

## 보리 (*Hordeum vulgare* L.) 유식물의 녹화에 미치는 오존의 영향

박강은 · 정화숙  
경북대학교 사범대학 생물교육과  
(1996년 1월 22일 접수)

### The Effects of ozone on the greening of barley (*Hordeum vulgare* L.) seedling

Kang-Eun PARK and Hwa-Sook CHUNG

Department of Biology Education, Kyungpook National University, Teagu 702-701, Korea

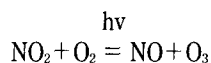
(Manuscript received 22 January 1996)

The effects of 0.2 ppm ozone on the developing chloroplast of barley (*Hordeum vulgare* L.) seedling during greening were examined by chlorophyll contents, photosynthetic electron transport activity,  $F_o$ ,  $F_v$  and fluorescence quenching coefficient. Chlorophyll contents of seedling treated with ozone were not changed in comparison with the control during the 96 h greening experiment, but PS II activity of the chloroplasts of seedlings treated with ozone was decreased by 15%.  $F_o$  was slightly decreased but  $F_v$  was decreased by 13% in comparison with the control. In fluorescence quenching analysis,  $qP$  and  $qE$  were decreased by 11% and 19%, respectively, in comparison with the control. These results suggest that oxidation site of PS II is the site affected mostly and PQ pool is also affected slightly by 0.2 ppm ozone.

**Key words** : ozone, barley seedling, chlorophyll fluorescence, oxidation site of PS II, PQ pool

#### I. 서 론

대도시의 주요 대기 오염물질인 오존은 공업화와 자동차의 증가로 인해 농도가 높아지고 있으며 다음과 같은 평형반응에 의해 생성되고 파괴된다(권연균 외, 1979).



특히 분지로 된 대도시의 기후계에서는 오존 농도가 0.3 ppm 또는 그 이상으로 기록됨으로 오존이

식물체에 미치는 독성이 강하다(Reich et al., 1984; Rosemann et al., 1991). 오존은 확산에 의해 식물 잎의 기공을 통해 들어가서 세포벽과 세포막을 분해하고(Laisk et al., 1989), 또한 다양한 독성물질을 만들며 이것은 세포내로 이동한다(Heath, 1994). *Chlorella*에 고농도의 오존을 처리하였을 때 산소발생이 수십분 이내에 완전히 억제되었으며(Heath, 1994), 콩잎에 오존을 처리하여 엽록소 형광을 측정할 결과 암조건에서 오존을 처리하는 것보다 광조건에서 처리한 경우에 영향이 크며 오존에 의한 1차 손상부위는 두 광계 사이의 전자전달 억제보다는 광합성 물분해 효소계인 것으로 제시

되었다 (Schreiber, 1978). Farage와 Long (1995)은 오존에 의해 광계 II의 광화학적 효율이 감소되어 틸라코이드막을 변화시켜 CO<sub>2</sub> 고정능력의 소실을 유발한다고 제시하였다. 그러나 오존이 식물체에 미치는 영향에 관한 연구가 많이 있으나 오존이 엽록체의 광합성 기구에 작용하는 부위 및 작용방식에 대해서는 논란이 많았었다. 그리고 이미 녹화 (greening)된 식물체에 미치는 오존의 영향, 작용 부위 및 작용방식 등은 황백화 (etiolate)된 식물체가 녹화되면서 엽록체가 발달할 때 오존이 미치는 영향과 차이가 날 것으로 생각된다. 그러므로 오존이 식물체의 광합성 기구에 미치는 1차적인 억제 부위를 밝히기 위해서는 식물체가 오존에 대해 민감하게 영향을 받으며 광화학 활성이 신속하게 증가되는 어린 시기에 오존을 처리하는 것이 유리하다고 생각된다. 본 연구에서는 황백화된 보리 유식물을 녹화하면서 0.2 ppm의 오존을 처리하여 엽록소 함량과 광계 I과 II 활성, 그리고 엽록소 형광을 분석하여 오존이 엽록체 발달에 미치는 영향을 알아보았다.

## 2. 재료 및 방법

### 2.1 식물 재료

성주군 농촌지도소에서 분양 받은 보리 (*Hordeum vulgare* L. cv. Olbori) 종자를 증류수에 세척한 후 파종하여 온도는 22 ± 2°C, 상대습도는 70 ± 5%로 하여 암소에서 5일간 키운 황백화된 보리 유식물을 실험재료로 이용하였다. 엽록체 추출과 엽록소 함량 그리고 엽록소 형광 측정을 위해서 보리의 제 일엽을 끝에서 1cm 제거하고 난 후, 끝부분을 2cm 길이로 잘라서 사용하였다.

### 2.2 오존 처리

오존이 엽록체 발달에 미치는 영향을 알아보기 위해서 황백화된 보리 유식물에 0.2 ppm의 오존을

처리하면서 60 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>의 광을 조사하여 녹화시켰다. 오존 발생은 고압 방전에 의한 오존 발생 장치로 하였으며 오존 농도는 UV photometric O<sub>3</sub> analyzer (Model : Dasibi 1108)로 측정하여 ± 0.05 ppm으로 조절하였다. 오존처리 및 녹화는 49 cm × 30 cm × 41 cm 크기의 생장실에서 하였으며 온도는 22 ± 2°C, 상대습도는 70 ± 5%로 하였다.

### 2.3 엽록체 추출

Obokata (1987)의 방법을 변형하여 사용하였다. 냉각한 증류수로 세척한 보리잎 1g과 표준 buffer (pH 8.0, 0.4 M sucrose, 0.05 M Tris, 0.01 M NaCl) 10 ml를 냉각시킨 막자사발에 넣어서 마쇄하여 2겹의 거즈로 여과하였다. 이 여과액을 300 g에서 1분간 원심분리하여 침전물은 버리고 상정액을 다시 600 g에서 10분간 원심분리한 후, 침전물에 표준 buffer (pH 7.8) 10 ml를 분주하여 현탁한 후 1,000 g에서 10분간 원심분리하였다. 모든 추출과정은 0~4°C에서 행하였다.

### 2.4 엽록소 함량 측정

엽록소의 추출은 Hiscox와 Israelstam (1979)의 방법에 따라 DMSO (dimethyl sulfoxide) 10 ml에 잎 0.1 g을 넣고 65°C의 항온 수조에 3시간 동안 두었다. 엽록소 a와 b의 함량은 Arnon (1949)의 방법에 따라 663 nm, 645 nm에서 흡광도를 측정하였고, carotenoid 함량은 Jensen과 Jensen (1971)의 방법에 따라 480 nm에서 흡광도를 측정하여 각 색소의 함량을 정량하였다.

### 2.5 전자전달 활성 측정

광합성의 광계 I과 광계 II의 전자전달 활성은 Clark형의 산소전극을 이용하여 20°C에서 각각 산소 소모량과 발생량을 측정하였다. 광계 I의 전자전달 활성은 50 mM Hepes buffer (pH 7.8, 100 mM sucrose, 2 mM MgCl<sub>2</sub>, 10 mM NaCl)와 2 mM me-

thyl viologen, 2 mM NaN<sub>3</sub>, 1 μM DCMU[3, (3, 4-dichlorophenyl)-, 1-dimethylurea], 0.1 mM DCPIP (2, 6-dichlorophenol indophenol), 5 mM ascorbate, 2 mM NH<sub>4</sub>Cl, 25 μg/ml 엽록소가 포함된 반응액으로 산소 소모량을 측정하였다 (Atal et al., 1991). 광계 II의 전자전달 활성은 50 mM Hepes buffer (pH 7.8)와 0.5 mM p-phenylenediamine, 2 mM K<sub>3</sub>[Fe(CN)<sub>6</sub>], 0.05% BSA, 2 mM NH<sub>4</sub>Cl, 50 μg/ml의 엽록소가 포함된 반응액으로 산소의 발생량을 측정하였다 (Critchley, 1981). 이때 엽록소 함량은 Arnon (1949)의 방법에 따라 측정하였으며, 80% acetone 9.9 ml에 0.1 ml의 엽록체 현탁액을 첨가하고 652 nm에서 흡광도를 측정하여 전체 엽록소 함량을 계산하였다.

## 2.5 엽록소 형광 측정

엽록소 a 형광 측정은 PAM (Walz Co.)을 이용하였으며, intact한 잎을 20분간 암적응시킨 뒤 0.3×0.9 cm 크기의 sample hold를 통해 측정광 (1.6 kHz로 변조된 약한 적색광; 0.1 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)을 조사하여 F<sub>0</sub> (광계 II의 반응중심이 모두 열려있을 때의 형광)를 구하고, 포화광 (3,000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)을 조사한 뒤 F<sub>m</sub> (광계 II의 반응중심이 모두 닫혀 전자 수용체 quinone이 완전히 환원 상태에 있을 때의 형광)를 측정해서 광계 II 활성의 지표로 이용하였다. F<sub>m</sub>-F<sub>0</sub>에 의해 F<sub>v</sub>를 구하여 F<sub>v</sub>/F<sub>0</sub> 비를 구하고 비교 분석하였다 (Driesenaar et al., 1994). 형광 소멸계수를 구하기 위해서는 지속적인 actinic light (1,330 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)를 조사하면서 제작된 timer를 이용하여 포화광을 20초 주기로 1초간 pulse 처리하였다. 형광 소멸계수는 Oxborough와 Horton (1988)의 방법에 따라 qP (photochemical quenching), qNP (nonphotochemical quenching), qR (fluorescence quenching that is not reversed by DCMU) 그리고 qE (energy-dependent fluorescence quenching)를 구하였다.

## 3. 결과 및 고찰

### 3.1 엽록소 함량

황백화된 보리 유식물에 0.2 ppm의 오존을 처리하면서 녹화시간에 따라 엽록소 함량 변화를 측정하였다 (Fig. 1). 엽록소 a, b, carotenoid 및 엽록소 a/b 비는 광조사후 24시간까지 신속하게 증가하였으며 그 이후에는 서서히 증가하였고, 0.2 ppm의 오존처리로 엽록소 a, b 및 carotenoid 함량이 대조구와 유사하게 나타났다 (Fig. 1A, B, C, D). 이것으로 보아 광에 의해 엽록체가 발달할 때 0.2 ppm의 오존이 엽록소 생성에 미치는 영향은 극미함을 알 수 있었다.

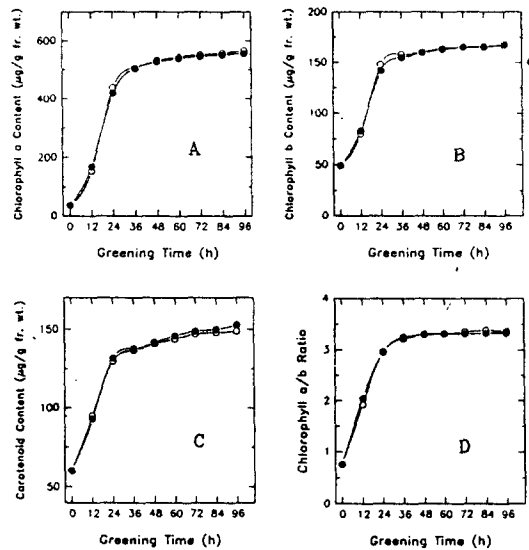


Fig. 1. Changes of the chlorophyll and carotenoid contents and chlorophyll a/b ratio of barley seedling treated with 0.2 ppm ozone during greening period. A, chlorophyll a content; B, chlorophyll b content; C, carotenoid content; D, chlorophyll a/b ratio. ○, control; ●, 0.2 ppm ozone.

### 3.2 광합성 전자전달 활성

일반적으로 환경 stress에 의해 광합성이 억제되고 난 후 강광조건에서는 부가적으로 광계 II가 광억제되어 광계 II quantum yield의 저하뿐만 아니라 광계 II 이후의 전자전달 능력을 감소시킨다고 알려져 있다 (gren and Baker, 1985). 그러므로 본 실험에서는 녹화할 때  $60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 의 광을 사용하여 황백화된 보리 유식물에 0.2 ppm의 오존을 처리하면서 녹화시간에 따라 광합성 전자전달 활성 변화를 측정하였다 (Fig. 2). 광계 II 활성은 녹화시간이 지남에 따라 0.2 ppm의 오존처리로 대조구에 비해 활성이 감소하였는데, 96시간 녹화했을 때는 약 15% 감소하였다 (Fig. 2A). 이에 비해

광계 I 활성은 오존처리구와 대조구의 활성이 유사하게 나타났다 (Fig. 2B). 이것으로 보아 엽록체가 발달할 때 0.2 ppm의 오존을 처리하므로 광계 I에는 영향을 미치지 못하지만 광계 II에 주로 영향을 미치게 된다는 것을 알 수 있었다. Coulson과 Heath (1974)는 분리한 엽록체에 오존을 처리하면 광계 I 활성이 광계 II 활성보다 크게 억제된다고 하였으나 본 실험의 in vivo 상태에서 엽록체가 발달할 때는 오존이 광계 I 보다는 광계 II 부위를 더욱 억제함을 알 수 있었다. 오존이 광계 II에 미치는 영향을 좀더 상세히 알아보기 위해 엽록소 형광을 측정하였다.

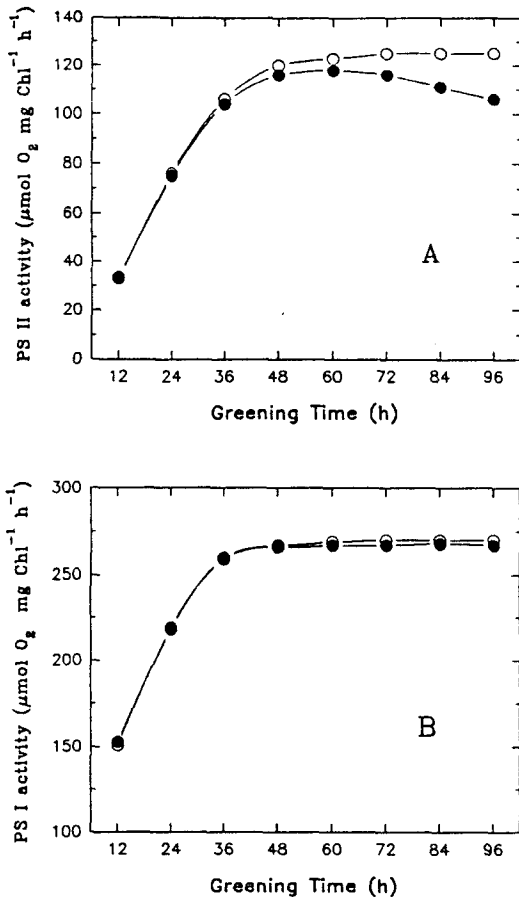


Fig. 2. Changes of photosynthetic activity of greening barley seedling treated with 0.2 ppm ozone. A, PS II activity; B, PS I activity. ○, control; ●, 0.2 ppm ozone.

### 3.3 엽록소 형광

엽록소 형광을 측정하므로 광계 II 안테나에 있는 엽록소 a, 물분해계를 포함한 광계 II 산화부위 및 광계 II 환원 부위에 있는 Q<sub>A</sub> (primary quinone acceptor of photosystem II)의 산화환원 상태를 포함한 광계 II 주변에서 일어나는 변화를 민감하게 감지할 수 있다 (Hormann et al., 1994). 그리고 엽록소 형광 분석방법은 간단하면서 빠르고, intact한 잎 상태로 측정하는 방법으로 환경 stress가 식물체에 미치는 영향을 관찰하기에 유리하다 (Hipkins and Baker, 1986).

Fig. 3은 황백화된 보리 유식물을 녹화할 때 0.2 ppm의 오존이 엽록체의 발달에 미치는 영향을 알아보기 위하여 엽록소 형광을 측정한 것이다. Fo는 0.2 ppm의 오존처리로 대조구에 비해 미세한 감소를 보였다 (Fig. 3A). 일반적인 환경 stress, 즉 저온이나 중금속 그리고 자외선 등에 식물체가 노출되면 광합성 전자전달이 억제되어 Fo가 증가하지만 본 실험에서는 오존처리시 Fo가 미세하지만 감소하였다. Heath (1994)는 algae에 고농도(3.7 µ)의 오존을 처리하면 시간이 지남에 따라 Fo가 감소한다고 하였는데, 이것은 세포의 파괴와 세포내에서 대사물질을 보존할 수 있는 능력의 감소, 그리고 세포내로의 이온 펌프 능력 감소가 있을 때라고 보고하였다. Castillo와 Heath (1990)는 오존처리된

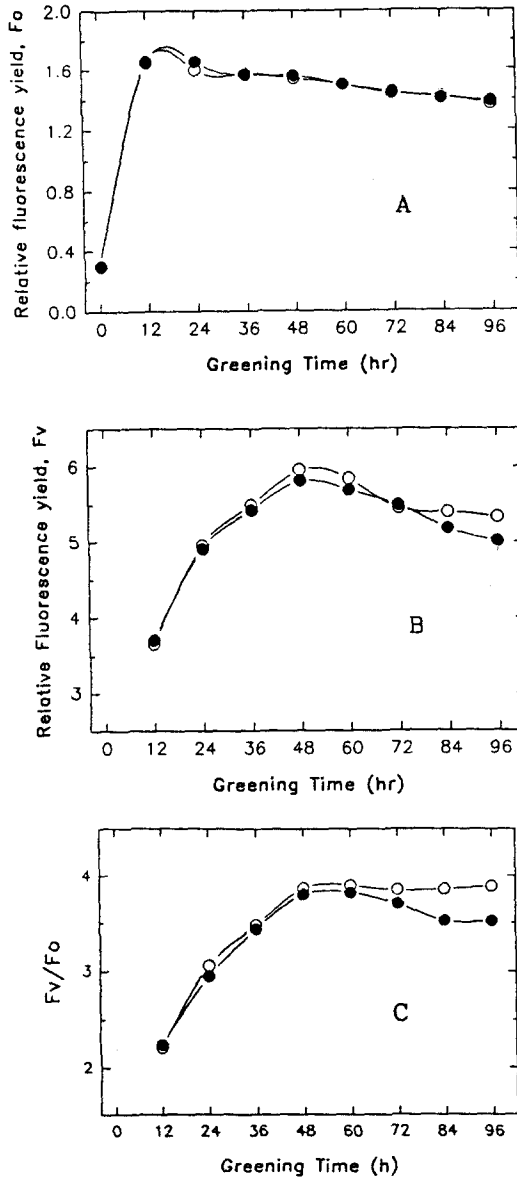


Fig. 3. Changes of chlorophyll fluorescence of greening barley seedling treated with 0.2 ppm ozone. A, Fo; B, Fv; C, Fv/Fo. ○, control; ●, 0.2 ppm ozone.

공에서 분리한 membrane vesicle의  $Ca^{2+}$ -pump는 억제되며  $Ca^{2+}$ 에 대한 수동적인 투과도가 증가한다고 보고하였으며, 또한 오존은  $K^+$  이온을 유출시키고 (Chimiklis and Heath, 1975) 막 단백질을 손상시켜 막의 투과성을 변화시킨다고 알려져 있

다 (Dominy and Heath, 1985). 그리고 Harris와 Heber (1993)는 일반적으로 Fo가 감소하는 것은 광계 II 반응중심의 색소에서 흡수한 에너지가 광계 II 반응중심으로 전달되지 않고 열로 소모되는 경로가 확대될 때 일어난다고 한 바 있다. 따라서 오존처리로 Fo가 경미하지만 감소한 것은 오존으로 인해 막의 투과성이 변화되어 세포안의 여러가지 조건이 변화되어 광계 II 반응중심의 색소에서 흡수한 에너지가 광계 II 반응중심으로 전달되지 않고 열로 소모되는 경로가 확대된 것에 기인한 것으로 생각된다. Fv는 광조사후 48시간까지 점차적으로 증가한 후 시간이 지남에 따라 미소한 감소가 관찰되었으며, 녹화시 0.2 ppm의 오존처리로 24시간에서부터 대조구보다 경미하지만 감소하였다 (Fig. 3B). Fv/Fo 비는 광조사후 48시간까지 증가하였으나 그 후 일정한 수준을 유지하였으며, 녹화시 0.2 ppm의 오존처리로 24시간에서부터 대조구보다 감소하였다 (Fig. 3C). 오존을 처리하면서 녹화함에 따라 Fv는 대조구보다 시간이 지남에 따라 감소하여 96시간 녹화했을 때에는 약 13% 감소하였으며, Fv/Fo 비도 녹화시간이 지남에 따라 대조구보다 감소하여 96시간 녹화했을 때에는 대조구보다 약 9% 감소하였다. 이러한 결과는 LHCP II (light-harvesting chlorophyll a/b proteins complex of Photosystem II)에 의해 흡수된 에너지가 광계 II 반응중심으로 전달되는 과정에서 억제된 것을 반영한다 (Falk et al., 1992).

Fig. 4는 황백화된 보리 유식물이 녹화될 때 0.2 ppm의 오존이 엽록체의 발달에 미치는 영향을 알아보기 위하여 엽록소 형광 소멸을 분석한 것이다. qP는 광조사후 36시간까지 급격히 증가하였으나 그 후 다시 감소하였으며, 48시간부터는 거의 일정한 수치를 나타내었다. 0.2 ppm의 오존처리로 qP는 시간이 지남에 따라 대조구보다 감소하여 96시간에는 약 11% 감소하였다 (Fig. 4A). Quinone의 산화환원 상태를 나타낸 것으로 광계 II 반응중심의 열림 상태를 반영하는 qP가 감소한 것으로 보아 오존처리로 인해 QA와 QB (secondary quinone acceptor of photosystem II)의 산화가 억제됨을 알

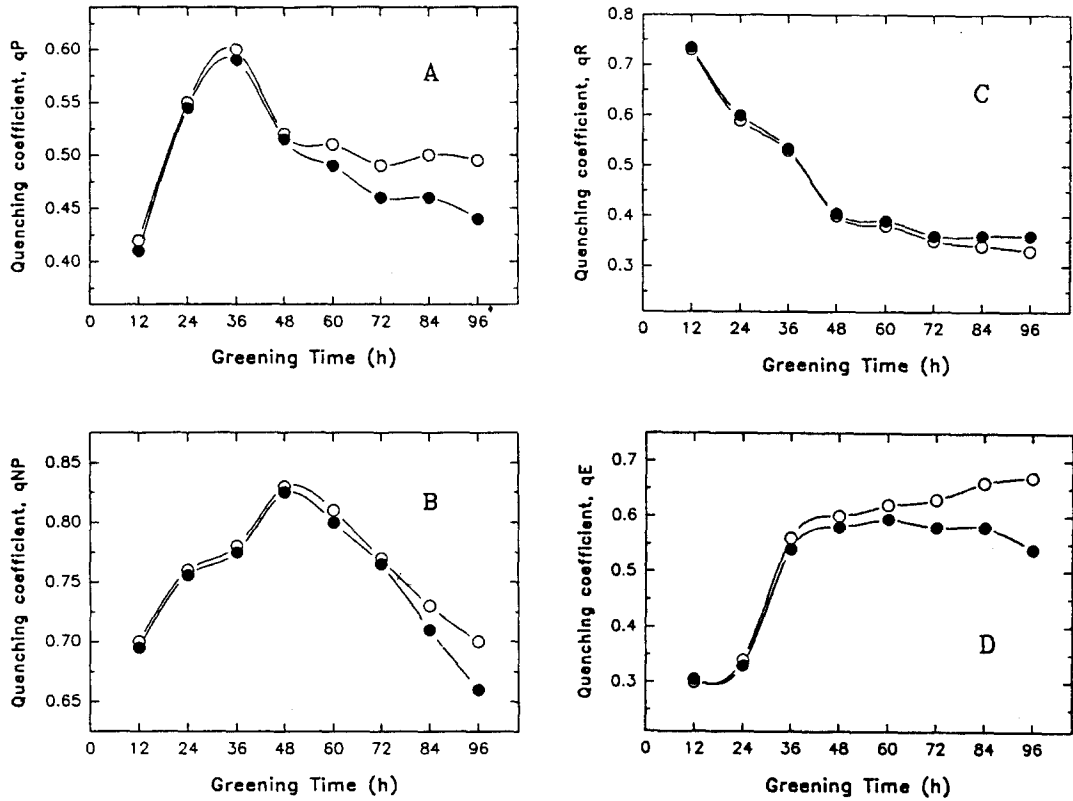


Fig. 4. Changes of fluorescence quenching coefficients of barley seedling treated with 0.2 ppm ozone during greening period. These values were calculated by the way described in materials and method. A, qP; B, qNP; C, qR; D, qE. ○, control; ●, 0.2 ppm ozone.

수 있다 (Chun et al., 1993a). QA와 QB의 산화가 억제된다는 것은 quinone 이후로의 전자전달계의 억제 또는 CO<sub>2</sub> 고정 반응이 억제되어 ATP와 NADPH가 축적되므로 quinone 이후로 전자전달이 억제되어 QA와 QB가 환원 상태로 유지된다는 것을 나타낸다. qNP는 광조사후 48시간까지 급격히 증가하였으며 그 이후에는 급격한 감소가 있었고, 0.2 ppm의 오존을 처리했을 때에는 72시간까지는 대조구와 큰 차이가 없었으나 그 이후 시간이 지남에 따라 대조구보다 감소하는 경향이 나타났으며, 그 감소의 정도도 작았다 (Fig. 4B). qR은 녹화시간에 따라 점차적으로 감소하는 경향이 나타났으며, 0.2 ppm의 오존을 처리한 실험구에서는 대조구보다 상대적으로 높게 나타났으나 그 차이는 경미하게 나타났다 (Fig. 4C). qE는 광조사후 36시간까지는 비교적 신속히 증가하였으며 그 후 서서히 증가하

였고, 0.2 ppm의 오존처리로 녹화시킨 후 시간이 지남에 따라 감소의 폭이 크게 나타났으며, 96시간에서는 대조구보다 약 19% 억제되었다 (Fig. 4D). qE의 감소는 광계 II의 물분해와 PQ pool에 의해 형성되는 틸라코이드막 사이의 pH 구배 형성이 억제된 것에 기인한다 (Chun et al., 1993b). 오존처리 시 Fv가 13% 감소한 반면 qE는 19% 감소한 것으로 보아 광계 II의 산화부위가 주로 억제되었으며 부가적으로 PQ pool 부위도 억제되었다는 것을 나타낸다. Schreiber (1978)는 잠두콩에 비교적 고농도의 오존을 처리한 후 엽록소 형광 유도곡선 (Kautsky effect)을 분석한 결과 오존에 의한 1차적인 억제부위는 광합성 물분해계에 관여하는 효소라고 한 바 있다.

Fig. 5는 황백화된 보리 유식물에 0.2 ppm의 오존을 처리하면서 96시간 동안 녹화한 후 측정

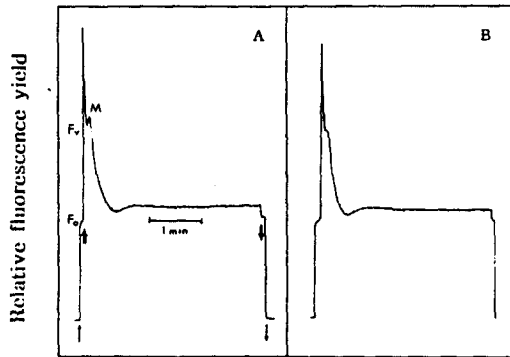


Fig. 5. Changes of fluorescence induction kinetics of barley seedling treated with 0.2 ppm ozone during 96 h greening period. A, control; B, 0.2 ppm ozone.  $\uparrow$ , measuring beam on;  $\uparrow$ , actinic light on;  $\downarrow$ , actinic light off;  $\downarrow$ , measuring beam off; M, M peak. The measuring beam was  $0.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  modulated light and actinic light intensity was  $475 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

한 엽록소 형광 유도 곡선이다. 대조구에서는 M peak가 뚜렷이 나타났고 0.2 ppm의 오존처리구에서는 M peak가 작게 나타났으나 전체적인 형광곡선의 pattern은 차이가 없었다. M peak는 암적응된 잎에 낮은 광도의 빛을 조사할 때 나타나며, 이는 탄소환원 회로의 대사 및 ATP/ADP 비의 영향을 받는다고 한 Walker 등 (1991)의 보고로 미루어 볼 때, 오존처리구에서 M peak가 작게 나타난 것은 ATP와 NADPH (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate)의 일시적인 축적이 적었다는 것을 나타낸다.

이상의 실험에서 황백화된 보리 유식물을 녹화할 때 0.2 ppm의 오존을 처리하므로 광계 II 활성화는 96시간 녹화했을 때 대조구보다 약 15% 감소하였으며,  $F_0$ 는 극미한 감소를 보였고  $F_v$ 와  $F_v/F_0$ 는 각각 약 13%와 9% 감소한 것으로 보아 광계 II의 산화부위가 주로 억제된다는 것을 알 수 있었다. 그리고 qP가 약 11% 억제된 것으로 보아 광계 II 환원 부위도 억제된다는 것을 나타낸다. qNP는 약 6% 감소하였고 그 중 qR은 약 9% 증가하였으며 qE는 약 19%나 감소되었고 M peak가 작게 나타났다. 그러므로 오존처리로 광계 II의 산

화부위가 주로 억제되었으며 부가적으로 PQ pool이 억제되어 엽록체 틸라코이드막 사이의 pH 형성이 억제되었음을 의미한다.

#### 4. 결 론

오존이 보리 (*Hordeum vulgare* L.) 유식물의 엽록체 발달에 미치는 영향을 알아보기 위하여 황백화된 보리 유식물에 0.2 ppm의 오존을 처리하면서 녹화한 후 엽록소 함량, 광합성 전자전달 활성 그리고 엽록소 형광인 initial fluorescence ( $F_0$ ), variable fluorescence ( $F_v$ ) 및 형광소멸을 분석하였다. 황백화된 보리 유식물을 96시간 동안 0.2 ppm의 오존을 처리하면서 녹화시켰을 때, 엽록소 생성은 대조구와 유사하였다. 광계 II 활성화는 대조구에 비해 약 15% 억제되었고,  $F_0$ 는 대조구보다 극미한 감소를 보였으며,  $F_v$ 는 대조구에 비해 13% 감소하였다. 그리고 엽록소 형광 소멸 분석에서 photochemical quenching (qP)은 96시간 녹화했을 때 대조구에 비해 약 11% 감소하였으나 energy dependent quenching (qE)은 상대적으로 크게 감소하여 대조구에 비해 약 19% 감소하였다. 이것으로 보아 광계 II 산화부위가 주로 억제되었으며 부가적으로 plastoquinone (PQ) pool도 억제되었다는 것을 나타낸다.

#### 감사의 글

이 연구는 1994년도 교육부 기초과학육성연구비 BSRI-94-4404의 지원에 의하여 연구되었습니다. 이에 대하여 감사드립니다.

#### 참 고 문 헌

권연균, 윤명희, 정용. 1979. 환경공해와 대책. II. 대기오염과 배출원, 119~142.  
Amon, D, 1949, Copper enzymes in isolated ch-

- loroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*, *Plant Physiol.*, 24, 1~15.
- Atal N., P.P. Saradhi and P. Mohanty, 1991, Inhibition of the chloroplast photochemical reactions by treatment of wheat seedling with low concentrations of cadmium: Analysis of electron transport activities and changes in fluorescence yield, *Plant Cell Physiol.*, 32, 943~951.
- Castillo, F.J. and R.L. Heath, 1990,  $Ca^{2+}$  transport in membrane vesicles from pinto bean leaves and its alteration after ozone exposure, *Plant Physiol.*, 94, 788~795.
- Chimiklis, P.E. and R.L. Heath, 1975, Ozone-induced loss of intracellular potassium ion from *Chlorella sorokiniana*, *Plant Physiol.*, 56, 723~727.
- Chun, H.S., B.Y. Moon, C.H. Lee, I.K. Chung, I.H. Park and C.H. Lee, 1993a, Light-dependent chilling injury on the photosynthetic activities of cucumber cotyledons, *Korean J. Bot.*, 36, 133~140.
- Chun, H.S., Y.M. Kwon and C.B. Lee, 1993b, Comparison of toxic effects of mercury, copper and zinc on photosystem II of barley chloroplasts, *Korean J. Bot.*, 36, 195~201.
- Coulson, C. and R.L. Heath, 1974, Inhibition of the photosynthetic capacity of isolated chloroplasts by ozone, *Plant Physiol.*, 53, 32~38.
- Critchley, C, 1981, Studies on the mechanism of photoinhibition in higher plants. I. Effects of high light intensity on chloroplast activities in cucumber adapted to low light, *Plant Physiol.*, 67, 1161~1165.
- Dominy, P.J. and R.L. Heath, 1985, Inhibition of  $K^{+}$ -stimulated ATPase of the plasmalemma of pinto bean leaves by ozone, *Plant Physiol.*, 77, 43~45.
- Driesenaar, A.R.J., U. Schreiber and S. Malkin, 1994, The use of photothermal radiometry in assessing leaf photosynthesis: II. Correlation of energy storage to photosystem II fluorescence parameters, *Photosynth. Res.*, 40, 45~54.
- Falk, S., J.W. Leverenz, G. Samuelsson and G.quist, 1992, Changes in photosystem II fluorescence in *Chlamydomonas reinhardtii* exposed to increasing levels of irradiance in relationship to the photosynthetic response to light, *Photosynth. Res.*, 31, 31~40.
- Farage P.K. and S.P. Long, 1995, An in vivo analysis of photosynthesis during short-term  $O_3$  exposure in three contrasting species, *Photosynth. Res.*, 43, 11~18.
- Harris, G.C. and U. Heber, 1993, Effects of anaerobiosis chlorophyll fluorescence yields in spinach (*Spinacia oleracea*) leaf discs, *Plant Physiol.*, 101, 1169~1173.
- Heath, R.L, 1994, Possible mechanisms for the inhibition of photosynthesis by ozone, *Photosynth. Res.*, 39, 439~451.
- Hipkins, M.F. and N.R. Baker, 1986, Spectroscopy. In, *Photosynthesis Energy Transduction* (Hipkins, M.F. and N.R. Baker eds). IRL Press, Oxford, England, 51~101.
- Hiscox J.D. and G.F. Israelstam, 1979, A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration, *Can. J. Bot.*, 57, 1332~1334.
- Hormann, H., C. Neubauer and U. Schreiber, 1994, On the relationship between chlorophyll fluorescence quenching and the quantum yield of electron transport in isolated thylakoids, *Photosynth. Res.*, 40, 93~106.
- Jensen S.L. and A. Jensen, 1971, Quantitative determination of carotenoids in photosynthetic tissues. In, *Method in Enzymology*. Vol. 23. Academic Press, New York, 586~602.



- Laisk, A., O. Kull and H. Moldau, 1989, Ozone concentration in leaf intercellular air spaces is close to zero, *Plant Physiol.*, 90, 1163~1167.
- Obokata, J, 1987, Synthesis and assembly of the polypeptides of photosystem I and II in isolated etiochloroplasts of wheat, *Plant Physiol.*, 84, 535~540.
- Oxborough, K. and P. Horton, 1988, A study of the regulation and function of energy-dependent quenching in pea chloroplasts, *Biochimica et Biophysica Acta*, 934, 135~143.
- gren, E. and N.R. Baker, 1985, Evaluation of a technique for the measurement of chlorophyll fluorescence from leaves exposed to continuous white light, *Plant Cell and Environment*, 8, 539~547.
- Reich P.B., J.P. Lassoie and R.G. Amundson, 1984, Reduction in growth of hybrid poplar following field exposure to low levels of O<sub>3</sub> and (or) SO<sub>2</sub>, *Can. J. Bot.*, 62, 2835~2841.
- Rosemann, D., W. Heller and H. Sandermann, Jr, 1991, Biochemical plant responses to ozone. II. Induction of stilbene biosynthesis in scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings, *Plant Physiol.*, 97, 1280~1286.
- Schreiber, U, 1978, Chlorophyll fluorescence assay for ozone injury in intact plants, *Plant Physiol.*, 61, 80~84.
- Walker M.A., B.D. Mckersie and K.P. Pauls, 1991, Effects of chilling on the biochemical and functional properties of thylakoid membranes, *Plant Physiol.*, 97, 663~669.