaves of rice stored at 4°C in the dark. DPC and NH₂OH were used as artificial electron donors in the experiment at the concentrations of 0.5 and 10mM, respectively. The activity was measured as O₂ uptake.

는 다른 원인 — 예를들면, 저온에서의 LHC II의 인산화 억제 현상(Moll and Steinback, 1985) — 과의 관련성이 더 높을 것으로 사료된다. 이상을 종합하면, 벼 유식물의 잘라낸 잎을 저온처리한 후 분리한 엽록체의 전자전달 활성을 조사한 결과, PS II+I 및 PS II의 활성이 크게 감소한 바, PS II+I의 활성 저하는 PS II 활성의 저하에서 비롯되었으며, PS II 활성의 저하는 틸라코이드막의 전자전달계 중 물의 산화부위의 활성과 밀접히 연결되어 있지는 않은 것으로 사료되었고, 이와 더불어 PS II+I, PS II 및 PS I의 활성은 저온처리시 빛에 의하여 보호되는 것으로 나타났다.

적 요

저온 감수성 식물의 광합성을 이해하기 위하여 벼(*Oryza sativa* L. cv. Chuchoeng)의 잎을 빛과함께 저온처리하고 이때 나타나는 분리 엽록체의 전자전달 활성과 엽록소 함량을 조사하였다. 28°C의 growth chamber에서 400ft.c(16:8)의 형광등빛을 조사하면서 Hoagland배양액으로 11일 재배한 후 유식물의 잘라낸 잎을 4°C에서 빛과 암조건으로 처리하였다. 엽록소 함량은 암조건 처리시 28°C에서 61.7% 감소한 반면, 4°C에서는 5.2% 감소하였다. PS II+PS I의 활성은 저온에서 6일째에 빛조건에서 35.2%, 암조건에서 73.6% 감소되었다. PS II의 활성은 35.6%, 72.2% 감소하였으나, PS I의 활성은 같은 조건하에서 각각 7.6%, 16.2% 감소되었다. DPC→DCPIP 및 NH₂OH→DCPIP의 활성 조사 결과 PS II의 활성 감소는 물의 산화부위의 기능 저하에서 비롯되지 않은 것으로 보였다. 잘라낸 벼 잎에 대하여 저온과 함께 처리한 빛은 분리엽록체의 전자전달계의 활성저하를 회복시킬 수 있는 것으로 나타났다.

參 考 文 獻

- Arnon, D.I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* **24**: 1-15.
- Ballantine, J.E.M. and B.J. Forde. 1970. The effect of light intensity and temperature on chloroplast ultrastructure in soybean. *Amer. J. Bot.* **52**: 1150-1159.
- Berry, J.A. and O. Björkman. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **31**: 491-543.
- Berry, J.A., W.J.S. Downton and E.B. Tregunna. 1970. The photosynthetic carbon metabolism of *Zea mays* and *Gomphrena globosa*. The location of the CO₂ fixation and carboxyl transfer reactions. *Can. J. Bot.* **48**: 777-786.
- Binder, A. and R. Bachofen. 1979. Oxygen evolution and uptake as a measure of the light-induced electron transport in spinach chloroplasts. In, Membrane Biochemistry: A Laboratory Manual on Transport and Bioenergetics, Carafoli, E. and G. Semenza (eds.). Springer-Verlag, New York. pp. 144-153.
- Björkman, O., M.R. Badger and P.A. Armond. 1978. Thermal acclimation of photosynthesis : effect of growth temperature on photosynthetic apparatus in *Nerium oleander*. *Carnegie Inst. Washington Yearb.* **77**: 262-282.
- Cheniac, G.M. and I.F. Martin. 1970. Sites of function of manganese within photosystem II. Roles in O₂ evolution and System II. *Biochim. Biophys. Acta* **197**: 219-239.
- Chung, H.S. 1982. Effects of sulfur dioxide on pigments, protein content and photosystem II activity of barley and corn leaves. *Korean J. Bot.* **25**: 135-151.
- Kaniuga, Z. and W. P. Michalski. 1978. Photosynthetic apparatus in chilling-sensitive plants. II. Changes in free fatty acid composition and photoperoxidation in chloroplasts following cold storage and illumination of leaves in relation to Hill reaction activity. *Planta* **140**: 129-136.
- Kaniuga, Z., B. Sochanowicz, J. Zabek and K. Krzystyniak. 1978a. I. Photosynthetic apparatus in chilling-sensitive plants. Reactivation of Hill reaction activity inhibited on the cold and dark storage of detached leaves. *Planta* **140**: 121-128.
- Kaniuga, Z., J. Zabek and B. Sochanowicz. 1978b. Photosynthetic apparatus in chilling-sensitive plants. III. Contribution of loosely bound manganese to the mechanism of reversible inactivation of Hill reaction activity following cold and dark storage and illumination of leaves. *Planta* **144**: 49-56.
- Kislyuk, I.M. 1967. Morphological and functional changes of chloroplasts after cooling leaves of *Cucumis sativus* L. In, The Cell and Environmental Temperature, A.S., Troshin. (ed.). London, Pergamon Press. pp. 59-63.
- Lee, C.B., Y.N. Hong, S.H. Lee, Y.D. Cho and Y.M. Kwon. 1983. Development of electron transport and photophosphorylation in greening barley seedlings. *Korean Biochem. J.* **16**: 65-71.
- Margulies, M.M. 1972. Effect of cold storage of bean leaves on photosynthetic reactions of isolated chloroplasts. Unability to donate electrons to photosystem II and relation to manganese content. *Biochim. Biophys. Acta* **267**: 96-103.
- Margulies, M.M. and A.T. Jagendorf. 1960. Effect of cold storage of bean leaves on photosynthetic reactions of isolated chloroplasts. *Arch. Biochem. Biophys.* **90**: 176-183.

- Martin, B. and D.R. Ort. 1982. Insensitivity of water oxidation and photosystem II activities in tomato to chilling temperatures. *Plant Physiol.* **78**: 689-694.
- Martin, B., D.R. Ort and J.S. Boyer. 1981. Impairment of photosynthesis by chilling temperatures in tomato. *Plant Physiol.* **68**: 329-334.
- Maunder, M.J. and S.B. Brown. 1983. The effect of light on chlorophyll loss in senescing leaves of sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.). *Planta* **158**: 309-311.
- Michalski, W.P. and Z. Kaniuga. 1980. Photosynthetic apparatus in chilling-sensitive plants. VI. Comparison of the effects of galactolipase treatment of chloroplasts and cold-dark storage of leaves on photosynthetic electron flow. *Biochim. Biophys. Acta* **589**: 84-99.
- Moll, B.A. and K.E. Steinback. 1986. Chilling sensitivity in *Oryza sativa*: the role of protein phosphorylation in protection against photoinhibition. *Plant Physiol.* **80**: 420-423.
- Moll, B.A., M. Eilmann and K.E. Steinback. 1987. Phosphorylation of thylakoid proteins of *Oryza sativa*: *In vitro* characterization and effects of chilling temperatures. *Plant Physiol.* **83**: 428-433.
- Taylor, A.O. and A.S. Craig. 1971. Plants under climatic stress. II. Low temperature, high light effects on chloroplast ultrastructure. *Plant Physiol.* **47**: 719-725.
- 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.
- Thomas, H. and J.L. Stoddart. 1980. Leaf senescence. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **31**: 83-111.
- Vernon, L.P. and E.R. Shaw. 1969. Photoreduction of 2,6-dichlorophenolindophenol by diphenylcarbazide: a photosystem 2 reaction catalyzed by Tris-washed chloroplasts and subchloroplast fragment. *Plant Physiol.* **44**: 1645-1649.
- Wright, M. and E.W. Simon. 1973. Chilling injury in cucumber leaves. *J. Exp. Bot.* **24**: 400-411.

(1988. 8. 20 接受)