

저온스트레스 지표 선별을 위한 아열대성 식물 4종의 O-J-I-P곡선 분석

오순자·고석찬
제주대학교 생명과학과·기초과학연구소
(2005년 3월 15일 접수; 2005년 4월 23일 채택)

Analysis of O-J-I-P Transients from Four Subtropical Plant Species for Screening of Stress Indicators under Low Temperature

Soonja Oh^{*} and Seok Chan Koh

Department of Life Science & Research Institute for Basic Sciences, Cheju National University, Jeju 690-756, Korea
(Manuscript received 15 March, 2005; accepted 23 April, 2005)

The changes of O-J-I-P transients were investigated using leaves of four subtropical plant species (*Crinum asiaticum* var. *japonicum*, *Osmanthus insularis*, *Chloranthus glaber* and *Asplenium antiquum*) under the natural conditions in winter, in order to select the stress indicators for diagnosing physiological states of plants under low temperature. In the O-J-I-P transients of these species, the fluorescence intensity was found to be higher in O-step and lower in P-step in winter than in summer. Particularly, the fluorescence intensity of the P-step in *Crinum asiaticum* var. *japonicum* was lower than those of other three plant species, indicating that *Crinum asiaticum* var. *japonicum* is the most sensitive to low temperature. Of the chlorophyll fluorescence parameters derived from O-J-I-P transients of four subtropical plants, Fm, Fv/Fo, ABS/CS, TRo/CS, Φ_{PO} and $\Phi_{PO}/(1-\Phi_{PO})$ decreased significantly with the increase of Fo, Sm, N, ETo/CS, ETo/RC and $\Psi_o/(1-\Psi_o)$ depending on temperature drop in winter. Therefore, these parameters could be used as indicators for estimating low temperature stress and diagnosing physiological states of plants under the natural conditions in winter.

Key Words : Chlorophyll fluorescence parameters, Low temperature, O-J-I-P transients, Stress indicators, Subtropical plant species

1. 서론

온대지방에서는 기온, 강우량, 광량 등이 계절적으로 뚜렷하게 변하기 때문에 이들 환경요인이 식물의 생육이나 대사작용에 영향을 미칠 수 있다. 특히, 열대 및 아열대성 식물들이 온대지방에서 생육하는 경우에는 저온에 의한 장애가 문제가 된다. 저온장애란 식물의 적온 이하 빙점 이상의 온도 범위에서 생육할 경우에 일어나는 생장의 정지를 비롯한 각종 생육장애를 총칭하는 것으로 식물의 지리

적 분포와 생존의 제한, 그리고 생산량의 감소 등과 직결된다^{1,2)}. 저온에 민감하게 반응하는 식물들은 열대 및 아열대성 식물들로서 10°C 미만의 온도에 노출되면 대사작용에 이상이 유발되며 수시간 또는 수일 내에 식물체에 심각한 파괴 또는 사멸이 초래되기도 한다³⁾. 식물이 저온에 노출될 때 우선적으로 광합성 과정이 영향을 받게 된다⁴⁾. 저온에 의한 광합성능의 감소는 단백질 합성 및 엽록소 생성속도의 저하, 광산화에 의한 색소 표백화, 틸라코이드막 지질 및 단백질 조성의 변화 등이 수반된다^{5,6)}. 제주도는 다수의 열대 또는 아열대성 식물이 분포하고 있는 북한계선에 해당한다. 기온, 강우량, 광량 등 계절적 변화가 뚜렷하기 때문에 겨울철 동안의 온도변화에 의해 식물의 생육이나 대사작용이 영향을

Corresponding Author : Soonja Oh, Department of Life Science & Research Institute for Basic Sciences, Cheju National University, Jeju 690-756, Korea
Phone: +82-64-754-2326
E-mail: osoonja@cheju.ac.kr

받을 수 있다. 이는 제주도에 자생하고 있는 문주란 (*Crinum asiaticum* var. *japonicum*)이 겨울철 저온에 의해 광계II의 광화학적 효율 (Fv/Fm)의 감소, catalase 활성의 감소 및 superoxide dismutase와 peroxidase 활성의 증가로부터 알 수 있다⁷⁾.

한편, 환경스트레스에 대한 식물의 반응을 정확하게 간편하게 측정할 수 있는 방법으로는 엽록소형광 분석 (chlorophyll fluorescence analysis), 엽록소형광 이미지 분석 (chlorophyll fluorescence image analysis), 잎의 반사율 이미지 분석 (reflectance image analysis), 그리고 열이미지 분석 (thermal image analysis) 등이 있으며, 이들 분석 방법을 통해 환경스트레스에 의한 광합성효율, 구조적인 변화, 수분상태의 변화 등을 정밀하게 분석할 수 있다⁸⁻¹⁰⁾. 특히, 엽록소형광 분석법은 환경스트레스가 식물 잎의 광합성 기구의 구조와 기능에 미치는 영향을 빠르고 쉽게 분석할 수 있다. 광합성 기구 중에서도 광계II가 가장 민감하여 환경스트레스에 대한 지표로 이용되고 있다. 엽록소형광을 이용한 광계II 활성의 연구로는 광억제¹¹⁾, 식물의 성장¹²⁾, 근집 유동성¹³⁾ 등이 있으며, 환경요인 변화에 대한 종간 반응성의 차이, 식물의 생리적 반응이나 내성 등을 연구하는데도 활용되고 있다. 엽록소형광을 이용한 광계II 활성은 O-J-I-P 곡선 (polyphasic rise of Chl a fluorescence transients)의 변화를 정밀 분석함으로써 알 수 있다. O-J-I-P 곡선은 암적응된 식물의 잎에 빛을 비추어 유도해 낼 수 있는데 크게 3단계로 구분할 수 있다¹⁴⁾. 먼저 O (50 μ s)와 J (2ms)로 연결되는 O-J구간은 광계II의 반응중심에서 초기 전자수용체인 Q_A의 광화학적 환원, 즉 Q_A-Q_B의 축적을 의미하며, J (2ms)와 I (60ms)로 연결되는 J-I구간은 광계II의 반응중심에서 Q_A-Q_B의 축적을 반영하는 것으로 광계II의 donor 부분에 의해 조절된다. 마지막으로 I (60ms)와 P (300ms)로 연결되는 I-P구간에서는 광계II의 반응중심에서 plastoquinone pool로의 전자전달활성, 즉 Q_A-Q_B²⁻의 축적을 의미한다¹⁵⁾.

따라서, 본 연구는 문주란 (*Crinum asiaticum* var. *japonicum*), 박달목서 (*Osmanthus insularis*), 죽절초 (*Chloranthus glaber*), 파초일엽 (*Asplenium antiquum*) 등의 아열대성 식물을 대상으로 겨울철 저온스트레스에 대한 O-J-I-P 곡선의 분석을 통해 저온하에서의 식물의 생리적 상태를 진단할 수 있는 지표를 제시하고자 하였다.

2. 재료 및 방법

2.1. 실험재료

본 연구에서의 실험재료는 복제주근 구좌엽 하

도리 토끼섬 (난도) 일대의 해변사구에 자생하고 있는 문주란 (*Crinum asiaticum* var. *japonicum*)과 제주도 수목시험소 내에 생육하고 있는 박달목서 (*Osmanthus insularis*), 죽절초 (*Chloranthus glaber*), 파초일엽 (*Asplenium antiquum*)을 사용하였다. 문주란은 동령의 식물체를 선정하여 외부로 노출되어 자연광을 받는 잎 중에서 엽색이 비슷하고 SPAD값이 50~60의 범위에 해당하는 균일한 상태의 잎을 실험재료로 사용하였다. 그리고 박달목서, 죽절초, 파초일엽은 엽색이 비슷하고 SPAD값이 각각 60~70, 40~50, 40~50의 범위에 해당하는 성숙한 잎을 실험재료로 사용하였다.

2.2. 환경요인 조사

제주지역 기상자료 (2001년 7월 1일~2002년 2월 28일) 중 온도, 상대습도, 강우량의 변화를 분석하였다. 그리고 엽록소형광 측정 당시의 조사지역 환경요인으로는 온도, 상대습도, 광량을 조사하였다. 온도와 상대습도는 TR-72 Thermo Recorder (T&D Co. Ltd., Japan)를, 광량은 LI-250 Light Meter (LI-COR Inc., USA)를 이용하여 측정하였다. 이들 기상 조사용 센서는 측정 대상 잎의 높이에 설치하였으며 10회 반복으로 측정하였다.

2.3. O-J-I-P 곡선의 분석 및 형광변수 산출

O-J-I-P 곡선은 Plant Efficiency Analyzer (PEA; Hansatech Instrument Ltd., UK)를 이용하여 20회 반복하여 측정하였다¹⁶⁾. 즉, 15분간 암적응시킨 식물의 잎에 1,500 μ mole/m²/sec의 광량을 1초간 조사하여 유도하였다. Time scale은 10 μ s에서 1 s의 범위로 설정하고, 10 μ s에서 2 ms까지는 1 μ s 단위로, 2 ms에서 1 s까지는 1 ms 단위로 인식하도록 설정하였으며, 50 μ s (O-단계), 2 ms (J-단계), 30 ms (I-단계), 300 ms (P-단계)에서 엽록소형광 밀도를 분석하였다¹⁷⁾. O-J-I-P 곡선의 분석으로부터 8개의 기본적인 형광변수(F_o, F_m, F_v/F_o, V_j, V_i, M_o, S_m, N)들을 제시하였으며, 이를 토대로 다시 구조적 변수 (structural parameters; RC/CS, Φ_{po} , Ψ_o , Φ_{eo} 등)와 기능적 변수(functional parameters; ABS/RC, TR_o/RC, ET_o/RC, ABS/CS, TR_o/CS, ET_o/CS 등)들을 산출하여 제시하였다 (Table 1).

3. 결과 및 고찰

3.1. 환경요인의 변화

식물은 동일 종이라도 생육환경에 따라 형태적 또는 생리적 특성 등 성장상태가 크게 달라진다. 더욱이 광합성 능력은 온도, 습도 등의 기상환경의 일시적 변화에 따라서도 크게 달라진다¹⁸⁾. 본 연구를 수행하는 기간 동안의 제주지역 기상자료를 분석해

Table 1. Short description of chlorophyll fluorescence parameters used in the text, according to the O-J-I-P test

Abbreviation	Description
F _o	Initial fluorescence in dark adapted tissue
F _m	Maximum fluorescence in dark adapted tissue
F _v /F _o	Ratio of photochemical and non-photochemical de-excitation fluxes of excited chlorophyll
V _t	Relative variable fluorescence at time t
M _o	Slope at the beginning of the transient F _o →F _m , maximal fractional rate of photochemistry
S _m	Normalized area
N	Turn over number of Q _A ⁻
ABS/RC	Absorption flux of photons per active reaction center
TR _o /RC	Trapping of electrons per active reaction center
ET _o /RC	Electron flux per active reaction center beyond Q _A ⁻
Φ _{PO}	Maximum yield of primary photochemistry, equal to F _v /F _m
Ψ _o	Probability of a trapped exciton moving an electron beyond Q _A ⁻
Φ _{EO}	Probability of a absorbed exciton moving an electron beyond Q _A ⁻
RC/CS	Active reaction center per cross section
ABS/CS	Absorption flux of photons per cross section
TR _o /CS	Trapping of electrons per cross section
ET _o /CS	Electron flux per cross section
SFI _{PO}	Responds to structural and functional PSII events leading to electron transport within photosynthesis
PI _{PO}	Ratio of the two structure functional indexes (SFI _{PO} and SFI _{NO})

보면 (Fig. 1), 기온은 8월에 월평균 26.8°C로 가장 높았으며, 9월 중순부터 기온이 점차 낮아지면서 11월부터는 월평균 온도가 10°C 이하로 현저히 낮아졌다. 특히, 12월에 월평균 온도가 5.6°C로 가장 낮았고, 10°C 이하인 기간이 4개월 (11~12월, 1~2월)이나 되었다. 겨울철 3개월 (12월, 1~2월) 동안은 5°C 이하의 온도 조건에 노출되는 기간이 많아 식물의 생존에 영향을 미칠 것으로 보인다. 상대습도는 월별에 관계없이 대부분이 60% 이상을 유지하였으며, 특히 여름철 (7~8월)에 월평균 70% 이상의 높은 상대습도를 유지하였다. 강우량은 여름철에 많고 강우의 빈도도 여름철에 높아 상대습도와 유사한 경향을 보였다. 열대 및 아열대성 식물의 생육환경 요인 중에 온도가 중요하게 작용하며 기온이 10°C 이하가 되면 생장이 멈추고 0°C에서는 고사하는 것으로 알려지고 있다³⁾. Fig. 1에서 보는 바와 같이 제주지역 기상요인 중에 온도가 겨울철에 뚜렷하게 하강하고 있고 그 변화폭이 크며, 10°C 이하의 온도를 나타내는 기간이 많아 문주란의 지상부가 겨울철에 고사하는 것으로 짐작해 볼 수 있다.

3.2. O-J-I-P 곡선의 변화

문주란을 포함한 4종의 아열대성 식물을 대상으로 여름철과 겨울철 새벽 (06:00)의 O-J-I-P 곡선의 패턴을 비교하였다 (Fig. 2). 종에 따라 다소의 차이는 있으나 4종 모두 겨울철에 O-단계에서의 형광세기는 증가하고, P-단계에서의 형광세기는 감소하였

다. 이러한 결과는 4종 모두 겨울철 저온에 의해 광계II 반응중심의 전자수용체 quinone이 환원상태에 있음을 의미하며, 광계II의 광화학적 효율, 즉 F_v/F_m의 감소를 야기하는 결과라고 할 수 있다. 특히 P-단계의 감소는 4종 모두 겨울철 시간이 경과함에 따라 여름철과 뚜렷한 차이를 보였으며, 그 차이는 문주란에서 현저하게 나타나 다른 3종 보다 겨울철 저온 스트레스에 민감한 것으로 보인다. 4종의 아열대성 식물에서 겨울철 P-단계의 감소는 Fig. 1의 기상요인 중에 온도의 하강과 관련이 있을 것으로 보이는데 겨울철 저온에 의한 문주란의 O-J-I-P곡선의 변화와 광계II의 광화학적 효율 (F_v/F_m)의 감소로 알 수 있다⁷⁾. 그러나 O-J-I-P 곡선의 변화가 종에 따라 다소 차이를 나타내었는데, 죽절초와 파초 일엽은 문주란과 박달목서와는 달리 I-단계가 명확하지 않으며, P-단계에서의 형광세기는 상대적으로 높은 것으로 나타났다. 대조적으로 겨울철에는 문주란과 박달목서에서 J-단계에서의 형광이 지속되지만, J-I구간, I-P구간이 명확하지 않았다. 그리고 죽절초와 파초일엽은 여름철에 비해 P-단계에서의 형광세기가 다소 낮아졌지만 J-단계와 P-단계가 명확하며 파초일엽에서의 J-단계는 여름철에 비해 다소 높았다.

3.3. 엽록소형광 변수의 변화

O-J-I-P 곡선으로부터 주요 변수들을 제시하였고, 이를 토대로 여러 가지 구조적·기능적 형광변

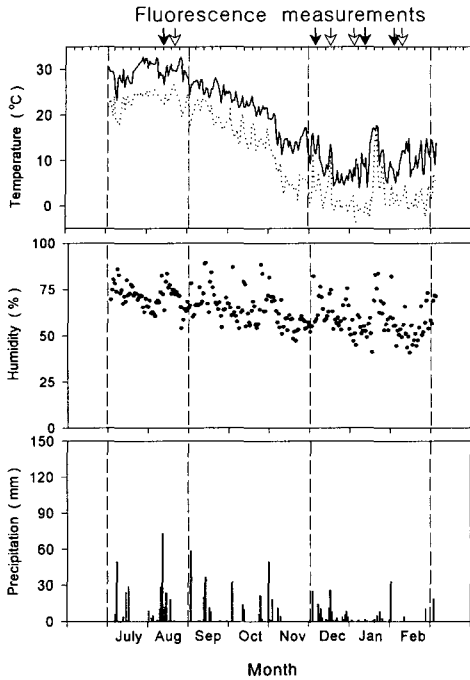


Fig. 1. Seasonal changes of temperature, relative humidity of air, and precipitation determined from July, 2001 to February, 2002 in the Jeju meteorological station. Data were represented as the daily averages. Solid and dotted lines in air temperature represent maximum and minimum temperature, respectively. The arrows indicate the days when chlorophyll fluorescence was measured in the leaves of *Crinum* plants (closed arrows) and 3 subtropical plant species (open arrows).

수들을 산출하였다 (Fig. 3). 그 결과, 종에 따라 다소의 차이는 있으나 4종 모두에서 겨울철에 F_o 의 증가와 F_m 과 F_v/F_o 의 감소를 볼 수 있었는데, 문주란이 다른 종에 비해 그 감소폭이 큰 것으로 나타났다. F_o 는 초기 전자수용체인 Q_A 가 산화상태에 있을 때의 형광으로 여기된 에너지가 PSII 반응중심으로 이동하기 전 PSII 안테나의 여기된 엽록소분자들이 방출하는 값이다¹⁹⁾. 일반적으로 식물이 스트레스를 받으면 F_o 값이 증가하는데, 이는 PSII 반응중심에 에너지를 전달할 수 없는 불활성 상태의 엽록소 분자들이 많아진 결과라고 할 수 있다. 겨울철 이들 4종의 F_o 값은 여름철에 비해 증가하였으며, 문주란과 박달목서는 그 증가폭이 적었고 죽절초와 파초일엽은 겨울철 시간이 경과함에 따라 뚜렷한 차이를 보였다. F_m 은 Q_A 가 완전히 환원된 상태의 형광이며, 스트레스를 받은 식물에서는 보통 F_m 의 감소도 나타난다. 종에 따라 다소의 차이는 있으나 4종 모두 겨울철에 F_m 값은 여름철에 비해 상당히 낮으며, 겨울철 시간이 경과함에 따라 그 값은 크게 감소하였다. 이는 겨울철 저온에 의해 이들 4종의 식물체가 스트레스를 받고 있음을 의미하며, 잎 단위면적당 광계II 안테나에 산화상태의 엽록소분자들이 적어서 나타나는 결과로 해석할 수 있다. 이처럼 겨울철 F_m 의 감소와 Fig. 2에서 보는 바와 같이 J, I, P-단계에서의 형광세기의 감소는 광계II 수용체 부위에서의 전자전달의 억제에 의한 것으로 설명할 수 있다. 그리고 F_v/F_o 값도 겨울철 시간이 경과함에 따라 감소하였다. 그리고 겨울철에 V_j 와 M_o 의 감소, S_m 과 N 의 증가는 4종에서 공통적인 현상

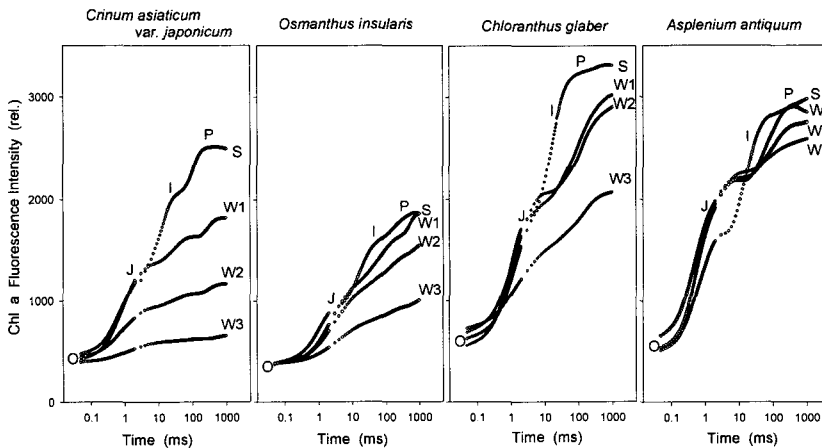


Fig. 2. Seasonal changes of chlorophyll a fluorescence transients O-J-I-P of PSII from leaves of 4 subtropical plant species at dawn (06:00) in summer and winter. S, summer (August); W1, early winter (December); W2, middle winter (January); W3, late winter (February).

저온스트레스 지표 선별을 위한 아열대성 식물 4종의 O-J-I-P곡선 분석

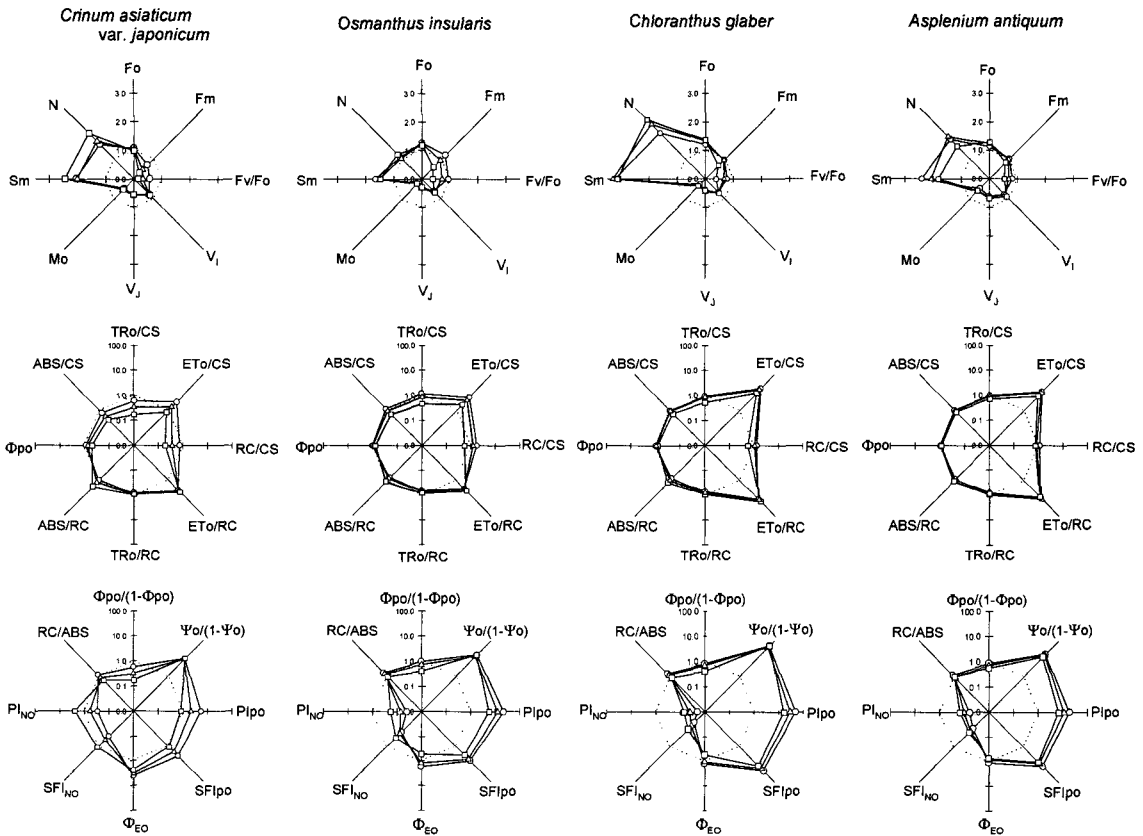


Fig. 3. Seasonal changes of chlorophyll fluorescence parameters of PSII from leaves of 4 subtropical plant species at dawn (06:00) in summer and winter. S, summer (August; short dash); W1, early winter (December; circle); W2, middle winter (January; triangle); W3, late winter (February; square).

으로 나타나 겨울철 환경요인의 영향을 받고 있음을 알 수 있다. 반응중심당 광계II 활성을 의미하는 변수들 중 ETo/RC 가 모든 종에서 겨울철에 증가하는 양상을 보였다. 이는 여름철에 비해 겨울철에 반응중심당 포획된 에너지양이 적는데, 이 에너지의 대부분을 전자전달반응에 사용하고 있어서 과다한 여기에너지에 대한 적응력이 상대적으로 낮음을 반영하고 있다. 그리고 엽면적당 활성상태의 반응중심 밀도를 의미하는 RC/CS 는 겨울철 시간이 경과함에 따라 감소하였지만 종에 따라 다소 차이를 보였다. 즉, 문주란에서는 여름철보다 겨울철에 감소하였으며, 다른 3종의 식물에서는 초겨울에 여름철보다 다소 증가하였다가 겨울철 시간이 경과함에 따라 점차적으로 감소하는 경향을 보여 저온 스트레스에 대한 내성이 다른 것으로 보이며, 문주란이 겨울철 환경요인의 변화에 가장 민감한 것으로 생각된다. 엽면적당 광계II 활성을 의미하는 변수들 중 ABS/CS 와 TRo/CS 가 겨울철에 감소하였는데, 문주란에서 감소폭이 큰 것으로 나와 문주란이 겨울철

환경조건에 의한 영향을 민감하게 받는 것으로 보인다. 그리고 ETo/CS 는 모든 종에서 겨울철에 증가하는 경향을 보였으며, 죽절초와 파초일엽에서 큰 폭으로 증가하였다. 광계II 형광수율을 의미하는 변수들 중에 Φ_{PO} 는 광계II의 광화학적 효율을 나타내는 Fv/Fm 을 의미하는 것으로 4종 모두 겨울철에 시간이 경과함에 따라 감소하는 경향을 보였다. 활력도를 나타내는 형광변수들 중에 $\Phi_{po}/(1-\Phi_{po})$ 는 4종에서 공통적으로 겨울철 시간이 경과함에 따라 감소하였으며, 다른 형광변수들은 문주란을 제외한 3종의 식물에서 유사한 경향을 보였다. 즉, 겨울철에 SFI_{po} , PI_{po} , $\Psi_o/(1-\Psi_o)$ 의 증가와 SFI_{no} , PI_{no} 의 감소가 박달목서, 죽절초, 파초일엽에서 관찰할 수 있었다. 따라서 문주란은 다른 3종에 비해 상대적으로 환경의 영향에 민감하게 반응하는 것으로 보인다. 이는 겨울철에 4종 모두에서 Φ_{po} 가 감소하는데 문주란은 0.53으로 여름철에 비해 대략 37% 감소한데 반해, 다른 3종의 식물은 0.72~0.76의 범위로 대략 10% 이내의 범위로 미약하게 감소한 것으로 보인다.

4. 결 론

아열대성 식물 4종 (문주란, 박달목서, 죽절초, 파초일엽)을 대상으로 겨울철 저온스트레스에 대한 O-J-I-P 곡선의 분석을 통해 식물의 생리적 상태를 진단할 수 있는 지표를 제시하고자 하였다. O-J-I-P곡선에 있어서 4종 모두 겨울철에 O-단계에서의 형광세기는 증가하고, P-단계에서의 형광세기는 감소하였다. 특히, 문주란은 P-단계에서의 형광세기가 겨울철 시간이 경과함에 따라 현저하게 감소하고 있어 다른 3종 보다 겨울철 저온스트레스에 민감한 것으로 나타났다. 그리고 O-J-I-P곡선에서 산출된 여러 형광변수들 중에서 Fm, Fv/Fo, ABS/CS, TRo/CS, Φ_{PO} , $\Phi_{PO}/(1-\Phi_{PO})$ 등은 4종 모두에서 겨울철에 뚜렷하게 감소하였고, Fo, Sm, N, ET0/CS, ET0/RC, $\Psi_0/(1-\Psi_0)$ 등은 증가하였다. 따라서, 이들 형광변수들은 저온스트레스 하에서 식물의 생리적 상태를 측정하는데 활용할 수 있을 것으로 판단된다.

감사의 글

본 연구는 2001년도 한국학술진흥재단의 지원에 의하여 수행되었으며 (KRF-2001-043-E00002), 이에 감사드립니다.

참 고 문 헌

- 1) Burke, M. J., L. V. Gusta, H. A. Quamme, C. J. Weiser and P. H. Li, 1976, Freezing and injury in plants, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 27, 507-528.
- 2) Sakai, A. and W. Larcher, 1987, Frost Survival of Plants: responses and adaptation to freezing stress, *Ecological studies (V.62)*, Billings, W. D., F. Golley, O. L. Cange, J. S. Olson and H. Remmert (eds.) Springer-Verlag, Berlin, 1-321pp.
- 3) Allen, D. J. and D. R. Ort, 2001, Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants, *Trends in Plant Science*, 6(1), 36-42.
- 4) Hetherington, S. E., J. He and R. M. Smillie, 1989, Photoinhibition at low temperature in chilling-sensitive and resistant plants, *Plant Physiol.*, 90, 1609-1615.
- 5) Powles, S. B., 1984, Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 35, 15-44.
- 6) Öquist, G., D. H. Greer and E. Gren, 1987, Light

- stress at low temperature, In *Photoinhibition*, Kyle, D. J., C. B. Osmond and C. J. Arntzen (eds.), Elsevier, Amsterdam, 67-87pp.
- 7) 오순자, 고석찬, 2004, 겨울철 자연환경에 노출된 문주란 잎의 엽록소형광과 항산화효소 활성화에 관한 연구, *한국환경생물학회지*, 22(1), 233-241.
- 8) Nilsson, H. E., 1995, Remote sensing and image analysis in plant pathology, *Ann. Rev. Phytopathol.*, 33, 489-527.
- 9) Peuelas, J. and I. Filella, 1998, Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status, *Trends Plant Sci.*, 3, 151-156.
- 10) Lichtenthaler, H. K. and J. A. Miehl, 1997, Fluorescence imaging as a diagnostic tool for plant stress, *Trends Plant Sci.*, 2, 316-320.
- 11) Osmond, C. B., 1994, What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In *Photoinhibition of Photosynthesis: From molecular mechanism to the field*. Baker, N. R. and J. R. Bowyer (ed.), BIOS Scientific Publ., Oxford, 1-24pp.
- 12) Lovelock, C. E., 'M. Jebb' and C. B. Osmond, 1994, Photoinhibition and recovery in tropical plant species: Response to disturbance, *Oecologia*, 97, 297-307.
- 13) Kamaluddin, M. and J. Grace, 1992, Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia, *Ann. Bot.*, 69, 47-52.
- 14) Srivastava, A., B. Guissé, H. Greppin and R. J. Strasser, 1997, Regulation of antenna structure and electron transport in PSII of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP, *Biochem. Biophys. Acta.*, 1320, 95-106.
- 15) Strasser, B. J. and R. J. Strasser, 1995, Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP test. In *Photosynthesis: From Light to Biosphere*, Mathis, P.(ed.), Kluwer Academic, Dordrecht, 977-980pp.
- 16) 박영철, 오순자, 고석찬, 1998, 여름철 자연조건에서 온주밀감 잎 광계II의 광억제, 제주생명과학연구, 1(1), 11-17.

- 17) Strasser, R. J. and Govindjee, 1992, The F_0 and the O-J-I-P fluorescence rise in higher plants and algae. In: Regulation of Chloroplast Biogenesis, Argyroudi-Akoyunoglou, J. H. (ed.), Plenum Press, New York, 423-426pp.
- 18) Stirbet, A., Govindjee, B. J. Strasser and R. J. Strasser, 1998, Chlorophyll a fluorescence induction in higher plants: Modelling and numerical simulation, *J. Theor. Biol.*, 193, 131-151.
- 19) Bolhàr-Nordenkamp, H. R. and G. Öquist, 1993, Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. In Photosynthesis and Production in a Changing Environment: A Field and Laboratory Manual, Hall, D. O., J. M. O. Scurlock, H. R. Bolhàr-Nordenkamp, R. C. Leegood and S. P. Long (eds.), Chapman and Hall, London, 193-206pp.