

정원 식물의 차광 조건별 광화학적 생리지표 해석

강홍규¹ · 김태성¹ · 박소현² · 김태완^{1,2,*} · 유성영^{2,*}

¹한경대학교 식물생명환경과학과, ²한경대학교 식물생태화학연구소

Photochemical Index Analysis on Different Shading Level of Garden Plants

Hong Gyu Kang¹, Tae Seong Kim¹, So Hyun Park², Tae Wan Kim^{1,2,*} and Sung Yung Yoo^{2,*}

¹Department Plant Life and Environmental Science, Hankyong National University,
Anseong-si, Gyeonggi-do 17579, Republic of Korea

²Institute of Ecological Phytochemistry, Hankyong National University,
Anseong-si, Gyeonggi-do 17579, Republic of Korea

Abstract - The objective of this study was to determine the growth and light utilization efficiency of garden plants in shade area through chlorophyll fluorescence reaction analysis. Ten garden plants was grown for 75 days under 50% and 80% shading conditions. Under shading, ET_{20}/RC , the fluorescence parameter related to electron-transport in photosystem II, was effectively enhanced. However, the electron transport flux until PSI acceptors per reaction center (RE_{10}/RC) was reduced. These changes in photochemical parameters evoked a decrease in performance index (PI) and driving force (DF) of electron transport flux. In addition, some photochemical parameters such as F_v , F_v/F_0 , RE_{10}/RC , ET_{20}/RC , $PI_{TOTALABS}$, and $DF_{TOTALABS}$ were found to be important for shade tolerance. Three species (*Pachysandra terminalis* Siebold & Zucc, *Physostegia virginiana* L., and *Carex maculata* Bott) were found to be shade tolerant. Based on these results, shading factor index (SFI) deduced from photochemical parameters is useful for evaluating of shading stress of garden plants.

Key words : chlorophyll fluorescence, photochemical index, shade stress

서론

식물은 다양한 환경 요인에 의해 발아, 개화 및 출수가 지연 또는 촉진된다. 공원 및 도시에서 발생하는 빛의 양과 시간에 따라 식물의 개화 지연 및 광 생리적인 변화에 의한 생장 저하가 발생할 수 있다. 정원 초본의 경우 도시화로 인

한 고층빌딩 및 조경수 등에 의해 차광면적이 증가하여 원활한 채광이 이루어지지 않고 있다. 광환경은 식물의 광합성 능력과 밀접한 관련이 있는 기공 개폐, 증산량 및 엽록소 함량 등에 영향을 미치는 것으로 알려져 있다(Cho *et al.* 2008). 엽록소 함량 변화와 관련하여 식물의 생육 상태를 확인하는 방법으로 엽색을 통한 표준차트 방법(Matsuzaki *et al.* 1982), 엽록소 함량 분석 및 chlorophyll meter (Kariya *et al.* 1982; Katsumi 1985; Peng *et al.* 1993) 측정법 등이 주로 이용되고 있다. Chlorophyll meter 측정법과 엽록소 형광(chlorophyll fluorescence)분석법 등은 비파괴적인 방법으

* Corresponding author: Tae Wan Kim, Tel. 031-678-4750,
Fax. 031-678-4751, E-mail. taewkim@hknu.ac.kr
Sung Yung Yoo, Tel. 031-670-5371,
Fax. 031-678-4751, E-mail. lsn36@hanmail.net

로 지속적인 모니터링이 가능한 기술로 알려져 있다(Peng *et al.* 1995; Yoo *et al.* 2012). 광환경 변화에 의한 잎의 음영화와 노화의 지표로 엽록소 a/b ratio가 이용되고 있으며, 피음도가 높아질수록 엽록소 a/b ratio가 감소하는 것으로 밝혀졌다(Cho *et al.* 2008). 최근 비파괴적 방법 중 광합성 효율 및 광합성 기구의 이해와 기능 해석을 위한 광생리 지표로 엽록소 형광분석법이 보편적으로 이용되고 있다(Strasser 1985; Oukarroum *et al.* 2007; Yoo *et al.* 2014). 엽록소 형광 현상은 Kautsky and Hirsch(1931)의 광합성 과정 중의 빛의 섬광에 의한 CO₂ 흡수동화의 변화원인에 대한 연구에서 최초로 밝혀진 이래 엽록소 형광분석기는 주로 엽록소 a의 형광변동량을 측정하는 방식으로 발전하여왔다(Johnson 2004; Gorbunov *et al.* 2005). 빛을 흡수한 엽록소 분자는 고에너지 또는 들뜬 상태(Chl*)로 전이되는데, 이때 들뜬 상태의 엽록소 분자는 세 가지의 가능한 경로를 통해 에너지를 넘겨주어 바닥상태로 되돌아온다. 먼저 들뜬 엽록소는 열로 바꾸면서 내려오는 경우이며, 두 번째로는 다른 엽록소 분자에 그 에너지를 전달하는 것이며, 마지막으로 더욱 긴 파장의 빛을 내며 에너지를 소실하는 것으로서, 그 결과에 따라 광화학적 효율과 열로 소실되는 에너지의 변화를 바탕으로 엽록소 형광 수득율을 측정할 수 있다(Maxwell and Johnson 2000). 엽록소 형광매개변수를 이용한 식물의 건전성 평가에 최대형광값/최소형광값 비(F_M/F_O ratio)와 광계II 최대 양자수득률을 나타내는 변동형광값/최대형광값 비(F_V/F_M Ratio)와 같은 암적응 형광매개변수가 보편적으로 사용되고 있다(Paillotin 1976; Govindjee 1995, 2004; Yoo *et al.* 2013). 연속광 조건에서의 형광매개변수로는 광계II 정류상태 양자수득률(F'q/F'm)이 널리 이용되고 있으며, 이는 잎에서 CO₂가 동화되는 속도와 관련되어 있는 광생리 지표이다(Genty *et al.* 1989, 1990; Cornic and Ghashghaie 1991; Edwards and Baker 1993).

본 연구는 엽록소 형광 반응(OJIP)을 활용해 정원 식물의 차광 조건에 따른 일조 스트레스 광생리 지표 분석 연구를 수행하였다.

재료 및 방법

1. 식물 재배 및 차광처리

본 연구는 경기도 안성시 한경대학교 부속 온실에서 2016년 6월부터 10월까지 감국(*Dendranthema indicum* L., DI), 꼬리풀(*Veronica linariifolia* Pall., VL), 꽃범의꼬리(*Physostegia virginiana* L., PV), 노루오줌(*Astilbe Bunch.-Ham.*, AB),

무늬사초(*Carex maculata* Bott., CM), 뱀무(*Geum japonicum* Thunb., GJ), 수호초(*Pachysandra terminalis* Siebold & Zucc., PT), 약모밀(*Houttuynia cordata* Thunb., HC), 용담(*Gentiana scabra* Bunge., GS), 호스타(*Hosta longipes* Matsum., HL) 등 10종의 정원식물 유묘를 구입(한국자생식물생산자 영농조합법인)하여 포트에 정식하였다. 포트의 토양은 마사토와 원예용상토를 혼합(1:3)하였고, 6구 포트에 3반복으로 정식 후 매일 100 mL pot⁻¹를 관수하여 재배하였다. 또한 차광처리는 정식 5일 후 차광막을 이용하여 차광 50%와 80% 조건에서 차광 후 15일, 30일, 45일, 60일, 75일간 일조 스트레스 시험을 실시하였다.

2. 엽록소 형광반응(OJIP) 분석

엽록소 형광분석은 식물체 잎을 leaf clip로 이용하여 30분간 암처리 후 Chlorophyll fluorescence meter (PSI, Prague, Czech)로 3반복 측정하였다. 측정된 엽록소 형광매개변수는 Stirbet과 Govindjee (2011)의 방법에 의하여 JIP-Test를 실시하였으며, Stress factor index (SFI)는 차광 50%와 차광 80%의 PI를 이용해 산정하였다(Table 1).

3. 통계분석

실험결과는 SAS (Statistical Analysis Software, Version 9.2) 프로그램을 사용하여 ANOVA 분석을 실시하였다.

결과 및 고찰

1. 엽록소 형광반응(OJIP) 비교

정원식물의 엽록소 형광 유도과정(OJIP) 중 50% 차광 조건에서 뱀무(GJ)와 약모밀(HC)이 최대 형광량(P)에 비해 O-J 및 J-I 전이가 가장 높으며, 무늬사초(CM)가 가장 낮았다(Fig. 1a). 그리고 80% 차광 조건에서 뱀무(GJ)와 꼬리풀(VL)이 가장 높으며, 무늬사초(CM)가 가장 낮았다(Fig. 1b). OJIP 가설에서의 총형광량은 PSII 수용·소광체(PSII acceptor quencher)가 산화상태의 결합형 플라스토퀴논(bound plastoquinone, Q_A)으로 밝혀졌다(Gorkom *et al.* 1978; Gorkom 1986). 환원형 Q_A⁻의 농도 변동이 다단계의 전자전달계의 산화환원반응(redox reaction)의 동력학(kinetics)을 나타내므로 Fast phase (FP)의 여기와 관련되어있다고 볼 수 있어 OJIP 전이과정은 PSII 광화학 반응상의 광화학적 양자수득률의 포텐셜과 전자전달 능력을 좌우하는 것으로 사료되었다. 따라서 뱀무(GJ) 등 대부분의 정원식물에서 차광에 의

Table 1. Equations and definitions of chlorophyll fluorescence parameters (modified from Stribet and Govindjee 2011).

Data extracted from the recorded fluorescence transient O-J-I-P	
F_O	Fluorescence at the O-step (50 μ s) of O-J-I-P
$F_J \equiv F_{2ms}$	Fluorescence at the J-step (2 ms) of O-J-I-P
$F_I \equiv F_{30ms}$	Fluorescence at the I-step (30 ms) of O-J-I-P
$F_P (= F_M)$	Maximal recorded (= maximal possible) fluorescence, at the peak P of O-J-I-P
$F_V \equiv F_M - F_O$	Maximal variable fluorescence
$V_J = (F_J - F_O)/(F_M - F_O)$	Relative variable fluorescence at the J-step
$V_I = (F_I - F_O)/(F_M - F_O)$	Relative variable fluorescence at the I-step
$F_V/F_M = 1 - F_O/F_M$	Maximum quantum yield of primary PSII photochemistry
$F_O/F_V = F_O/(F_M - F_O)$	Ratio of minimal chlorophyll fluorescence intensity to variable chlorophyll fluorescence
Specific energy fluxes (per Q_A -reducing PSII reaction center - RC)	
$ABS/RC = M_O(1/V_J)(1/\phi_{P_0})$	Absorption flux per RC
$RC/ABS = \phi_{P_0} \cdot V_J/M_O$	Number of Q_A reducing RCs per PSII antenna Chl
$TR_O/RC = M_O(1/V_J)$	Trapped energy flux per RC (at $t=0$)
$ET_O/RC = (M_O/V_J)(1 - V_J)$	Electron transport flux from Q_A to Q_B per RC (at $t=0$)
$RE_{I_0}/RC = (M_O/V_J)(1 - V_I)$	Electron transport flux until PSI acceptors per RC (at $t=0$)
$DI_O/RC = (ABS/RC) - (TR_O/RC)$	Dissipated energy flux per RC (at $t=0$)
Performance indexes at $t=0$	
$PI_{ABS} = \frac{RC}{ABS} \cdot \frac{\phi_{P_0}}{1 - \phi_{P_0}} \cdot \frac{\psi_0}{1 - \psi_0}$	Performance index for energy conservation from photons absorbed by PSII antenna, to the reduction of Q_B
$PI_{ABS}^{total} = PI_{ABS} \cdot \{\delta_{RE_{I_0}}/(1 - \delta_{RE_{I_0}})\}$	Performance index for energy conservation from photons absorbed by PSII antenna, until the reduction of PSI acceptors
Driving forces (total driving forces for photochemical activity)	
$DF = \log(PI)$	Driving force on absorption basis
Stress factor index	
$SFI = \log(A) + 2\log(B)$	Shading stress factor index (at A = PI 50% shading/PI control, B = PI 80% shading/PI control)

해 O-J 및 J-I 전이과정 중 형광 방출량 증가로 인한 광화학적 양자수득률 및 전자전달 능력이 감소하는 것으로 판단되었다. 빛의 흡수 후 특정 시간에서의 상대적 형광변동량을 추정하기 위해서 $V_t = (F_t - F_O)/(F_M - F_O)$ 의 개념이 도입되었다. 이때, 변동형광량은 여러 개의 광계II 간의 여기에너지 교환 및 이동 시 연속성을 의미한다. 상대적인 변동 형광값 V_t 는 광계II RC의 일부분(fraction)의 폐쇄된 정도와 관련이 있으며, Marcos *et al.* (2012)은 수분스트레스 조건에서 엽록소 형광 유도과정 중 변동형광량(Vop)이 증가한다고 보고되었다. 정원식물의 변동형광량(Vop)은 차광 80%처리에서 무늬사초와 수호초가 무처리에 비하여 O-J 및 I-P 단계에서 형광량이 확연히 감소하였다. 반면, 용담과 약모밀이 차광 50%처리에서 O-J 및 I-P 단계에서 엽록소 형광값의 증가 현상이 나타났다(Fig. 1c, d). 일반적으로 식물은 스트레스 조건에서 초기 광화학 반응이 현저히 감소하며 엽록소 형광 방출량이 증가하는 것으로 밝혀졌으며, 이를 O-J 전이단계에서의 숨겨진 형광반응인 K-step이 나타난다고 보고되었다(Prakash *et al.* 2003; Strasser *et al.* 2004; Stribet and Govindjee 2011). 따라서 용담(GS)과 약모밀(HC)은 O-J 전이과정 중 형광량 증가로 인한 광화학 반응 감소가 나타나 스트레스를 받은 것으로 판단되었으며, 무늬사초(CM)와 수호초(PT)는 차광

에 큰 영향을 받지 않으며 광이용 효율이 좋은 것으로 사료되었다.

2. 엽록소 형광 매개변수 분석(JIP-Test)

차광처리에 따른 정원 식물의 Energy flux는 차광처리 및 식물 종 간 상이한 차이가 나타났으며, 모든 식물에서 변동형광량(F_V)이 증가하였다(Fig. 2). 감국은 차광처리에 의해 F_V 가 46%~60% 증가했으나 광계II 압적용 최대양자수득률(F_V/F_M)은 변화가 없었다. 그리고 광계I 전자전달 에너지 플럭스(RE_{I_0}/RC)는 무처리구 대비 차광처리 50%, 80%에서 각각 14.3%, 43.8%의 감소하며, 차광량의 증가에 따라 광이용효율이 낮아지는 것으로 나타났다. 꼬리풀, 꽃범의꼬리, 뱀무 및 약모밀은 감국과 동일한 경향을 보이며 차광량 증가에 따른 광이용 효율 감소를 보였다.

Kim *et al.* (2008)의 연구 결과에 의하면 내음성이 높은 수종은 엽면적 증대 및 색소함량 증가로 빛 흡수 이용 효율이 높아지며, 이러한 변화는 낮은 광도에서 광합성을 위한 적응 반응이라고 보고된 바 있다. 본 연구에서 무늬사초, 수호초 그리고 노루오줌은 차광처리 시 반응 중심당 광계II 안테나(PSII antenna)의 Q_A 환원수를 나타내는 RC/ABS 가 증가

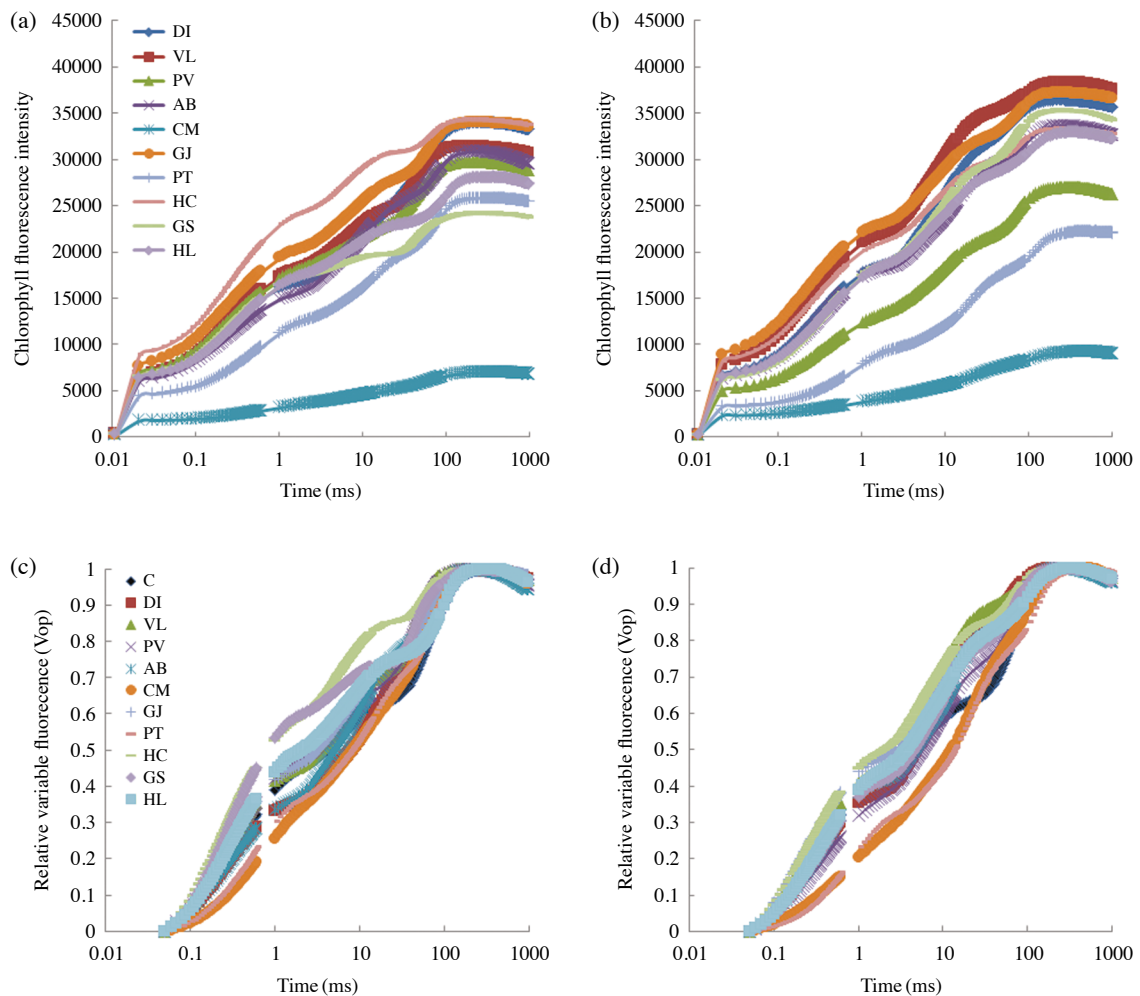


Fig. 1. Comparison of chlorophyll a fluorescence transient (a,b) and relative chlorophyll fluorescence (c, d) of garden plants at different shading levels. a: 50% shading level OJIP, b: 80% shading level OJIP, c: 50% shading level Vop, d: 80% shading level Vop.

하는 것으로 나타났다. 이는 낮은 광도에서 광자 흡수 이용 효율이 높아져 열에 의한 에너지 손실률(DI_o/RC)이 낮아졌다고 판단되었다. 또한, 모든 식물에서 차광처리 시 광계II 전자전달 에너지 플럭스($ET2_o/RC$)가 증가했으나 광계I 전자전달 에너지 플럭스($RE1_o/RC$)는 감소하는 것으로 나타났다. 차광처리에 의한 식물의 광계I 저해 현상으로 $Q_A \rightarrow Q_B$ 전자전달이 원활히 이루어지지 않아 광계I 전자수용체까지의 전자전달 에너지 플럭스 감소가 일어난 것으로 사료되었다.

엽록소 형광 매개변수 (parameter)의 통계분석 결과 차광처리 간 및 식물 간의 고도의 유의성이 인정되었다($P < 0.001$). 또한, 종과 처리에 관한 상관분석($V \times T$)에 대하여서도 유의성이 있는 것으로 나타났다(Table 2).

노루오줌은 최소 형광량(F_0)을 제외한 총 18종의 형광 매

개변수 (parameter)에서 유의성이 인정되어 가장 많은 차광 스트레스 광생리 지표를 보였으며, 특히 전자전달에너지플럭스는 모두 유의성이 인정되었다. 또한 약모밀은 차광 스트레스에 의해 12종의 형광 매개변수(parameter)가 유의성이 있는 것으로 나타나며 정원식물 10종 중 가장 적은 광생리 지표가 선정되었다.

O-J-I-P 형광량은 9종의 식물에서 유의성이 인정되어 대부분의 식물에서 차광스트레스 광생리지표로 활용 가능한 것으로 판단되었다. 또한 $PI_{TOTAL\ ABS}$ 와 $DF_{TOTAL\ ABS}$ 는 용담과 호스타를 제외한 8종의 식물에서 유의성이 인정되었으며, 뱀무와 감국에서 고도의 유의성($P < 0.001$)이 인정되었다. 그밖에 광계II 및 광계I 전자전달 에너지 플럭스(ET_o/RC , $RE1_o/RC$)가 8종의 식물에서 유의한 것으로 나타나 차광 스트레스 광생리지표로 적용 가능한 것으로 판단되었다. 그리

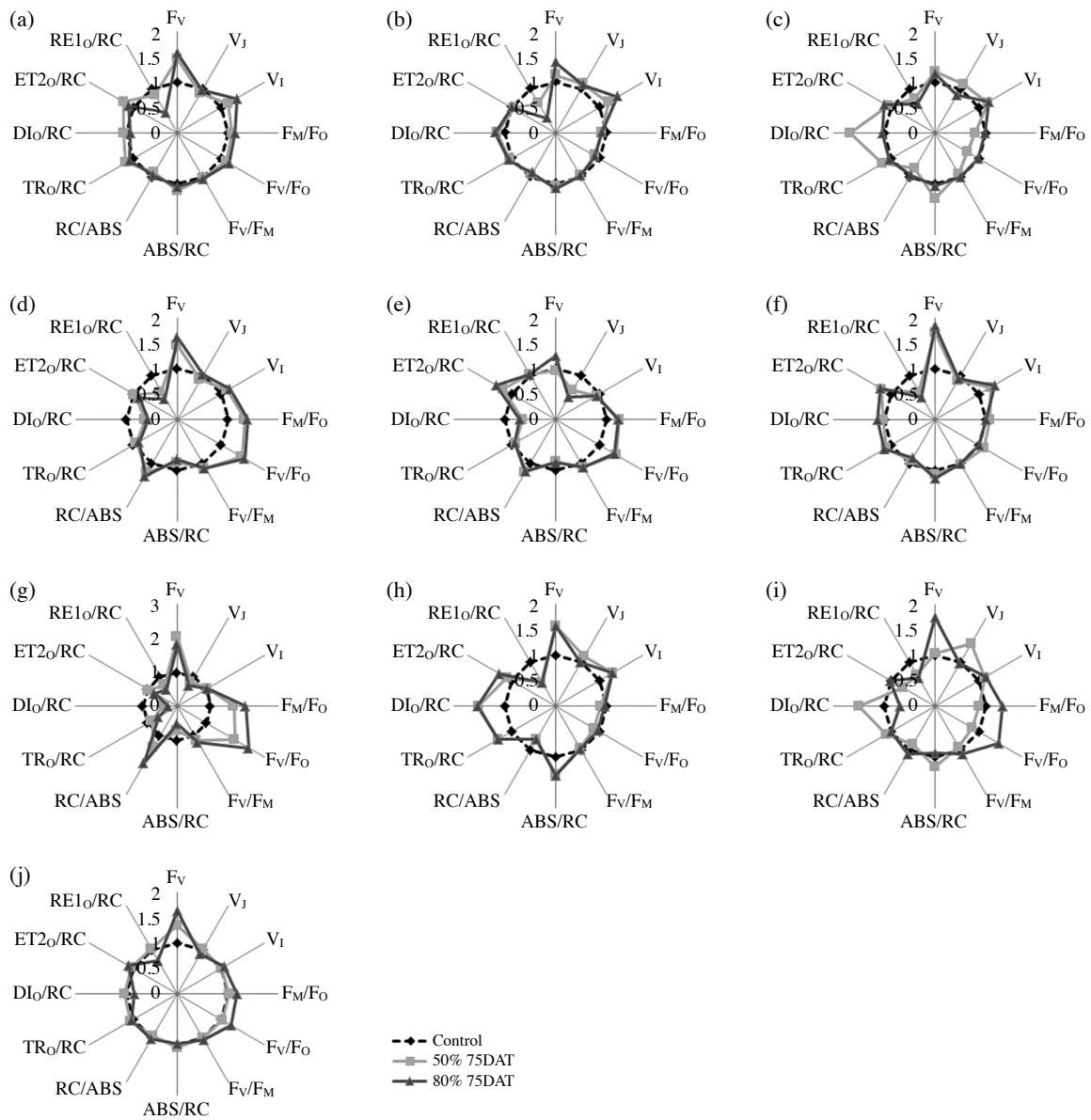


Fig. 2. Comparison of photon yield and specific energy fluxes in garden plants at different shading levels a: *Dendranthema indicum* L., b: *Veronica linariifolia* Pall., c: *Physostegia virginiana* L., d: *Astilbe Bunch.-Ham.*, e: *Carex maculata* Bott, f: *Geum japonicum* Thunb., g: *Pachysandra terminalis* Siebold & Zucc, h: *Houttuynia cordata* Thunb, i: *Gentiana scabra* Bunge, j: *Hosta longipes* Matsum.

나 V_j , DI_o/RC 및 PI_{ABS} 는 5종의 식물에서 유의성이 인정되어 차광스트레스에 범용적으로 적용이 어려운 것으로 사료되었다.

3. 광화학적 생리지표

Performance index (PI)는 광계II와 광계I의 에너지 전환 효율을 나타내며 식물의 건전성 판단 지표(Oukarroum *et al.* 2007; Stirbet and Govindjee 2011)로 보편적으로 활용되고

있다. 또한 Oukarroum *et al.* (2007)은 보리의 건조 스트레스 및 재관수에 의한 전자이동의 변화가 성능지수(PI)를 변화시킨다는 연구 결과에 근거해 $\log PI(\text{rel})$ 이라는 상대지수를 적용하여 Drought factor index (DFI)를 산정해 스트레스 지표로 활용하였다. 이에 따라 본 연구는 $\log PI(\text{rel})$ 를 적용해 50%와 80%의 차광조건에 의한 Shading factor index (SFI)를 산정해 정원 식물의 차광 스트레스 등급화(I~V그룹)하여 분류하였다. 수호초(2.4)는 차광 스트레스에 가장 건전한 I그룹으로 차광수준 80%에서 50%대비 31.3% 높은 수치가 나왔

Table 2. Comparison of chlorophyll fluorescence parameters of garden plants at different shading levels

	F _o	F _J	F _I	F _M	F _V	V _J	V _I	F _M /F _o	F _V /F _o	F _V /F _M	ABS/RC	RC/ABS	TR _o /RC	DI _o /RC	ET _{2o} /RC	RE _{1o} /RC	PI ABS	PI Total ABS	DF Total ABS
<i>Dendranthema indicum</i>	***	***	***	***	***	NS	***	*	*	*	NS	NS	NS	NS	*	**	NS	***	***
<i>Veronica linariifolia</i>	***	**	***	***	***	NS	**	NS	NS	NS	*	*	*	NS	NS	**	NS	**	**
<i>Physostegia virginiana</i>	**	*	***	***	***	NS	**	*	*	*	***	***	***	*	NS	**	NS	**	**
<i>Astilbe bunch</i>	NS ¹⁾	***	***	***	***	*	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	*	*
<i>Carex maculata</i>	**	*	NS	NS	NS	***	NS	*	*	*	**	**	NS	**	**	NS	***	**	**
<i>Geum japonicum</i>	**	**	***	***	***	NS	***	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS	***	***	NS	***	**
<i>Pachysandra terminalis</i>	*	NS	*	**	***	**	NS	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	**	**
<i>Houttuynia cordate</i>	*	*	*	*	NS	NS	**	NS	NS	NS	NS	*	*	NS	*	**	NS	**	*
<i>Gentiana scabra</i>	**	***	***	***	***	**	NS	**	**	**	*	NS	NS	NS	**	NS	***	NS	NS
<i>Hosta longipes</i>	**	**	***	***	***	*	*	***	***	***	*	NS	NS	***	*	*	**	NS	NS
Species (S)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
Shading (T)	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***
S × T	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***

¹⁾Statistically difference. NS: no significance, *: p<0.05, **: p<0.01, ***: p<0.001 significance level in LSD.

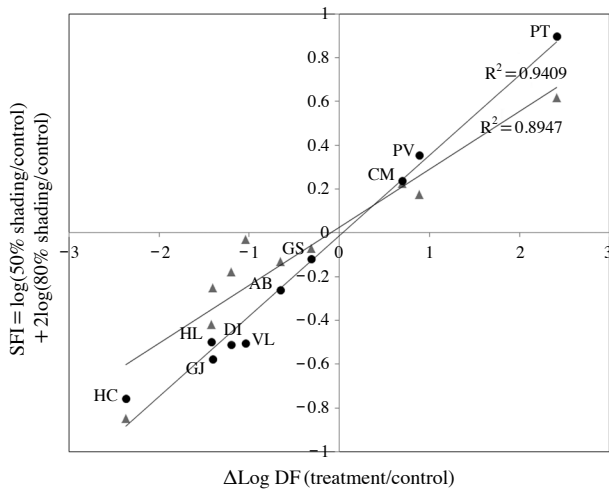


Fig. 3. Comparison of shading factor index in garden plants at different shading levels. Triangle: Δlog DF 50% shading level; circle: Δlog DF 80% shading level.

으며 이는 음지 적응에 의한 결과로 사료되었다. II그룹으로 꽃범의꼬리 (0.88), 무늬사초 (0.7)로 꽃범의꼬리는 차광수준 80%에서 차광 50%보다 50.4% 높은 수치를 보였으며, 무늬사초는 차광수준 80%와 차광수준 50%에서 차이가 거의 나타나지 않았다. III그룹은 용담 (-0.3), 노루오줌 (-0.6), 꼬리풀 (-1.0)이었고, 감국 (-1.2), 뱀무 (-1.4), 호스타 (-1.4)는 IV그룹으로 분류되었으며, 모두 차광수준 50%에서 식물의 광이용 효율이 높게 나타났다. 마지막으로 V그룹인 약모밀 (-2.3)은 정원 식물 중 가장 낮은 광이용 효율을 보였다. 결론적으로 수호초, 꽃범의꼬리, 무늬사초는 차광수준 80%에서 정상생육이 가능하며, 용담, 노루오줌, 꼬리풀, 감국, 호

스타, 뱀무 등은 차광수준 50%에서 정상생육이 가능할 것으로 사료되었다.

적 요

본 연구는 엽록소 형광반응(OJIP)분석을 통해 차광처리에 따른 정원 식물의 광 이용효율을 평가 및 분석하고자 하였다. 10종의 정원식물을 대상으로 50% 및 80% 차광 조건에서 엽록소 형광반응 분석을 실시하였으며, 75일 차광조건에서 가장 낮은 광이용 효율을 보였다. 차광처리 시 광계II 전자전달에너지플럭스(ET_{2o}/RC)는 증가 경향을 보였으나 광계I 전자전달에너지플럭스(RE_{1o}/RC) 및 PI 등 광이용 효율이 감소하였다. 본 연구를 통하여 광화학 매개변수 중 F_V, F_V/F_o, RE_{1o}/RC, ET_{2o}/RC, PI_{TOTAL ABS}, DF_{TOTAL ABS} 등 19개 parameter가 광화학 반응의 효율을 나타내는 중요한 요인으로 판단되었다. SFI평가를 통해 10종의 정원식물 중 수호초(I), 꽃범의꼬리(II), 무늬사초(II)등 3종의 식물이 내음성이 강한 것으로 판단되었다. 따라서 광화학 반응에 근거한 일조스트레스지수(SFI)는 정원식물의 내음성 평가에 유용한 것으로 사료된다.

사 사

이 논문은 농촌진흥청 연구개발과제(과제번호: PJ010915 022016, 과제명: 도시옥외 공간 정원 식물의 일조환경 식재 적합도 평가 기술 개발)의 지원으로 수행되었다.

REFERENCES

- Cho M-S, K-W Kwon, G-N Kim and S-Y Woo. 2008. Chlorophyll contents and growth performances of the five deciduous hardwood species growing under different shade treatments. *KJAFM* 10:149-157.
- Cornic G and J Ghashghaie. 1991. Effect of temperature on net CO₂ assimilation and photosystem II quantum yield on electron transfer of French bean leaves (*Phaseolus vulgaris* L.) during drought stress. *Planta* 183:178-184.
- Edwards GE and NR Baker. 1993. Can CO₂ assimilation in maize leaves be predicted accurately from chlorophyll fluorescence analysis? *Photosynth. Res.* 37:89-102.
- Genty B, J Harbinson and NR Baker. 1990. Relative quantum efficiencies of the two photosystems of leaves in photorespiratory and non-photorespiratory conditions. *Plant Physiol. Biochem.* 28:1-10.
- Gorbunov MY and PG Falkowski. 2004. Fluorescence induction and relaxation (FIRE) technique and instrumentation for monitoring photosynthetic processes and primary production in aquatic ecosystems, *Photosynthesis: Fundamental Aspects to Global Perspectives*—Proc. 13th International Congress of Photosynthesis, Montreal, Aug, pp. 1029-1031.
- Govindjee. 1995. Sixty-three years since Kautsky: chlorophyll a fluorescence. *Aust. J. Plant Physiol.* 22:131-160.
- Govindjee. 2004. Chlorophyll a fluorescence: a bit of basics and history. pp. 1-41. In *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. *Advances in Photosynthesis and Respiration Series*. (George C, C Papageorgiou and Govindjee eds.). Springer, Dordrecht.
- Johnson ZI. 2004. Description and application of the background irradiance gradient-single turnover fluorometer (BIG-STf). *Marine Ecology Progress Series*, 283:73-80.
- Kariya K, A Matsuzaki, H Machida and K Tsunoda. 1982. Distribution of chlorophyll content in leaf blade of rice plant. *Jpn. J. Crop Sci.* 51:134-135.
- Katsumi I. 1985. Spectral ratio of reflectance for estimating chlorophyll content of leaf. *Jpn. J. Crop Sci.* 54:261-272.
- Kautsky H and A Hirsch. 1931. Interactions of excited dye molecules and oxygen. *Ber. Dtsch. Chem. Ges.* 64:2677-2686.
- Matsuzaki A, K Kunio, M Hiroyasu and T Kosei. 1982. Studies on the growth control and the nutritional diagnosis in rice plants. III. Growth diagnosis at the stage of spikelet initiation for nitrogen top dressing. *Jpn. J. Crop Sci.* 51:325-331.
- Maxwell K and GN Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51:659-668.
- Oukarroum A, S El Madidi, G Schanser and RJ Strasser. 2007. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. *Envi. & Exp. Bot.* 60:438-446.
- Oukarroum A. 2007. Vitalité des plantes d'orge (*Hordeum vulgare* L.) en conditions de stress hydrique et thermique analysée par la fluorescence chlorophyllienne. Doctorate Thesis of, Fac of sci. Univ Genève. 184.
- Paillotin G. 1976. Movement of excitations in the photosynthetic domains of photosystem II. *J. Theor. Biol.* 58:237-252.
- Peng S, FV García, RC Laza and KG Cassman. 1993. Adjustment for specific leaf weight improves chlorophyll meter's estimate of rice leaf nitrogen concentration. *Agron. J.* 85: 987-990.
- Peng S, G Kenneth and J Martin. 1995. Relationship between leaf photosynthesis and nitrogen content of field-grown rice in tropics. *Crop Sci.* 35:1627-1630.
- Prakash J, A Srivastava, RJ Strasser and P Mohanty. 2003. Senescence-induced alterations in the photosystem II functions of *Cucumis sativus* cotyledons: probing of senescence driven alterations of photosystem II by chlorophyll a fluorescence induction OJIP transients. *IJBB* 40:160-168.
- Strasser RJ. 1985. Dissipative Strukturen als thermodynamischer Regelkreis des Photosyntheseapparates. *Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd.* 98:53-72.
- Strasser RJ, M Tsimilli-Michael and A Srivastava. 2004. Analysis of the fluorescence transient. pp. 321-362. In *Chlorophyll Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. *Advances in Photosynthesis and Respiration Series*. (George C, C Papageorgiou and Govindjee eds.). Springer, Dordrecht.
- Stribet A and Govindjee. 2011. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *J. Photochem. Phobiol. B.* 104:236-257.
- van Gorkom HJ. 1986. Fluorescence measurements in the study of photosystem II electron transport. pp. 267-289. In *Light Emission by Plants and Bacteria* (Govindjee J Ames and DC Fork eds.). Academic Press, Ontario.
- van Gorkom HJ, MPJ Pulles and AL Etienne. 1978. Fluorescence and absorbance changes in Tris-washed chloroplasts. pp. 135-145. In *Photosynthetic Oxygen Evolution* (Metzner H ed.). Academic Press, London, UK.
- Yoo SY, K-C Eom, S-H Park and T-W Kim. 2012. Possibility of Drought stress Indexing by Chlorophyll Fluorescence Imaging Technique in Red Pepper (*Capsicum annuum* L.). *Kor. J. Soil. Sci. Fert.* 45:676-682.
- Yoo S-Y, Y-H Lee, S-H Park, K-M Choi, J-Y Park, A-R Kim, S-M Hwang, M-J Lee, T-S Ko and T-W Kim. 2013. Photochemical Response Analysis on Drought Stress for Red Pepper (*Capsicum annuum* L.). *Kor. J. Soil. Sci. Fert.* 46: 659-664.

Yoo S, S Ferrah and T Kim. 2014. Chlorophyll fluorescence imaging analysis for fresh quality assessment of apple and kiwi fruits preserved under different storage conditions. IJAIST 29:60-68.

Received: 13 November 2016
Revised: 25 November 2016
Revision accepted: 29 November 2016