

光량과 溫度 變化에 따른 고추(*Capsicum annuum* L.) 잎 광계 II의 光抑制

李 惠 妍 · 南 貞 媛 · 洪 英 男*

서울대학교 自然科學大學 生物學科

25°C, 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광량 조건에서 25일 동안 키운 고추의 제1엽에서 광억제를 유도하였다. 25°C에서 0~3000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광량으로 0~70분 동안 처리하여 얻은 photon exposure [$\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}$, 광량과 빛 조사 시간의 곱, Bell과 Rose (1981)]에 대한 산소 발생의 광양자 수율과 Q_A 환원의 광화학 효율(형광 파라미터 Fv/Fm)을 조사하여 광계II 기능의 변화를 조사하였다. Photon exposure가 증가함에 따라 산소 발생의 광양자 수율은 곡선적으로, Fv/Fm은 일차 직선형으로 감소하였는데, 각각은 5.5 $\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}$, 10 $\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}$ 에서 광계II의 활성이 50% 감소하였다. 저온(15°C)과 고온(45°C)에서 광합성능을 조사하였을 때 저온에서는 광양자 수율과 Fv/Fm 비율의 변화가 거의 없었으나 고온에서는 이들의 감소가 뚜렷하게 일어났다. 그러나 빛과 온도를 함께 처리하였을 경우, 저온과 고온조건 모두에서 현저한 광억제가 일어났다. 이로 미루어 보아 저온과 고온에서 나타나는 광억제의 촉진 현상은 서로 다른 메커니즘을 통해 일어나는 것으로 사료된다.

주요어: 광억제, 광양자 수율, 형광 파라미터, 저온, 고온

빛은 광합성을 위한 에너지원이므로 광합성 생물의 생장에 필수적인 요소이나 과다해, 경우 광합성 기구에 손상을 미치는데, 광합성 생물에서 빛에 의해 광합성능이 감소될 때 이러한 현상을 광억제라고 한다(Powles, 1984; Aro *et al.*, 1993; Long *et al.*, 1994; Chow, 1994).

광억제는 다른 환경적 요인, 예를 들면 저온(Öquist *et al.*, 1987), 고온(Ludlow, 1987), 수분 스트레스(Boyer *et al.*, 1987) 등의 환경 스트레스가 함께 작용할 경우 더욱 심각하게 일어나는 것으로 보고되고 있다. 저온과 고온 처리에 의한 광합성능의 변화로는 효소 활성의 감소에 따른 단백질 합성 및 엽록소 생성 속도의 저하, 광산화에 의한 색소 표백화, 틸라코이드막 지질 및 단백질 조성의 변화 등을 들 수 있다(Powles, 1984; Greer *et al.*, 1986; Öquist *et al.*, 1987). 또한 광억제는 광계II 손상의 수선율이 광피해를 따라잡지 못할 때 일어나는 것으로도 알려져 있는데(Tyystjärvi *et al.*, 1992). 이는 약한 광량에서도 다른 요인이 수선 메커니즘을 제한할 경우에는 광억제가 일어날 수 있음을 나타낸다(Somersalo and Krause, 1990). 그러므로 빛과 다른 환경 스트레스 요인의 작용은 틸라코이드막의 물리적인 손상과 전자전달계의 기능적인 감소, 그리고 광계II 손상에 대한 수선율의 제한에 의해 일어나는 것이라 할 수 있다.

엽록소 형광 특성은 광합성에 관한 많은 정보를 주며, 잎의 광억제와 같은 스트레스 효과의 연구에 많이 이용되고 있다 (Demmig and Björkman, 1987). 잎을 과다한 양의 빛에 노출시켰을 때 가변형광(Fv)의 감소를 볼 수 있는데, Fv는 Q_A 를 완전히 환원시킬 수 있는 포화광을 조사했을 때 유도되는 최대 형광(Fm)에서 낮은 측정광(일정 형광 측정광)에 의해 유도되는 일정 형광(Fo)을 빼준 값이다. 광억제된 잎에서 광계II의 기능을 간단하게 측정할 수 있는 지표로서 Q_A 환원의 광화학적 효율을 나타내는 Fv/Fm 비율을 사용한다(Demmig and Björkman, 1987). 즉, 광억제에 의해 광합성 기구는 엽록소 형광 방출의 변화를 나타내는데, 틸라코이드막의 유동성, 안정성 및 체제가 변하게 되면 틸라코이드막에 내재해 있는 엽록소 단백질 복합체의 상태가 변하게 되고, 이는 엽록소 형광 반응 과정의 변화로 나타난다. 따라서 엽록소 형광 유도 반응 과정은 광합성 전과정의 간접적인 지표가 된다(Krause and Weis, 1991). 또한 산소 발생을 측정함으로써 광양자 수율을 결정할 수 있는데, 광양자 수율 역시 광합성 효율의 지표로서 광억제 연구시 광합성의 저해 정도를 조사하기 위하여 흔히 사용된다 (Demmig and Björkman, 1987; Öquist *et al.*, 1992).

최근 환경 오염에 의한 오존층 파괴와 같은 환경 조건의 변화로 빛의 세기 및 기온이 급변함으로써 그에 따른 식물체의 적응 및 변화를 예상하기가 쉽지 않으며(Lawler, 1993), 또한 자연 상태에서 광합성의 저해 조건에 노출될 가능성이 커질 것으로 생각된다. 실제로 광억제는 들판에서 자라는 육상식물

*교신저자: Fax (02) 872-6881
© 한국식물학회 [서울] 1995

에서 일반적으로 나타나는 현상이다(Long *et al.*, 1994). 고추는 널리 사용되어지는 작물임에도 불구하고 광량과 온도에 따른 광합성 양상의 변화에 관한 연구가 미비한 실정이다. 따라서 본 실험에서는 다양한 광량을 처리하여 고추의 광억제를 유도하였으며, 자연 환경에서는 빛 뿐만 아니라 다른 환경 스트레스의 효과가 동시에 일어날 가능성이 크므로 광억제와 고온 및 저온의 효과를 함께 조사하여 광억제의 정도를 광양자 수율과 형광 파라미터 F_v/F_m 비율을 통해 분석하였다.

재료 및 방법

재료의 준비

재배용 품종인 새마을 금장 3호 고추를 재료로 사용하였다. 4°C 암소에 보관한 종자를 크기 및 형태가 비슷한 것을 선별하여 1% sodium hypochlorite 용액에서 10분 동안 표면 살균한 후, 수도물로 세척하고 증류수로 행군 다음 불상토와 증류수가 포함된 폴리에틸렌 용기(11.5×11.5×10 cm)에 9개씩 파종하였다. 유리 덮개를 한 후 16/8 h의 광·암주기를 주었으며 25°C의 온도 및 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광양자 선속 밀도(photon fluence rate: PFR) 조건의 실내 배양기에서 매일 100 mL의 Hoagland 용액을 공급하여 성장시켰다. 23~25일 동안 자란 고추의 제 1엽을 지름이 1.5 cm인 코르크 보러로 잎 디스크를 내어 실험에 사용하였다.

산소 발생 측정 및 광양자 수율의 결정

산소 발생은 일절편을 Hansatech 산소 전극 chamber, Model LD2(Hansatech Instrument Ltd., King's Lynn, Norfolk, UK)에 넣어 25°C, 기체 상태에서 Park 등(1995)의 방법을 변형하여 측정하였다. 광합성을 위한 기질로 사용되는 이산화탄소는 1 M carbonate/bicarbonate 완충 용액(pH 9)을 스폰지에 적셔 공급하였으며, 산소 전극 chamber에 일절편을 넣고 30분 동안 방치하여 산소 전극을 안정화시켰다. 이 때 나타나는 호흡 기율기를 통해 안정화된 상태를 확인하였으며 호흡 기율기 변화가 거의 없는 안정화된 상태에서 빛을 조사하여 산소 발생을 측정하였다. 산소 전극 chamber의 윗부분은 산소 발생과 형광을 동시에 측정할 수 있게 하기 위하여 pulse amplitude modulation fluorometer(PAM system, H. Walz, Effelt-lich, FRG)의 fiber optic light guide가 맞도록 변형되어 있으므로, 산소 발생을 위한 광원으로는 PAM system을 이용하였다. PAM system의 KL 1500 lamp에 Schott RG 630 필터를 사용하여 630 nm 이상의 적색광을 사용하였으며, 동시에 형광을 측정하였다(Fig. 1). 광양자 수율은 흡수된 광양자 몰당

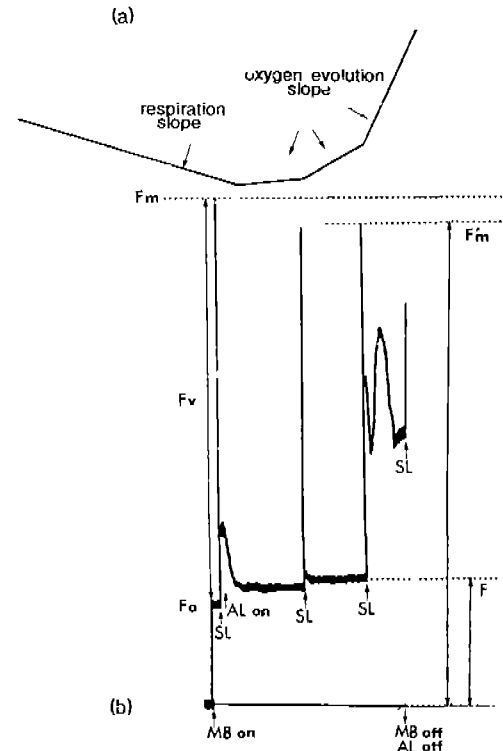


Fig. 1. Simultaneous measurement of oxygen evolution and chlorophyll fluorescence from a pepper leaf disc. (a) Oxygen evolution slope with respect to the change of actinic light intensity (AL; 20, 40, 240 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). (b) Chlorophyll fluorescence parameters. F_o , fluorescence displayed by a dark-adapted pepper leaf disc in very weak modulated light (MB); F_m , maximal fluorescence obtained with a dark-adapted pepper leaf disc upon application of saturating light pulse (SL); F_v , variable fluorescence of a dark-adapted pepper leaf disc ($F_m - F_o$); F_v/F_m , photochemical efficiency of PSII.

발생된 산소의 몰수로, 본 실험에서는 0, 20, 40 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 낮은 광량에서 산소 교환을 조사하여, 세 점에서의 회귀 직선을 구하고 그 기울기를 광양자 수율로 결정하였다.

실은 엽록소 형광 측정

광계II에 의한 엽록소 형광 유도는 PAM fluorometer를 이용하여 Park 등(1995)의 방법을 변형하여 측정하였다. 광억제 유도 후 일절편을 잎 디스크 전극 chamber 안에서 30분 동안 암적용시켰다. 일정 형광 측정광은 PAM 101로 조사하였고, actinic light로는 KL 1500 lamp에 Schott RG 630 필터를 사용하여 630 nm 이상의 적색광을 사용하였다. 포화광으로는 KL 1500 lamp를 써서 광계II의 일차 전자수용체인 Q_A 풀을 완전히 환원시킬 수 있는 $3700 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광량을 얻었

으며 광처리의 길이와 간격은 PAM 103으로 조절하였다.

광역제 처리

항온 수조에 연결되어 일정한 온도를 유지할 수 있는 띠모양의 아크릴통(φ 14.5 cm, 높이 9 cm, 두께 1.8 cm, 길이 4 cm)에 100 mL의 증류수를 넣은 후 원모양의 잎절편을 띄웠다. 광처리로 인한 열을 차단하기 위하여 원통형의 유리 수조(φ 15 cm, 높이 5.5 cm)를 아크릴통 위에 올려놓고 수도물을 흘렸다. 광역제 처리를 위한 광원으로는 텅스텐 할로겐 램프(Itami Protex Co. Ltd., Japan)를 사용하였으며, 0~3000 μmol·m⁻²·s⁻¹에서 0~70분까지 시간을 변화시킴으로써 광역제를 유도하였다.

온도 처리

항온 수조에 아크릴통을 연결하여 15°C, 25°C, 35°C, 45°C로 온도를 조절하였고, 위와 동일한 방법으로 증류수에 잎절편을 띄웠다. 온도 처리 외에 빛을 조사하기 위한 광원으로는 텅스텐 할로겐 램프(Itami Protex Co. Ltd., Japan)를 사용하여 3000 μmol·m⁻²·s⁻¹의 PFR을 조사하였다.

결과 및 고찰

광량 100 μmol·m⁻²·s⁻¹에서 자란 고추잎에서 산소 발생은 240 μmol·m⁻²·s⁻¹의 광량에서 약 15 mol O₂·m⁻²·s⁻¹의 산소를 발생하며 포화되었다(Fig. 2). Anderson과 Osmond(1987)에 의하면 시금치에서 광량에 따른 산소 발생을 조사하였을

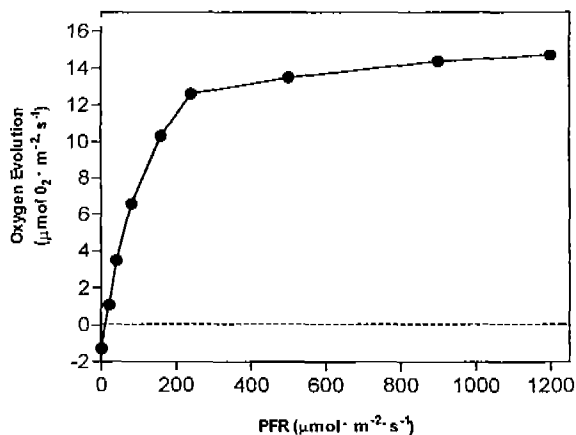


Fig. 2. Change in the O₂ evolution rates in pepper leaf discs as a function of photon fluence rate (PFR, μmol·m⁻²·s⁻¹). The measurements were made at a temperature of 25°C.

때, 100 μmol·m⁻²·s⁻¹에서 자란 잎(음지잎)의 경우 200~250 μmol·m⁻²·s⁻¹의 광량에서 약 14 mol O₂·m⁻²·s⁻¹의 산소를 발생하면서 포화되었으며, 1000 μmol·m⁻²·s⁻¹에서 자란 잎(양지잎)의 경우 1000 μmol·m⁻²·s⁻¹ 이상의 광량에서 약 45 mol O₂·m⁻²·s⁻¹의 산소를 발생하며 포화되는 것으로 나타났다. 또한 이들에 의하면 *Solidago virgaurea*, *Atriplex patula*, 강남콩 등과 비교할 때 시금치 잎에서의 광합성에 의한 산소 발생 반응은 초본 식물의 일반적인 광합성 특성을 대표하는 것으로 보고되었다. 이에 따르면 본 실험의 재료인 고추잎은 낮은 광량인 100 μmol·m⁻²·s⁻¹ 수준에서 자란 초본 식물 음지잎의 전형적인 광합성 특성을 나타낸다고 볼 수 있다.

광역제에 따른 광양자 수율 및 형광 파라미터의 변화

광역제의 정도는 광양자 수율과 광계II의 일차 광화학 반응의 변화로 알 수 있는데, 후자는 Fv/Fm의 형광 비율로 표

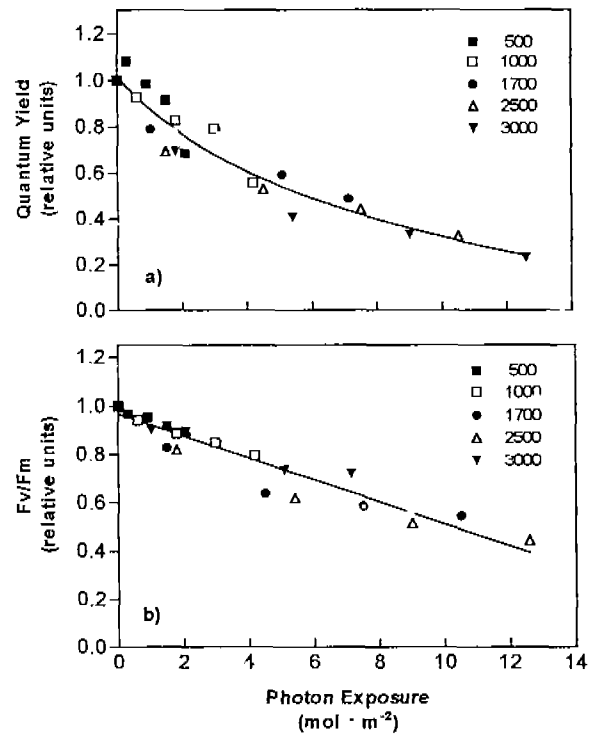


Fig. 3. Changes in the quantum yield and the dark-adapted maximal photochemical efficiency of PSII (Fv/Fm) as a function of photon exposure (mol photons·m⁻²) in pepper leaf discs. The measurements were made at a temperature of 25°C. (a) Quantum yield of pepper leaf discs exposed to various irradiances (0, 500, 1000, 1700, 2500, 3000 μmol·m⁻²·s⁻¹) for various periods (0, 10, 30, 50, 70 min). (b) Fv/Fm of pepper leaf discs exposed to various irradiances (0, 500, 1000, 1700, 2500, 3000 μmol·m⁻²·s⁻¹) for various periods (0, 10, 30, 50, 70 min).

현된다(Krause and Weis, 1991). 따라서, 고추잎에서 광량과 빛 조사 시간의 변화에 따른 광역제의 정도를 조사하기 위하여 산소 발생의 광양자 수율과 Fv/Fm 형광 비율을 조사하였다(Fig. 3). 이 때 광역제를 유도하기 위하여 0~3000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광량을 사용하였으며, 각 광량의 빛을 10분부터 70분까지의 범위에서 지속적으로 처리하여 조사된 광양자 수를 photon exposure로 나타내었다.

빛 조사에 따른 광양자 수율의 변화를 조사하였을 때 광량과 빛처리 시간이 증가할수록 광양자 수율이 감소되는 경향을 보였으며, 5.5 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ 의 photon exposure(3000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 에서 30분)에서 약 50% 감소되었다(Fig. 3a). Photon exposure가 증가함에 따라 광양자 수율이 처음에는 빠르게 감소하였으나 4 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ 이상에서는 천천히 감소하는 곡선형을 나타내었다. 광합성에서 빛에너지를 화학에너지로 전환하는데 드는 비용을 광양자 수율을 통해 추정할 수 있는데, 건강한 식물에서는 광합성적 탄소 고정 대사 과정, 산소와 이산화탄소 농도 조건, 온도 등에 따라 광양자 수율이 변하며, 스트레스에 노출된 식물에서는 스트레스의 정도에 따라 변하는 것으로 보고되었다(Walker, 1987). 따라서 일정한 조건에서 성장한 식물체를 변화된 조건에 노출시킨 후에 나타나는 광양자 수율의 변화는 식물체의 상태에 대한 정보를 준다. 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광량에서 자란 *Tradescantia*와 완두의 잎을 1700 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광량으로 4시간 동안 처리하여 광역제를 유도하였을 때 광양자 수율은 각각 43%, 26%가 떨어지는 결과를 나타내었으며(Öquist *et al.*, 1992), 250 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광량에서 성장시킨 완두의 잎을 1800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광량을 1시간 처리하였을 때 15% 정도의 감소를 보였다(Park *et al.*, 1995). Park 등(1995)은 광량과 빛 조사 시간 사이의 상호관계를 조사하였는데, 시금치의 분리 틸라코이드의 경우와 마찬가지로 완두의 잎에서도 광역제 동안 받은 광양자 수가 같다면 광계II가 불활성화되는 정도가 같다는 것을 확인하였으며, 얻은 광양자 수를 photon exposure($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$)로 나타내었다. 이에 따르면 본 실험에 사용된 재료인 고추의 광양자 수율은 5.5 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ 에서 50% 감소하였으므로 24.5 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ 에서 43%의 감소를 보이는 *Tradescantia*와 24.5 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ 에서 26% 및 6.5 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ 에서 15%의 감소를 보이는 완두에 비하여 광역제에 민감한 것으로 나타났다. 특히 본 실험에 사용된 고추는 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광량 조건에서 성장시켰는데 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 에서 성장시킨 *Tradescantia*와 완두에 비하여 광양자 수율이 급격하게 감소하였음을 볼 때, 광역제에 매우 민감하게 반응하였음을 알 수 있다.

식물체는 적응된 광량에 따라 광역제되는 정도가 달라지며, 일반적으로 높은 광량에서 성장되었을 때보다 낮은 광량에서 성장되었을 경우 광역제에 민감한 것으로 알려지고 있다(Tyys-

tjärvi *et al.*, 1991). 낮은 광량에서 적응된 식물이 높은 광량에 노출되었을 때 광역제에 민감한 이유는 광계II의 안테나 크기가 높은 광량에서 자란 식물보다 크고, 광합성율이 낮으며(Powles, 1984), 크산토틸 회로에 의한 zeaxanthin 형성 능력의 저하(Demmig-Adams and Adams III, 1992), D1 단백질의 수선율이 감소하기 때문인 것으로 알려져 있다(Aro *et al.*, 1993). 그러나 식물체의 종이 다른 경우에는 각 종의 광합성율의 차이, 광수확 안테나의 크기 차이와 같은 생리적, 유전적 차이를 생각해야 한다.

한편, Fv/Fm 비율도 광량과 처리 시간의 증가에 따라 감소되었다(Fig. 3b). Photon exposure가 증가함에 따라 광양자 수율은 곡선형으로 감소하는 데 비하여 Fv/Fm은 일차 직선형으로 감소하였으며 감소 정도는 광양자 수율의 경우보다 작게 나타나, 10 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ 의 photon exposure(3000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 에서 50분)에서 약 50%의 감소를 나타내었다. Ögren(1991)은 *Salix*에 강한 빛을 처리하여 광역제를 유도하였을 때 Fv/Fm 비율의 변화는 광합성율의 변화와 양적으로 유사한 양상을 나타냄을 보고하였다. 광계II의 들뜬 에너지 포획능을 의미하는 Fv/Fm 값은 광역제된 잎에서 광계II의 기능을 간단하게 측정할 수 있는 지표로 사용된다(Genty *et al.*, 1989). 따라서 본 실험에서 나타난 Fv/Fm의 감소는 광량이 증가하고 빛 처리 시간이 증가할수록 광화학 효율이 감소하여 광합성이 억제되었음을 의미한다.

Fv/Fm 비율은 광화학 반응의 광양자 수율에 비례하며(Demmig and Björkman, 1987), 또한 기능을 갖는 광계II(functional PSII) 반응 중심의 수에 비례하는 것으로 보고되고 있다(Öquist *et al.*, 1992). 그러나 최근 Park 등(1995)이 완두를 재료로 광역제 과정에서 기능을 갖는 광계II와 Fv/Fm의 관계를 상세히 조사한 결과 이들 간의 관계는 기온기가 다른 두 직선으로 나누어지는 것으로 밝혀졌는데, 즉, 낮은 광에서는 Fv/Fm 값에 큰 변화없이 기능을 갖는 광계II 값만 25% 정도 감소되는 것으로 나타났다. 이러한 결과로부터 이들은 광역제 유도 과정에서 광계II가 불안정한 복합체와 안정된 복합체의 두 집단으로 구성되어 있음을 제시하였으며, 25% 정도의 광계II 복합체 집단은 Fv/Fm 값에는 큰 변화없이 기능만 급격히 불활성화되는 것으로 나타났으므로 이러한 광계II 집단은 전체 Fv/Fm 값에 거의 영향을 미치지 않는 것으로 보고하였다. 이러한 사실을 볼 때, 본 실험에서 광량과 시간의 변화에 따른 광양자 수율과 Fv/Fm 비율의 감소가 일치하지 않는 것은 광계II 집단이 안정화 정도가 다른 구성분으로 이루어져 있기 때문인 것으로 생각된다. 이와 같은 관계를 광양자 수율에 대한 Fv/Fm 비율의 변화로 나타내었을 때, 본 실험에서도 낮은 광에서 Fv/Fm 비율은 크게 변하지 않는 상태에서 광양자 수율의 급격한 감소가 관찰되었으므로, 고추잎의 광계II도

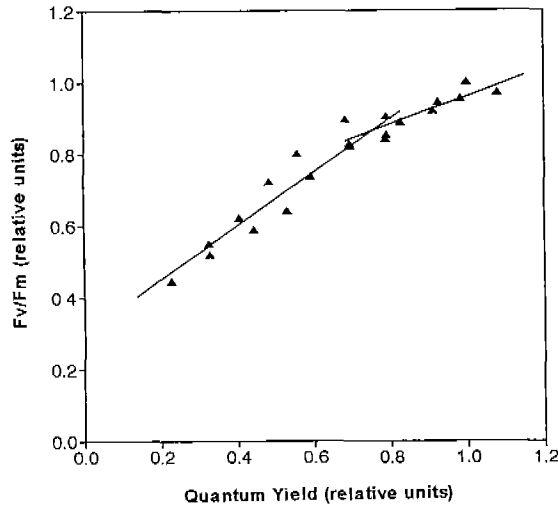


Fig. 4. Relationship between the dark-adapted maximal photochemical efficiency of PS II (Fv/Fm) and the quantum yield of oxygen evolution.

Fv/Fm 비율과 광양자 수율의 반응이 서로 다른 두 종류의 집단으로 구성되어 있을 가능성을 지지하는 것으로 생각할 수 있다(Fig. 4). 또한 이와 같은 사실로부터 Fig. 3에서 보이는 광양자 수율(Fig. 3a)과 Fv/Fm(Fig. 3b)의 불일치를 설명할 수 있으며, 이들 역시 낮은 광량에서 더 큰 불일치를 보이는 것을 확인할 수 있다.

광역제에서 온도의 효과-광양자 수율과 형광 파라미터의 변화

광역제는 식물체가 광합성에 사용할 수 있는 광량보다 과다한 빛을 받을 때 일어나는 현상이므로, 광합성능을 감소시키는 환경 조건은 광역제가 일어날 가능성을 증가시킨다 (Öquist *et al.*, 1987). 따라서 저온(Öquist *et al.*, 1987), 고온(Ludlow, 1987), 수분 스트레스(Boyer *et al.*, 1987) 등의 환경 스트레스가 과다한 빛에 노출된 상태의 식물체에 수반되면 광역제는 더욱 현저히 일어나는 것으로 사료된다. 본 실험에서는 고추에서 여러 환경 요인 중 온도에 대한 효과를 조사하였다. 특히 빛 조건의 변화와 온도 변화 등의 현상이 자연 환경에서는 대부분 동시에 일어나므로, 두 가지 요인을 함께 조사하는 것은 중요하다.

먼저 온도만을 처리하였을 때와 온도와 빛($3000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)을 동시에 처리하였을 때의 광양자 수율 변화를 조사하였다 (Fig. 5). 온도만을 처리하였을 때, 15~35°C에서는 광양자 수율의 변화가 거의 없는데 비해 45°C에서는 10분만에 60%가 감소되는 등, 고온에서 급격히 떨어지는 경향을 보였다(Fig. 5d). 여기에 $3000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 빛을 가하여 빛과 온도를

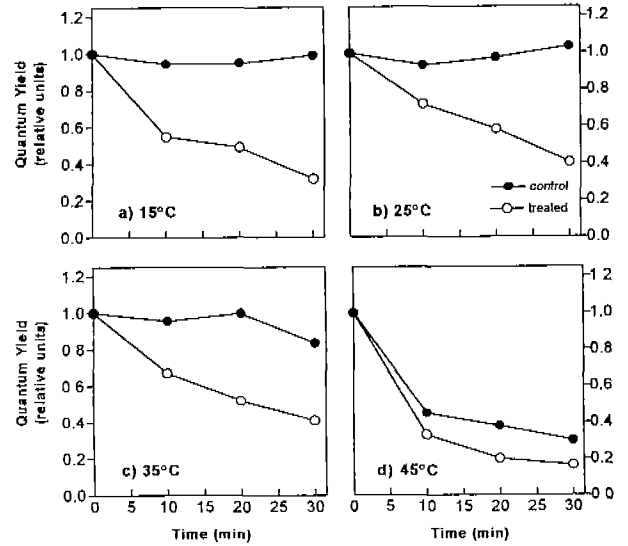


Fig. 5. Changes in the quantum yield of oxygen evolution in relation to temperature and photoinhibitory illumination at $3000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. (Control, ●; light-treated, ○). Pepper leaf discs were treated at (a) 15, (b) 25, (c) 35 and (d) 45°C for 10, 20 and 30 min or exposed to $3000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ at the same condition.

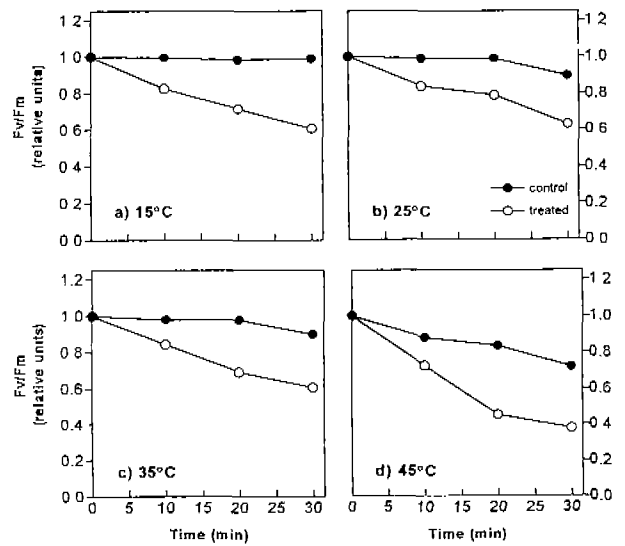


Fig. 6. Changes in the fluorescence parameter (Fv/Fm) in relation to temperature and photoinhibitory illumination at $3000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. (Control, ●; light-treated, ○). Pepper leaf discs were subjected to the varying conditions of (a) 15, (b) 25, (c) 35 and (d) 45°C for 10, 20 and 30 min or exposed to $3000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ at the same condition.

동시에 처리하였을 때 빛처리로 인한 광양자 수율의 감소가 가속화되는 것으로 나타났으며, 25°C의 경우에 비하여 15°C와 45°C에서의 감소가 현저하였다.

다음에는, 온도만을 처리하였을 때와 온도와 빛($3000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)을 동시에 처리하였을 때의 Fv/Fm 비율의 변화를 조사하였다(Fig. 6). 온도만 처리하였을 때, 30분 동안에 $15 \sim 35^\circ\text{C}$ 에서는 형광 파라미터의 변화가 거의 없는데 비해 45°C 일 때 Fv/Fm 값이 30% 정도 감소되는 것으로 나타났다(Fig. 6d). 또한 각각의 온도에 $3000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 의 광량을 처리하여 광억제를 유도하였을 때, Fv/Fm 값이 감소되었음을 볼 수 있으며, 광양자 수율의 변화와 마찬가지로 45°C 일 때 온도 처리와 광억제 효과가 가장 현저하였다.

여기에서 주목할 만한 것은 15°C 온도만을 처리하였을 때 보다는 빛을 함께 처리하였을 때 광양자 수율의 감소 폭이 다른 온도보다 크게 나타났다는 점이다(Fig. 5a). 저온에서 일어나는 광억제 현상은 강남콩(Powles *et al.*, 1983), 오이, 토마토(Öquist *et al.*, 1987) 등에서도 보고된 바 있다. 일반적으로 저온에 민감한 식물에서는 저온 처리시에 빛이 있을 경우, 암상태에서보다 광합성이 크게 영향을 받는 것으로 알려져 있다. 그러나 저온 자체로도 약간의 억제는 일어나는 것으로 보고되었다(Martin *et al.*, 1981). 따라서 저온만으로도 광합성에 직접적인 영향을 미치나 빛 처리가 같이 주어졌을 때 한층 더 민감하게 반응하는 것으로 생각된다. 한편 저온에 민감하지 않은 식물에서는, 저온만으로는 광합성 기능의 장애가 감지되지 않으며 빛을 같이 처리하였을 경우 상승 효과로 인하여 광억제가 일어나는 것으로 보고된 바 있다(Öquist *et al.*, 1987). 그러나 강남콩을 재료로 한 실험에서, Powles 등(1983)은 높은 광량에서 자란 식물체는 $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 의 광량을 3시간 동안 처리하였을 때에도 11.5°C 이하의 저온에서만 광억제 효과가 나타난다고 보고한 데 비하여 Greer 등(1986)은 낮은 광량에서 자란 식물체의 경우 모든 온도에서 광억제 현상이 나타나며 특히 저온에서 광억제가 급격히 일어남을 보고하였다. 이러한 사실을 볼 때, 각 식물이 저온에 민감한 종인지의 여부보다는 각 식물체가 자란 조건이 높은 광량인지 낮은 광량인지의 여부가 광억제에 대한 온도 반응의 차이에 더욱 중요한 것으로 보이며, 본 실험에 사용된 고추는 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 이라는 상당히 낮은 광량에서 성장되었기 때문에 저온에서 광억제가 더욱 촉진된 것으로 생각된다.

저온에서는 탄소 동화시 들뜬 에너지 이용 효율의 감소, 크산토펜 색소인 zeaxanthin 형성의 저하, 에너지 의존적인 소산의 방해 또는 지연, 효소 활성의 감소에 따른 단백질 합성 및 엽록소 생성 속도의 저하, 광계II의 D1 단백질 수선율의 감소, 광산화에 의한 색소 표백화 등이 일어나 광억제가 촉진되는 것으로 알려졌으며(Powles, 1984; Öquist *et al.*, 1987; Chow, 1994). 본 실험에서도 저온에서 빛의 세기와 시간이 증가함에 따라 광양자 수율 및 Fv/Fm 비율의 현저한 감소를 볼 수 있었으므로, 이러한 과정의 복합적 작용을 생각할 수

있다.

Fig. 5와 6을 비교할 때 광양자 수율은 저온에서 빛 처리시 상당히 감소하는데 비해 Fv/Fm 비율은 25°C 에서 빛 처리시의 경우와 거의 차이가 없음을 볼 수 있는데, 이것은 저온 처리에서 나타난 결과 중 특이한 점이다. Terashima 등(1994)은 오이의 잎에서 분리된 틸라코이드막으로 광억제를 조사한 결과 10°C 이하의 저온에서 일어나는 광억제는 주로 광계I과 관계가 있음을 보고한 바 있다. 본 실험에서 조사된 실온 엽록소 형광은 주로 광계II와 관련된 엽록소에서 방출되는 것이다(Baker and Horton, 1987). 따라서 광계II의 광화학적 효율은 크게 변하지 않았으나 산소 발생의 광양자 수율은 감소하였음을 볼 때, 저온에서 광억제가 일어날 때 광계I이 관계할 가능성을 생각해 볼 수 있다. 그러나 한편으로는 Fig. 4에서 살펴본 바와 같이, 광양자 수율은 낮은 광량에서 급격히 떨어지면서도 Fv/Fm 비율은 크게 변하지 않는 불안정한 광계II 집단이 존재하며, 이 집단이 저온에서도 쉽게 불안정해지기 때문일 가능성도 있으므로, 이외 같은 두 가지 가능성을 더 세밀히 조사해 볼 필요가 있겠다.

한편, 45°C 의 온도 처리는 고온 자체만으로도 다른 온도에 비해 광양자 수율 및 Fv/Fm 비율이 급격히 감소되는 결과를 나타내었다(Fig. 5d, 6d). 이로부터 고온이 광합성 기구에 영향을 미침을 알 수 있으며, Berry와 Björkman(1980)은 고온 처리시 엽록체 수준에서 광합성 기구의 기능에 장애가 일어나 잎의 광합성능이 저해됨을 보고하였는데, 고온에서의 이러한 효과는 막의 반투성이 열에 의해 파괴되어 pH나 이온 조성과 같은 세포 환경을 변화시킴으로써 야기된다고 제시하였다. 또한 *Nerium oleander*의 잎에서는 고온 처리에 의해 틸라코이드막 전자 전달 반응이 억제되는 현상이 나타났으며, 억제는 주로 광계II의 활성 변화에서 볼 수 있었는데, 전자 현미경으로 틸라코이드막을 연구한 결과 광계II 복합체에서 광수확 복합체가 분리됨으로써 막 구조물의 크기에 변화가 생겼음이 보고되었다(Berry and Björkman, 1980). Georgieva 등(1993)은 25°C 에서 성장된 완두를 재료로 42°C 이상의 온도를 5분 처리하였을 때 Fv/Fm 비율이 급격히 감소되는 결과를 나타내었으므로 틸라코이드막이 손상을 입어 형광이 감소될 가능성을 시사하였다. 그 밖에도 광합성의 탄소 동화와 관련된 효소의 불활성화, 엽록소의 광산화에 의한 표백화 등을 고온의 효과로 들 수 있다(Powles, 1984; Greer *et al.*, 1986). 본 실험에서도 성장 온도보다 20°C 가 높은 45°C 에서는 광양자 수율의 급격한 감소를 볼 수 있으므로 흡수된 빛의 이용 효율이 감소하였음을 알 수 있으며, 광계II 광화학 효율의 지표로 사용되는 Fv/Fm 값이 감소되었음을 볼 때 막 구조의 변형 등에 따른 광계II의 불활성화 등의 과정을 통해 광합성능의 변화가 야기된 것으로 생각된다.

고온과 함께 빛처리를 하면 광양자 수율과 Fv/Fm 비율이 더욱 감소함을 볼 수 있는데 고온에서의 효과와 빛 처리에 의한 효과가 상승작용을 일으켜 광억제를 촉진시킨 것으로 생각된다.

또한 45°C 처리시에도 광양자 수율과 Fv/Fm 비율의 불일치가 현저히 나타났으며, 광양자 수율이 Fv/Fm에 비하여 약 반 정도의 상대값을 나타내면서 급격히 감소되었다. 따라서 광계II 집단의 이질성을 고온에서도 조사할 필요가 있을 것으로 사료된다. 그러나 15°C 처리의 경우 온도만으로는 광합성능의 저해 현상이 나타나지 않으므로, 저온과 고온에서는 서로 다른 메커니즘을 통해 광억제 현상이 촉진되는 것으로 생각된다.

본 실험의 결과를 종합하여 보면 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 낮은 광량에서 자란 고추잎에서 광억제를 유도하였을 때 photon exposure가 증가함에 따라 광양자 수율과 형광 파라미터가 감소되는 경향을 보였다. 또한 이들 값이 감소되는 정도를 통해 고추가 광조건에 민감하게 반응한다는 것을 알 수 있었으며, 광억제는 광계II에 흡수된 광양자의 수에 의존하는 반응임을 알 수 있었다.

자연 환경에서는 빛 뿐만 아니라 다른 환경 스트레스의 효과가 동시에 일어날 가능성이 크므로 광억제와 환경적 요인인 고온과 저온의 효과를 함께 조사하였을 때, 성장 온도보다 저온인 조건에서 빛이 함께 조사되었을 경우에만 광합성의 저해 현상이 일어나며, 고온인 조건에서는 온도만으로도 광합성능이 상당히 저해되며 빛이 함께 조사되었을 경우에는 광억제가 더 심하게 일어나는 것으로 나타났다.

사 사

본 연구는 교육부 기초과학연구소 학술연구조성비(BSRI-94-4413)의 지원으로 수행된 결과임.

인 용 문 헌

- Anderson, J.M. and C.B. Osmond.** 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. *In* Photoinhibition. D.J. Kyle, C.B. Osmond and C.J. Arntzen (eds.), Elsevier, Amsterdam, pp. 1-38.
- Aro, E.-M., I. Virvin, and B. Andersson.** 1993. Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochim. Biophys. Acta* **1143**: 113-134.
- Baker, N.R. and P. Horton.** 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition. *In* Photoinhibition. D.J. Kyle, C.B. Osmond and C.J. Arntzen (eds.), Elsevier, Amsterdam, pp. 145-168.
- Bell, C.J. and D.A. Rose.** 1981. Light measurement and the terminology of flow. *Plant Cell Environ.* **4**: 89-96.
- Berry, J. and O. Björkman.** 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **31**: 491-543.
- Boyer, J.S., P.A. Armond and R.E. Sharp.** 1987. Light stress and leaf water relations. *In* Photoinhibition. D.J. Kyle, C.B. Osmond and C.J. Arntzen (eds.), Elsevier, Amsterdam, pp. 111-112.
- Chow, W.S.** 1994. Photoprotection and photoinhibitory damage. *Adv. Mol. Cell Biol.* **10**: 151-196.
- Demmig-Adams B and Adams III W.W.** 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **43**: 599-626.
- Demmig, B. and O. Björkman.** 1987. Comparison of the effect of excessive light of chlorophyll fluorescence (77 K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. *Planta* **171**: 171-184.
- Genty, B., J.M. Briantais, and N.R. Baker.** 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta* **990**: 87-92.
- Georgieva, K. and I. Yordanov.** 1993. Temperature dependence of chlorophyll fluorescence parameters of pea seedlings. *J. Plant Physiol.* **142**: 151-155.
- Greer, D.H., J.A. Berry, and O. Björkman.** 1986. Photoinhibition of photosynthesis in intact bean leaves: role of light and temperature, and requirement for chloroplast-protein synthesis during recovery. *Planta* **168**: 253-260.
- Krause, G.H. and E. Weis.** 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **42**: 313-349.
- Lawler, D.W.** 1993. Photosynthesis: Molecular, Physical and Environmental Processes. 2nd Ed., Longman Scientific and Technical, London, 318 pp.
- Long, S.P., S. Humphries, and P.G. Falkowski.** 1994. Photoinhibition of Photosynthesis in Nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **45**: 633-662.
- Ludlow, M.M.** 1987. Light stress at high temperature. *In* Photoinhibition. D.J. Kyle, C.B. Osmond and C.J. Arntzen (eds.), Elsevier, Amsterdam, pp. 89-109.
- Martin, B., D.R. Ort and J.S. Boyer.** 1981. Impairment of Photosynthesis by Chilling-Temperatures in Tomato. *Plant Physiol.* **68**: 329-334.
- Ögren, E.** 1991. Prediction of photoinhibition of photosynthesis from measurements of fluorescence quenching components. *Planta* **184**: 538-544.
- Öquist, G., D.H. Greer and E. Ögren.** 1987. Light stress at low temperature. *In* Photoinhibition. D.J. Kyle, C.B. Osmond and C.J. Arntzen (eds.), Elsevier, Amsterdam, pp. 67-87.
- Öquist, G., W.S. Chow, and J.M. Anderson.** 1992. Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of photosystem II. *Planta* **186**: 450-460.

- Park, Y.-I., W.S. Chow, and J.M. Anderson. 1995. Light inactivation of functional photosystem II in leaves of peas grown in moderate light depends on photon exposure. *Planta* **196**: 401-411.
- Powles, S.B., J.A. Berry, and O. Björkman. 1983. Interaction between light and chilling temperature on the inhibition of photosynthesis in chilling-sensitive plants. *Plant cell Environ.* **6**: 117-123.
- Powles, S.B. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **35**: 15-44.
- Somersalo, S. and G.H. Krause. 1990. Photoinhibition at chilling temperatures and effects of freezing stress on cold acclimated spinach leaves in the field; a fluorescence study. *Physiol. Plant.* **79**: 617-622.
- Terashima, I., S. Funayama and K. Sonoike. 1994. The site of photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L. at low temperature is photosystem I, not photosystem II. *Planta* **193**: 300-306.
- Tyystjärvi, E., A. Koivuniemi, R. Kettunen, and E.-M. Aro. 1991. Small light-harvesting antenna does not protect from photoinhibition. *Plant Physiol.* **97**: 477-483.
- Tyystjärvi, E., K. Ali-Yrkko, R. Kettunen, and E.-M. Aro. 1992. Slow degradation of the D1 protein is related to the susceptibility of low-light-grown pumpkin plants to photoinhibition. *Plant Physiol.* **100**: 1310-1317.
- Walker, D. 1987. The use of the oxygen electrode and fluorescence probes in simple measurements of photosynthesis. University of Sheffield Print Unit., pp. 51-53.

(1995. 12. 1 接受)

Photoinhibition of PSII in Leaves of Pepper (*Capsicum annuum* L.) under Various Light Intensities and Temperatures

Lee, Hae Yeon, Jeong Won Nam and Young-Nam Hong*
Department of Biology, Seoul National University, Seoul 151-742, Korea

ABSTRACT

Photoinhibition of photosystem (PS) II was induced in primary leaves of 25 day-old peppers grown $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, at 25°C . The modulation of PSII functionality *in vivo* was induced by varying both irradiance ($0\text{-}3000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) and duration ($0\text{-}70$ min) of light treatment. The functionality of PSII was investigated in terms of photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m) and quantum yield of O_2 evolution, and expressed as a function of photon exposure [$\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}$, the product of irradiance and duration of light treatment (Bell and Rose, 1981)]. Contrary to the linear decline of F_v/F_m ratio showing 50% decreases by absorption of $10 \text{ mol photons}\cdot\text{m}^{-2}$, quantum yield of O_2 evolution decreased biphasically with increasing photon exposure, showing 50% decreases by absorption of $5.5 \text{ mol photons}\cdot\text{m}^{-2}$. Treatment of low temperature at 15°C for 30 min alone did not affect the functionality of PSII, but high temperature (45°C) significantly inactivated PSII activity. However, when leaves of pepper were subjected to low or high temperature in the presence of light, PSII was substantially photoinactivated. These results suggest the presence of different photoinhibitory mechanisms at low and high temperature.

Keywords: photoinhibition, quantum yield, fluorescence parameter, low temperature, high temperature

*Corresponding author: Fax +82-2-872-6881