

## 한라산 구상나무 잎의 엽록소형광의 일변화와 계절적 변화

오순자 · 고정근<sup>1</sup> · 김응식<sup>2</sup> · 오문유 · 고석찬\*

제주대학교 생물학과, <sup>1</sup>한라산국립공원, <sup>2</sup>서남대학교 생물학과

## Diurnal and Seasonal Variation of Chlorophyll Fluorescence from Korean Fir Plants on Mt. Halla

Soon Ja Oh, Jung Goon Koh<sup>1</sup>, Eung Sik Kim<sup>2</sup>, Moon You Oh and Suck Chan Koh\*

Department of Biology, Cheju National University, Cheju 690-756;

<sup>1</sup>Mt. Halla National Park, San 220-1, Haeandong, Cheju 690-200;

<sup>2</sup>Department of Biology, Seonam University, Namwon 590-711, Korea

**Abstract** – Chlorophyll fluorescence of needles of Korean fir (*Abies koreana*) plants and environmental factors of their natural habitat were investigated in order to obtain the information for environmental adaptation and conservation of Korean fir plants. The photochemical efficiency of photosystem II, Fv/Fm, of Korean fir needles was significantly low (0.19~0.36) in the winter, whereas it was high (0.8~0.86) in the summer. The Fv/Fm value of the winter was slightly higher at mid-day than at dawn, suggesting that mid-day environmental conditions of the winter were favorable on needles of Korean fir plants. In contrast, the mid-day Fv/Fm value of the summer maintained high (around 0.8). It indicates that mid-day environmental conditions of the summer did not induce photodamage, although it caused a slight decrease in the Fv/Fm values. The non-photochemical fluorescence quenching (NPQ) of Korean fir needles was very low (0~0.01) all through the day in the winter. However, it was high (0.76) at mid-day in the summer. These results suggest that Korean fir plants have a system for the protection of PS II from mid-day environmental stresses of the summer. In the winter, the Fv/Fm values were positively correlated with temperature, light intensity and relative humidity, although NPQ values showed no correlation with any of them. In the summer, the Fv/Fm values were positively correlated with relative humidity but negatively correlated with temperature and light intensity. These results indicate that increase of temperature, light intensity and relative humidity lead to promotion of the photochemical efficiency in the winter and high temperature and light intensity may cause photoinhibition in the summer.

**Key words** : Korean fir plants, Chlorophyll fluorescence, Photochemical efficiency of PS II, Non-photochemical fluorescence quenching

### 서 론

식물은 저온이나 고온, 염분, 건조 등 환경요인의 변화

에 따라 여러 가지 생리적 변화를 겪으면서 성장한다. 하지만, 예기치 못한 환경요인의 변화는 식물체에 손상을 가하고 경우에 따라서는 고사를 유발하기도 한다. 이와 같이 식물은 환경요인의 영향을 어느 정도 받을 수 밖에 없으며, 이때 식물체는 물질대사 활성이 저해되었다가 회복되어 정상적인 성장을 하기도 하고 경우에 따

\* Corresponding author: Suck Chan Koh, Tel. 064-754-3528, Fax. 064-756-3541, E-mail. sckoh@cheju.cheju.ac.kr

라는 실질적인 손상을 입기도 한다. 특히, 초봄에 갑작스럽게 나타나는 서리에 의한 피해는 온대지역 침엽수에서 일어나는 공통적인 현상으로 알려지고 있으며 (Christersson 1984), *Picea sitchensis*나 *Picea abies*에서는 하룻밤의 결빙온도 만으로도 묘조에 치명적인 상해를 가하여 고사를 야기하기도 한다 (Dormling 1982). 더우기 서리에 이은 낮시간의 고광도의 빛은 *Pinus sylvestris*와 *Picea abies*에서 엽록소형광을 억제하고 (Strand and Lundmark 1987), *Pinus sylvestris* 유식물에서는 이산화탄소 동화를 감소시키기도 한다 (Strand and Öquist 1985).

한편, 엽록소에서 방출되는 형광은 실제 광합성과정에 사용되지 못한 광에너지이지만 그 분석으로 광합성에 관한 많은 정보를 얻을 수 있으며, 현재 여러 가지 환경스트레스에 대한 식물의 생리적 반응이나 내성, 광억제와 같은 스트레스 효과의 연구에 많이 이용되고 있다 (Demmig and Björkman 1987). 즉, 환경스트레스에 의해 틸라코이드막의 유동성, 안정성 및 체제가 변하게 되면 틸라코이드막에 내재해 있는 엽록소단백질 복합체의 상태가 변하게 되고, 이는 엽록소형광 반응과정의 변화로 나타나 광합성 전과정의 간접적인 지표가 된다 (Krause and Weis 1991). 광계 II의 기능을 간단하게 측정할 수 있는 지표로  $Q_A$  환원의 광화학적 효율을 나타내는  $F_v/F_m$ 과 비광화학적 형광소멸능력을 나타내는 nonphotochemical fluorescence quenching (NPQ)이 많이 사용된다 (Demmig and Björkman 1987; Demmig-Adams *et al.* 1989).

한라산의 구상나무 (*Abies koreana*)는 자생지의 사면에 따라 분포 양상이 다르고 상부와 정상에는 관목형으로 자라고 있는데, 이는 기온, 토양, 풍속 등 환경요인이 작용한 결과로 보아진다. 그리고, 구상나무는 척박하고 얇은 토양에서 생육하고 있어서 탁월풍과 소용돌이 바람 등으로 인한 뿌리의 상해나 수분 부족, 또는 여름의 한랭, 겨울의 건조 등의 요인에 의하여 고사하고 있는 것으로 생각되고 있다. 하지만, 아직까지 구상나무의 고사 원인이 실증된 바가 없기 때문에 자생지의 환경 요인과 구상나무의 생장, 그리고 생리적 변화 등을 종합적으로 분석할 필요가 있다. 특히, 한라산 국립공원에서 측정하고 있는 기상관측 자료에 의하면 기온, 강우량과 적설량, 풍향과 풍속 등이 뚜렷한 연주기 변화를 보이고 있어, 특정 계절에 이들 요인 중 일부가 구상나무의 생육이나 대사를 저해할 가능성이 높다고 할 수 있다.

따라서, 본 연구에서는 구상나무 침엽의 엽록소형광과 생육지의 환경요인의 일변화를 계절별로 조사하여, 환경

요인의 변화에 따른 구상나무의 환경 적응성을 규명하고, 그 보존에 관한 토대를 마련하고자 하였다.

## 재료 및 방법

### 실험 재료

본 실험에 사용한 구상나무 (*Abies koreana*)는 한라산 국립공원 내의 어리목 지역 (해발 970 m)에 식재되어 있는 동령의 것을 사용하였으며, 외부로 노출되어 자연광을 받는 잎 중에서 엽색이 비슷하고 성숙한 1년생 잎과 2년생 잎을 실험재료로 하였다.

### 환경요인 조사

조사지역의 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 설치하였으며 3회 반복으로 측정하였다.

### 엽록소형광의 측정

엽록소형광은 Plant Efficiency Analyzer (Hansatech Instrument Ltd., UK)를 이용하였으며, 15분간 광을 차단하여 암적응시킨 후 5초 간격으로 2회 연속측정하였다. 측정시에는  $1,500 \mu\text{mole}/\text{m}^2/\text{sec}$ 의 광량을 5초간 조사하고 측정 사이에는 낮은 광량 ( $150 \mu\text{mole}/\text{m}^2/\text{sec}$ )을 5초간 조사하였다. 엽록소형광 분석을 위한  $F_v/F_m$ ,  $F_o$ ,  $F_m$  등은 첫번째 측정시의 값을 사용하고, nonphotochemical fluorescence quenching (NPQ) 산출을 위한  $F_m'$ 은 두번째 측정시의  $F_m$ 값을 사용하였다. NPQ는 Stern-Volmer equation ( $F_m/F_m' - 1$ )으로 산출하였다 (Krause and Weis 1991). 엽록소형광의 계절적 변화는 1999년 3월부터 2000년 1월에 걸쳐 봄(3월), 여름(8월), 가을(11월)과 겨울(1월)의 새벽(06:00)과 낮(12:00)시간에 측정하였고, 일변화는 여름과 겨울에 06:00에서 21:00까지 3시간 간격으로 각각 30반복으로 측정하였다.

### 엽록소형광과 환경요인과의 상관관계 분석

엽록소형광 ( $F_v/F_m$ , NPQ)과 환경요인(온도, 상대습도, 광량)과의 상관관계는 여름철과 겨울철의 일변화 측정치를 대상으로 SPSS program (SPSS Inc., Release 7.5, 1996)으로 분석하였다.

결과 및 고찰

엽록소형광과 환경요인의 일변화

여름과 겨울에 조사지역의 온도, 상대습도, 광량의 일변화를 조사하였다(Fig. 1A). 광량은 여름의 낮시간(09:00~15:00)에는 400~600  $\mu\text{mole/m}^2/\text{sec}$ 를, 겨울에는 200  $\mu\text{mole/m}^2/\text{sec}$ 를 유지하였다. 대체로 12시에 가장 높아 여름에는 최고 607.0  $\mu\text{mole/m}^2/\text{sec}$ 를, 겨울에는 최고 208.9  $\mu\text{mole/m}^2/\text{sec}$ 를 나타냈다. 온도는 여름의 낮시간에는 24~25°C를 상회하였고, 일변화 폭이 적어 밤과 낮에 큰 차이 없이 일정 온도를 유지하였다. 겨울에는 낮시간 동안에는 영상의 기온을 유지하였으며 아침, 저녁에는 영하의 온도를 나타냈다. 대체로 광량이 상대적으로 많은 낮시간에는 온도가 높았는데, 특히 겨울에는 해가 뜨기 전인 06:00까지는 -5°C를 유지하다가 날이 밝아지면서 점차 온도가 상승하여 12:00에 최고 온도인 5.3°C를 나타내고, 이후 온도가 하강하여 18:00 이후에는 -10°C를 밑돌았다. 상대습도는 여름과 겨울에 밤과 낮에 관계없이 80~95% 사이의 높은 상대습도를 나타냈으나, 여름에는 광량이 많은 낮시간에는 상대습도가 대체로 낮아졌다가 밤에는 증가하는 경향을 보였고, 겨울에는 밤과 낮에 관계없이 90% 정도의 높은 상대습도를 나타내었다.

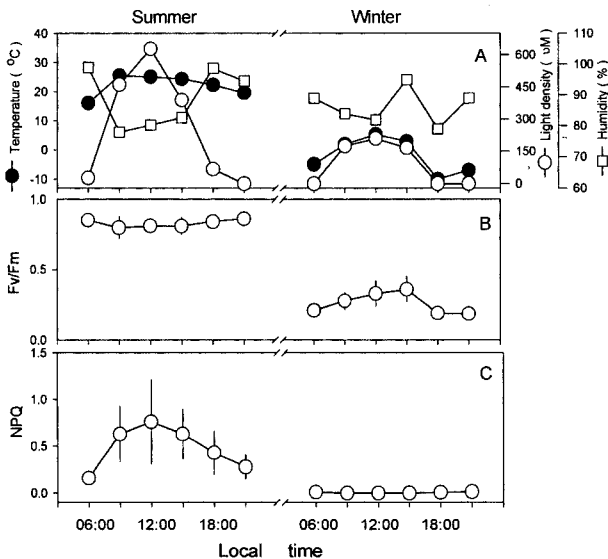


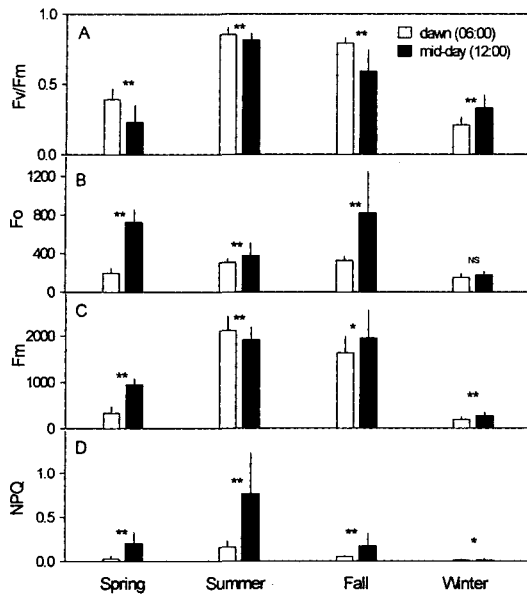
Fig. 1. Diurnal variation of environmental factors and chlorophyll fluorescence parameters of Korean fir needles in the natural habitat (970 m, a.s.l.). The values of Fv/Fm and NPQ represent the averages  $\pm$ SD of 30 independent measurements.

여름과 겨울에 구상나무 잎에서 Fv/Fm의 일변화를 살펴보면(Fig. 1B), 여름에는 낮시간에 Fv/Fm이 다소 낮아지지만 밤과 낮에 관계없이 0.80~0.86 범위의 높은 값을 나타내었다. 이러한 결과는 측정 당시의 여름 환경 조건, 즉 여름철 낮시간의 높은 광량과 낮은 상대습도가 구상나무 잎의 광계 II의 광화학적 효율에는 실질적으로 크게 영향을 미치지 않음을 보여주고 있다. 반면에, 겨울에는 여름에 비해 크게 낮아 0.19~0.36 범위의 값을 나타내었으며 낮시간(12:00~15:00)에는 다소 높은 값을 유지하였다. 이러한 겨울철의 Fv/Fm의 변화는 Fig. 1A의 광량과 온도의 변화 추이와 유사한 것으로, 겨울 낮시간의 광량 증가와 온도 상승이 작용한 결과로 해석된다. 즉, 겨울 낮시간의 광량 증가와 영상의 온도로의 전환과 같은 겨울철 한낮의 환경조건이 구상나무 잎의 광합성기구에 우호적으로 작용을 하여 광계 II의 광화학적 효율을 촉진시키는 것으로 생각된다.

한편, 여름과 겨울에 구상나무 잎을 대상으로 NPQ를 산출하여 그 일변화를 조사하였다(Fig. 1C). 그 결과, 구상나무 잎의 NPQ는 여름 낮시간에 0.63~0.76 범위의 값으로 아침, 저녁보다 비교적 높게 나타났다. 반면 겨울에는 밤과 낮에 관계없이 0~0.01로 매우 낮게 나타났다. 즉, 겨울에 비해 여름에 비광화학적으로 소멸되는 형광이 많은 것으로 나타났다. 하지만, Fig. 1B에서 보는 바와 같이 여름철 낮시간에 Fv/Fm의 억제 정도가 낮기 때문에 구상나무의 잎에서는 과도한 빛으로부터 광계 II를 보호하기 위한 조절 기구에 의해 여름 낮시간에 광억제 현상이 제어되는 것으로 해석된다(Russel *et al.* 1995; Demmig-Adams and Adams 1996). 이와 유사한 결과로서 고지대에 자라는 고산식물들 중에 한라구절초, 두메대극, 제주양지꽃에서도 여름 낮시간에 NPQ가 높지만 Fv/Fm이 안정된 범위의 값을 갖는 것으로 보고된 바 있다(Koh 2000).

엽록소형광의 계절적 변화

은대지역에서는 기온, 광량, 강수량, 적설량과 서리 등의 연변화가 계절에 따라 뚜렷하여, 특정 계절에 이들 요인 중 일부가 식물의 생육이나 대사에 영향을 미칠 수 있다. 특히, 초봄과 늦가을에 갑작스럽게 나타나는 서리와 서리에 이은 고광도의 빛은 식물에 치명적인 상해를 가하여 식물체의 고사나 생장억제 등을 야기할 수 있다(Christersson 1984; Strand and Lundmark 1987). 따라서, 봄, 여름, 가을과 겨울의 새벽(06:00)과 낮(12:00)시간에 엽록소형광을 측정하고 각 변수의 변화를 분석하였다(Fig. 2). 그 결과, 구상나무 잎의 Fv/Fm은 여름과 가을이 봄과 겨울에 비해 높게 나타났다. 특히, 여름



**Fig. 2.** Seasonal variation of chlorophyll fluorescence parameters of Korean fir needles at dawn (06:00, white) and mid-day (12:00, gray) in the natural habitat (970 m, a.s.l.). The values represent the averages  $\pm$  SD of 30 independent measurements. \*\*, significant at the 0.01 level; \*, significant at the 0.05 level; NS, not significant.

에 가장 높아 새벽에 0.85의 값을 보였으며 낮시간에는 0.81로 다소 낮아지기는 했지만 그 정도가 작아 광역제가 적게 일어나는 것으로 나타났다. 그러나, 봄과 가을에는 낮시간의 Fv/Fm이 새벽보다 훨씬 낮아져서 광역제가 크게 일어나는 것으로 판단되며, Fo와 Fm의 증가를 동반하여 만성적인 광역제현상으로 해석되었다(Krause 1988). 반면에 겨울에는 낮시간의 Fv/Fm이 새벽보다 다소 높아 온도 상승과 광량 증가가 광화학적 효율을 높이는 데 기여한 것으로 보인다. 한편, NPQ는 여름의 낮시간에 0.76으로 가장 높았으며 봄과 가을의 낮시간에도 다소 높았다. 여름철 낮시간의 NPQ 증가는 Fv/Fm의 감소 정도가 낮기 때문에 Fig. 1C에서 처럼 과다한 빛으로부터 광계 II를 보호하기 위한 조절 기구에 의해 여름 낮시간에 광역제 현상이 제어되는 것으로 해석된다. 반면에, 봄과 가을의 낮시간의 NPQ의 증가는 Fig. 2A에서 보는 바와 같이 Fv/Fm의 감소를 동반하므로 저온에 의한 낮시간의 높은 온도와 광량이 광역제를 촉발한 결과로 해석된다(Strand and Lundmark 1987). 이는 본 조사지역의 3월과 11월은 밤낮을 주기로 영상과 영하의 온도가 반복되어 각각 전형적인 초봄과 늦가을의 기온 변화를 보여주는 것으로 알 수 있다(기상청 발간 자동 기상관측일보 1999~2000).

**Table 1.** Comparison of Fv/Fm and NPQ at mid-day between developmental stages of Korean fir needles in the natural habitat (970 m, a.s.l.)

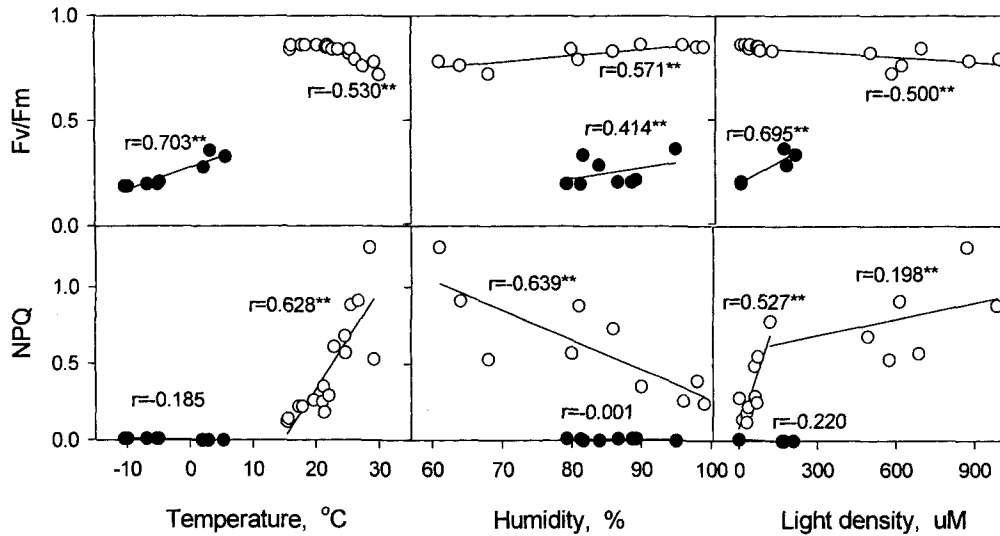
Season	Chlorophyll fluorescence parameter	1-year old needles	2-year old needles
Spring	Fv/Fm <sup>NS</sup>	0.22 $\pm$ 0.13	0.25 $\pm$ 0.12
	NPQ <sup>NS</sup>	0.20 $\pm$ 0.16	0.21 $\pm$ 0.09
Summer	Fv/Fm <sup>NS</sup>	0.80 $\pm$ 0.05	0.81 $\pm$ 0.05
	NPQ*	0.91 $\pm$ 0.50	0.60 $\pm$ 0.50
Fall	Fv/Fm <sup>NS</sup>	0.58 $\pm$ 0.12	0.60 $\pm$ 0.17
	NPQ*	0.22 $\pm$ 0.15	0.11 $\pm$ 0.14
Winter	Fv/Fm*	0.29 $\pm$ 0.06	0.36 $\pm$ 0.09
	NPQ <sup>NS</sup>	0.01 $\pm$ 0.03	0.0 $\pm$ 0.01

The values represent the averages  $\pm$  SD of 30 independent measurements. \*, significant at the 0.05 level; NS, not significant.

Fig. 2에서 보는 바와 같이 Fv/Fm, Fo, Fm와 NPQ의 일변화가 계절에 따라 다르게 나타나는 것은 계절별 환경요인의 차이 뿐만 아니라, 잎의 성장단계와 상태 등에 따라서 적응기작이 다른데서 기인하는 것으로 보인다. 따라서, 잎의 성장단계별 엽록소형광의 차이를 알아보기 위하여 1년생 잎과 2년생 잎을 대상으로 낮시간의 Fv/Fm과 NPQ를 계절별로 비교하였다(Table 1). 그 결과, Fv/Fm의 변화는 전체적으로 1년생 잎과 2년생 잎 간에 차이가 없으나 겨울철에는 2년생 잎이 다소 높은 값을 보였다. 한편, NPQ는 여름에 가장 높았으며, 여름과 가을에는 2년생 잎이 1년생 잎보다 낮았다. 따라서, 1년생 잎이 여름철의 고광에 대한 적응성이 높기도 하지만 겨울철의 광역제에도 민감한 것으로 사료된다.

#### 엽록소형광과 환경요인의 상관관계

환경요인의 변화와 구상나무의 생육상태와의 관계를 알아보기 위하여, 구상나무 생육지의 환경요인과 Fv/Fm, NPQ와의 상관관계를 분석하였다(Fig. 3). 그 결과, 여름에 Fv/Fm은 온도와 광량은 음의 상관관계( $r = -0.530^{**}$ ,  $-0.500^{**}$ )를, 상대습도와는 정의 상관관계( $r = 0.571^{**}$ )가 인정되었다. 반면에, 겨울에 Fv/Fm은 온도와 정의 상관관계( $r = 0.703^{**}$ )가 인정되었다. 이러한 결과는 겨울의 온도변화 즉, 영하에서 영상으로의 온도 상승이 Fv/Fm의 증가와 밀접한 관계를 가지고 있음을 보여주고 있다. 그리고 광량의 증가와도 정의 상관관계( $r = 0.695^{**}$ )가 인정되었으며, 상대습도와는 상관성이 낮지만 정의 상관관계( $r = 0.414^{**}$ )가 인정되었다. 이와 같은 결과는 낮시간의 온도 상승과 광량 증가가 여름에는 구상나무 잎의 Fv/Fm을 다소 억제하지만, 겨울에는 오히려



**Fig. 3.** Correlation between environmental factors and chlorophyll fluorescence parameters of Korean fir needles on the natural habitat (970 m, a.s.l.) in the summer (○) and the winter (●). The significance (\*\*) of correlation coefficients (r) is indicated if significant at the 0.01 level.

러 촉진시키는 요인으로 작용함을 알 수 있다. NPQ는 여름에는 온도와는 정의 상관관계 ( $r = 0.628^{**}$ )가, 상대습도와는 음의 상관관계 ( $r = -0.639^{**}$ )가 인정되었다. 그리고  $120 \mu\text{mole/m}^2/\text{sec}$  이내의 낮은 광량과는 유의성 있는 정의 상관관계 ( $r = 0.527^{**}$ )를 보이지만, 그 이상의 광량에서는 상관성이 낮았다. 따라서, 여름철의 자연조건 하에서 NPQ의 증가는 Fig. 1B와 Fig. 2A에서 보는 바와 같이 그 정도가 미약하지만 Fv/Fm의 감소를 동반하는 것으로 해석된다. 그러나, 겨울에는 NPQ값이 매우 낮아 비광화학적 소멸되는 형광이 매우 적고, 온도와 광량, 그리고 상대습도 모두와 상관성이 없는 것으로 나타났다.

이상의 연구 결과로부터 한라산 국립공원 내에 식재되어 있는 구상나무는 환경요인에 대한 광화학적 반응이 계절에 따라 다름을 알 수 있다. 즉, 겨울에는 온도, 광량, 상대습도의 증가가 모두 구상나무에 우호적으로 작용하는 반면에 여름에는 높은 온도와 광량이 광억제를 다소 일으키지만 광피해를 야기하지는 않는 것으로 사료된다. 하지만, 엽조직의 엽록소함량이나 토양 또는 식물체의 수분퍼텐셜 등도 엽록소형광의 변화에 영향을 끼칠 것으로 여겨진다. 따라서 식물체 자체의 요인과 더불어 토양환경 요인 등도 고려하여 엽록소형광의 변화 양상을 다각적으로 조사하고 분석할 필요가 있다고 사료된다. 이러한 자료가 축적되면 구상나무의 생육상태의 분석을 비롯하여 증보전을 위해서 기초 자료로 중요하게 활용될 것으로 판단된다.

## 적 요

구상나무 침엽의 엽록소형광과 생육지의 환경요인의 일변화를 계절별로 조사하여 환경요인의 변화에 따른 구상나무의 환경 적응성을 규명하였다. 광계 II의 광화학적 효율, 즉 Fv/Fm은 겨울에는 0.19~0.36으로 매우 낮은데 반하여 여름에는 0.8~0.86으로 높았다. 낮시간의 Fv/Fm이 겨울에는 아침, 저녁보다 상대적으로 높아서 겨울철 한낮의 환경조건이 구상나무 잎의 광합성기구에 우호적으로 작용을 하는 것으로 판단된다. 여름에는 낮시간에 광억제가 다소 일어나지만 Fv/Fm이 전반적으로 높아 낮시간의 환경 조건이 구상나무에 광피해를 야기하지는 않는 것으로 해석되었다. 비광화학적 엽록소형광 소멸 능력, 즉 NPQ는 겨울에는 0~0.01로 밤과 낮의 차이가 없이 매우 낮았고, 여름에는 낮시간에 0.76으로 높았다. 따라서 구상나무는 여름철 환경 스트레스로부터 광계 II를 보호하는 조절 기구가 잘 발달한 것으로 판단되었다. 겨울에는 Fv/Fm이 온도, 광량, 상대습도와 모두 정의 상관관계를 보였으나 NPQ는 환경요인 모두와 상관성이 없는 것으로 나타났다. 여름에는 Fv/Fm이 온도와 광량과는 음의 상관관계를 나타낸 반면에 상대습도와는 정의 상관관계를 보였다. 따라서 구상나무 생육지의 조건하에서 겨울에는 온도, 광량, 상대습도의 증가는 모두 광합성 효율을 증가시키는 반면에 여름에는 높은 온도와 광량이 광억제를 야기할 수 있는

것으로 사료된다.

## 사 사

본 연구는 1998년 한국학술진흥재단의 학술연구비 (1998-015-D00222)에 의하여 지원되었음.

## 인 용 문 헌

- Christersson L. 1984. Frost damage resulting from ice crystal formation in seedlings of spruce and pine. *Physiol. Plant.* 25:273-278.
- Demmig B and O Björkman. 1987. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O<sub>2</sub> evolution in leaves of higher plants. *Planta* 171:171-184.
- Demmig-Adams B, WIII Adams, K Winter, A Meyer, U Schreiber, KS Pereira, A Kruger, FC Czgan and OL Lange. 1989. Photochemical efficiency of photosystem II, photon yield of O<sub>2</sub> evolution, photosynthetic capacity, and carotenoid composition during the midday depression of net CO<sub>2</sub> uptake in *Arbutus unedo* growing in Portugal. *Planta* 177:377-387.
- Demmig-Adams B and WIII Adams. 1996. Xanthophyll cycle and light stress in nature: Uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta* 198:460-470.
- Dormling I. 1982. Frost resistance during bud flushing and shoot elongation in *Picea abies*. *Planta* 171:171-184.
- Koh JG. 2000. Ecophysiological studies on alpine plants in Mt. Halla. Ph. D. Thesis, Cheju National University, Cheju. Korea. pp.98.
- Krause GH. 1988. Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanism. *Physiol. Plant.* 74:566-574.
- Krause GH and E Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42:313-349.
- Russel AW, C Critchley, SA Robinson, LA Franklin, GR Seaton, WS Chow, JM Aderson and CB Osmond. 1995. Photosystem II regulation and dynamics of the chloroplast D1 protein in *Arabidopsis* leaves during photosynthesis and photoinhibition. *Plant Physiol.* 107: 943-952.
- Strand M and G Öquist. 1985. Inhibition of photosynthesis by freezing temperatures and high light levels in cold-acclimated seedlings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) II. Effect on chlorophyll fluorescence at room temperature and 77K. *Physiol. Plant.* 117:117-123.
- Strand M and T Lundmark. 1987. Effects of low night temperature and light on chlorophyll fluorescence of field-grown seedlings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Tree Physiol.* 3:211-224.

(Received 8 January 2001, accepted 21 March 2001)