

저온스트레스와 회복기간중 저온 내성 및 감수성 벼 품종의 생리적 반응

국용인* · 신지산¹⁾ · 이희재²⁾ · 구자옥¹⁾

전남대학교 생물공학연구소, ¹⁾전남대학교 농과대학 응용식물학부, ²⁾서울대학교 농업생명과학대학 식물생산과학부
(2000년 11월 22일 접수, 2001년 5월 28일 수리)

Physiological Responses of Chilling - Tolerant and Susceptible Rice Cultivars during Chilling Stress and Subsequent Recovery

Yong In Kuk*, Ji San Shin¹⁾, Hee Jae Lee²⁾, and Ja Ock Guh¹⁾ (Biotechnology Research Institute, ¹⁾Faculty of Applied Plant Science, College of Agriculture, Chonnam National University, 300 Yongbong-dong, Buk-ku, Kwangju 500-757, Korea, ²⁾School of Plant Science, College of Agriculture and Life Sciences, Seoul National University, 103 Seodun-dong, Kwonsun-ku, Suwon 441-744, Korea)

Abstract : A chilling-tolerant japonica-type and a chilling-susceptible indica-type of rice (*Oryza sativa* L.) plants were compared with respect to various physiological parameters during chilling and subsequent recovery. The japonica-type and the indica-type of rice cultivars used were Ilpumbyeo and Taebaekbyeo, respectively. The two rice cultivars exhibited little or no differences in the changes of leaf fresh weight and chlorophyll content during chilling at 5°C for 3 days. During subsequent recovery at 25°C, however, Ilpumbyeo restored its growth more rapidly than Taebaekbyeo. Since the changes of relative water content, malondialdehyde production, an estimate of lipid peroxidation, and chlorophyll fluorescence were significantly different in the two rice cultivars during the chilling and subsequent recovery, they were found to be more sensitive physiological parameters than fresh weight and chlorophyll content. However, the differences in relation to water content, malondialdehyde production, and chlorophyll fluorescence between the two rice cultivars were smaller during chilling than those during subsequent recovery. These results suggest that relative water content, malondialdehyde production, and chlorophyll fluorescence could widely be used as important physiological parameters for screening chilling-tolerant plants.

Key words : chilling stress, chlorophyll fluorescence, lipid peroxidation, rice

서 론

저온장해(chilling injury)란 작물이 적온 이하 빙점 이상의 온도 범위에서 생육할 경우에 일어나는 생장의 정지 및 각종 생육장해를 총칭하는 것으로 열대 및 아열대 원산지인 작물들을 온대지방 또는 고냉지에서 재배할 경우 주로 문제가 되고 있다¹⁾. 결과적으로 저온장해는 지리적 분포와 경종작물을 재배할 수 있는 시기의 제한을 초래하여 경제적 손실을 가져온다.

벼의 원산지는 열대지방이기 때문에 온대에 위치한 우리나라에서는 자연적으로 기상에 큰 영향을 받고 재배기간이 한정되어 있으므로 그 범위를 벗어나면 저온피해를 받게 된다. 실제로 1980년 저온장해의 발생으로 벼 전체면적의 64%인 788천 ha에서 피해량이 1,583천톤이나 되었고 1993년에는 벼 총재배면적의 18%인 234천 ha에서 피해량이 430천톤에 달하였다(농림수산주요통계, 농림수산부, 1994). 중북부의 산간지와 동해안 지역에서는 매년 저온피해를 받는 곳이 있는데 이와 같은 유형의 논 면적은 우리

나라 논 면적의 약 20%에 해당한다(벼의 냉해생리학, 농촌진흥청 작물시험장, 1995).

저온피해 양상은 저온장해유발 온도와 지속시간, 작물의 생육 시기, 작물의 종류 및 재배품종의 유형, 재배지의 지형과 토양특성에 따라 다양하게 나타난다²⁾. 벼 유효기의 저온장해증상으로는 잎의 위조 및 고사, 적고(赤枯), 지상부와 지하부의 생육억제 등을 들 수 있는데 이들 중에서도 가장 민감한 반응을 보인 현상은 적고와 건물중 변화이었기 때문에 이들 요인이 벼 유효기 저온내성을 판단할 중요한 지표가 될 수 있음을 지적하였다^{3,6)}. Kabaki와 Tajima⁷⁾는 저온장해의 발생 원인으로 잎표면으로부터의 수분 손실을 들었고 Park과 Tsunoda⁸⁾는 저온에 의한 벼의 광합성률이 낮아지면 잎의 가용성당과 전분함유율은 증가하였고, 엽록소, 질소, 수분의 함유율은 감소하였다고 보고하였다. 또한 Ormrod⁹⁾는 저온처리에 의해 벼의 광합성률이 저하됨과 동시에 증산도 저하된다고 하였다.

저온 내성을 판단하는데 중요한 지표가 될 엽록소 형광

(chlorophyll fluorescence) 분석은 간편하고 빠르게 측정할 수 있고 식물에 증상이 나타나기 전에 저온 스트레스로부터 식물의 피해를 정확하게 평가할 수 있기 때문에 널리 사용되고 있다¹⁰. 현재는 고온¹¹ 뿐만 아니라 한발¹², 광¹³ 등에 의한 장애에 대한 연구에도 엽록소 형광 분석이 적용되고 있다.

형태적인 평가와 별도로 저온 내성과 관련하여 전해질 누출¹⁴, 지질과산화¹⁵ 및 몇가지 생리적 지표들이 벼에서 실용적으로 사용되고 있다. 저온스트레스에 처한 식물체의 엽록체에는 탄소동화작용이 저해되어 광합성이 전자전달을 위한 빛 에너지보다 과다한 빛 에너지가 주어지게 되므로 광저해현상(photoinhibition)이 일어나게 된다^{15,16}. 저온스트레스는 활성산소를 소거하는 항산화효소의 활성도 저하시키는데¹⁷, 저온에 감수성인 식물은 광저해에 따른 광합성 저해, 지질과산화작용, 엽록소 및 카로티노이드 함량의 저해, ascorbate, glutathione 및 α -tocopherol 함량의 감소가 저온에 내성인 식물에 비해 뚜렷하게 나타나는 것으로 알려져 있다¹⁵.

저온장애는 어느 한 가지 인자만으로 발현되는 것이 아니고 여러 가지 인자의 복합적인 발현으로 나타나기 때문에 저온내성 검정에 어려움이 있다. 따라서 신속하고 정확하게 저온에 대한 피해를 평가할 수 있는 생리적 기준을 정하는 것이 바람직하다.

본 연구는 저온에 내성차이가 있는 자포니카의 벼 품종(내성)과 인디카의 벼 품종(감수성)간에 5°C의 저온처리기간 및 저온처리 후 25°C의 회복기간동안에 나타날 수 있는 생장변화와 엽록소 형광, 엽록소 함량, 상대적 수분손실 및 지질과산화 작용의 생리적 반응을 비교하여 저온에 가장 민감한 생리적 지표를 찾고 이러한 생리적 지표를 저온에 내성인 작물을 선발하는데 이용하기 위하여 수행하였다.

재료 및 방법

일부 연구^{2,3,6}에서 저온에 내성차이를 보였던 벼품종 중에서 대표적으로 자포니카 2품종(안산벼 및 일품벼)과 인디카 6품종(안나프라나, 청청벼, CI 5309, 향미 1호, 밀양 23 및 태백벼)을 선발하여 이들 종자를 침종하고 최아시켜 벼 육묘용 상토(NP·KO)를 충진한 육묘상자에 파종하여 온실(주간 30°C±2°C, 야간 20°C±2°C)에서 15엽기까지 생육시킨 다음 사각 tray(15 x 10 cm)에 각각 10주씩 이상하여 3엽기까지 생육시켜 25°C의 생장상(250 μ mol/m²/sec)에 24시간 동안 적용시킨 후 5°C의 생장상(25 μ mol/m²/sec)에 7일 동안 두고 매일 달관평가(1-5, 1: 정상, 5: 심한 저온피해) 하였다. 이들 품종 중에서 가장 뚜렷한 내성차이를 보이는 일품벼(자포니카)와 태백벼(인디카)를 사용하여 이후의 실험을 수행하였다. 이들 품종을 위와 동일한 방법에 의해 3엽기까지 생육시켜 생장상(25°C, 250 μ mol/m²/sec)에 24시간 동안 적용시킨 후 5°C의 생장상(25 μ mol/m²/sec)에 1, 2, 3일 동안 둔 후 25°C의 생장상(250 μ mol/m²/sec)에 옮겨 1, 2, 3, 4 및 5일 동안 두고

장해지수(injury index, 1-5), 잎의 생체중(FW), 잎의 건물중(DW) 및 상대적 수분함량 [(1-DW/FW) × 100] 을 조사하였다.

엽록소는 Hiscox와 Israelstan¹⁸ 방법에 준하여 추출하고 함량을 분석하였다. 채취한 0.1 g의 잎을 10 mL의 dimethyl sulfoxide에 달아 넣고 48시간 암상태에 방치하여 엽록소를 추출한 다음 흡광분광분석기를 이용하여 645, 663 nm에서의 흡광도를 측정하여 후 전체 엽록소 함량을 계산하였다.

지질과산화 작용은 thiobarbituric acid(TBA) 방법을 다소 변형하여 측정하여 malondialdehyde(MDA) 생성 정도로 평가하였다¹⁹. 각 처리시기에 채취한 잎 0.1 g을 20% trichloroacetic acid에 0.5% TBA가 포함된 용액 5 mL에 넣고 막자사발을 이용하여 균질화하였다. 균질화한 것은 20,000 g로 15분간 원심분리하고 상정액을 수집하여 25분간 끓인 후 얼음에 식히고 다시 15분 동안 20,000 g로 원심분리하여 얻은 그 상정액을 MDA 농도 측정을 위해 사용하였다. 흡광분광분석기로 측정된 532 nm에서의 흡광도로부터 600 nm에서의 흡광도를 뺀 값을 MDA에 의한 흡광도로 한 후 MDA의 분자흡광계수(156 / mM¹ / cm¹)를 사용하여 농도를 결정하였다.

저온 처리 후 시간별 엽록소 형광은 chlorophyll fluorescence measurement system(Fim 1500)으로 측정하였다. 제2엽을 5분 동안 클립내에서 암적용시킨 다음 600 μ mol/m²/sec의 광을 8초 동안 조사하여 F_m(maximum fluorescence)과 F₀(initial fluorescence)를 뺀 값을 측정하였다. 이들 두 값의 차이를 F_v(maximum variable fluorescence)로 하고 F_v를 F_m로 나눈 값인 F_v/F_m으로 광합성 효율을 나타내었다¹⁰.

결과 및 고찰

저온에 내성 차이가 있는 벼 품종을 선발하기 위해 자포니카 벼 2품종과 인디카 벼 6품종을 공시하였다(Table 1). 이들 품종들을 3엽기까지 생육시켜 저광도(25 μ mol/m²/sec)의 5°C에 7일간 처리하였고, 달관평가에 의해 내성 정도를 확인하였다. 자포니카 벼 품종들이 인디카 품종들에 비해 저온에 상대적으로 내성을 보였다. 자포니카 벼 품종 중에서 일품벼를 내성 품종으로 인디카 품종 중에서 가장 감수성인 태백벼를 선발하였다. 이들 선발된 벼 품종들을 저광도(25 μ mol/m²/sec)의 5°C에 3일간 처리하고 고광도(250 μ mol/m²/sec)의 25°C 생장상에 옮겨 1, 2, 3, 4 및 5일 동안 회복정도를 달관 평가하였다(Fig. 1).

저온처리 후 3일째 일품벼는 장해지수가 1.3 정도를 보였고, 감수성인 태백벼는 2.3 정도를 보였다. 저온처리 3일 후에 25°C의 생장상에 옮긴 후 회복기간 동안에는 이들 두 품종간의 장해지수의 차이가 더 크게 나타났다. 즉 회복 5일째 일품벼와 태백벼의 장해지수는 각각 1.4와 3.1을 보였다. 일품벼에 비해 태백벼는 저온처리와 회복기간 동안에 저온장애가 더 컸으나, 저온처리기간 보다는 25°C에 회복기간에서 저온에 의한 장애가 더 크게 나타났

Table 1. Chilling injury index of japonica- and indica-type rice plants during chilling under low light condition at 25 $\mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 5 $^{\circ}\text{C}$.

Cultivar	Days after treatment				
	1	2	3	5	7
Japonica					
Ansanbyeo	2.0 \pm 0.00	2.3 \pm 0.17	2.1 \pm 0.03	2.5 \pm 0.00	3.6 \pm 0.03
Ilpumbyeo	1.0 \pm 0.00	1.0 \pm 0.00	1.4 \pm 0.03	1.7 \pm 0.03	2.8 \pm 0.03
Indica					
Annapurna	3.0 \pm 0.00	3.3 \pm 0.12	4.1 \pm 0.03	4.9 \pm 0.09	4.9 \pm 0.07
Cheongcheongbyeo	2.0 \pm 0.00	1.6 \pm 0.09	3.1 \pm 0.03	3.8 \pm 0.03	3.4 \pm 0.03
CI 5309	2.0 \pm 0.00	3.2 \pm 0.17	3.8 \pm 0.06	3.4 \pm 0.12	**
Hyangmi 1	3.0 \pm 0.00	3.2 \pm 0.10	3.2 \pm 0.09	4.4 \pm 0.07	-
Milyang 23	2.0 \pm 0.00	3.0 \pm 0.00	-	-	-
Taebaekbyeo	2.0 \pm 0.00	3.1 \pm 0.21	3.4 \pm 0.09	4.9 \pm 0.06	5.0 \pm 0.00

* Chilling injury index : 1=no abnormality, 2=trace, 3=slight, 4=moderate, and 5=severe. Values indicate mean \pm SE.

** Not investigated.

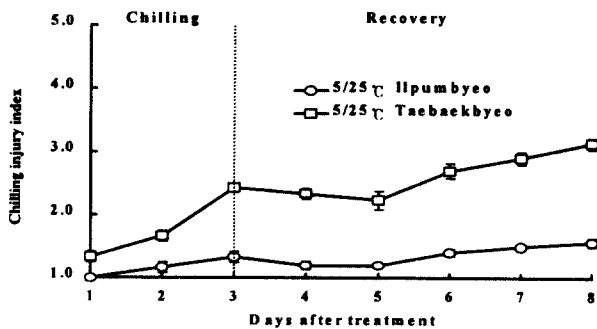


Fig. 1. Changes in injury index of Ilpumbyeo and Taebaekbyeo during chilling under low light condition at 25 $\mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 5 $^{\circ}\text{C}$ and subsequent recovery under high light condition at 250 $\mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 25 $^{\circ}\text{C}$. Chilling injury index : 1=no abnormality, 2=trace, 3=slight, 4=moderate, and 5=severe. Values indicate mean \pm SE.

다. 대부분의 자포니카 품종들은 유효기때에 저온에 대한 내성이 상당히 강한데 비해 인디카 품종들은 약한 반응을 보인다고 하였다²⁰⁻²²). 그러나 이러한 차이는 품종과 묘령(苗齡) 등에 따라 다를 수가 있다.

실험기간 동안 계속 25 $^{\circ}\text{C}$ 의 성장상에 재배한 품종들보다는 5 $^{\circ}\text{C}$ 의 저온처리와 저온 처리 후 25 $^{\circ}\text{C}$ 의 회복기간에서 재배한 품종들은 잎의 생체중이 훨씬 적었다(Fig. 2). 그러나 저온처리기간 동안에 일품벼와 태백벼간에 잎의 생체중은 차이가 적거나 없었으나

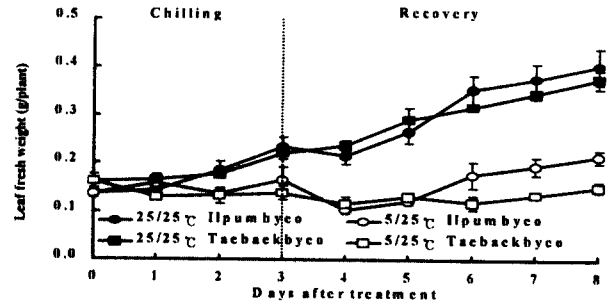


Fig. 2. Changes in leaf fresh weight of Ilpumbyeo and Taebaekbyeo during chilling under low light condition at 25 $\mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 5 $^{\circ}\text{C}$ and subsequent recovery under high light condition at 250 $\mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 25 $^{\circ}\text{C}$.

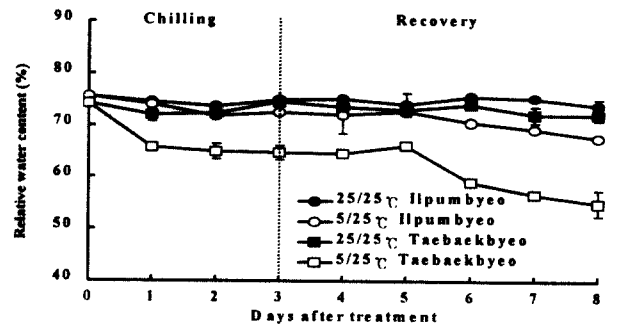


Fig. 3. Changes in relative water content of Ilpumbyeo and Taebaekbyeo during chilling under low light condition at 25 $\mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 5 $^{\circ}\text{C}$ and subsequent recovery under high light condition at 250 $\mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 25 $^{\circ}\text{C}$.

회복 3일째부터는 태백벼가 일품벼에 비해 회복능력이 떨어지는 경향을 보였다. 따라서 저온처리에 의한 잎의 생체중은 저온에 내성 작물을 선발하는 데 중요한 지표가 아닌 것으로 생각된다.

저온스트레스에 의해 식물체에 나타날 수 있는 증상 중 하나는 잎의 위조 현상이다²³). 상대적 벼 잎의 수분함량의 경우 계속 25 $^{\circ}\text{C}$ 의 성장상에 재배된 품종들은 전 실험기간 동안에 75% 이상의 수분함량을 보였고 5 $^{\circ}\text{C}$ 의 저온처리동안에 일품벼는 25 $^{\circ}\text{C}$ 의 처리와 유사한 75% 정도를 유지하였으나 태백벼는 65%를 보였다. 특히 이들 품종간의 차이는 저온처리 동안에 비해 회복기간에 더 뚜렷한 차이를 보였고 회복 5일째에 일품벼에서는 68%의 수분함량을 태백벼에서는 56%의 수분함량을 보였다(Fig. 3). 이처럼 태백벼에서 수분손실이 더 컸던 것은 광합성률이 저하되고 동시에 증산율의 저하에 의해 기인되는 것으로 생각된다. 특히 저온처리 기간에 비해 회복기간에 더 피해가 컸던 것은 저온 처리된 벼를 상온에 두면 吸水와 증산의 불균형이 일어나기 때문에 일반적으

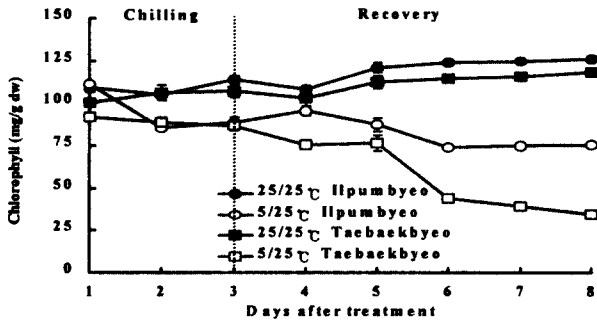


Fig. 4. Changes in total chlorophyll loss of Ilpumbyeo and Taebaekbyeo during chilling under low light condition at $25 \mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 5°C and subsequent recovery under high light condition at $250 \mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 25°C .

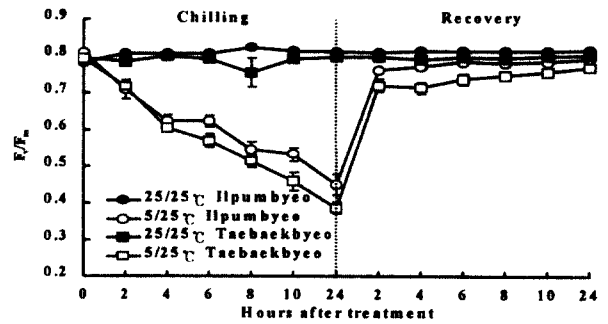


Fig. 6. Changes in chlorophyll fluorescence (F_v/F_m) of Ilpumbyeo and Taebaekbyeo during chilling under low light condition at $25 \mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 5°C and subsequent recovery under high light condition at $250 \mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 25°C .

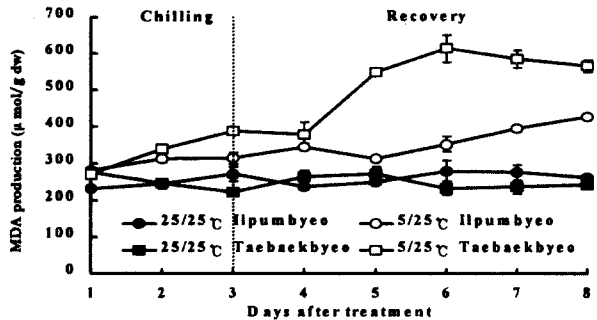


Fig. 5. Changes in MDA production of Ilpumbyeo and Taebaekbyeo during chilling under low light condition at $25 \mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 5°C and subsequent recovery under high light condition at $250 \mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ at 25°C .

로 잎의 위조가 더 나타나는 것으로 생각된다.

엽록소 함량(Fig. 4)은 잎의 생체중의 결과와 유사하게 저온처리 기간중에는 일품벼와 태백벼간에는 차이가 없었다. 그러나 25°C 의 성장상에서 재배한 벼 품종들에 비해서는 저온처리 기간중에 엽록소 함량 감소가 많았다. 저온처리 후 회복기간 동안에는 이들 두 품종간에 차이가 컸고 특히 회복 3일째부터는 태백벼가 일품벼에 비해 엽록소 함량 감소가 컸다.

저온처리와 회복기간 동안에 벼 두 품종의 MDA 생성량(Fig. 5)은 저광도 하에서의 저온처리기간 동안에는 일품벼와 태백벼간에 차이가 적었다. 그러나 회복기간 동안에는 이들 품종간의 차이가 뚜렷하였다. 즉 회복기간 동안에 태백벼의 MDA 생성량이 훨씬 더 많았다.

엽록소에서 발현되는 형광은 제 2광계의 광화학적 효율(photochemical efficiency)을 나타낸다. 즉 thylakoid막의 기능에 저온이 영향을 미치며 이러한 연구 결과를 식물체의 저온 내성을

표현하는 지표로 이용되고 있다¹⁹. Fig. 6에 나타난 바와 같이 저온에 처리하지 않은 벼 품종들의 F_v/F_m 은 전처리기간 동안에 약 0.8 이상을 보였다. 그러나 저온처리 24시간 동안에 두 품종 모두 F_v/F_m 값이 떨어지는 경향이었으나 일품벼에 비해 태백벼에서 F_v/F_m 값이 더 감소하였고, 저온 처리 후 72시간째에는 일품벼의 F_v/F_m 값은 0.4 이상이었으나 태백벼는 잎이 위조되어 F_v/F_m 값이 0을 보였다. 저온처리 24시간 후 25°C 에 옮긴 후 2시간부터는 거의 회복하는 경향이었으며 일품벼에 비해 태백벼의 회복 정도가 다소 떨어진 경향이였다. 저온에 의한 광저해는 저온에 내성 식물에 비해 감수성 식물에서 더 빠르게 일어난다고 하였고²⁴, 벼 품종들중에 F_v/F_m 의 감소를 유도한 저온과 저온감수성간에는 상관관계가 있다고 알려져 있다^{20,25}. 광상태의 저온에 의해 기인된 F_v/F_m 의 감소는 25°C 의 암상태에서 엽질편 배양에 의해 거의 회복되었다고 하였으나²⁰ 광이 있는 곳에서는 저온에 의한 피해가 완전히 회복되지 못하였다. 회복 정도는 광량에 따라 다르지만 완전한 회복은 저광도하에서 이루어진다고 하였다²⁰. 본 연구에서 태백벼 경우는 완전히 회복되지 않았으나 이것은 회복기간중에 높은 광에 노출되었기 때문으로 생각된다. 또한 회복의 정도는 회복기간에 광량뿐만 아니라 저온처리 기간에 광량과 저온 처리 일수와 온도에 따라 회복정도가 다르겠지만 저온에 내성 차이가 있는 토마토 두 생태형의 저온 처리에 의한 F_v/F_m 감소는 회복 2 일째에 거의 회복되었다고 하였다²⁶.

이상의 결과를 종합해보면 저온에 내성 벼품종과 감수성 벼 품종간에 저온처리기간 또는 회복기간중에 생리적으로 다른 반응 차이를 보였다. 본 연구에서 사용된 생리적 지표 중에 저온에 내성을 선별하는 데 가장 적합한 지표는 상대적 수분 함량, 지질과 산화 정도 및 엽록소 형광등으로 나타났다. 이중에서도 엽록소 형광은 *in vivo* 상태에서 간단히 조사할 수 있다는 점이 앞으로 저온에 내성을 선별하는데 중요한 지표로 이용될 것으로 기대된다. 전반적으로 이들 품종간 차이는 저온처리 기간 중보다는 회

복기간에 더 많은 차이가 났으나 저온처리 기간 중에는 저광 상태이고 정상온도에서 회복하는 동안에는 고광 상태이기 때문에 더 많은 피해를 보였을 것으로 생각된다. 이와 같이 저온에 피해는 처리기간, 처리온도, 처리시 광량뿐만 아니라 생육환경, 조사 당시의 생태적 상태, 생육단계 등에 영향을 받아 발현증상이 다르게 나타남으로 저온에 내성을 판별하기 위하여 abscisic acid와 putrescine 측정²¹⁾ 등과 같은 더 많은 생리적 지표가 검토되어야 할 것으로 생각된다.

요 약

저온에 내성인 자포니카의 일품벼와 감수성인 인디카의 태백벼 품종간에 저온처리기간 동안 및 저온처리 후 회복동안에 나타날 수 있는 생리적 반응을 비교하였다. 5℃의 저온처리 3일 동안에 잎의 생체중 및 엽록소 함량은 두 품종간에 차이가 적거나 없었으나 저온처리 후 25℃에 회복시킨 동안에는 태백벼에 비해 일품벼가 더 빨리 회복되었다. 상대적 수분함량, 지질과산화 작용의 지표인 malondialdehyde 생성량 및 엽록소 형광은 저온처리기간 동안 및 저온처리 후 회복기간동안에도 두 품종간에 유의적인 차이를 보였고, 이들 생리적 지표들은 생체중 및 엽록소 함량보다는 더 민감한 생리적 지표이었다. 두 품종간에 상대적 수분함량, malondialdehyde 생성량 및 엽록소 형광의 차이는 저온처리 후 회복기간동안보다는 저온처리동안에서 더 적었다. 따라서 이들 결과를 통해서 볼 때 상대적 수분함량, malondialdehyde 생성량과 엽록소 형광은 저온에 내성을 선별하는데 중요한 생리적 지표로 이용할 수 있으리라 생각된다.

찾는 말: 벼, 엽록소 형광, 저온스트레스, 지질과산화

감사의 글

본 연구는 1999년 한국학술진흥재단의 중점연구과제(99-005-G00007) 연구비 지원에 의해 수행된 연구과제임.

참 고 문 헌

- McKersie, B. D. and Leshem, Y. Y. (1994) Stress and stress coping in cultivated plants, Kluwer Academic Publishers, Netherlands, p.79-103.
- Choi, H. O. and Lee, J. H. (1976) Studies on low temperature injury at each growth stage in rice plant, *J. Korean Soc. Crop Sci.* 21, 203-210.
- Cho, H. I. and Bae, S. K. (1976) Studies on the varietal differences of tolerance to cold damage in seedling stage of the rice plant, *J. Korean Soc. Crop Sci.* 21, 35-42.
- Coly, A. (1980) Testing rice varieties of indica type for cold tolerance at seedling stage, *Jpn. J. Crop Sci.* 49, 543-547.
- Heu, H. (1978) Studies on physiological and ecological characteristics of indica x japonica rice varieties, *J. Korean Soc. Crop Sci.* 20, 1-48.
- Kwon, Y. W., Kim, J. H. and Ahn, S. B. (1979) Studies on the chilling injury of rice seedlings. I. Characterization of chilling injury and recovery of rice seedlings of different leaf stages, *J. Korean Soc. Crop Sci.* 24, 11-23.
- Kabaki, N. and Tajima K. (1981) Effect of chilling on the water balance of rice seedlings, *Jpn. J. Crop Sci.* 50, 489-494.
- Park, I. K. and Tsunoda S. (1979) Effect of low temperature on chloroplast structure in cultivars of rice, *Plant Cell Physiol.* 20, 1449-1453.
- Ormrod, D. P. (1961) Photosynthesis rates of young rice plants as affected by light intensity and temperature, *Agron. J.* 53, 93-95.
- Wilson, J. M. and Greaves, J. A. (1990) Assessment of chilling sensitivity by chlorophyll fluorescence analysis. In: Wang, C. Y.(ed.), *Chilling Injury of Horticultural Crops*, CRC Press, FL. p.129-141.
- Gibbon, G. C. and Smillie, R. M. (1980) Chlorophyll fluorescence photography to detect mutants, chilling injury and heat stress, *Carsberg Res. Commu.* 45, 269-282.
- Hetherington, S. E., Smillie R. M. and Hallam N. D. (1982) *In vivo* changes chloroplast thylakoid membrane activity during viable and non-viable dehydration of a drought tolerant plant, *Borya nitida*. *Aust. J. Plant Physiol.* 9, 611-621.
- Critchley, C. and Smillie R. M. (1981) Leaf chlorophyll fluorescence and indicator of high light stress (photoinhibition) in *Cucumis sativus* L. *Aust. J. Plant Physiol.* 8, 133-141.
- Sato, K. and Park, K. B. (1982) On the low temperature damage in rice seedling. IV. Effect of low temperature on electrical conductivity and mineral element contents in water effusate of leaf blade and their varietal differences, *Jpn. J. Crop Sci.* 51, 215-220.
- Wise, R. and Naylor, A. W. (1987) Chilling-enhanced photooxidation. Evidence for the role of singlet oxygen and superoxide in the breakdown of pigments and endogenous antioxidants, *Plant Physiol.* 83, 278-282.

16. Elstner, E. F. (1991) In: Pell, E. J., Steffen, K. L.(eds.), *Active oxygen/Oxidative Stress and Plant Metabolism*, Amer. Soc. Plant Physiol. Rockville, MD. p.13-25.
17. Richer, M., Rühle, W. and Wild, A. (1990) Studies on the mechanism of photosystem II photoinhibition: II. The involvement of toxic oxygen species, *Photosyn. Res.* 24, 237-243.
18. Hiscox, J. D. and Israelstam, G. F. (1979) A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissues without maceration, *Can. J. Bot.* 57, 1332-1334.
19. Slater, T. F. (1984) Overview of methods used for detecting lipid peroxidation, *Methods Enzymol.* 105, 283-293.
20. Kim, J. H., Hwang, H. J., Park, H. S., Lee, C. B., Myung, K. Y. and Lee, C. H. (1997) Differences in the rate of dephosphorylation of thylakoid proteins during dark incubation after chilling in the light between two rice (*Oryza sativa* L.) varieties, *Plant Sci.* 128, 159-168.
21. Lee, T. M., Lur, H. S. and Chu, C. (1995) Abscisic acid and putrescine accumulation in chilling-tolerant rice cultivars, *Crop Sci.* 35, 502-508.
22. Nagamine, T. and Nakagahra M. (1990) Genetic variation of chilling injury at seedling stages in rice, *Oryza sativa* L. *Jpn. J. Breed.* 40, 449-455.
23. Lee, S. Y., Amemiya A., and Tanaka I. (1975) The influence of low temperature on the photosynthesis of Japonica-Indica rice hybrid and its parents, *Jpn. J. Crop Sci.* 44, 370-371.
24. Haldimann, P., Fracheboud, Y. and Stamp, P. (1996) Photosynthetic performance and resistance to photoinhibition of *Zea mays* L. leaves grown at suboptimal temperature, *Plant Cell Environ.* 29, 85-92.
25. Bertin, P., Bouharmont, J. and Kinet, J. M. (1997) Somaclonal variation and improvement of chilling tolerance in ice: Changes in chilling-induced chlorophyll fluorescence. *Crop Sci.* 37, 1727-1735.
26. Jung, S., Steffen, K. L. and Lee, H. J. (1998) Comparative photoinhibition of a high and a low altitude ecotype of tomato (*Lycopersicon hirsutum*) to chilling stress under high and low light conditions, *Plant Sci.* 134, 69-77.