

비음처리에 따른 봇순나무의 광합성, 엽록소 함량 및 엽 특성

손석규·한진규^{*}·김찬수·황석인·정진현·이성기
국립산림과학원 난대산림연구소, 국립산림과학원 유전자원부
(2007년 9월 19일 접수; 2007년 10월 30일 채택)

Photosynthesis, Chlorophyll Contents and Leaf Characteristics of *Illicium anisatum* under Different Shading Treatments

Seog-Gu Son, Jin-Gyu Han^{*}, Chan-Soo Kim, Suk-In Hwang,
Jin-Heon Jeong and Sung-Gie Lee

Warm-temperature Forest Research Center, KFRI, Jeju, 697-050, Korea

'Department of Genetics Forest Resources, KFRI, Suwon, 441-300, Korea

(Manuscript received 19 September, 2007; accepted 30 October, 2007)

Illicium anisatum was bred under four different light intensity. Those condition were full sunlight(PPFD 1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 30% treatment(PPFD 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 50% treatment(PPFD 250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and 70% treatment(PPFD 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), respectively. Chlorophyll a and b were increased according to decrease of light intensity. Thirty percent and 50% treatment had not significant different in chlorophyll a and b. Thirty percent treatment was shown the best photosynthetic activity through invested photosynthetic rate, intercellular CO₂ concentration and water use efficiency. Photosynthetic activity trend of 50% treatment was similar to 30% treatment. Seventy percent treatment was shown the best photosynthetic activity at low light intensity but that was decreased to lower value than 30% and 50% treatment under high intensity. Control, bred full sunlight, was shown the worst photosynthetic activity at measured all light intensity. That result could imply that was caused by photo-inhibition because of long term exposed of shade tolerant plant at high light intensity. Leaf characteristics had not significant different in leaf length, width and area but leaf dry weight had similar trend to photosynthetic activity.

Key Words: *Illicium anisatum*, Shading treatment, Photoinhibition, Photosynthetic rate, Intercellular CO₂ concentration, Water use efficiency

1. 서 론

내음성 식물은 그늘진 곳과 같이 낮은 광도조건 하에서도 광합성을 통한 생육활동을 유지할 수 있는데 이러한 내음성의 정도는 임관상에서 주어진 광조건을 얼마나 효율적으로 사용하느냐의 차이이며 광조건에 따라 잎의 구조나 생리학적 특징들을 변화시키는 광합성 특성의 순화정도에 따라 구분되어 질 수 있다^{1,2)}. 차광처리를 통해 낮은 광도에 순화된 식물의 광합성 특성 및 광합성 기구의 변화에 관

한 연구는 이미 많은 수종을 대상으로 진행되고 있으며 많은 연구 결과들이 낮은 광도에 순화된 식물이나 내음성이 강한 식물이 높은 광도조건에 노출되었을 때 높은 광도조건에서 생육한 식물보다 쉽게 피해를 받을 수 있다고 보고하였다^{3,4)}. 이와 같이 낮은 광환경에 순화된 식물이 높은 광환경하에서 낮은 적응도를 나타내는 것은 식물의 광합성계에서 수용할 수 있는 광 밀도보다 많은 광이 유입되었을 때 나타나는 광저해 현상에 기인한다⁵⁾.

봇순나무(*Illicium anisatum*)는 전도, 완도 및 제주도에서 자생하는 상록활엽 소교목으로 해발 700 m 이하의 산지에서 자라며 내한성이 약한 수종으로 연평균기온이 12°C 이상인 전라도와 경상도 남부지

Corresponding Author : Seog-Gu Son, Warm-Temperate Research Center, KFRI, Jeju 697-050, Korea
Phone: +82-64-730-7211
E-mail: sonsak@foa.go.kr

역에서만 생육이 가능하다. 바위틈이나 다소 습기가 적은 곳에서 잘 자라며 햇빛이 강한 곳 보다는 약간 그늘진 곳에서 잘 자라는 수종이다⁶⁾. 수피와 열매에 특유의 향기가 있어 향료로도 사용되며 관상적 가치가 높아 조경수로도 이용가치가 높다. 본 연구는 차광처리를 통해 다양한 광환경에서 생육시킨 붓순나무의 광합성, 엽록소 함량 및 잎 특성 등을 조사하여 내음성 수종인 붓순나무가 생육하기 위한 최적의 광 환경을 구명하고자 한다.

2. 재료 및 방법

2.1. 공시재료 및 비음처리

제주도에 위치한 난대산림연구소에 식재되어 있는 2년생 붓순나무 묘목을 공시재료로 각 처리구에서 1년간 생육시켰다. 비음처리는 시중에서 판매중인 3가지 종류의 비음망을 이용하여 무처리(전광)와 차광도 30%, 50%, 70% 3가지 비음처리를 실시하였다. 각 처리구 내의 광도는 $J_e^{7)}$ 의 방법에 따라 7반복으로 측정하였으며 전광은 PPFD(Photosynthetic Photon Flux Density) 1600 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 30% 비음처리구 400 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 50% 비음 처리구 250 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 70% 비음 처리구 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 평균광도를 나타냈다.

2.2. 엽록소 함량

채취한 붓순나무 잎을 DMSO 추출법으로 추출하여 spectrophotometer(UV-Visible, Agilent 8453, Agilent Technologies, USA)를 이용하여 665nm와 648nm의 파장에서 흡광도를 측정하고, 수식에 대입하여 엽록소 a와 b 그리고 총 엽록소 함량을 구하였다⁸⁾.

2.3. 광합성 측정

각 처리에 따른 광합성 생리 특성을 알아보기 위해 Li-6400 phortable photosynthesis system(Li-cor Inc., USA)을 이용하여 광합성능력, 기공증산속도, 엽육 세포내 CO_2 농도를 측정하였다. 광합성 능력은 광도변화를 이용한 광-광합성곡선을 그려 처리 간 비교를 하였으며 측정시 chamber 내 조건

은 CO_2 농도 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, 온도 25°C, 습도 60~70%로 유지한 상태에서 PPFD 0, 50, 100, 300, 500, 800, 1000, 1500, 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 으로 광도 변화를 주어 측정하였다. 수분이용 효율은 광합성능력/증산량으로 계산하였다⁹⁾.

2.4. 엽특성 조사

비음 처리에 따른 수광조건의 차이가 붓순나무 잎에 미치는 영향을 알아보기 위해 각 처리별로 20개 잎을 채취하여 특성조사를 실시하였다. 엽 길이, 엽 폭, 엽 두께, 엽 면적, 생중량, 건중량 및 단위면적당 전증량을 디지털 캘리퍼(Mitutoyo, Japan), Li-3000A 엽면적 측정기(Li-cor Inc., USA) 및 디지털 벨런스(92SM-202A, Precisa, Swiss)를 이용하여 측정하였다.

2.5. 자료분석

수집된 자료는 SAS(The SAS system ver. 8.2) 프로그램을 이용하여 기본 통계량을 구하고 각 처리간 측정 결과의 유의성 검정을 실시하였다.

3. 결과

엽록소 a, b 및 총 엽록소 함량 모두 비음처리구가 무처리구 보다 높은 값을 나타냈다(Table 1). 가장 낮은 광도의 70% 비음처리구에서 가장 높은 엽록소 함량을 보였으며 50% 비음처리구와 비교하여 30% 비음처리구가 낮은 엽록소 함량을 보였으나 두 처리간의 통계적인 차이는 나타나지 않았다. 엽록소 a/b 비율은 무처리구가 가장 낮은 값을 나타냈으며 비음처리간의 일정한 경향은 나타나지 않았다.

광도변화에 따른 광합성능력의 변화를 알아보기 위한 광-광합성곡선에서는 처리에 따른 광합성능력의 차이가 뚜렷하게 나타났는데 30% 비음처리구가 전체적으로 가장 높은 광합성능력을 보였으며 무처리구가 가장 낮은 광합성 능력을 나타냈다(Fig. 1). 70% 비음처리구는 PPFD 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 이하의 낮은 광도에서는 다른 처리구에 비해 높은 광합성 능력을 보였으나 PPFD 300~400 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서의 광포화점 이후 높은 광도에서 광합성 능력이 점차 감소하는 경향을 보여 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 이하

Table 1. Chlorophyll contents of *Illicium anisatum* seedlings grown under different shading treatments

Treatment	Chlorophyll a (mg/g)	Chlorophyll b (mg/g)	Chlorophyll a/b ratio	Total chlorophyll (mg/g)
Full sunlingt	1.98±0.41 c*	1.07±0.24 c	1.86±0.03 c	3.05±0.65 c
30% Treatment	7.56±0.31 b	3.12±0.07 b	2.42±0.05 a	10.7±0.38 b
50% Treatment	6.46±0.49 b	2.94±0.27 b	2.21±0.20 b	9.42±0.65 b
70% Treatment	8.74±1.02 a	3.72±0.41 a	2.35±0.03 ab	12.5±1.42 a

*; Duncan's multiple range test significant difference at P<0.05

비음처리에 따른 봇순나무의 광합성, 엽록소 함량 및 엽 특성

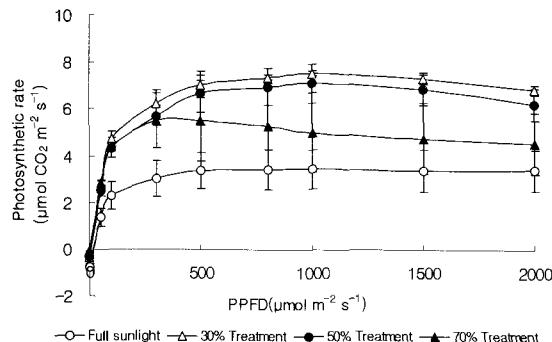


Fig. 1. Light response curve of photosynthesis in leaves of *Illicium anisatum* seedlings grown under different shading treatments.

의 낮은 광도조건에 적응된 봇순나무가 다른 처리구의 봇순나무와 비교하여 높은 광도 조건에 대하여 적응능력이 낫다는 것을 알 수 있다. 50% 과 30% 비음처리구는 PPF 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 광포화점을 나타낸 뒤 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 의 광도까지 점차 증가하다가 전광에 가까워지면서 점차 감소하는 것으로 유사한 광합성능력 경향을 보여 70% 비음처리구와 비교하여 높은 광도조건에 서도 적응능력을 나타냈다. 모든 광도조건에서 가장 낮은 광합성능력을 보인 무처리구의 경우 내음성 수종인 봇순나무가 장기간 높은 광도조건하에 노출되어 원활한 광합성을 위한 광합성 기구의 손상을 받은 것으로 생각된다.

광도변화에 따른 엽육내 이산화탄소 농도의 변화는 초기의 낮은 광도에서 빠르게 감소하는 경향을 보이다가 일정 광도 이상에서는 완만한 감소를 유지하는 것으로 나타났다(Fig. 2). 무처리구는 모든 광도조건에서 가장 높은 엽육내 이산화탄소 농도를 보였으며 70% 비음처리구는 PPF 100 $\mu\text{mol m}^{-2}$

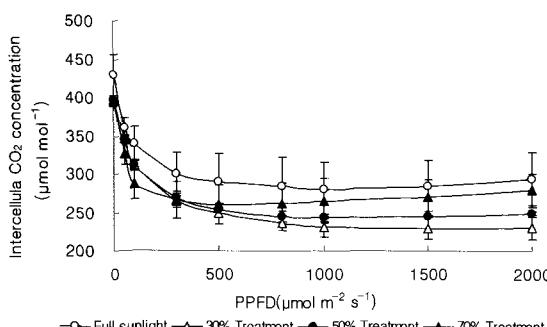


Fig. 2. Effects of various light intensity (PPFD) on intercellular CO_2 concentration in leaves of *Illicium anisatum* seedlings grown under different shading treatments.

s^{-1} 이하 광도에서는 엽육내 이산화탄소 농도가 급격히 감소하다가 PPF 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이상의 광도에서 점차 증가하는 경향을 나타내 광-광합성곡선에서의 광합성능력 감소 결과와 마찬가지로 높은 광도조건에서는 광합성이 원활하게 이루어지지 않음을 알 수 있다. 50% 와 30% 비음처리구는 광합성능력에서와 마찬가지로 비슷한 경향을 보이며 높은 광도조건에서도 일정한 엽육내 이산화탄소 농도를 유지하여 광합성이 일정하게 유지되고 있음을 알 수 있다.

광도변화에 따른 수분이용효율은 각 처리구가 광-광합성곡선과 유사한 경향을 나타냈다(Fig. 3). 50% 와 30% 비음처리구가 유사한 경향을 보이며 전체적으로 높은 수분이용효율을 보였으며 무처리구가 가장 낮은 수분이용효율을 보였다. 70% 비음처리구는 PPF 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이하의 낮은 광도조건에서 가장 높은 수분이용효율을 나타냈으나 이후 높은 광도조건에서는 수분이용효율이 점차 감소하는 경향을 나타냈다. 50% 와 30% 비음처리구의 경우 PPF 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이상의 높은 광도조건에서 감소하는 경향을 나타했는데 이러한 경향은 광-광합성곡선에서의 광합성능력 감소와 유사한 것이나 수분이용효율의 감소 폭이 더 크게 나타나는 것을 알 수 있다.

비음처리하에서 봇순나무 잎의 생장특성은 Table 2와 같다.

잎의 길이나 폭, 잎의 면적 특성은 대체로 비음처리구에서 큰 값을 보이고 무처리구가 작은 값을 보이고 있으나 통계적인 차이는 나타나지 않아 비음처리가 잎의 크기형질에는 영향이 없음을 알 수 있다. 잎의 두께는 30% 비음처리구, 50% 비음처리구, 무처리구 순으로 큰 값을 나타냈으며 70% 비음처리구가 가장 작은 값을 나타냈다. 잎의 전중량과 잎의

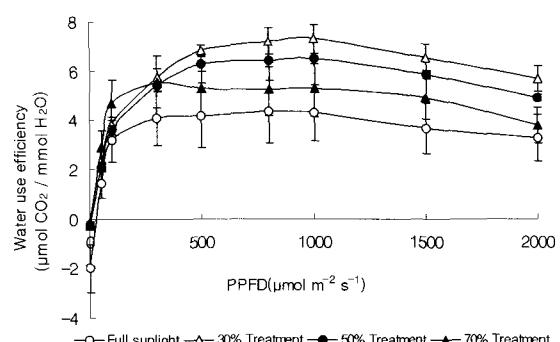


Fig. 3. Effects of various light intensity (PPFD) on water use efficiency in leaves of *Illicium anisatum* seedlings grown under different shading treatments.

Table 2. Leaf characteristics of *Illicium anisatum* seedlings grown under different solar radiations

Treatment	Leaf length (cm)	Leaf width (cm)	Leaf thickness (mm)	Leaf Area (cm ²)	Dry Weight (g)	Dry weight per leaf area (mg/cm ²)
Full sunlight	6.86±0.91 a	3.02±0.11 a	0.40±0.11ab	14.9±3.92 a	0.09±0.03 b	6.49±1.91 b
30% Treatment	6.65±0.71 a	3.21±0.47 a	0.44±0.04 a	15.5±3.44 a	0.13±0.03 a	8.25±1.66 a
50% Treatment	6.94±1.13 a	3.13±0.46 a	0.41±0.05ab	16.1±5.24 a	0.13±0.04 a	7.94±1.45 a
70% Treatment	7.06±1.37 a	3.12±0.83 a	0.38±0.03 b	16.7±5.59 a	0.11±0.03ab	6.51±1.20 b

*; Duncan's multiple range test significant difference at P<0.05

단위면적당 건중량은 30% 비음처리구와 50% 비음처리구가 70% 비음처리구, 무처리구와 비교하여 큰 값을 나타냈으며 통계적 차이도 인정되었다. 특히 건중량의 경우 광-광합성 곡선의 광합성능력과 유사한 경향을 나타냈다.

4. 고찰

광합성을 통해 탄소동화작용을 하며 생장하는 모든 식물들에게 광환경은 생장에 있어서 중요한 환경요인이 되며 주어진 광환경에 대한 식물의 적응은 원활한 생장활동을 넘어 식물의 생존과도 직결된다. 식물들의 이러한 광환경에 대한 적응은 광합성 특성의 순차에 따라 형태적, 생리적인 특성의 변화를 나타낸다^{2,10}.

일반적으로 비음처리를 한 식물의 엽록소 함량의 변화는 높은 광도조건에서 생장한 식물에 비해 총 엽록소 함량은 감소하는 반면 엽록소 b의 함량이 증가해 엽록소 a/b 비율이 감소한다^{11,12}. 그러나, 본 연구의 실험결과와 같이 내음성이 강한 식물이나 낮은 광도조건에서 순화된 식물의 경우 높은 광도 조건에서 낮은 총 엽록소 함량을 나타내게 되는데^{13,14}, 이는 낮은 광도조건하에 생장하는 식물들이 높은 광도조건에서 생장한 식물의 잎에 비해 빛의 흡수 및 이용효율을 높이기 위해 엽록소 함량이 많은 잎의 특성을 가지게 되기 때문이다¹⁵.

식물의 광합성 생리 특성에서도 광환경에 따른 차이가 나타나는데, 일반적으로 높은 광도조건에서 생장한 식물이 낮은 광도조건에서 생장한 식물에 비해 높은 광환경하에서 높은 광합성능력을 보이며 반면 낮은 광도조건에서 생장한 식물은 낮은 광환경하에서 높은 광도조건에서 생장한 식물보다 높은 광합성 능력을 보인다³. 본 연구결과에서도 낮은 광도조건의 70% 비음처리구에서 PPF 100 μmol m⁻² s⁻¹ 이하의 낮은 광도에서 다른 처리구보다 높은 광합성 능력을 보였으며 엽육내 이산화탄소 농도와 수분이용 효율에서도 PPF 300 μmol m⁻² s⁻¹ 이하의 낮은 광도에서 각각 가장 낮은 이산화탄소 농도와 가장 높은 수분이용 효율을 보여 가장 활발한 광

합성 활동을 하는 것으로 나타났으며 PPF 300 μmol m⁻² s⁻¹ 이상의 높은 광도에서는 조사된 세 가지 광합성 생리특성 모두 다른 처리구보다 광합성 활동이 낮은 것으로 나타났다. 특히, 70% 비음처리구는 PPF 1000 μmol m⁻² s⁻¹ 이상의 높은 광도조건하에서 광합성 활동이 감소하는 경향을 보였으며 전광에 노출되어 생육한 무처리구는 모든 광도조건에서 가장 낮은 광합성 능력을 나타내 높은 광도조건에 적응하지 못하는 내음성 수종의 특성을 나타냈다⁷. 내음성이 강한 식물이나 낮은 광도조건하에서 순화된 식물들은 높은 광환경하에서 광 저해를 일으키게 된다⁵. 광 저해는 광에너지의 흡수가 식물의 광합성 용량을 초과하게 되어 발생한 과잉 에너지로 인해 세포막 등의 세포 구성요소와 광합성 기구의 손상을 일으키는 산화스트레스로 이로 인해 광합성 능력의 저하가 발생한다^{14,16,17}. 본 연구결과의 무처리구와 높은 광도조건에서 70% 비음처리구의 광합성 능력 감소 또한 이러한 광저해의 영향으로 생각된다. 특히 전광조건하에서 생육한 무처리구가 모든 광도에서 가장 낮은 광합성 능력을 나타낸 것은 내음성 수종인 봇순나무가 장기간 높은 광환경에 노출되면서 광저해에 의한 광합성 기구의 손상을 받아 나타난 결과로 사료된다.

광환경에 따른 잎의 형태적 변화에 있어서는 낮은 광도조건에서 생장한 잎이 수광량을 높이기 위해 넓은 잎 면적을 갖는 반면 높은 광도조건에서 생장한 잎은 두꺼운 잎을 가지며, 잎의 단위면적당 건중량은 투광율 및 광합성 기능과 관련이 깊어 단위면적당 건중량의 값이 클수록 광합성 능력이 증가한다^{18,19}. 그러나 본 연구결과에서 봇순나무의 잎은 광도조건의 차이에 따른 처리간 잎 크기의 통계적 차이가 인정되지 않아 단위면적당 건중량의 광도조건에 따른 차이보다 건중량의 차이가 각 처리간 광합성 능력과의 연관성이 높은 것으로 생각된다.

5. 결론

4개의 다른 광도조건하의 비음처리구에서 1년간 생육한 봇순나무의 엽록소 함량은 엽록소 a, b 모두

낮은 광환경에서 높은 값을 나타냈으며 30% 와 50% 처리구가 비슷한 경향을 나타냈다. 광합성 특성을 알아보기 위해 조사된 광합성 능력, 엽육내 이산화탄소 농도, 수분이용효율 모두 30% 비음 처리구에서 가장 원활한 광합성이 이루어지는 것으로 나타났으며 50% 비음 처리구도 30% 비음 처리구와 유사한 경향을 나타냈다. 70% 비음 처리구는 PPF_D 300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이하의 낮은 광도에서 가장 활발한 광합성 활동을 보였으나 PPF_D 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이상의 높은 광도에서는 광합성 활동이 감소하는 것으로 나타났다. 전광에서 생육한 무처리구는 가장 저조한 광합성 활동을 보였으며 이는 내음성 수종인 봇순나무가 높은 광도조건에 장시간 노출되어 광합성 기구에 손상을 받은 때문으로 사료된다. 비음처리에 따른 잎의 특성은 길이, 폭, 엽면적 등의 크기 형질에서는 통계적 차이가 나타나지 않았으며 잎의 건중량은 광합성 능력과 유사한 경향의 처리간 차이를 나타냈다.

참 고 문 헌

- 1) Kim P. G., Lee E. J., 2001, Ecophysiology of photosynthesis 2 : Adaptation of photosynthetic apparatus to changing environment, Kor. Jr. of Agric. and For. Meteor., 3(3), 171-176.
- 2) Terashima I., Hikosaka K., 1995, Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis, Plant, Cell and Env., 18, 1111-1128.
- 3) Makino A., Sato T., Nakano H., Mae T., 1997, Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances, Planta, 203, 390-398.
- 4) Rosenqvist E., Wingsle G., Ögren E., 1991, Photoinhibition of photosynthesis in intact willow leaves in response to moderate changes in light and temperature. Physiologia Plantarum, 83, 390-396.
- 5) Valladares F., Pearcy R. W., 1997, Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. Plant, Cell and Env., 20, 24-36.
- 6) Jo M. H., 1989, Coloured woody plants of Korea, Academybook, 152-300.
- 7) Je S. M., Son S. G., Woo S. Y., Byun K. O., Kim C. S., 2006, Photosynthesis and chlorophyll contents of *Chloranthus glaber* under different shading treatments, Kor. Jr. of Agric. and For. Meteor., 8(2), 54-60.
- 8) Barnes J. D., Balaguer L., Manrique E., Elvira S., Davison A. W., 1992, A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophyll a and b in lichen and higher plants, Environmental and Experimental Botany, 32(2), 88-100.
- 9) Ashraf M., Arfan M., Shahbaz M., Ahmad M., Jamil A., 2002, Gas exchange characteristics and water relations in some elite skra cultivates under water deficit, Photosynthetica, 40(4), 615-620.
- 10) Valladares F., Wright S. J., Lasso E., Kitajima K., Pearcy R. W., 2000, Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest, Ecol., 81, 1925-1936.
- 11) Thomas T., Lei R. T., Kitao M., Koike T., 1996, Functional relationship between chlorophyll content and leaf reflectance, and light-capturing efficiency of Japanese forest species, Physiologia Plantarum, 96, 411-418.
- 12) Verhoeven A. S., Swanberg A., Thao M., Whiteman J., 2005, Seasonal changes in leaf antioxidant systems and xanthophylls cycle characteristics in *Taxus x media* growing in sun and shade environments, Physiologia Plantarum, 123, 482-484.
- 13) Hansen U., Fiedler B., Rank B., 2002, Variation of pigment composition and antioxidative systems along the canopy light gradient in a mixed beech/oak forest: a comparative study on deciduous tree species differing in shade tolerance, Tree, 16, 354-364.
- 14) Valladares F., Chico J. M., Aranda I., Balaguer L., Dizengremel P., Manrique E., Dreyer E., 2002, The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity, Tree, 16, 395-403.
- 15) Evans J. R., 1994, Developmental constraints on photosynthesis: effects of light and nutrition, In : Baker N. R. ed. Photosynthesis and the environment, Kluwer Academic Press, Dordrecht, pp. 281-304.
- 16) Hakala M., Tuominen I., Keranen M., Tyystjärvi T., Tyystjärvi E., 2005, Evidence for the role of the oxygenezolving manganese com-

- plex in photoinhibition of photosystem, *Biochimica et Biophysica Acta*, 1706, 68–80.
- 17) Lu Q., Wen X., Lu C., Zhang Q., Kuang T., 2003, Photoinhibition and photoprotection in senescent leaves of field-grown wheat plants, *Plant Physiol. and Bioch.*, 41, 749–754.
- 18) Marini R. P., Barden J. A., 1982, Light pene-
tration on overcast and clear days, and specific leaf weight in apple trees as affected by summer of dormant pruning, *Soc. Hort. Sci. Am. J.*, 107, 39–43.
- 19) Salisbury F. B., Ross C. W., 1992, *Plant physiology*, 4th ed., Wadsworth Publishing Company, Belmont, USA, p. 257.