

스트레스지표 선발을 위한 아열대성 식물 4종의 엽록소형광 일변화에 관한 연구

오순자* · 고석찬

제주대학교 생명과학과 · 기초과학연구소

요약

아열대성 식물 4종 (문주란, *Crinum asiaticum* var. *japonicum*: 박달목서, *Osmanthus insularis*: 죽절초, *Chloranthus glaber*: 파초일엽, *Asplenium antiquum*)을 대상으로 여름철 환경요인의 일주기적 변화에 따른 엽록소형광과 O-J-I-P곡선의 분석을 통해 식물의 스트레스지표를 선발하고자 하였다. 여름철 일변화에 있어서 양지에 자라는 문주란과 박달목서의 O-J-I-P곡선은 거의 유사하며, 낮에 O-단계에서의 형광세기는 증가하고 P-단계에서의 형광세기는 감소하였다. 그러나 음지에 자라는 죽절초와 파초일엽에서는 일변화적 특성은 두드러지지 않았다. 그리고 문주란과 박달목서는 Φ_{P_0} 가 새벽과 밤에는 0.80~0.83 범위의 높은 값을 보이지만 낮시간에는 0.65~0.73으로 낮아서 낮시간의 고풍에 의한 광억제가 나타나는 것으로 보인다. 그러나 죽절초와 파초일엽의 Φ_{P_0} 는 0.83~0.85 범위를 계속 유지하여 일변화적 특성은 관찰되지 않았다. O-J-I-P곡선으로부터 산출된 여러 형광변수들 중에서 F_0 와 ABS/RC 등은 4종 모두에서 낮시간에 증가하였으며 F_m , F_v/F_0 와 RC/CSm 등은 감소하였다. 특히 문주란과 박달목서는 죽절초와 파초일엽에 비해 그 감소폭이 크게 나타났다. 그리고 Φ_{P_0} 는 4종 모두에서 온도나 광량과는 음의 상관관계를, 상대습도와는 양의 상관관계가 인정되었다.

주요어 : 아열대성 식물, 엽록소형광 변수, O-J-I-P곡선, 스트레스 지표

서론

식물은 환경요인의 변화에 따라 여러 가지 생리적 변화를 겪으면서 성장한다. 환경변화에 대한 식물의 반응은 내성과 감수성으로 구분할 수 있다. 환경변화에 내성이 강한 식물은 유전적인 조절 또는 대사작용의 변화를 통하여 주변 환경의 변화에 순응할 수 있지만, 환경변화에 민감한 식물은 그렇지 못하다. 따라서, 환경스트레스에 의한 영향을 판단할 수 있는 기준을 마련하여 식물의 반응을 정량하고 식물의 생산성을 예측하는 것은 중요한 일이라고 할 수 있다. 더욱이 최근에는 환경오염, 자외선량의 증가, 온난화, 산성비 등에 의해 식물의 생육환경이 변화하고 있어서 이에 따른 식물체의

반응 및 변화를 예측하기 위한 수단이 필요하다.

환경스트레스에 대한 식물의 반응을 정확하고 간편하게 측정할 수 있는 방법으로는 엽록소형광 분석 (chl fluorescence analysis), 엽록소형광 이미징 분석 (chl 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 있다 (Nilsson, 1995; Peuelas and Filella, 1998; Lichtenthaler and Miehl, 1997). 특히, 엽록소형광 분석법을 이용함으로써 환경스트레스가 식물 잎의 광합성 기구의 구조와 기능에 미치는 영향을 빠르고 쉽게 분석할 수 있다. 광합성 기구 중에서도 광계 II가 가장 민감하

여 환경스트레스에 대한 지표로 이용되고 있다. 엽록소형광을 이용한 광계 II 활성의 연구로는 빛에 의한 억제 (Osmond, 1994), 일주기적·계절적 변화 (오 등, 2001), 식물 성장과의 관계 (Lovelock *et al.*, 1994), 군집 유동성과의 관계 (Kamaluddin and Grace, 1992) 등이 있으며, 환경요인 변화에 대한 중간 반응성의 차이, 식물의 생리적 반응이나 내성 등을 연구하는데도 활용되고 있다.

본 연구는 문주란(*Crinum asiaticum* var. *japonicum*), 박달목서(*Osmanthus insularis*), 죽절초(*Chloranthus glaber*), 파초일엽(*Asplenium antiquum*) 등의 아열대성 식물체를 대상으로 광량, 온도, 습도 등 자연환경요인의 여름철 일주기적 변화에 대한 광합성능의 변화를 분석하고 환경스트레스에 대한 식물의 생리적 상태를 진단할 수 있는 지표를 제시하고자 하였다.

재료 및 방법

실험재료

본 연구에서는 복제주균 구좌읍 하도리 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.

환경요인 조사

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 설치하여 10회

반복으로 측정하였다.

엽록소형광의 측정 및 분석

엽록소형광은 Plant Efficiency Analyzer (PEA: Hansatech Instrument Ltd., UK)를 이용하여 O-J-I-P곡선(polyphasic rise of Chl a fluorescence transients)으로 나타내었으며 (Strasser and Strasser, 1995), 새벽(06:00), 낮(12:00), 밤(20:00)으로 구분하여 매 측정시 20 반복으로 3회에 걸쳐 측정하였다. O-J-I-P곡선은 15분간 암적응시킨 식물의 잎에 1.500 $\mu\text{mole}/\text{m}^2/\text{sec}$ 의 광량을 1초간 조사하여 유도하였다. Time scale은 10 μs 에서 1s의 범위로 설정하고, 10 μs 에서 2ms까지는 1 μs 단위로, 2ms에서 1s까지는 1ms 단위로 인식하도록 설정하였으며, 50 μs (O-단계), 2ms (J-단계), 30ms (I-단계), 300ms (P-단계)에서 엽록소형광 밀도를 분석하였다 (Srivastava *et al.*, 1997). O-J-I-P곡선의 분석으로부터 8개의 기본적 형광변수(Fo, Fm, Fv/Fo, Vj, Vj, Mo, Sm, N)들을 제시하였으며, 이를 토대로 다시 구조적 변수 (structural parameters: RC/CS, Φ_{PO} , Ψ_0 , Φ_{EO} 등)와 기능적 변수 (functional parameters: ABS/RC, TRo/RC, ETo/RC, ABS/CS, TRo/CS, ETo/CS 등)들을 산출하여 제시하였다 (Table 1).

엽록소형광변수와 환경요인과의 상관관계 분석

주요 형광변수(Fo, Fm, Φ_{PO})와 환경요인(온도, 광량, 상대습도)과의 상관관계는 SPSS 통계 package (SPSS Inc., Release 7.5, 1996)를 이용하여 분석하였다.

결과 및 고찰

환경요인의 일변화

식물은 동일 종이라도 생육환경에 따라 형태적 또는 생리적 특성이 크게 달라진다. 자연조건하에서 양지와 음지에 서식하는 황칠나무와 팔손이는 음엽이 양엽보다 광합성 효율이 높으며, 양지에서 자라는 식물은 강한 광선이 미치는 낮시간에 광억제 현상이 나타난다 (오 등, 1999). 그리고 온도, 습도 등의 기상환경의 변화에 따라라도 광합성 능력이 크게 달라진다 (박 등, 1998). 즉, 식물체의

Table 1. Short descriptions of chl fluorescence parameters used in the text, according to the JIP-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})

Table 2. Diurnal variation of environmental factors of 4 tropical/subtropical plant species in summer

Environmental Factors	<i>Crinum</i>			<i>Osmanthus</i>			<i>Chloranthus</i>			<i>Asplenium</i>		
	06:00	12:00	20:00	06:00	12:00	20:00	06:00	12:00	20:00	06:00	12:00	20:00
Temperature (°C)	26.4±0.09	33.6±0.47	27.3±0.25	24.1±0.29	33.8±0.4	24.9±0.54	23.5±0.28	30.3±0.34	26.1±0.49	23.5±0.33	29.6±0.27	26.5±0.52
Relative Humidity (%)	97.3±0.44	79.7±1.12	98.7±0.09	97.7±0.18	65.7±0.38	95.7±0.88	98.7±0.09	72.3±0.18	92.0±1.14	96.0±0.45	76.3±0.38	88.7±1.18
Light Intensity (μmole/m ² /sec)	9.3±1.15	730.5±31.9	2.0±0.49	46.9±0.88	809.2±6.60	12.0±3.14	1.3±0.08	56.5±5.06	0.5±0.12	0.44±0.02	9.57±0.45	0.63±0.17

Environmental factors were measured at dawn (06:00), mid-day (12:00) and night (20:00). The values represent the averages±SE of 60 independent measurements.

생장과 발달에는 최적의 환경조건이 필요하며, 이 범위를 벗어나면 식물체에 스트레스로 작용하게 된다. 본 연구의 대상식물인 아열대성 식물 4종이 생육하고 있는 지역의 여름철 환경요인의 일변화를 조사하였다 (Table 2). 문주란과 박달목서가 자라고 있는 지역은 빛에 노출되어 있는 양지이며, 죽절초와 파초일엽이 자라고 있는 지역은 음지에 해당한다. 여름철에 이들 식물이 서식하고 있는 지역의 온도는 다소 차이가 있으나 양지와 음지에 관계 없이 새벽과 밤에는 24~27°C를, 낮시간에는 양지

와 음지가 각각 33°C와 30°C 전후에 해당한다. 상대습도는 낮시간에 65~80%, 새벽과 밤에는 90% 이상을 유지하였다. 그리고 광량은 낮시간에 양지와 음지가 큰 차이를 보였다. 즉, 문주란과 박달목서가 자라고 있는 지역의 광량은 낮시간에 730~800 μmole/m²/sec이며, 죽절초와 파초일엽이 자라고 있는 지역은 60 μmole/m²/sec 이하의 낮은 광량이 미치고 있다. 본 실험에 사용한 4종의 아열대성 식물이 자라는 지역은 새벽과 밤에 낮시간의 최고온도 보다 대략 5~8°C 정도 하강하여 밤과 낮의 일

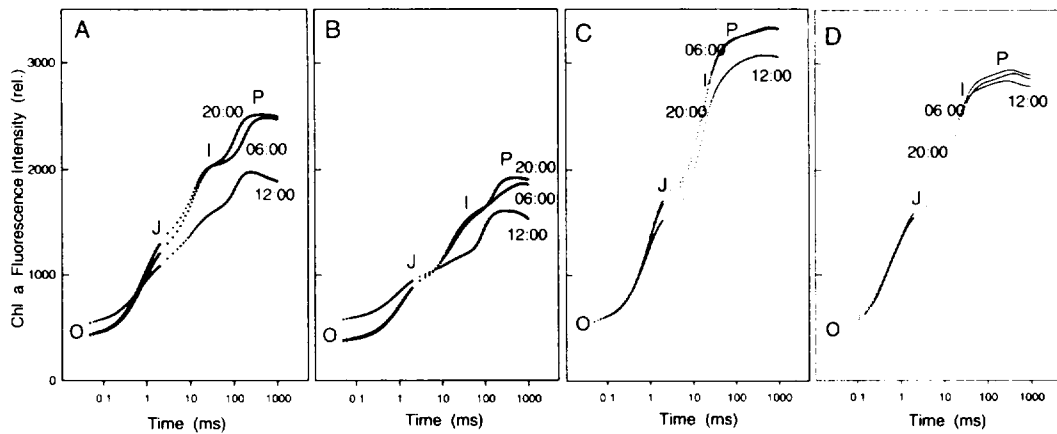


Fig. 1. The fluorescence transients recorded in leaves of *Crinum asiaticum* var. *japonicum*, *Osmanthus insularis*, *Chloranthus glaber* and *Asplenium antiquum* under the natural conditions in summer. The presented transients were measured at dawn (06:00), mid-day (12:00) and night (20:00). A. *Crinum asiaticum* var. *japonicum*; B. *Osmanthus insularis*; C. *Chloranthus glaber*; D. *Asplenium antiquum*.

교차가 다소 있는 것으로 나타났다. 따라서 여름철 환경요인의 변화 중에 낮시간에는 높은 광량과 그로 인한 높은 온도, 낮은 습도가 식물체에 영향을 미칠 것으로 보이며, 새벽과 밤에는 높은 습도가 중요한 요인으로 작용할 것으로 사료된다.

O-J-I-P곡선의 일변화

O-J-I-P곡선은 암적용된 잎에 빛을 비추어 유도해 낼 수 있는데 크게 3단계로 구분할 수 있다. 먼저 O와 J로 연결되는 O-J구간은 광계II의 반응중심에서 초기 전자수용체인 Q_A 의 광화학적 환원, 즉 $Q_A \rightarrow Q_A^-$ 의 축적을 의미하며, J와 I로 연결되는 J-I구간은 광계II의 반응중심에서 $Q_A \rightarrow Q_B$ 의 축적을 반영하는 것으로 광계II의 donor 부분 (water splitting activity)에 의해 조절되며 형광소멸이 관찰된다. 마지막으로 I와 P로 연결되는 I-P구간에서는 광계II의 반응중심에서 plastoquinone pool (PQ pool)로 전자전달활성, 즉 $Q_A \rightarrow Q_B$ 의 축적을 의미하며 형광소멸이 관찰된다 (Stirbet *et al.*, 1998). 4종의 아열대성 식물에 대상으로 여름철 O-J-I-P곡선의 일주기적 변화 양상을 나타내었다(Fig. 1). 그 결과, 햇볕이 잘 드는 곳에서 자라는 문주란과 박달목서는 거의 유사한 양상을 보이는데, 낮에는 O-단계에서의 엽록소형광이 증가하고 J, I, P-단계에서의 엽

록소형광은 새벽이나 밤보다 낮아졌다. 이로부터 여름철 낮시간의 높은 광량에 의한 P-단계에서의 엽록소형광의 감소와 O-단계에서의 증가로 광합성효율, 즉 F_v/F_m 의 감소가 예상된다. 그리고 죽절초와 파초일엽의 O-J-I-P곡선은 낮에 P-단계에서의 엽록소형광이 다소 감소하였지만 일변화적 특징이 두드러지지 않아 F_v/F_m 의 변화가 거의 없음을 나타내 주고 있다. 그리고 O-J-I-P곡선의 패턴을 보면, 문주란과 박달목서에서는 J, I, P-단계가 뚜렷하게 구분되는데 반해 죽절초와 파초일엽에서는 I-단계가 명확하지 않으며, P-단계에서의 형광세기는 문주란과 박달목서와는 달리 상대적으로 높은 것으로 나타났다.

Fig. 1의 O-J-I-P곡선으로부터 엽록소형광의 주요 변수들을 산출하였다 (Table 3). 그 결과, 종에 따라 다소의 차이가 있으나 4종 모두에서 낮시간에 F_0 의 증가와 F_m 과 F_v/F_0 의 감소를 볼 수 있었으며, 문주란과 박달목서는 죽절초와 파초일엽에 비해 그 감소폭이 크게 나타났다. 이는 Table 2에서 보는 바와 같이 서식지 환경의 차이, 특히 식물체에 미치는 광량의 차이에서 기인한 결과로 볼 수 있다. F_0 는 PSII의 1차 quinone 수용체인 Q_A 가 산화상태에 있을 때의 형광으로 여기된 에너지가 PSII의 반응중심으로 이동하기 전 PSII 안테나의 여기된 엽록소분자들이 방출하는 값이다. 일반적으로 식물

Table 3. The values of experimental expressions of the JIP-test derived from the fluorescence transients O-J-I-P presented in Fig. 1.

Chl fluorescence parameters	<i>Crinum</i>			<i>Osmanthus</i>			<i>Chloranthus</i>			<i>Asplenium</i>		
	06:00	12:00	20:00	06:00	12:00	19:00	06:00	12:00	19:00	06:00	12:00	20:00
F extremes												
F _o	395±6.76	537±26.64	405±3.86	389±9.8	565±31.9	354±4.6	517±5.3	529±4.7	527±3.3	449±3.6	483±6.5	454±10.1
F _m	2516±46.5	1991±46.5	2485±40.0	1874±43.5	1624±43.3	1924±36.5	3271±38.2	3078±41.3	3329±20.6	2907±15.9	2845±31.0	2922±25.5
F _v /F _o	4.92±0.05	2.74±0.15	4.67±0.07	3.9±0.1	2.0±0.1	4.2±0.1	4.9±0.05	4.5±0.09	4.9±0.06	4.7±0.04	4.3±0.06	4.9±0.24
F dynamics												
V _J	0.88±0.005	0.87±0.008	0.83±0.003	0.84±0.009	0.84±0.011	0.82±0.005	0.97±0.001	0.95±0.005	0.96±0.001	0.97±0.001	0.98±0.002	0.96±0.013
V _I	0.99±0.001	0.93±0.008	0.99±0.001	0.99±0.002	0.91±0.008	0.99±0.002	0.99±0.002	0.99±0.005	1.00±0.001	0.98±0.001	0.98±0.002	0.98±0.001
Mo	1.06±0.021	1.14±0.077	1.18±0.026	0.88±0.025	0.99±0.044	0.85±0.04	1.12±0.022	1.12±0.017	1.12±0.010	1.38±0.026	1.39±0.046	1.25±0.041
Areas												
Sm	30.2±0.73	33.4±1.36	41.4±0.91	54.7±2.48	46.7±2.19	45.7±1.11	20.2±0.46	21.9±1.12	21.5±0.40	17.9±0.39	13.7±1.15	24.6±8.45
N	36.4±1.19	43.4±2.16	59.1±1.75	56.2±2.26	54.4±2.78	47.0±1.09	23.2±0.67	25.5±1.20	25.1±0.42	25.4±0.52	18.8±0.98	27.6±5.93

이 스트레스를 받으면 F_o값이 증가하는데, 이는 PS II 반응중심에 에너지를 전달할 수 없는 불활성 상태의 엽록소분자들이 많아진 결과라고 할 수 있다. 문주란과 박달목서는 양지에서 자라고 있기 때문에 새벽과 밤보다 낮시간의 높은 광량에 의해 잎 단위 면적당 PS II 반응중심에 에너지를 전달할 수 없는 엽록소분자들, 즉 환원상태의 엽록소분자들이 많음을 간접적으로 알 수 있다. F_m은 Q_A가 완전히 환원된 상태의 형광이며, 스트레스를 받은 식물에서는 보통 F_m의 감소도 나타난다. 종에 따라 다소의 차이는 있으나 낮시간에 F_m값의 감소를 볼 수 있는데, 이는 강한 광선에 의해 잎 단위면적당 PS II 안테나에 산화상태의 엽록소분자들이 적어서 나타나는 결과로 해석할 수 있다. 그리고 파초일엽은 Sm과 N의 일변화가 나타났는데, 이들 변수는 문주란과 박달목서에서도 변화가 있는 것으로 보이지만 종에 따라 일변화적 특성이 다르게 나타나고 있어 그 경향성을 설명하기는 쉽지 않았다.

엽록소형광의 일변화

Fig. 1의 O-J-I-P곡선과 Table 3의 주요 변수로부터 여러 가지 구조적·기능적 형광변수들을 산출하였다 (Table 4). 반응중심 당 광계 II 활성 (fluxes activities/RC)을 의미하는 변수들 중 ABS/RC가 문주란과 박달목서에서 낮시간에 다소 증가하였으나 죽절초와 파초일엽에서는 뚜렷한 변화양상을 관찰할 수 없었다. 그러나 TRo/RC와 ETo/RC는 일

변화에 있어서 큰 차이를 보이지 않아 문주란과 박달목서는 낮시간에 반응중심에 흡수된 에너지의 대부분이 광합성 작용에 사용되지 못하고 방출되고 있음을 시사한다고 할 수 있다. 광계 II 형광수율 (fluxes ratios or yields)을 의미하는 변수들 중에 Φ_{PO} 는 광합성효율을 나타내는 F_v/F_m을 의미하는 것으로 양지에 자라는 문주란과 박달목서에서는 뚜렷한 차이를 볼 수 있었다. 즉, 새벽과 밤에는 0.80~0.83 범위의 높은 값을 나타내었지만 낮시간에는 0.65~0.73으로 낮아졌다. 이처럼 문주란과 박달목서에서 낮시간의 Φ_{PO} 의 감소는 광합성에 필요한 수준보다 과다한 양의 광에 노출되어 광계 II의 반응중심이 손상을 입은 상태이거나 비가역적인 불활성상태에 처해있는 상태라고 볼 수 있다 (Bolhar-Nordenkamp *et al.*, 1989). 낮시간의 Φ_{PO} , 즉 F_v/F_m의 감소는 자연상태에서 서식하고 있는 식물뿐만이 아니라, 최적의 환경조건에서 자라고 있는 식물에서도 널리 볼 수 있는 현상이다 (Ögren and Evans, 1992). 그리고 낮시간에 Φ_{PO} 의 감소 시 F_o의 증가를 수반하고 있어서 만성적인 광억제 현상이라고 할 수 있으며, 광합성의 양자수율에 있어서 일변화적 패턴과 관련이 있다 (Long *et al.*, 1994). 만성적인 광억제는 광계 II 반응중심의 손상 또는 불활성상태를 반영하는데, 태양광선이 감소하는 오후에 Φ_{PO} 가 원래 상태로 회복되는 것으로 보아 여름철 낮시간에 Φ_{PO} 의 감소는 광계 II 반응중심의 불활성화에 기인한 것으로 보인다. 하지만, 음지에 서식하고 있는 죽절초와 파초

Table 4. The values of the different structural and functional parameters provided by the JIP-test, calculated from the data of Table 3.

Chl fluorescence parameters	<i>Crinum</i>			<i>Osmanthus</i>			<i>Chloranthus</i>			<i>Asplenium</i>		
	06:00	12:00	20:00	06:00	12:00	19:00	06:00	12:00	19:00	06:00	12:00	20:00
Fluxes - activities/RC												
ABS/RC	1.45±0.03	1.85±0.08	1.74±0.04	1.31±0.04	1.84±0.07	1.29±0.04	1.39±0.03	1.44±0.02	1.41±0.01	1.73±0.03	1.76±0.06	1.62±0.05
TRo/RC	1.20±0.02	1.31±0.04	1.43±0.03	1.04±0.03	1.18±0.05	1.04±0.03	1.15±0.02	1.17±0.01	1.17±0.01	1.42±0.03	1.42±0.05	1.34±0.04
ETo/RC	0.14±0.01	0.17±0.01	0.25±0.01	0.16±0.01	0.19±0.01	0.19±0.01	0.04±0.01	0.05±0.01	0.05±0.01	0.05±0.01	0.03±0.01	0.05±0.01
Fluxes ratios (Yields)												
Φ_{Po}	0.83±0.01	0.72±0.01	0.82±0.01	0.80±0.01	0.65±0.01	0.81±0.01	0.83±0.01	0.82±0.01	0.83±0.01	0.82±0.01	0.81±0.01	0.82±0.01
Ψ_0	0.12±0.01	0.13±0.01	0.17±0.01	0.16±0.01	0.16±0.01	0.18±0.01	0.03±0.01	0.05±0.005	0.04±0.001	0.03±0.001	0.02±0.002	0.04±0.013
Φ_{Eo}	0.10±0.004	0.10±0.005	0.14±0.002	0.10±0.012	0.11±0.008	0.15±0.004	0.03±0.001	0.04±0.004	0.03±0.001	0.03±0.001	0.02±0.001	0.04±0.012
Density of RCs												
RC/CSo	296±6.8	313±16.7	257±7.4	294±8.4	321±18.7	289.9±6.7	403±10.2	394±4.2	400±2.5	298±7.2	321±14.1	319±7.9
RC/CSm	1758±50.2	1165±83.5	1463±51.7	1455±44.2	919±42.2	1529±53.6	2380±53.6	2165±52.4	2366±28.3	1702±37.6	1689±75.3	1850±67.5
Fluxes - activities/CS												
ABS/CSo	425±7.6	558±26.4	438±4.1	381±10.5	576±31.9	367±5.2	552±5.4	563±5.3	563±3.8	509±4.8	541±6.1	513±11.5
TRo/CSo	353±6.3	393±12.1	361±3.6	303±7.9	363±13.8	297±4.1	459±4.4	459±3.6	468±2.5	420±3.4	438±4.5	421±8.4
ETo/CSo	41±1.7	53±3.7	62±1.0	46±2.3	58±3.6	54±1.0	15±0.6	21±2.1	19±0.5	14±0.4	10±0.8	15±2.5
ABS/CSm	2516±46.5	1991±46.5	2485±40.0	1874±43.5	1624±43.3	1924±36.5	3271±38.2	3078±41.3	3329±20.6	2907±15.9	2845±31.0	2922±25.5
TRo/CSm	2090±39.8	1433±45.4	2047±37.5	1493±34.4	1048±28.3	1556±33.9	2718±34.4	2515±41.5	2765±21.4	2338±13.4	2304±28.7	2409±25.0
ETo/CSm	243±9.4	189±11.6	353±7.3	230±11.6	169±10.1	283±7.2	88±3.5	116±12.9	111±3.8	79±2.3	51±4.1	103±33.4
Vitality indexes												
10^*SF_{Ipo}	0.68±0.03	0.55±0.04	0.83±0.02	0.98±0.07	0.62±0.05	1.19±0.05	0.20±0.01	0.27±0.03	0.24±0.01	0.16±0.01	0.11±0.01	0.30±0.16
(RC/ABS)	0.70±0.02	0.57±0.03	0.62±0.01	0.78±0.02	0.57±0.02	0.79±0.02	0.73±0.02	0.70±0.01	0.71±0.01	0.59±0.01	0.59±0.02	0.63±0.03
$\Phi_{po}/(1-\Phi_{po})$	4.92±0.05	2.74±0.15	4.67±0.07	3.94±0.06	1.99±0.13	4.24±0.09	4.92±0.05	4.48±0.08	4.92±0.05	4.72±0.04	4.27±0.06	4.85±0.23
$\Psi_0/(1-\Psi_0)$	0.13±0.01	0.16±0.01	0.21±0.01	0.19±0.01	0.20±0.02	0.23±0.01	0.03±0.01	0.05±0.01	0.04±0.01	0.03±0.01	0.02±0.01	0.05±0.02
PI_{po}	0.46±0.02	0.25±0.03	0.57±0.02	0.60±0.05	0.24±0.03	0.78±0.04	0.12±0.01	0.16±0.02	0.15±0.01	0.09±0.01	0.06±0.01	0.43±0.04

일엽의 Φ_{Po} 는 일주기적 변화를 보이지 않고 0.81 ~ 0.83의 안정된 값을 보여, 대부분의 건강한 식물에서 스트레스를 받지 않는 정상적인 조건에서 식물 잎이 갖는 범위 (0.80 ~ 0.85)를 나타내었다 (Demming and Björkman, 1987). 따라서 여름철 낮시간에 양지에서 자라는 문주란과 박달목서의 광역체는 Table 2의 자생지 환경요인의 변화양상과 비교해 보았을 때, 광량이 중요한 요인으로 작용하고 있음을 알 수 있다. Φ_{Po} 와 F_m 은 양지에 서식하고 있는 식물 보다 음지에 서식하는 식물에서 높은 것으로 보고 된 바 있는데 (오 등, 1999). 본 연구에서도 음지에 서식하는 죽절초와 파초일엽이 양지에 서식하는 문주란과 박달목서 보다 다소 높은 값을 보여 서식지의 환경조건을 반영하고 있음을 알 수 있다.

엽면적 당 활성상태의 반응중심의 밀도 (RC/CS)를 의미하는 변수들 중에 RC/CS₀는 종에 따라 차

이가 있는데 문주란과 박달목서에서는 낮시간에 증가하는 양상을 보이지만, 죽절초와 파초일엽에서는 큰 변화가 없었다. 하지만, RC/CS_m은 4종 모두에서 낮시간에 감소하였다. 엽면적 당 광계 II 활성 (fluxes activities/CS)을 의미하는 변수들 중 ABS/CS_m과 TRo/CS_m은 낮시간에 4종에서 공통적으로 감소하였다가 밤에 증가하는 양상을 보였으나, ETo/CS_m은 차이를 보여 문주란, 박달목서, 파초일엽에서는 낮시간에 감소하였으나 죽절초에서는 오히려 증가하는 양상을 보였다. 특히 ABS/CS_m과 TRo/CS_m의 낮시간에 감소는 문주란에서 감소폭이 큰 것으로 나와 문주란이 고풍에 민감하게 반응하는 것으로 보인다. 활력도(vitality indexes)는 문주란과 박달목서가 유사하며 SFI_{po} , RC/ABS, $\Phi_{po}/(1-\Phi_{po})$ 와 PI_{po} 가 낮시간에 감소하였다. 그리고 죽절초와 파초일엽은 일주기적 특성이 뚜렷하지 않았다. 다만

Table 5. Relationships between environmental factors and chl fluorescence parameters of four subtropical plant species under natural field conditions in summer

Species	Environmental factors	Chl fluorescence parameters		
		F _o	F _m	Φ _{Tr}
<i>Crinum asiaticum</i> var. <i>japonicum</i>	Temperature	0.420	-0.459	-0.622
	Humidity	-0.423	0.437	0.621
	Light intensity	0.486	-0.448	-0.689
<i>Osmanthus insularis</i>	Temperature	0.625	-0.488	-0.796
	Humidity	-0.676	0.529	0.861
	Light intensity	0.683	-0.513	-0.862
<i>Chloranthus glaber</i>	Temperature	0.270	-0.607	-0.703
	Humidity	-0.225	0.453	0.550
	Light intensity	0.277	-0.622	-0.752
<i>Asplenium antiquum</i>	Temperature	0.154	-0.391	-0.445
	Humidity	-0.218	0.180	0.345
	Light intensity	0.295	0.218	-0.254

**significant at the 0.01 level. * significant at the 0.05 level

Φ_{po}/(1-Φ_{po})는 종에 따라 차이를 보이지만 4종에서 공통적으로 낮시간에 감소하였으며, SFI_{po}는 죽절초를 제외한 3종에서 감소하였다.

엽록소형광 변수와 환경요인의 상관관계

환경요인과 4종의 아열대성 식물의 엽록소형광과의 관련성을 알아보기 위하여, Table 2의 환경요인(온도, 상대습도, 광량)과 Table 3과 4의 형광변수들 중에 F_o, F_m, Φ_{po}의 일변화 자료를 바탕으로 환경요인과 엽록소형광과의 상관을 분석하였다 (Table 5).

Φ_{po}은 4종 모두에서 온도나 광량과는 음의 상관관계를 보였으며, 상대습도와는 양의 상관관계가 인정되었다. F_o는 4종에서 모두 광량과는 1% 수준에서 정의 상관관계가 인정되었으나, 온도나 상대습도와는 종에 따라 차이를 보였다. 즉, 문주란과 박달목서에서 온도와 1% 수준에서 정의 상관관계가, 상대습도와는 1% 수준에서 음의 상관관계가 인정되었다. 그러나 죽절초는 5% 수준에서 온도와 정의 상관관계가, 상대습도와는 음의 상관관계가 인정되었다. 그리고 파초일엽은 온도와는 유의성이 없는 것으로 나타났고, 상대습도와 5% 수준에서 음의 상관관계가 인정되었다. F_m은 문주란, 박달목서, 죽절초에서 전반적으로 Φ_{po}와 환경요인과의 상관관계와 유사한 특성을 보여 F_m은 온도나 광량과는 각각 1% 수준에서 음의 상관관계를 보였으며,

상대습도와는 1% 수준에서 정의 상관관계가 인정되었다. 그리고 파초일엽은 온도와 1% 수준에서 음의 상관관계가 인정되었으나, 상대습도나 광량과는 유의성이 없는 것으로 나타났다. 이러한 결과를 토대로 양지에 자라는 문주란과 박달목서는 서로 유사한 특성을 보이며, Table 4의 Φ_{po}의 변화에서 보는 바와 같이 낮시간의 Φ_{po}의 감소는 온도와 광량의 증가와 밀접한 관계를 가지고 있음을 보여준다. 그리고 죽절초는 F_o가 다소 차이를 보이나 전반적으로 문주란과 박달목서와 유사한 것으로 나타나 높은 광량하에서는 문주란과 박달목서에서처럼 Φ_{po}의 감소가 나타날 수 있음을 보여준다.

이상의 결과를 종합해 보면, 여름철 환경요인의 변화, 특히 광량의 증가에 의해 F_v/F_o, RC/CS_m, ABS/CS_m, TRo/CS_m, ET_o/CS_m, Φ_{po}/(1-Φ_{po}) 등 여러가지 형광변수들이 뚜렷하게 감소하였으며 F_o, ABS/RC, RC/CS_o, ABS/CS_o 등의 변수들이 증가하는 것을 볼 수 있었다. 따라서, 이들 변수들은 식물의 생리적 상태를 측정하는데 활용할 수 있을 것으로 사료된다. 그리고 문주란과 박달목서는 낮시간에 광량의 증가에 의해 F_v/F_m을 나타내는 Φ_{Tr}의 감소를 볼 수 있는데, 이때 F_o의 증가와 F_m의 감소를 동반하고 있어 만성적인 광억제현상이 일어나는 것으로 보인다. 그러나, 음지에 자라는 죽절초와 파초일엽에서 Φ_{po}의 일주기적 특성은 나타나지

않았다. 환경요인과의 상관관계를 분석한 결과, Φ_{PO} 는 4종 모두에서 온도와 상대습도와 각각 1% 수준에서 음의 상관관계와 정의 상관관계를 보였으며, 광량과는 문주란, 박달목서, 죽절초는 1% 수준에서 그리고 파초일엽은 5%에서 음의 상관관계가 인정되었다. 따라서 자라고 있는 지역에 따라 그 양식은 다르지만 낮시간의 높은 광량과 그로 인한 높은 온도, 낮은 습도가 식물체에 영향을 미치고 있음을 알 수 있으며, 이때 뚜렷한 증가 또는 감소를 보이는 엽록소형광 변수들 (F_o, F_v/F_o, RC/CS, ABS/CS, ABS/RC 등)을 여름철 낮시간의 환경에 대한 스트레스 지표로 사용할 수 있을 것으로 기대된다.

감사의 글

이 연구는 2001년도 한국학술진흥재단의 지원에 의하여 수행되었음 (KRF-2001-043-E00002).

참고 문헌

- Bolhar-Nordenkamp, H. R., S. P. Long, N. R. Baker, G. Öquist, U. Schreiber, E. G. Lechner. 1989. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecol.* 3(4):497-514.
- Demmig B., and O. Björkman. 1987. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence(77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. *Planta* 171:171-184.
- 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.
- Lichtenthaler, H. K. and J. A. Miehl. 1997. Fluorescence imaging as a diagnostic tool for plant stress. *Trends Plant Sci.* 2:316-320.
- Long S. P., S. Humpries and P. G. Falkowski. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45: 633-662.
- Lovelock, C. E., M. Jebb, and C. B. Osmond. 1994. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: Response to disturbance. *Oecologia* 97: 297-307.
- Nilsson, H. E. 1995. Remote sensing and image analysis in plant pathology. *Ann. Rev. Phytopathol.* 33: 489-527.
- Ögren E. and J. R. Evans. 1992. Photoinhibition of photosynthesis *in situ* in six species of *Eucalyptus*. *Aust. J. Plant Physiol.* 19:223-232.
- Osmond, C. B. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: Baker, N. R. and J. R. Bowyer. (eds). *Photoinhibition of photosynthesis: From molecular mechanism to the field*. BIOS Scientific Publishers Ltd., Oxford. pp.1-24.
- Peuelas, J. and I. Filella. 1998. Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status. *Trends Plant Sci.* 3:151-156.
- Strasser, B. J. and R. J. Strasser. 1995. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP test. In: Mathis, P.(ed.), *Photosynthesis: from Light to Biosphere*. Kluwer Academic, The Netherlands. pp.977-980.
- 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.
- 박영철, 오순자, 고석찬. 1998. 여름철 자연조건에서 온주밀감 잎 광계 II의 광억제. *제주생명과학연구* 1(1):11-17.
- 오순자, 고정균, 김응식, 오문유, 고석찬. 1999. 두릅 나무과 식물의 SOD활성과 광계 II의 광화학적 효율에 미치는 온도스트레스와 paraquat의 영향. *환경생물* 17(2):199-204.
- 오순자, 고정균, 김응식, 오문유, 고석찬. 2001. 한라산 구상나무 잎의 엽록소형광의 일변화와 계절적 변화. *환경생물* 19(1):43-48.