

## 겨울철 저온스트레스에 의한 문주란의 광합성효율과 *psbA* 유전자의 발현양상

오 순 자 · 고 석 찬  
제주대학교 생명과학과 · 기초과학연구소  
(2004년 2월 6일 접수; 2004년 4월 22일 채택)

### Photochemical Efficiency and *psbA* Gene Expression of *Crinum* Leaves under Natural Environmental Stress in Winter

Soonja Oh and Seok Chan Koh

Dept. of Life Science & Research Institute for Basic Sciences, Cheju National University, Jeju 690-756, Korea  
(Manuscript received 6 February, 2004; accepted 22 April, 2004)

The change of chlorophyll fluorescence parameters, O-J-I-P transients and *psbA* gene expression were investigated in the leaves of *Crinum asiaticum* var. *japonicum* on the natural condition in winter, in order to elucidate physiological responses of photosystem II (PSII) activity to winter stresses. The photochemical efficiencies of PSII, Fv/Fm, were significantly low in winter, contrary to its high value in summer. The values of 1-qN and 1-qP were lower in midday than at dawn or night both in summer and winter, although their decrease in midday was less in winter than in summer. In the O-J-I-P transients, the fluorescence intensity of J, I, P-step decreased remarkably depending on temperature drop in winter. And the D1 reaction center protein of PSII decreased in late winter more than in early winter, concomitantly with relatively high content of description products of *psbA* gene in midday. These results indicate that low temperature in winter causes irreversible damage to PSII and subsequently leads to cell death.

Key Words: *Crinum asiaticum* var. *japonicum*, Chlorophyll fluorescence, O-J-I-P transients, D1 protein, *psbA* gene, Low temperature

#### 1. 서 론

빛은 광합성을 위한 에너지원으로 광합성 생물의 생장에 필수적인 요소이다. 그러나 과도한 빛은 광합성을 억제하는 작용을 하며 이러한 현상을 광억제라고 한다. 광억제는 보통 광피해의 초기증상으로 나타나며 광계II 반응중심의 D1 단백질의 손상으로 특징지을 수 있다<sup>1,2)</sup>. 하지만 D1 단백질은 정상적인 조건 하에서도 빛에 의해 불활성화 되거나 분해되고 생합성에 의해서 새로 대체된다. 그러므로 D1 단백질의 빠른 교체는 대부분 식물종에서 관찰되는 일반적인 현상이라고 할 수 있다. 그러나 D1 단백질의 손상은 필연적으로 광계II의 전자전달에 영향을

주게 되며 광계II의 광화학적 특징을 나타내 준다<sup>3)</sup>. 즉, D1 단백질의 불활성화 또는 분해가 수선율을 낮출 때에 기능성의 D1 단백질의 양이 감소하고 결과적으로 광계II 활성의 억제를 초래한다. 이러한 현상은 과도한 광조건 하에서 일어나기도 하지만, 낮은 광조건 하에서도 고온이나 저온과 같은 비우호적인 환경스트레스 조건 하에서 단백질 생합성이 저해될 때에도 일어난다<sup>4~6)</sup>.

자연조건 하에서 환경요인이 복합적인 작용에 의해서 광합성능이 감소하는데<sup>7)</sup>, 특히 빛과 온도의 변화는 대부분 동시에 일어나므로 중요한 요인이라고 할 수 있다. 더욱이 온대지방에서는 기온, 강우량, 광량 등이 계절적으로 뚜렷하게 변하기 때문에 이들 환경요인이 식물의 생육이나 대사에 영향을 미칠 수 있다. 특히, 겨울철의 저온과 함께 낮시간의 높은 광량 등은 광억제를 초래하여 식물의 생육을 제한하거나 생산성을 낮추는 요인으로 작용할 가능

Corresponding Author : Seok Chan Koh, Dept. of Life Science & Research Institute for Basic Sciences, Cheju National University, Jeju 690-756, Korea  
Phone : +82-64-754-3528  
E-mail : sckoh@cheju.ac.kr

성이 매우 높다. 더욱이 제주도는 다수의 열대 또는 아열대성 식물이 분포하고 있는 북한계선에 해당하기 때문에, 겨울철 저온에 의해 이들 식물들이 영향을 받을 수 있다. 문주란 (*Crinum asiaticum* var. *japonicum*)은 일본, 한국 등에 분포하고 있는 아열대성 식물이며, 우리나라에서는 제주도에만 분포하고 있다. 문주란이 자생하는 열대 및 아열대 지역에서는 상록성을 유지하지만 제주도에서는 겨울을 지내는 동안 지상부가 고사하여 겨울철 저온이 문주란의 생육에 심각한 영향을 미치는 것으로 판단된다 (Fig. 1). 이는 문주란이 겨울철 저온에 반복적으로 노출됨으로써 catalase 활성이 감소하고 superoxide dismutase와 peroxidase 활성이 증가하는 것으로 보고된 바 있어<sup>8)</sup>, 문주란이 겨울철 환경에 민감하게 반응하고 있음을 알 수 있다.

따라서 본 연구에서는 겨울철 자연환경이 광계Ⅱ 활성에 미치는 영향을 알아보기로 저온감수성 식물인 문주란을 대상으로 엽록소형광 변수와 형광곡선의 변화, D1 단백질질을 암호화하고 있는 *psbA* 유전자의 발현양상을 조사하였다.

## 2. 재료 및 방법

### 2.1. 실험재료

본 연구에서는 북제주군 구좌읍 하도리 토끼섬 (난도) 일대의 해변사구에 자생하고 있는 문주란 (*Crinum asiaticum* var. *japonicum*)을 대상으로 동령의 식물체를 선정하였으며, 외부로 노출되어 자연광을 받는 잎 중에서 엽록소계 (SPAD-502, Minolta Co., Ltd., Japan)를 사용하여 측정된 SPAD값이 50~60의 범위에 해당하는 잎을 실험재료로 사용하였다.

### 2.2. 환경요인 조사

엽록소형광 측정 당시의 조사지역 환경요인으로 온도와 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 조사

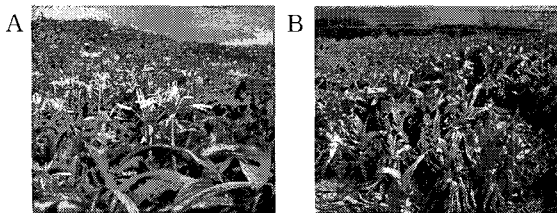


Fig. 1. Healthy leaves in summer (A) and damaged leaves in late winter (B) of *Crinum* plants on the natural habitat.

용 센서는 측정 대상 잎의 높이에 설치하였으며 10회 반복으로 측정하였다.

### 2.3. 엽록소형광의 측정 및 분석

엽록소형광은 Plant Efficiency Analyzer (PEA; Hansatech Instrument Ltd., UK)를 사용하여 two strong light pulse를 이용한 direct fluorescence measurement법으로 측정하였다<sup>9)</sup>. 즉, 15분간 광을 차단하여 암적응시킨 식물의 잎에 10초 간격으로 2회 측정하였다. 측정시에는 1,500  $\mu\text{mole}/\text{m}^2/\text{sec}$ 의 광량을 1초 동안 조사하고 측정간에는 150  $\mu\text{mole}/\text{m}^2/\text{sec}$ 의 낮은 광량을 10초 동안 조사하였다<sup>7)</sup>. 엽록소형광측정은 06:00부터 20:00까지 2시간 간격으로 측정하였으며, 매 측정 마다 20회 반복으로 측정하여 분석하였다.  $F_v/F_m$ ,  $F_o$ ,  $F_m$  등의 변수는 첫번째 측정시의 값으로 나타내었다. 그리고,  $1-qN$ 과  $1-qP$ 는 첫번째 측정시의  $F_o$ 와  $F_m$ , 두번째 측정시의  $F_o'$ 와  $F_m'$  (즉,  $F_o'$ 와  $F_m'$ )을 이용하여 아래의 공식으로 산출하였다<sup>9)</sup>.

$$1 - qN = \frac{(F_m' - F_o')/F_o'}{(F_m - F_o)/F_o}$$

$$1 - qP = \frac{F_o' - F_o}{F_m' - F_o'}$$

O-J-I-P 곡선(polyphasic rise of Chl a fluorescence transients)은 15분간 광을 차단하여 암적응시킨 식물의 잎에 PEA를 이용하여 1,500  $\mu\text{mole}/\text{m}^2/\text{sec}$ 의 광량을 1초간 조사하여 유도하였으며<sup>10)</sup>, 새벽(06:00), 낮(12:00), 그리고 밤(20:00)에 20분씩으로 측정하였다. Time scale은 10 $\mu\text{s}$ 에서 1s의 범위로 설정하고, 10 $\mu\text{s}$ 에서 2ms까지는 1 $\mu\text{s}$  단위로, 2ms에서 1s까지는 1ms 단위로 인식하도록 설정하였으며, 50 $\mu\text{s}$  (O-단계), 2ms (J-단계), 30ms (I-단계), 300ms (P-단계)에서 엽록소형광 밀도를 분석하였다<sup>11)</sup>.

### 2.4. D1 단백질의 발현양상 분석

항체의 제조: 항체를 제조하기 위한 항원은 옥수수 (*Zea mays*) D1 단백질의 DE loop에 있는 236~247번째의 아미노산서열 GYKFGQEEETYN을 Pepton사 (대전)에 의뢰하여 합성하였으며, 이를 토끼에 피하주사하여 D1 단백질의 항체를 제조하였다.

시료액의 제조: 식물체의 잎을 1.0 g 씩 취하여 0.1 M Tris-HCl 완충용액 (pH 8.0; 25  $\mu\text{M}$  PVP, 5 mM ascorbic acid, 0.1 M  $\beta$ -mercaptoethanol, 5 mM EDTA, 1% Triton X-100 함유) 5 ml와 함께 얼음 위의 유발에서 마쇄한 후, 4 $^{\circ}\text{C}$  하에서 8,000 g로 30분간 원심분리하여 얻은 상등액을 단백질 분석의 시료로 사용하였다.

전기영동 및 Western blotting: Sodium dodecyl

sulfate (SDS)-polyacrylamide 겔 전기영동은 Laemmli<sup>12)</sup>의 방법에 따라 실시하였으며, SDS-전기영동이 끝난 후 Western blotting은 Towbin 등<sup>13)</sup>의 방법에 따라 실시하였다.

### 2.5. *psbA* 유전자의 발현양상 분석

Total RNA의 분리 및 전기영동: Total RNA의 분리는 Danyluk와 Sarhan<sup>14)</sup>의 방법을 변형하여 실시하였으며, RNA양은 260 nm의 흡광도를 측정하여 정량하였다. 분리한 total RNA는 formamide와 formaldehyde 용액을 첨가하여 65°C에서 15분간 두어 RNA를 변성시킨 후 loading buffer (50% glycerol, 1 mM EDTA, 0.25% bromphenol blue, 0.25% xylene cyanole)을 넣고 혼합하여, 1.2% formaldehyde-denaturing agarose 겔을 사용하여 1× MEA 완충액 (20 mM MOPS, 8 mM sodium acetate, 1 mM EDTA, pH 8.0)을 사용하여 전기영동하였다.

Northern blotting 및 혼성화 반응: 전기영동이 끝난 agarose겔은 DEPC가 처리된 멸균수로 수차례 세척하여 formaldehyde를 제거한 후 Sambrook 등<sup>15)</sup>의 방법에 따라 10× SSC (1.5 M NaCl, 0.15 M sodium citrate, pH 7.0)를 사용하여 capillary blotting을 수행하여 RNA를 (+)-전하를 띠고 있는 nylon막으로 전이시켰다. Blotting이 끝난 nylon막은 UV-cross-linker로 cross-linking시켰다. 혼성화반응은 Sambrook 등<sup>15)</sup>의 방법에 따라 100 cm<sup>2</sup>당 10 ml의 전 혼성화용액 (6× SSC, 5× Denhardt용액, 0.5% SDS, 100 µg/ml denatured salmon sperm DNA)이 들어 있는 용기에 nylon막을 넣어 65°C에서 4시간 동안 전 혼성화시킨다. 혼성화반응은 동일한 조성의 혼성화용액에 DIG-labeling (DIG-DNA labeling and detection kit, Boehringer Mannheim)된 *psbA* 유전자나 16S rRNA의 probe를 사용하여 혼성화반응을 수행하였다.

### 3. 결과 및 고찰

#### 3.1. 자생지 환경요인의 일변화

문주란 자생지의 겨울철 온도, 상대습도, 광량의 일변화를 조사하여 여름철의 것과 비교하였다 (Fig. 2). 겨울철 문주란 자생지의 기상은 급작스런 눈이나 비 등으로 인해 그 변화폭이 큰 편이다. 이러한 기상변화는 먹구름을 동반하기 때문에 광량에 영향을 미쳐 낮시간에도 일시적으로 광량의 저하를 야기하였다. 겨울철의 광량은 12시에 가장 높게 나타났다. 측정일에 따라 차이가 있지만 낮시간에 대략 500~600 µmole/m<sup>2</sup>/sec으로 여름철 낮시간의 광량에 비해 낮았다. 겨울철 온도는 광량이 많은 낮시간에 다소 높고 새벽과 밤에는 하강하여 일교차가 큰

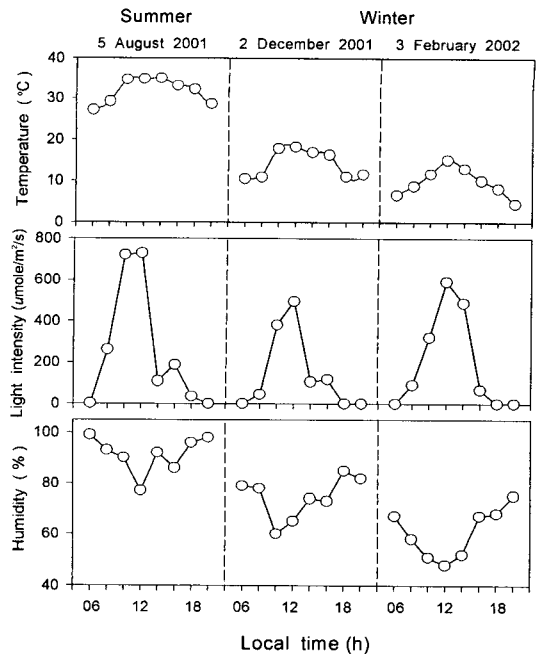


Fig. 2. Diurnal variation of temperature, light intensity and relative humidity on the natural habitat of *Crinum* plants in summer and winter. The values represent the averages of 10 independent measurements.

것으로 나타났다. 즉, 초겨울(12월초)에는 새벽에서 밤에 이르기까지 전반적으로 10°C 이상의 온도를 보였으며, 낮시간의 최고 온도는 18.2°C로 나타났다. 그리고 늦은 겨울(2월초)에도 낮시간에는 15.1°C를 나타내었고, 새벽과 밤에는 10°C 이내의 온도를 유지하였다. 겨울철의 상대습도는 여름철에 비해 큰 폭으로 감소하였고 광량이 많은 낮시간에 더 낮아졌다가 밤에는 다시 증가하는 양상을 보였다. 문주란 자생지에서의 환경요인의 변화 중에 온도가 겨울철에 큰 폭으로 감소하였으며, 새벽과 밤에는 열대 또는 아열대성 식물의 생장에 영향을 미치는 10°C 이하의 온도를 나타내어 문주란의 생육에 영향을 미칠 것으로 사료된다. 이는 자생지에 생육하고 있는 문주란의 지상부가 겨울철 스트레스에 의해 고사하는 것으로 알 수 있는데 (Fig. 1), 온도를 비롯하여 광량, 상대습도 등 환경요인의 계절적 또는 일주기적 변화가 복합적으로 작용하여 문주란의 생육에 더욱 영향을 미치는 것으로 보인다.

#### 3.2. 엽록소형광의 일변화

문주란 잎의 겨울철 엽록소형광의 일변화 양상을 조사하여 여름철의 것과 비교하였다 (Fig. 3). 겨울철 문주란 잎에서 엽록소형광의 일변화를 살펴보면,

Fv/Fm은 초겨울에 0.72~0.77의 값을, 늦은 겨울에는 0.36~0.48의 값을 나타내어, 여름철의 Fv/Fm 값에 비해 크게 감소하였다. 이러한 Fv/Fm의 감소는 Fo의 미약한 변화와 Fm의 급격한 감소를 수반하고 있어 겨울철 저온에 의한 광합성 활성이 저하되는 것으로 보인다. 한편, 저온에 민감한 식물의 잎을 저온과 함께 고휘도에 노출시켰을 때 광억제가 촉진되는 것으로 알려지고 있지만<sup>4,5)</sup>, 본 실험에서 문주란 잎의 겨울철 낮시간의 빛에 의한 Fv/Fm의 감소는 거의 없었다. 이러한 결과는 여름철 낮시간에 문주란 잎의 Fv/Fm이 낮아져 광억제를 받는 것보다 대조적이다. 그러나 여름철 낮시간에 Fv/Fm의 감소는 오후에 회복되는 것으로 보아 광계II 반응중심의 가

역적인 불활성화에 기인한 것으로 보이는데 반해 겨울철에는 저온에 의해 식물체가 비가역적인 손상을 받아 Fv/Fm의 일주기적 변화가 적은 것으로 사료된다.

식물은 광합성에 필요한 양보다 과다한 양의 빛 에너지가 흡수되었을 때 여기에너지는 열의 형태로 방출하거나 광합성 명반응의 초기 광화학 반응에 이용하는 등 여러 형태로 광손상에 대한 피해를 최소화한다<sup>16)</sup>. 이는 비광화학적 형광소멸과 광화학적 형광소멸의 변화를 분석함으로써 알 수 있다. 비광화학적 형광소멸과 관련이 있는 엽록소형광 변수인 1-qN은 겨울철에는 측정시기에 상관없이 새벽과 밤에는 0.9 이상의 높은 값을 보였다. 그러나 낮시간에는 측정시기에 따라 차이는 있지만 조금 낮아져 대략 0.63~0.78의 값을 보여, 여기된 에너지를 열의 형태로 방출하여 저온과 광에 의해 광계II의 반응중심이 손상을 미약하게나마 완화시키는 것으로 보인다. 하지만 여름철 낮시간의 1-qN이 0.34인데 비해 겨울철 낮시간의 감소폭이 훨씬 작아 겨울철 환경 변화에 의해 문주란이 스트레스를 받고 있음을 나타내 주고 있다. 광화학적 형광소멸과 관련이 있는 엽록소형광 변수인 1-qP는 겨울철 새벽과 밤에는 여름철과 마찬가지로 0.9 이상의 높은 값을 보이고, 낮시간에는 대략 0.50~0.60로 낮아졌지만 여름철에 비해 그 감소폭은 적었다 즉, 여름철과 겨울철 새벽과 밤에는 1-qP의 값이 높게 유지되어 QA와 QB의 산화가 억제되며, 광계II의 반응중심이 단혀 있는 상태를 반영한다고 할 수 있다. 이에 반해 낮시간에는 상대적으로 1-qP 값이 낮아서 QA와 QB의 산화환원 상태가 어느 정도 균형을 이루고 있어 환원상태의 QA 또는 QB가 재산화되면서 다음 단계로의 전자전달이 이루어지고 있음을 의미한다.

한편, 문주란 잎의 광합성장치의 행동의 일변화를 O-J-I-P 곡선으로 나타내었다 (Fig. 4). 그 결과, 겨울철에 J, I, P-단계에서의 형광세기가 여름철에 비해 현저하게 감소하였다. 초겨울 새벽과 밤의 O-J-I-P 곡선은 밤에 I와 P-단계에서 다소 감소하지만 거의 유사한 패턴을 보이며, 낮에는 J-단계에서 낮아졌다. 즉, O-J구간의 초기 기울기가 낮에 조금 낮아졌다. 이는 겨울철 새벽과 밤에 비해 낮시간에 환원상태의 QA (즉, QA<sup>-</sup>)가 QB로의 전자전달이 원활하게 이루어지고 있지 않음을 의미하며, 이러한 결과는 Fig. 3에서 살펴본 바와 같이 낮시간에 1-qP의 감소로 알 수 있다. 늦은 겨울에는 J, I, P-단계에서의 엽록소형광 세기가 겨울철 초에 비해 크게 감소하였으며 일변화에 있어서도 차이를 보이지 않았다.

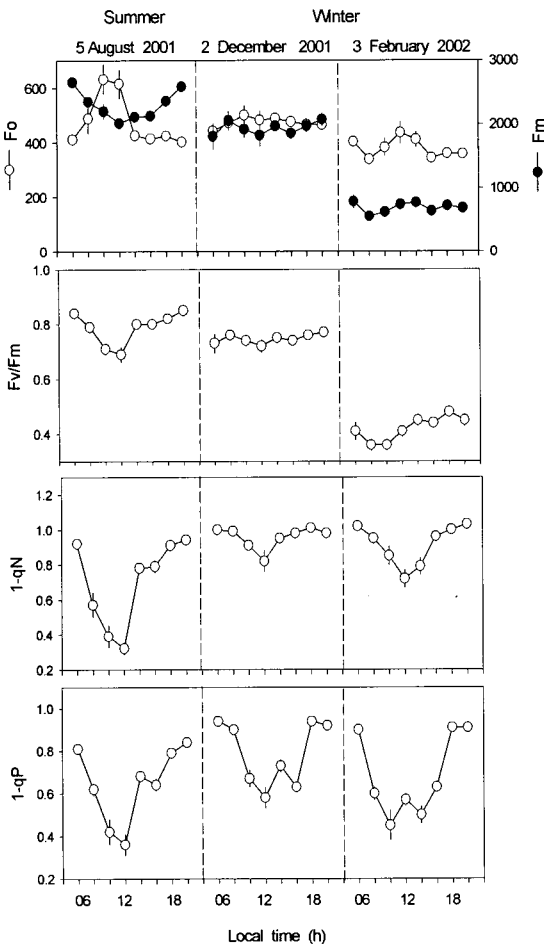


Fig. 3. Diurnal changes of chlorophyll fluorescence parameters (Fo, Fm, Fv/Fm, 1-qN, 1-qP) from leaves of *Crinum* plants on the natural habitat in winter. The values represent the averages  $\pm$ SE of 20 independent measurements.

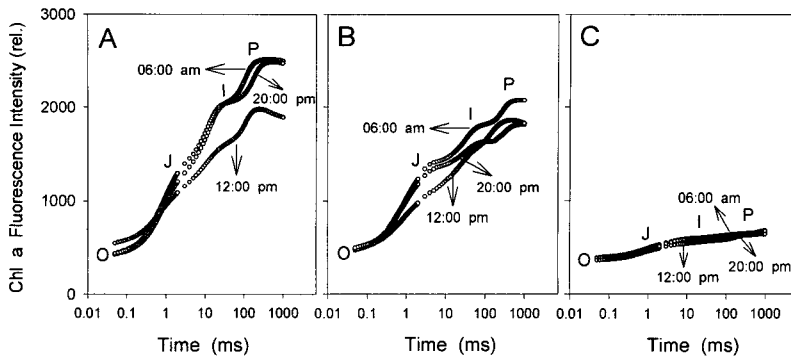


Fig. 4. Diurnal changes of fluorescence transients O-J-I-P from leaves of *Crinum* plants on the natural habitat in summer and winter. (A) summer (August 5, 2001), (B) early winter (December 2, 2001), (C) late winter (February 3, 2002).

### 3.3. D1 단백질과 *psbA* 유전자의 발현양상

광역제는 광손상 속도가 복구능력보다 빠를 때 일어날 수 있으며, 이들 두 과정 사이의 상호작용에 따라 광합성 기구의 효율성이 결정된다. 일반적으로 빛의 양이 식물의 수용능력보다 많을 때 광합성 기구에 손상을 미쳐 광계II의 광화학적 효율인 Fv/Fm 값이 감소하게 되는 광역제 현상이 나타난다<sup>4,17)</sup>. 이러한 광역제 현상은 여러 가지 요인에서 기인할 수 있는데 대표적인 예로 엽록체 구조의 붕괴, 광합성 반응중심 간의 여기에너지 전이효율의 변화, 광합성 색소의 파괴 등을 들 수 있다. 광계II의 광합성을 저하는 32 kDa의 D1 단백질의 분해와 관련이 있는 것으로 알려지고 있다<sup>18)</sup>. 따라서, D1 단백질과 이를 암호화하고 있는 *psbA* 유전자의 일변화를 조사하였다(Fig. 5). 그 결과, 초겨울에는 여름철의 일변화와 마찬가지로 새벽과 밤에 D1 단백질이 많이 발현되고 낮시간에는 적게 발현되었다. 그리고 *psbA* 전사체도 낮시간보다는 새벽과 밤에 더 많이 발현되는 것으로 나타나 D1 단백질의 발현패턴과 유사한 결과를 보였다. 따라서 초겨울 낮시간에 D1 단백질의 감소는 낮시간에 단백질합성 과정의 이상 또는 단백질분해가 더 활발하게 일어나는데서 기인한 것으로 해석해 볼 수 있다. 늦은 겨울에는 초겨울에 비해 D1 단백질이 많이 감소하였으며, 일변화에 있어서는 낮시간에 발현 정도가 다소 낮았다. 그런데, *psbA* 전사체와 16S rRNA 전사체는 낮시간에 오히려 더 많이 발현되는 것으로 나타났다. 이로부터 늦은 겨울 낮시간의 D1 단백질의 감소는 낮시간의 단백질합성 과정의 이상에서 기인한 것으로 해석해 볼 수 있다. 한편, 초겨울과 늦은 겨울 모두 새벽과 밤에 D1 단백질이 상대적으로 많이 발현되고 낮시간에 적게 발현되는 것은 겨울철 낮시간에 광계II 활성이 억제될 수 있음을 나타낸다. 하지만, Fig. 3

에서 보는 바와 같이 초겨울이나 늦은 겨울 낮시간에 Fv/Fm의 역제가 뚜렷하게 나타나지 않고 있다. 이와 같은 D1 단백질과 광계II 활성의 불일치로부터 겨울철 새벽과 밤에 문주란의 잎에 존재하는 D1 단백질의 상당량은 불활성 상태로 존재하며 저온으로 인하여 단백질분해 활성이 낮은데서 기인한 것으로 해석된다.

이상의 결과를 종합해 보면, 겨울철 저온이 문주란 잎의 D1 단백질의 감소 또는 불활성화를 초래하여 Fv/Fm의 감소, J, I, P-단계에서의 엽록소형광세기의 감소 등 광계II 활성의 저해를 야기하는 것으로 해석된다. 이러한 광계II 활성의 저해는 문주란이 겨울철에 저온에 반복적으로 노출됨으로써 catalase 활성이 감소하고 superoxide dismutase와 peroxidase 활성이 증가하는 등 저온 스트레스에 처한 저온 감수성식물의 특징을 나타내주고 있어<sup>8)</sup>, 겨울철 저온이 문주란 잎에 심각한 산화적 스트레스를

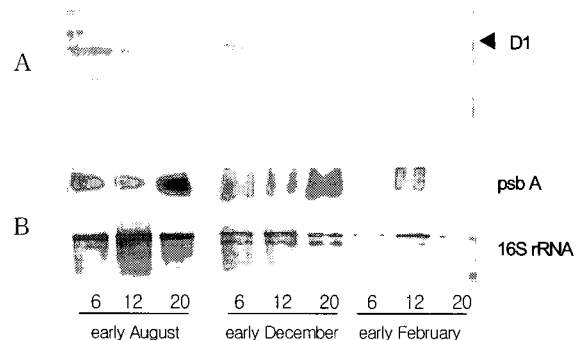


Fig. 5. Immunoblot of D1 protein of PSII (A) and RNA gel blot of *psbA* and 16S rRNA genes (B) from leaves of *Crinum* plants at dawn (06:00), mid-day (12:00) and night (20:00) in summer and winter.

야기한 결과로 해석해 볼 수 있다. 더욱이 겨울철의 D1 단백질과 광계II 활성의 불일치는 겨울철 저온이 문주란의 광계II 활성에 비가역적인 손상을 야기하는 것으로 판단되며 궁극적으로 문주란 잎의 사멸이 일어나는 것으로 보인다.

#### 4. 결 론

본 연구에서는 겨울철 환경요인, 특히 저온에 의한 광계II 활성의 변화를 살펴보고자, 저온감수성 식물인 문주란을 대상으로 엽록소형광과 O-J-I-P 패턴의 변화, 그리고 D1 단백질과 *psbA* 유전자의 발현양상을 조사하였으며, 다음과 같은 결과를 얻을 수 있었다.

- 1) 겨울철의 Fv/Fm은 여름철에 비해 매우 낮았으며 밤과 낮에 관계없이 거의 일정한 값을 유지하였다. 1-qN과 1-qP는 새벽과 밤에는 높고 낮시간에는 낮았다.
- 2) 겨울철 O-J-I-P 패턴은 여름철에 비해 J, I, P-단계에서의 형광세기가 현저하게 감소하였다.
- 3) 초겨울에는 D1 단백질과 *psbA* 전사체가 낮시간에 적게 발현되었으며, 늦은 겨울에는 낮시간에 *psbA* 전사체가 상대적으로 많이 발현되지만 D1 단백질의 발현 정도는 더욱 낮았다.
- 4) 겨울철 저온이 문주란의 광계II 활성에 비가역적인 손상을 야기하며 궁극적으로 문주란 잎의 사멸을 초래하는 것으로 판단되었다.

#### 감사의 글

본 연구는 2001년도 제주대학교 발전기금 연구소 과제(방사능연구소) 학술연구비 지원에 의하여 수행되었으며, 이에 감사드립니다.

#### 참 고 문 헌

- 1) Aro, E. M., I. Virgin and B. Andersson, 1993, Photoinhibition of photosystem II: Inactivation, protein damage and turnover, *Biochim. Biophys. Acta*, 1143, 113-134.
- 2) Yamamoto, Y., 2001, Quality control of photosystem II, *Plant Cell Physiol.*, 42, 121-128.
- 3) Mattoo, A., H. Hoffman-Falk, J. B. Marder and M. Edelman, 1984, Regulation of protein metabolism: Coupling of photosynthetic electron transport to *in vivo* degradation of the rapidly metabolized 32-kilodalton protein of the chloroplast membrane, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 81, 1380-1384.
- 4) Powles, S. B., 1984, Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light, *Annu. Rev.*

- Plant Physiol.*, 35, 15-44.
- 5) Öquist, G., D. H. Greer and E. Ögren, 1987, Light stress at low temperature. In photoinhibition, Kyle, D.J., C.B. Osmond and C.J. Arntzen (eds.), Elsevier, Amsterdam, 67-87pp.
- 6) Ludlow, M. M., 1987, Light stress at high temperature. In Photoinhibition, Kyle, D.J., C.B. Osmond and C.J. Arntzen (eds.), Elsevier, Amsterdam, 89-109pp.
- 7) 오순자, 고정균, 김응식, 오문유, 고석찬, 2001, 한라산 구상나무 잎의 엽록소형광의 일변화와 계절적 변화, *한국환경생물학회지*, 19(1), 43-48.
- 8) 오순자, 고석찬, 2004, 겨울철 자연환경에 노출된 문주란 잎의 엽록소형광과 항산화효소 활성에 관한 연구, *한국환경생물학회지*, 22(1), 233-241.
- 9) Strasser, R. J., A. Srivastava and M. Tsimilli-Michael, 2000, The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In Probing photosynthesis: Mechanism, regulation and adaptation, Yunus M, U Pathre and P Mohanty (eds.), Taylor and Francis, London & New York, 445-483pp.
- 10) 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.
- 11) Srivastava, A., B. Guissé, H. Greppin and R. J. Strasser, 1997, Regulation of antenna structure and electron transport in PS II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP, *Biochem. Biophys. Acta.*, 1320, 95-106.
- 12) Laemmli, U. K., 1970, Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4, *Nature*, 227, 680-685.
- 13) Towbin, H., T. Staehelin and J. Gordon, 1979, Electrophoretic transfer of proteins from polyacrylamide gel to nitrocellulose sheets: Procedures and some applications, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 76, 4350-4354.
- 14) Danyluk, J. and F. Sarhan, 1990, Differential mRNA transcription during the induction of freezing tolerance in spring and winter wheat, *Plant Cell Physiol.*, 31, 609-619.

- 15) Sambrook, J., E. F. Fritsch and T. Maniatis, 1989, Molecular cloning: a laboratory manual, Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, Chp.7.
- 16) Huner, N. P. A., G. Öquist and F. Sarhan, 1998, Energy balance and acclimation to light and-cold, Trends Plant Sci., 3(6), 224-230.
- 17) Long, S. P., S. Humpries and P. G. Falkowski, 1994, Photoinhibition of photosynthesis in nature, Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 45, 633-662.
- 18) Rintamäki, E., R. Salo, E. Lehtonen and E. M. Aro, 1995, Rapid turnover of the D1 reaction-center protein of photosystem II as a protection mechanism against photoinhibition in a moss, *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., Planta, 193, 520-529.