차광처리에 따른 수리취의 광합성 관련 특성 변화

이경철¹ · 노희선² · 김종환² · 안수용³ · 한상섭^{1†}

¹강원대학교 산림환경과학대학 산림자원학과, ²강원도 농업기술원 특화작물시험장, ³강원도 농업기술원 원예연구과

Changes of Characteristics Related to Photosynthesis in *Synurus deltooides* under Different Shading Treatments

Kyeong Cheol Lee¹ Hee sun Noh² Jong whan Kim² Soo Yong Ahn³ and Sang Sup Han^{1†}

¹Department of Forest Resources, College of Forest and Environmental Sciences, Kangwon National University, Chuncheon 200-701, Korea.

²Specialty Crops Experiment Station, Gangwon-do Agricultural Research & Extension Services, Pyeongchang 232-923, Korea.

³Horticulture Research Division, Gangwon-do Agricultural Research & Extension Services, Chuncheon 200-150, Korea.

ABSTRACT : This study was conducted to investigate the changes of chlorophyll contents, chlorophyll fluorescence, photosynthetic parameters, and leaf growth of *Synurus deltooides* under different shading treatments. *S. deltooides* was grown under non-treated (full sunlight) and three different shading conditions (Shaded 88~93%, 65~75%, and 45%~55%). Light compensation point (L_{comp}), dark respiration (D_{resp}), maximum photosynthesis rate (Pn_{max}), photo respiration rate (P_{resp}), carboxylation efficiency (Φ_{carb}), and photochemical efficiency were decreased with increasing shading level; However, CO_2 compensation point ($CO_{2\ comp}$), total chlorophyll content, and specific leaf area (SLA) were shown the opposite trend. *S. deltooides* under 88~93% treatment showed the lowest photosynthetic activity such as maximum photosynthetic rate (Pn_{max}), photochemical efficiency, and CO_2 compensation point ($CO_{2\ comp}$). Therefore, photosynthetic activity will be sharply decreased with a long period of 8~12% of full sunlight. With the shading level decreased, carotenoid content and non-photochemical fluorescence quenching (NPQ) increased to prevent excessive light damage. This result suggested that growth and physiology of *S. deltooides* adapted to high light intensity through regulating its internal mechanism.

Key Words : Photosynthetic Activity, Carboxylation Efficiency, Chlorophyll Content, *Synurus deltooides*, Non-Photochemical Fluorescence Quenching (NPQ)

서 언

현재 우리나라에서 많은 자생식물들이 건강식품으로 이용되고 있으며, 흔히 산채로 알려진 이러한 식물들은 곰취, 참취, 수리취 등 취나물이 포함된 국화과가 많은 수를 차지하고 있다 (Lee, 2003; Lee *et al.*, 2011a). 산채는 영양면에서 일반 야채에 뒤떨어지지 않을 뿐만 아니라 종류에 따라선 비타민, 무기물, 필수아미노산의 함량이 훨씬 높다. 또한 혈관을 튼튼히 하고 혈중 콜레스테롤을 떨어뜨리는 리놀렌산과 같은 불포화지방산이 많이 들어있으며, 독성물질의 흡수작용에 도움을 주는 식이 섬유질이 다량 함유되어 있고, 특히 β -crotene과 비타민 C가 풍부하여 생체내 여러 가지 질병 및 암 예방에 중요한 역할을 하고 있다 (Ham *et al.*, 1997).

수리취 (*Synurus deltooides*)는 국화과에 속하는 다년생 초본

으로 전국 각처의 산야에 자생하고 있으며, 예로부터 한방에서는 종창, 부종, 토혈, 이뇨 및 방광염 등의 치료에 이용되어 왔다. 특히 곰취, 참취 등 다른 산채와 비교시 수분 및 지질의 함량이 낮고 체내 영양에 필수적인 일반성분과 무기성분이 풍부하여 식품으로서 활용가치가 높은 것으로 알려져 있다 (Park *et al.*, 2011). 최근까지 밝혀진 연구에 의하면 수리취는 항돌연변이활성, 항산화활성, 항염활성을 가지며 (Ham *et al.*, 1997; Lee, 2003; Woo *et al.*, 2010; Park *et al.*, 2004; Jung *et al.*, 2008), 휘발성 향기성분에는 항염효과가 있는 β -cubebene, caryophyllene이 비교적 많은 함량을 차지하고 있다고 한다 (Lee *et al.*, 2012). 그러나 수리취에 관한 연구는 대부분 기능성에 관한 것으로 인공재배시 적지환경 환경에 필요한 광이나 수분조건에 대한 생리적 반응에 관한 연구는 거의 없는 실정이다 (Lee *et al.*, 2011b).

[†]Corresponding author: (Phone) +82-33-250-8311 (E-mail) sshan@kangwon.ac.kr

Received 2012 September 12 / 1st Revised 2012 September 17 / 2nd Revised 2012 September 19 / Accepted 2012 September 25

차광처리를 통해 낮은 광도에 순화된 식물의 광합성 특성 및 광합성 기구의 변화에 관한 연구는 식물이 광환경의 피해를 받지 않고 건전하게 생육할 수 있는 환경조건을 구명하는데 필수적이다 (Rosenqvist *et al.*, 1991; Makino *et al.*, 1997). 따라서 본 연구는 수리취의 차광처리에 따른 생리반응을 규명하여 인공재배시 효율적이고, 안정적인 재배가 이루어지도록 적지환경에 관한 기초자료를 제공하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 공시식물 및 차광처리

실험에 사용된 재료는 강원도 홍천군 내촌면의 재배농가에서 수리취 (*Synurus deltoides*) 1년생 묘를 분양받아 2010년 3월초 마사토와 펄라이트 (1:1)를 이용한 길이 50 cm, 폭 20 cm 포트에 3본씩 이식하여 평균온도 20 ± 3.0 , 상대광도 70~80%를 유지하는 강원대학교 구내 온실에서 1년간 생육시킨 것으로 사용하였다.

차광처리구는 강원대학교 구내 묘포장에 노천광을 모두 수광하는 처리구 (이하 무차광처리구)와 시중에서 생산하는 검정색 차광막을 이용하여 45~55% (약차광), 65~75% (중간차광), 88~92% (강차광) 처리구를 각각 설치하고 2011년 4월 9일부터 2011년 7월 23일까지 처리별로 15개체씩 차광처리를 실시하여 광환경 변화에 따른 생장 및 생리반응을 알아보고자 하였다. 처리구의 주요 환경인자를 알아보기 위하여 2011년 4

월 1일부터 7월 31일까지 온습도 측정기 (HOBO H08-004-02, ONSET, USA)를 지상으로부터 2 m 높이에 각각 설치하였으며, 휴대용 광량측정기 (HD 2102.1, Delta OHM, Italy)를 사용하여 7월 22일 차광막 하부에서 지면과 수평으로 10 반복씩 광량을 측정하였다 (Fig. 1).

2. 광합성 반응

차광처리에 따른 순광합성속도 (net photosynthetic rate; Pn), 기공증산속도 (stomatal transpiration rate; E), 기공전도도 (stomatal conductance; gH_2O)를 조사하기 위하여 건전엽을 대상으로 휴대용 광합성 측정장치 (Potable Photosynthesis system, Li-6400, Li-Cor Inc., USA)를 이용해 5월부터 7월까지 매월 20~25일 사이에 맑은 날 측정을 실시하였다. 측정시 휴대용 광합성 측정장치에 부착된 LED light source를 이용하여 PPFD (Photosynthetic Photon Flux Density)를 0, 50, 100, 200, 400, 800, 1000, 1200, 1400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 의 9단계로 조절하였으며, 이때 공통된 측정 조건은 챔버로의 유입 공기유량을 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 농도는 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 습도는 60~70%, 온도를 20 ± 2 로 유지하여 오전 10시부터 오후 1시까지 3반복으로 광합성을 측정하였다.

측정된 자료를 이용하여 Kume 과 Ino (1993)식에 의해 광-광합성곡선을 나타내고 광보상점, 광포화점, 암호흡, 최대 광합성량을 구하였으며, Lineweaver-Burk 식으로 변형하여 X축에 대한 절편 ($-1/K_i$)를 구한 뒤 각 처리구의 광에 대한 친

Fig. 1. Diurnal changes of temperature, relative humidity(RH), vapor presure deficit(VPD).

화성을 조사하였다 (Kwon *et al.*, 2003; Park, 2009). 광-광 합성곡선 중 Kok 효과 (Kok, 1948; Sharp *et al.*, 1984)가 비교적 작게 나타나는 PPFD 0~100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 영역에서는 광과 광합성의 관계가 직선적이고 그 직선 회귀식은 $y = a + bx$ 가 되는데, 여기서 y절편인 a는 호흡속도이고, x절편인 a/b는 광보상점, 기울기 b는 순양자수율을 나타낸다 (Kim and Lee, 2001a; Kwon *et al.*, 2009).

광도를 1,400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 유지하고 엽온을 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, $30 \pm 1^\circ\text{C}$, $35 \pm 1^\circ\text{C}$ 로 상승시켜 엽온증가에 따른 광합성 반응의 변화를 조사하였으며, 엽육내 CO_2 농도 (Ci) 변화에 대한 광합성 반응을 측정하여 A-Ci 곡선을 작성하고 CO_2 보상점, 광 호흡, 최대광합성량, 탄소 고정효율을 구하였다. A-Ci 곡선 중 엽육내 CO_2 농도에 따른 광합성속도의 상승이 직선적으로 증가하는 구간의 회귀식은 $y = a + bx$ 가 되는데, 여기서 y절편인 a는 엽육내 CO_2 농도 (Ci)가 0Pa일 때의 CO_2 교환속도로 광 호흡속도의 지표로서 사용되며, x절편인 -a/b는 CO_2 보상점, 기울기 b는 탄소고정효율을 나타낸다. A-Ci 곡선은 광합성계의 암반응에 속하는 탄소 고정시스템의 능력을 평가하는 방법으로서 일반적으로 사용된다 (Farquhar *et al.*, 1980).

3. 엽록소 및 카로테노이드 함량 분석

차광처리에 따른 엽록소 함량의 변화를 조사하기 위하여 5월부터 7월까지 월별로 엽록소 함량을 분석하였다. 분석을 위해 각 차광처리구에서 각 처리구 마다 3장의 엽을 채취한 후 엽편 0.1 g을 10 ml의 DMSO (dimethyl sulfoxide) 용액이 들어있는 20 ml 유리병에 넣어 60°C 로 설정된 항온기에서 6시간 색소를 추출하였다 (Hiscox and Israelstam, 1979). 추출한 용액은 자외선/가시광선 분광광도계 (UV/ VIS Spectrophotometer, HP 8453, Hewlett-Packard, U.S.A)를 이용하여 663 nm, 645 nm, 470 nm의 파장에서 흡광도를 측정하고, Lichtenthaler (1987)의 식에 따라서 엽록소 a, b, a + b, carotenoid 함량을 산출하였다.

4. 엽록소 형광반응 분석

엽록소 형광반응은 엽록소 형광반응 측정기 (chlorophyll fluorometer, OSI 30P, ADC, UK)를 이용하여 측정 전 sample clip으로 약 20분간 광을 차단한 뒤, 광합성 측정과 동일한 잎을 대상으로 초기형광반응 (Fo), 최대형광반응 (Fm), 형광반응 최대변화치 ($F_v = F_m - F_o$) 및 광화학반응 효율 (F_v/F_m)의 변수를 측정하여 분석하였다 (Choi and Kim, 1995; Demmig and Björkman, 1987; Cho *et al.*, 2008). 또한 비광학적 형광 소멸 (non-photochemical fluorescence quenching; NPQ)을 조사하기 위해 암적응을 생략하고 자연광에 적응된 잎에서 Fm'를 측정하였으며, stern-volumer equation ($F_m/F_m' - 1$)으로 산출하였다 (Oh *et al.*, 2001).

5. 엽생장특성

차광처리에 따른 수리취 엽의 생장특성을 알아보기 위해 광합성 실험이 끝난 7월 23일 시료의 엽면적, 건중 등을 측정하였다. 엽폭, 엽길이, 엽면적은 스캔하여 LIA 3.2 program (version 0.377e, copy. Kazukiyo Yamato)을 이용하여 측정하였으며, 건중량은 건조기 (Dry-oven)에 48시간동안 80°C 로 건조하여 측정하였다. 건중량 및 엽면적 측정 결과에 의해 엽면적비 (SLA; specific leaf area = leaf area/leaf dry weight)를 계산하였다 (Cho *et al.*, 2008; Choi *et al.*, 2009).

차광처리에 따른 측정결과를 분석하기 위해서 SPSS Statistics Program (Version 19.0)을 이용하여 ANOVA (analysis of variance) 분석을 실시하였으며, 각 처리간의 유의성은 DMRT (duncan's multiple range test) 5% 수준에서 실시하였다.

결과 및 고찰

1. 차광처리에 따른 광합성 특성 변화

차광처리에 따른 온습도의 차이는 오전 12시경 가장 컸으며, 무차광처리구에 비해 강차광처리구는 온도가 3.23°C 더 낮았고, 습도는 12.9% 더 높게 나타났다. 차광수준이 증가할수록 대기수증기압 (VPD)은 낮아지는 경향을 보였으며, 일중 가장 높은 값을 나타낸 것은 오후 3시경으로 이때 무차광처리구가 4.15 kPa, 강차광처리구는 3.70 kPa로 약 0.45 kPa의 차이를 나타냈다. 시중에서 판매하는 35%, 55% 차광막을 이용하여 처리구를 설치한 결과 실제 차광수준은 이보다 높게 나타났으며, 35% 차광막은 무차광의 45~55% (약차광), 55% 차광막은 무차광의 65~75% (중간차광) 차광이 되는 것으로 나타났다. 35% 차광막 2겹을 겹쳐 설치한 처리구는 무차광의 88~92% (강차광) 차광되는 광환경이 조성되었다 (Fig. 1).

태양에너지를 유기화합물의 결합에너지로 전환시키는 광합성은 환경 변화에 끊임없이 반응하는 통합된 대사계로서 잎의 광합성율은 식물이 자라는 빛의 정도에 따라 강하게 영향을 받는다. 내음성이 낮은 식물은 광이 부족한 환경에서 빛의 흡수율과 광합성의 저하로 생장이 불량하게 되며 (Kim and Lee, 2001b), 내음성이 높은 식물의 경우에는 색소함량이 증가하여 빛의 흡수이용효율이 높아진다 (Kim *et al.*, 2008). 또한 음지식물은 양지식물보다 호흡률이 낮아 약간의 CO_2 고정만 일어나도 광보상점에 도달하게 되어, 양지식물이 10~20 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광보상점을 보이는 데 비해 음지식물은 1~5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 범위를 나타낸다 (Kwon *et al.*, 2003).

차광처리에 따라 야기된 광환경 변화로 인해 수리취의 광보상점은 차광수준이 높아질수록 낮아지는 경향을 보였으며, 5월의 경우 무차광처리구가 차광처리구에 비해 약 1.8~1.9배 정도 높았고, 7월은 무차광처리구가 26.6 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 인 것에 비해 강차광이 지속된 처리구는 2.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 매우 큰

차이를 나타냈다. 식물의 성장과 생존을 위한 탄소균형에 중요한 역할을 하고, 생명유지와 새로운 조직을 구성하기 위한 에너지 획득 과정인 암호흡 (Zou *et al.*, 2011)은 중간차광처리구부터 유의적인 감소를 보였으며, 최대광합성속도 역시 차광수준이 증가할수록 감소하는 경향을 보였다 (Fig. 2).

순양자수율은 약광 조건 ($0\sim100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)에서의 광합성 능력을 나타내는 지표이며, 빛 에너지를 화학 에너지로 변환시키는 광화학계의 활성을 반영하고 있는데 (Evans, 1987; Wilmotte and Moore, 1973), 무차광처리구에서 비교적 높게 나타났고, 차광처리구 간에는 유의적인 관계를 보이지 않았다.

Kwon 등 (2009)에 따르면 곰취의 경우 차광수준이 높아질수록 광합성 능력 및 광보상점이 감소하였고, 순양자수율 역시 무차광처리구에서 가장 높은 것으로 나타나 양지성 식물의 성격이 강하다고 하였는데, 수리취 역시 이와 유사한 경향을 보였다. 그러나 광저해현상 (photoinhibition)으로 무차광처리구에서 비교적 낮은 최대광합성속도 및 순양자수율을 나타낸 내음성이 강한 병풍삼과는 다른 경향을 보였다 (Lee *et al.*, 2012). 수리취의 강차광처리구는 차광처리가 지속될수록 최대광합성속도가 낮아지는 경향을 보였으며 (Table 1), 광선요구

도보다 적은 광 환경에서 생장함으로서 광합성 능력을 점점 상실해 가는 것으로 생각된다.

일반적으로 잎이 생장하는 동안 강한 광에서 자란 식물은 최대광합성율이 크고, 높은 K_i 값, 즉 광에 대한 친화성 (affinity)이 낮다고 하며, 강한 광에서 자란 식물은 CO_2 흡수, rubisco와 CO_2 의 결합능력이 증가되므로 약한 광에서 자란 식물보다 CO_2 부족이 덜 하다고 한다 (Kwon *et al.*, 2003). 수리취의 경우도 무차광 및 약차광처리구에 비해 중간차광 및 강차광처리구의 K_i 값이 5월과 6월 약 3~4배 낮았으며, 7월의 경우 약 9배 낮은 것으로 나타나 지속적인 차광처리에 따라 광에 대한 친화성 역시 증가하는 것을 알 수 있었다 (Fig 2).

식물의 기공은 CO_2 와 수분교환의 약 95%를 맡고 있어서 기공이 식물의 증산량과 광합성비를 조절한다고 볼 수 있으며, 증산을 결정하는 요인으로 대기의 수증기압차와 증산경로에 의한 확산저항 (diffusional resistance)을 들 수 있다 (Kwon *et al.*, 2003). 이때 기공전도도 (stomatal conductance; gH_2O)는 기공개폐의 척도로, 확산저항을 조절하는 제일 중요한 요소이며, 기공전도도의 감소는 증산속도의 조절을 통해 광합성 능력에 영향을 미치게 된다 (Andrew and Wiliam, 1998).

Fig. 2. Light response curves (left) and lineweaver-burk plot (right) of *S. deltooides* grown under four different shading treatments.

차광처리별 수리취의 광합성

수리취의 기공전도도 및 기공증산속도 역시 광합성 속도와 유사한 경향을 보였으며, 5월의 경우 차광처리구에서 비교적 높은 기공전도도 및 기공증산속도를 보였으나, 6월 이후부터 차광처리구는 다소 감소하는 경향을 보인 것에 비해 무차광처리구의 기공전도도 및 기공증산속도는 크게 증가하여 차광처리구 보다 높은 수준을 유지하는 것으로 나타났다 (Fig. 3).

내음성이 강한 죽절초의 경우 무차광처리구에서 높은 엽온으로 인한 수분결핍과 수분증기압의 감소로 기공의 닫힘을 야기하여 낮은 기공전도도를 보였는데 (Je *et al.*, 2006) 수리취는 양지성 식물의 특성이 강하여 이와 다른 경향을 나타낸 것으로 볼 수 있다 (Fig. 3).

A-Ci 곡선을 이용하여 수리취의 CO₂ 보상점, 광호흡속도,

Table 1. Photosynthetic parameters of *S. deltooides* grown under four different shading treatments.

Season	Treatment	$L_{comp}^{\dagger}$ ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	D_{resp} ($\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Pn_{max} ($\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Φ ($\text{mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$)
May	Full sunlight	$29.7 \pm 5.1b$	$0.85 \pm 0.12b$	4.2 ± 1.0^{ns}	$29.7 \pm 9.9^{n.s.*}$
	Shaded 45~55%	$16.8 \pm 1.6a$	$0.76 \pm 0.09b$	6.6 ± 0.5	45.0 ± 2.0
	Shaded 65~75%	$15.8 \pm 1.2a$	$0.68 \pm 0.03ab$	4.5 ± 1.5	43.3 ± 5.1
	Shaded 88~92%	$15.9 \pm 6.6a$	$0.49 \pm 0.20a$	4.9 ± 1.1	33.3 ± 13.3
June	Full sunlight	$20.7 \pm 1.9ab$	$0.98 \pm 0.10b$	$7.7 \pm 0.1c$	$47.3 \pm 0.6b$
	Shaded 45~55%	$25.1 \pm 5.4b$	$0.88 \pm 0.10b$	$4.4 \pm 0.4b$	$35.7 \pm 6.8a$
	Shaded 65~75%	$16.9 \pm 2.0a$	$0.55 \pm 0.10a$	$2.9 \pm 0.6a$	$32.0 \pm 2.6a$
	Shaded 88~92%	$16.5 \pm 3.9a$	$0.52 \pm 0.13a$	$2.8 \pm 0.2a$	$31.3 \pm 1.2a$
July	Full sunlight	$26.6 \pm 3.4c$	$1.00 \pm 0.11b$	$4.4 \pm 0.2c$	$38.0 \pm 3.5c$
	Shaded 45~55%	$29.6 \pm 8.9c$	$0.91 \pm 0.29b$	$3.3 \pm 0.1b$	$30.7 \pm 1.2ab$
	Shaded 65~75%	$11.5 \pm 1.1b$	$0.32 \pm 0.03a$	$3.1 \pm 0.3ab$	$28.0 \pm 3.5a$
	Shaded 88~92%	$2.0 \pm 1.4a$	$0.07 \pm 0.05a$	$2.5 \pm 0.6a$	$33.0 \pm 0.1b$

*Mean separation within column by DMRT at 5% level. ns is non-significant.

$^{\dagger}L_{comp}$: light compensation point, D_{resp} : dark respiration, Pn_{max} : maximum photosynthesis rate, Φ : net apparent quantum yield.

Fig. 3. A-Ci curves of *S. deltooides* grown under four different shading treatments.

Table 2. Several photosynthetic parameters of *S. deltooides* grown under four different shading treatments.

Season	Treatment	$\text{CO}_{2\text{comp}}^{\dagger}$ ($\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	P_{resp} ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Pn_{max} ($\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	Φ_{carb} ($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)
May	Full sunlight	$66.5 \pm 5.5^{\text{ns}}$	$2.30 \pm 0.35\text{b}$	$7.6 \pm 0.9\text{b}$	$34.8 \pm 6.9\text{b}^*$
	Shaded 45~55%	60.4 ± 6.5	$1.81 \pm 0.25\text{b}$	$7.6 \pm 0.2\text{b}$	$30.0 \pm 1.6\text{b}$
	Shaded 65~75%	58.8 ± 11.4	$1.13 \pm 0.32\text{a}$	$4.9 \pm 0.2\text{a}$	$19.0 \pm 2.0\text{a}$
	Shaded 88~92%	62.6 ± 3.7	$1.15 \pm 0.15\text{a}$	$5.1 \pm 0.4\text{a}$	$18.5 \pm 2.4\text{a}$
June	Full sunlight	$50.4 \pm 4.7\text{a}$	$1.41 \pm 0.20\text{b}$	$7.8 \pm 0.6\text{c}$	$28.0 \pm 2.6\text{c}$
	Shaded 45~55%	$66.3 \pm 5.0\text{b}$	$1.13 \pm 0.09\text{ab}$	$4.7 \pm 0.6\text{b}$	$17.2 \pm 2.3\text{b}$
	Shaded 65~75%	$77.9 \pm 9.3\text{bc}$	$1.16 \pm 0.20\text{ab}$	$3.9 \pm 0.1\text{b}$	$14.8 \pm 0.9\text{b}$
	Shaded 88~92%	$84.7 \pm 4.6\text{c}$	$0.91 \pm 0.13\text{a}$	$2.8 \pm 0.5\text{a}$	$10.8 \pm 1.8\text{a}$
July	Full sunlight	$53.1 \pm 3.5\text{a}$	$1.11 \pm 0.21^{\text{ns}}$	$5.7 \pm 1.4\text{b}$	$20.9 \pm 3.4\text{b}$
	Shaded 45~55%	$63.4 \pm 9.8\text{a}$	0.96 ± 0.22	$4.0 \pm 0.1\text{a}$	$15.0 \pm 1.1\text{a}$
	Shaded 65~75%	$85.4 \pm 11.8\text{b}$	1.16 ± 0.27	$3.3 \pm 0.1\text{a}$	$13.5 \pm 1.3\text{a}$
	Shaded 88~92%	$83.6 \pm 11.5\text{b}$	1.25 ± 0.21	$3.7 \pm 0.3\text{a}$	$14.9 \pm 1.1\text{a}$

*Mean separation within column by DMRT at 5% level. ns is non-significant.

 $^{\dagger}\text{CO}_{2\text{comp}}$: CO_2 compensation point, P_{resp} : photo respiration rate, Pn_{max} : maximum photosynthesis rate, Φ_{carb} : carboxylation efficiency. **Fig. 4.** Stomatal conductance (gH_2O) and stomatal transpiration rate (E) of *S. deltooides* grown under four different shading treatments.

차광처리별 수리취의 광합성

광합성 능력, 탄소고정효율을 산출한 결과 (Fig. 4), 무차광처리구에 비해 차광처리구에서 엽육세포내 CO₂ 농도 (Ci)에 대한 CO₂ 보상점이 높은 경향을 보였다. 무차광처리구는 5월에 비해 6, 7월에 낮은 CO₂ 보상점을 보였으나, 중간차광처리구와 강차광처리구는 이와 반대로 5월보다 6, 7월에 다소 증가하는 경향을 보였다. 광호흡 (photorespiration)은 광합성의 탄소고정계에서 발생하는 호흡으로 암호흡과 마찬가지로 생명유지와 물질의 합성에 필요한 에너지 공급에 기여하며 (Werf *et al.*, 1988), 7월을 제외한 5월과 6월에서 무차광처리구에 비해 차광처리구가 낮은 경향을 나타냈다. 탄소고정효율 (carboxylation efficiency)은 광합성에서 CO₂ 고정계 효소인 rubisco의 활성 또는 함량을 반영하는 것으로, 엽육내의 CO₂ 분압이 낮은 영역에서는 기질인 CO₂가 부족한 상태이므로 촉매역할을 하는 rubisco의 함량에 의해 광합성 속도가 결정된다 (Kim *et al.*, 2001a). 수리취는 무차광처리구에 비해 차광처리구에서 낮은 경향을 보여, 무차광조건에서 rubisco의 활성이 증가하는 것을 알 수 있다.

차광처리를 통해 다른 광환경에 순화된 수리취의 엽온 증가에 따른 광합성, 기공전도도, 기공증산속도의 변화를 Table 3에 나타냈다. 수리취는 차광수준과 관계없이 대체적으로 엽온의 상승에 따라 광합성 속도가 감소하는 경향을 보였으나, 처리구마다 감소하는 정도는 다르게 나타났다. 무차광처리구에서는 통계적인 유의성이 나타나지는 않았으나, 약차광 처리구는 25℃ 대비 30℃, 35℃의 광합성속도가 90%, 73%였으며, 중간차광처리구는 89%, 58%로 30에서 35사이의 감소폭이 크게 나타났다. 강차광처리구에서는 78%, 66%로 점진적으로 감소하는 것으로 나타나 차광시 비교적 엽온상승이 덜한 환경이 제공되어 고온에서 광합성속도의 감소가 큰 것으로 나타났다.

기공은 잎의 내부환경을 일정하게 유지하기 위한 항상성 유지 기능을 가지며, 엽온의 증가에 따라 수분손실을 최소화하고, 건조로부터 조직을 보호한다 (Hopkins, 1998). 수리취의 기공증산속도는 엽온의 상승과 함께 전반적으로 증가하는 경향을 나타냈으나, 기공전도도는 감소하는 경향을 보여 엽온의

Table 3. Effects of temperature on photosynthetic parameters of *S. deltoides* grown under four different shading treatments.

Treatment	Temperature	Pn [†] (μmol CO ₂ · m ⁻² · s ⁻¹)	E (mmol H ₂ O · m ⁻² · s ⁻¹)	gH ₂ O (mmol · m ⁻² · s ⁻¹)	WUE (μmol CO ₂ · mmol H ₂ O ⁻¹)
Full sunlight	25℃	7.49ns (0.87)	3.36a (0.20)	231.7a (17.96)	2.25b* (0.43)
	30℃	7.12 (0.02)	5.44b (0.03)	257.5b (0.83)	1.31a (0.01)
	35℃	6.65 (0.04)	5.53b (0.01)	229.1a (0.33)	1.20a (0.01)
Shaded 45~55%	25℃	4.14c (0.30)	1.35b (0.05)	85.3b (3.15)	3.08b (0.31)
	30℃	3.74b (0.11)	1.18a (0.07)	64.1a (0.96)	3.18b (0.26)
	35℃	3.03a (0.01)	1.90c (0.01)	61.6a (0.01)	1.60a (0.01)
Shaded 65~75%	25℃	3.35c (0.23)	1.30a (0.04)	82.7c (2.74)	2.58c (0.19)
	30℃	2.98b (0.02)	1.42b (0.01)	77.8b (0.16)	2.10b (0.01)
	35℃	1.96a (0.02)	1.55c (0.01)	48.1a (0.20)	1.27a (0.01)
Shaded 88~92%	25℃	3.99c (0.03)	1.45a (0.03)	96.0b (1.48)	2.75c (0.07)
	30℃	3.11b (0.01)	1.85b (0.01)	93.8b (0.04)	1.68b (0.01)
	35℃	2.64a (0.07)	2.04c (0.09)	68.6a (2.98)	1.30a (0.05)
Treatment		**	**	**	**
Temperature		**	**	**	**
Treatment × temperature		ns	**	**	**

*Mean separation within column by DMRT at 5% level, which are testified with two-way ANOVA test.

**p ≤ 0.01 and ns is non-significant.

[†] Pn : net photosynthesis rate, E : stomatal transpiration rate, gH₂O : stomatal conductance, WUE : water use efficiency.

증가로 증산량이 많아짐에 따라 수분손실을 줄이기 위해 기공 전도도를 감소시키는 것을 알 수 있었다. 고온에서 기공전도도가 감소되는 경향은 초본류인 산마늘과 울릉산마늘 (Lee *et al.*, 2010) 및 Chung (2002)이 보고한 낙엽성 참나무류에서도 유사한 결과를 보였다. 무차광처리구는 차광처리구에 비해 기공증산속도 및 기공전도도가 2.4~4.6배 높게 유지하는 것으로 나타났으며, 엽온의 증가에 따라 광합성속도는 감소하는 반면 증산속도는 증가하여 수분이용효율 (water use efficiency; WUE)이 감소하고 광합성을 위한 수분소비량 역시 증가하는 것을 알 수 있었다.

2. 차광처리에 따른 엽록소 및 카로테노이드 함량

일반적으로 낮은 광도조건에서 순화된 식물이 높은 광도의 광환경 조건이 주어지게 되면 낮은 총 엽록소 함량을 나타내고 (Hansen *et al.*, 2002; Valladares *et al.*, 2002), 차광처리 수준이 높아질수록 총 엽록소 함량이 높아진다 (Kim and Lee, 2001b; Jeong and Kim, 1999) 수리취 역시 차광수준이 증가함에 따라 엽록소 a, b와 더불어 총 엽록소함량 역시 증가하는 경향을 나타냈으며, 무차광처리구와 약차광처리구에서 엽록소 a, b, 총엽록소 함량이 차광이 지속됨에 따라 점진적으로 감소하는 경향을 보인 반면 중간차광처리구부터는 점진적

Fig. 5. Change of chlorophyll fluorescence of *S. deltooides* grown under four different shading treatments.

Table 4. Change of chlorophyll and carotenoid content in *S. deltooides* grown under four different shading treatments.

Treatment	Chlorophyll content (mg · g ⁻¹)			Chl a/b	Car (mg · g ⁻¹)	Chl/Car
	a	b	a + b			
May						
Full sunlight	4.61 ± 0.04a	1.43 ± 0.21a	6.04 ± 0.22a	3.28 ± 0.49ab	1.75 ± 0.06b	3.46 ± 0.07a*
Shaded 45~55%	4.97 ± 0.14b	1.36 ± 0.06a	6.33 ± 0.11a	3.66 ± 0.23ab	1.12 ± 0.02a	5.64 ± 0.15b
Shaded 65~75%	5.94 ± 0.14c	1.58 ± 0.06a	7.52 ± 0.11b	3.77 ± 0.21b	1.66 ± 0.00b	4.54 ± 0.08ab
Shaded 88~92%	7.36 ± 0.12d	2.79 ± 0.93b	10.15 ± 0.81c	2.92 ± 1.02a	1.15 ± 0.29a	9.51 ± 3.12c
June						
Full sunlight	4.69 ± 0.38a	1.16 ± 0.10a	5.84 ± 0.48a	4.06 ± 0.12 ^{ns}	2.30 ± 0.17b	2.54 ± 0.04a
Shaded 45~55%	4.78 ± 0.09a	1.34 ± 0.07a	6.12 ± 0.06a	3.59 ± 0.25	1.76 ± 0.02a	3.47 ± 0.05a
Shaded 65~75%	6.57 ± 1.26b	2.23 ± 1.34b	8.80 ± 1.04b	3.71 ± 1.56	1.67 ± 0.39a	5.70 ± 2.20b
Shaded 88~92%	10.20 ± 1.27c	2.82 ± 0.52b	13.02 ± 1.78c	3.66 ± 0.23	1.69 ± 0.33a	7.80 ± 0.49c
July						
Full sunlight	3.27 ± 0.01a	0.87 ± 0.05a	4.14 ± 0.05a	3.77 ± 0.20b	2.93 ± 0.38c	1.44 ± 0.20a
Shaded 45~55%	4.75 ± 0.32b	1.26 ± 0.45a	6.01 ± 0.77b	4.04 ± 1.01b	1.89 ± 0.03a	3.19 ± 0.39b
Shaded 65~75%	8.14 ± 0.55c	2.44 ± 0.40b	10.57 ± 0.92c	3.39 ± 0.39ab	2.27 ± 0.06b	4.64 ± 0.32c
Shaded 88~92%	9.88 ± 0.29d	3.41 ± 0.73c	13.29 ± 0.99d	2.98 ± 0.47a	1.96 ± 0.07a	6.79 ± 0.56d

*Mean separation within column by DMRT at 5% level. ns is non-significant.

Table 5. Leaf growth characteristics of *S. deltooides* under four different shading treatments.

Treatment	Leaf dry weight (g)	Leaf length (cm)	Leaf width (cm)	Leaf area (cm ²)	SLA (cm ² · g ⁻¹)
Full sunlight	0.257 ± 0.028 ^{ns}	8.71 ± 0.89a	5.33 ± 0.25a	39.95 ± 2.88a	157.38 ± 25.27a*
Shaded 45~55%	0.307 ± 0.051	11.79 ± 1.89a	6.90 ± 1.17ab	61.20 ± 10.25ab	200.47 ± 24.76a
Shaded 65~75%	0.234 ± 0.045	10.89 ± 2.21ab	8.76 ± 1.66bc	70.90 ± 15.05b	305.24 ± 56.35b
Shaded 88~92%	0.215 ± 0.025	14.75 ± 2.01b	9.64 ± 1.43c	107.93 ± 15.97c	501.99 ± 32.32c

*Mean separation within column by DMRT at 5% level. ns is non-significant.

으로 증가하여 5월에 비해 7월의 차광처리에 따른 엽록소함량의 차이가 크게 나타났다. 특히 무차광조건에서 엽록소 함량이 감소하는 것은 과도한 빛의 흡수를 줄이는 광보호작용 (Kyparissis *et al.*, 2000; Je *et al.*, 2006)으로 생각된다.

수리취의 엽록소 a/b는 강차광 처리구에서 가장 낮은 경향을 보여 엽록소 a보다 엽록소 b의 증가가 더 큰 것을 알 수 있었다. 이는 엽록소 a가 주로 반응중심에 결합되어 있고, 엽록소 b는 광수확 단백질복합체 (light-harvesting chl-protein complex; LHC)를 구성하기 때문에 (Kwon *et al.*, 2003) 약광조건에서 보다 많은 광을 수집하기 위한 적응반응으로 광계 (photosystem)의 LHC를 많이 생성시키게 되어, 결과적으로 엽록소 a의 증가보다 엽록소 b의 증가가 더 크며 엽록소 a/b의 값은 감소하게 되는 것을 의미한다 (Kim and Lee, 2001b).

카로테노이드는 보조색소의 기능과 함께 광합성계에 매우 중요한 광보호 (photo-protection) 기능을 담당하는데, 과도한 빛에너지는 엽록소의 일부를 삼중항 엽록소 ($^3\text{chl}^*$)로 전환시키며, 삼중항 엽록소는 산소와 반응하여 세포의 구성성분을 손상시키는 활성산소종의 일종인 단일항 산소 (singlet oxygen)를 생성시킨다. 이 경우 카로테노이드는 엽록소 대신 자신이 삼중항의 들뜬 상태 ($^3\text{car}^*$)가 됨으로서 삼중항 엽록소를 바닥상태로 만들고, 자신은 열로 에너지를 소산시킨 뒤 다시 바닥상태로 돌아가게 되어 광산화의 피해를 막게 된다 (Kwon *et al.*, 2003). 수리취의 경우 무차광처리구에서 높은 카로테노이드 함량을 유지하고 있는 것으로 나타나 과도한 광에 대한 피해를 막기 위해 카로테노이드의 합성이 증가하고, chl/car 비 역시 감소한 것으로 생각되며, Han 등 (2012)이 보고한 산개나리와 같은 경향을 보였다.

3. 차광처리에 따른 엽록소 형광반응

엽록소에서 방출되는 형광은 실제 광합성 과정에서 사용되지 못한 에너지이지만 그 분석으로 광합성에 관한 많은 정보를 얻을 수 있어 현재 여러 가지 환경스트레스에 대한 생리적 반응 등에 관한 연구에 많이 이용되고 있다 (Demmig and Björkman, 1987; Oh *et al.*, 2001; Cho *et al.*, 2008), 광화학 반응효율 (Fv/Fm)은 광 스트레스에 대한 중요한 지표로서 (Rascher *et al.*, 2000), 광합성 능력과 밀접한 관계가 있으며 (Cho *et al.*, 2008), 무차광조건에서 내음성을 지닌 음지성 식물인 양지성 식물에 비해 광화학반응효율이 낮다고 한다 (Kitao *et al.*, 2003). 엽록소 형광반응을 통해 알아본 광화학반응 효율의 변화는 5월의 경우 유의적인 차이가 없었으나, 6월과 7월은 무차광처리구에서 다소 높은 것으로 나타났다. 과도한 빛 에너지에 의해 들뜬 상태의 엽록소가 많아지면 광계의 상태 변화를 초래하여 빛에너지가 열에너지로 방출됨으로서 형광이 감소하는데 이를 비광학적 형광소멸 (NPQ)라고 하며 (Kwon *et al.*, 2003), 수리취의 무차광처리구에서 NPQ의 증가는 과도한 광에 의한 피해를 줄이기 위한 것으로 생각된다 (Fig. 5).

4. 차광처리에 따른 엽 생장 특성

차광처리에 따라 엽길이, 엽폭, 엽면적, 엽면적비는 증가하는 경향을 나타냈으나, 엽 건중은 유의적인 차이가 없었다. 무차광 대비 강차광처리구에서 엽폭은 1.8배, 엽장은 1.7배 증가하였으나, 엽면적은 2.7배 증가하여 차광수준이 증가할수록 엽면적이 가장 크게 증가하는 것으로 나타났다. 일반적으로 낮은 광도조건에서 생장한 잎의 면적은 넓은 반면 높은 광도조건에서 생장한 잎은 두꺼운 잎을 가진다 (Salisbury and Ross, 1992). 엽건중량에 대한 엽면적비율을 나타내는 엽면적비 SLA는 엽 두께를 간접적으로 나타내는 것으로 이 값이 클수록 엽두께가 얇은 것을 의미하며, 수리취의 경우 광량에 따라 SLA가 증가하여 차광을 통한 엽면적 증가와 더불어 엽두께는 얇아지는 경향을 나타냈다. 차광처리에 따른 SLA 증가는 고려영경귀와 누룩치 그리고 내음성이 강한 병풍쌈에서도 같은 결과를 나타내어 (Lee *et al.*, 2012b, 2012c) 부족한 광 환경에서 광을 효율적으로 수확하기 위한 전략으로 볼 수 있다 (Table 5).

수리취는 차광수준이 높아질수록 수리취의 광보상점, 암호흡, 최대광합성속도, 광호흡, 탄소고정효율, 광화합변화 효율이 낮아졌으며, CO₂ 보상점과 광에 대한 친화성은 증가하는 경향을 보였고, 차광수준이 높은 경우 부족한 광환경에 적응하기 위한 엽면적과 SLA의 증가 등 형태적 변화도 나타났다. 엽온 증가로 증산량이 많아짐에 따라 수분손실을 줄이기 위해 기공 전도도를 감소시키는 반응을 보였으며, 강차광처리구에서 엽온의 상승에 따른 광합성 속도가 비교적 큰 폭으로 감소하여 차광처리시 엽온상승에 대한 적응력이 감소하는 경향을 나타냈다. 또한 무차광처리구에서 카로테노이드 함량과 비광학적 형광소멸이 비교적 높게 유지되어 과도한 광에 대한 피해를 막기 위한 반응이 나타났다. 결과적으로 수리취는 양지성 식물의 특성을 나타내어 무차광조건이 건전한 생육에 유리하고, 강한 차광조건에서 계속 생육할 경우 광합성 능력이 저하되는 것을 알 수 있었다.

감사의 글

본 연구는 농촌진흥청 특화작목연구개발과제 (과제번호: C1008514-01-01)의 지원에 의해 이루어진 것으로 이에 감사드립니다.

LITERATURE CITED

- Andrew JJ and William JD. (1998). The coupled response of stomatal conductance to photosynthesis and transpiration. *Journal of Experiment Botany*. 49:399-406.
- Cho MS, Kwon KW, Kim GN and Woo SY. (2008). Chlorophyll contents and growth performances of the five deciduous hardwood

- species growing under different shade treatments. Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology. 10:149-157.
- Choi KR, Park BJ and Park YM.** (2009). The effect of light regimes on pokeberry(*Phytolacca americana* L.) growth. Journal of Korean Forest Society. 29:82-88.
- Choi YB and Kim JH.** (1995). Change in needle chlorophyll fluorescence of *Pinus densiflora* and *Pinus thunbergii* treated with artificial acid rain. Journal of Korean Forest Society. 84:97-102.
- Chung SH.** (2002). Studies on the photosynthesis, transpiration, stomatal conductance of deciduous oak species. Ph. D. Thesis. Kangwon National University. p.1-100.
- Demmig B and Björkman O.** (1987). Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence(77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. Planta. 171:171-184.
- Evans JR.** (1987). The dependence of quantum yield on wavelength and growth irradiance. Australian Journal of Plant Physiology. 14:69-79.
- Farquhar GD, Caemmerer S and Berry JA.** (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. Planta. 149:78-90.
- Ham SS, Han HS, Choi KP and Oh DH.** (1997). Antigenotoxic effects of synurus deltoideus extract on benzo[a]pyrene induced mutagenesis. Journal of Food Science and Nutrition. 2:162-166.
- Hansen U, Fiedler B and Rank B.** (2002). Variation of pigment composition and antioxidative systems along the canopy light gradient in a mixed beech/oak forest: a comparative study on deciduous tree species differing in shade tolerance. Trees. 16:354-364.
- Han SH, Kim GN, Kim DH and Kim KH.** (2012). Correlation between relative light intensity and physiological characteristics of *Forsythia saxatilis* in Bukhansan natural habitats. Journal of Korean Forest Society. 101:236-243.
- Han SS, Kim HS and Lee KC.** (2010). Photosynthetic responses in the leaves of *Allium ochotense* and *Allium microdictyon*. Journal of Forest Science. 26:203-208.
- Hiscox JD and Israelstam GF.** (1979). A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. Canadian Journal of Botany. 57:1332-1334.
- Jeong HH and Kim KS.** (1999). Effects of shading on the growth of *Hedera rhombea* Bean and *Pachysandra terminalis* Sieb. et Zucc. Korean Journal of Horticultural Science and Technology. 17:29-32.
- Je SM, Son SG, Woo SY, Byun KO and Kim CS.** (2006). Photosynthesis and chlorophyll contents of *Chloranthus glaber* under different shading treatments. Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology. 8:54-60.
- Jung MJ, Heo SI and Wang MH.** (2008). Antioxidant activities of different parts of *Synurus deltoideus* Nakai extracts in vitro. Korean Journal of Food Science and Technology. 17:1156-1159.
- Kim SH, Saung JH, Kim YK and Kim PG.** (2008). Photosynthetic responses of four oak species to changes in light environment. Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology. 10:141-148.
- Kim PG and Lee EJ.** (2001a). Ecophysiology of photosynthesis 1: effects of light intensity and intercellular CO₂ pressure on photosynthesis. Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology. 3:126-133.
- Kim PG and Lee EJ.** (2001b). Ecophysiology of photosynthesis 2: adaptation of the photosynthetic apparatus to changing environment. Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology. 3:171-176.
- Kitao M, Utsugi H, kuramoto S, Tabuchi R, Fujimoto K and Lihpai S.** (2003). Light-dependent photosynthetic characteristics indicated by chlorophyll fluorescence in five mangrove species native to Pohnpei Island, Micronesia. Physiologia Plantarum 117:376-382.
- Kok B.** (1948). A critical consideration of the quantum yield of chlorella photosynthesis. Enzymologia Hague. 13:1-56.
- Kume A and Ino Y.** (1993). Comparison of ecophysiological response to heavy snow in two varieties of *Acuba japonica* with different areas of distribution. Ecological Reserch. 8:111-121.
- Kyparissis A, Drilias P and Manetas Y.** (2000). Seasonal fluctuations in photoprotective (xanthophylls cycle) and photoselective(chlorophylls) capacity in eight mediterranean plant species belonging to two different growth forms. Australian Journal of Plant Physiology. 27:265-272.
- Kwon KW, Kim GN and Cho MS.** (2009). Physiology responses of the three wild vegetable under different shading treatment. Journal of Korean Forest Society. 98:106-114.
- Kwon YM, Ko SC, Kim JC, Moon BY, Park MC, Park HB, Park IH, Lee YS, Lee IH, Lee JS, Lee JB, Lee CH, Jeon BU, Jo SH and Hong JB.** (2003). Plant Physiology. Academybook. Seoul, Korea. p.429.
- Lee HY.** (2003). Chemical constituents from the roots of *Synurus deltoideus* (Aiton) Nakai. Master Thesis. Chungnam National University. p.1-67.
- Lee JH, Park AR, Choi DW, Kim JD, Kim JC, Ahn JH, Lee HY, Choe M, Choi KP, Shin IC and Park HJ.** (2011a). Analysis of chemical compositions and electron-donating ability of 4 korean wild sannamuls. Korean Journal of Medicinal Crop Science. 19:111-116.
- Lee KC, Jeon SR and Han SS.** (2011b). Comparison of water potential parameters in *Aster scaber* and *Synurus deltoideus* leaves obtained from p-v curves. Korean Journal of Plant Resources. 24:413-418.
- Lee KC, Lee HB, Park WG and Han SS.** (2012a). Physiological response and growth performance of *Parasenecio firmus* under different shading treatments. Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology. 14:79-88.
- Lee KC, Noh HS, Kim JW and Han SS.** (2012b). Physiological responses of *Cirsium setidens* and *Pleurospermum camtschaticum* under different shading treatments. Journal of Bio-Environment Control. 21:153-161.
- Lee KC, Sa JY, Wang MH and Han SS.** (2012c). Comparison of volatile aroma compounds between *Synurus deltoideus* and *Aster scaber* leaves. Korean Journal of Medicinal Crop Science. 20:54-62.
- Lichtenthaler HK.** (1987). Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. Methods in Enzymology. 148:350-382.
- Makino A, Sato T, Nakano H and Mae T.** (1997). Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice

- under different irradiances. *Planta*. 203:390-398.
- Oh SJ, Koh JG, Kim ES, Oh MY and Koh SC.** (2001). Diurnal and seasonal variation of chlorophyll fluorescence from korean fir plants on Mt. Halla. *Korean Journal of Environment Biology*. 19:43-48.
- Park HJ, Son KH, Kim SW, Chang HW, Bae KH, Kang SS and Kim HP.** (2004). Antiinflammatory activity of *Synurus deltoides*. *Phytotherapy Research*. 18:930-933.
- Park MH, Choi BG, Lim SH, Kim KH, Heo NK, Yu SH, Kim JD and Lee KJ.** (2011). Analysis of general components, mineral contents, and dietary fiber contents of *Synurus deltoides*. *Journal of Food Science and Nutrition*. 40:1631-1634.
- Park SN.** (2009). *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*(4th ed.). Academic Press. San Diego. California, USA. p.37-80.
- Rascher U, Liebig M and Lttge U.** (2000). Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant Cell and Environment*. 23:1397-1405.
- Rosenqvist E, Wingsle G and Ogren E.** (1991). Photoinhibition of photosynthesis in intact willow leaves in response to moderate changes in light and temperature. *Physiologia Plantarum*. 83:390-396.
- Salisbury FB and Ross CW.** (1992). *Plant physiology*(4th ed.). Wadsworth Publishing Company. Belmont. California, USA. p.257.
- Sharp RE, Matthews MA and Boyer JS.** (1984). Kok effect and the quantum yield of photosynthesis. *Plant Physiology*. 75:95-101.
- Valladares F, Chico JM, Aranda I, Balaguer L, Dizengremel P, Manrique E and Dreyer E.** (2002). The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees*. 16:395-403.
- Van der werf A, Kooijman A, Welschen R and Lambers H.** (1988). Respiratory energy costs for the maintenance of biomass, for growth and for ion uptake in roots of *Carex diandra* and *Carex acutiformis*. *Physiologia Plantarum*. 72:483-491.
- Wilmotte A and Moore PD.** (1973). Adaptation to light intensity in *Silene alba* and *S. dioica*. *Oikos*. 24:458-464.
- Woo JH, Shin SL and Lee CH.** (2010). Antioxidant effects of ethanol extracts from flower species of compositae plant. *Journal of Food Science and Nutrition*. 39:159-164.
- Zou D, Gao K and Xia J.** (2011). Dark respiration in the light and in darkness of three marine macroalgal species grown under ambient and elevated CO₂ concentrations. *Acta Oceanologica Sinica*. 30:106-112.