

인공 피음처리에 따른 전나무의 성장과 엽록소 함량변화에 관한 연구*

우수영 · 이동섭 · 권오규
상주대학교 농학부 산림자원학과
(1999년 11월 5일 접수)

Shading Effects on Growth and Chlorophyll Contents of *Abies holophylla**

Su-Young Woo, Dong-Sup Lee and Oh-Kyu Kwon

Department of Forest Resources, Sangju National University, Sangju 742-711, Korea
(Manuscript received 5 November 1999)

ABSTRACT

This study was conducted to compare seasonal changes of height, diameter at root collar, biomass and chlorophyll contents of *Abies holophylla* seedlings grown in Sangju National University Nursery under different light intensities. Four light intensities were adopted using nylon net such as 100% sunlight ($1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 75% of sunlight ($1350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 50% of sunlight ($900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and 25% of sunlight ($450 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Planting density in four light intensities was $30 \text{ cm} \times 30 \text{ cm}$. In each treatment, 100 trees were planted and height, diameter at root collar, biomass and chlorophyll contents were measured. The highest height, diameter at root collar and biomass in *Abies holophylla* seedlings were observed at 100% full sunlight. Lowest chlorophyll contents (Chlorophyll *a*, *b* and total) were shown at 25% of sunlight, lowest light intensity treatment in this study. Growths and chlorophyll contents of *Abies holophylla* seedlings were strongly associated with light intensity. Photosynthesis has to be investigated in near future because photosynthesis and chlorophyll contents were strongly related to tree growth with long periods.

Key words : Shading, height, diameter at root collar, biomass, chlorophyll contents, *Abies holophylla*

I. 서 론

산림에서는 상층의 교목 때문에 하층 식생은 다른 광도를 경험하게 된다. 산림 내에서 상층수목에 의해서 차단되는 태양광선은 산림내의 온도와 공중 습도에 영향을 주고 임상에 도달하는 광 파장을 다르게 하여 산림내의 종자의 발아률에도 영향을 준다(Kimmins, 1987). 또한 광도는 하층에서의 천연갱신의 가능성여부와 하층식생의 성장에 큰 영향을 주게 된다. 최적 광도와 일장조건은 양묘를 하는 경우 비용절약과 함께

우량한 묘목을 생산할 때 상당히 중요하다(김종진 등, 1998).

광도는 수목의 광합성능력, 기공의 개폐도, 증산량 그리고 엽록소함량 등의 생리, 생태에도 영향을 미쳐 수목이 환경에 적응하는데 관여한다. 특히 엽록소함량은 광합성을 평가하는데 중요지표가운데 하나이고 측정이 비교적 용이하기 때문에 많은 연구에서 parameter로 쓰이고 있다. 수목의 광합성에 관여하는 색소는 여러 가지가 있는데 엽록소가 가장 중요하며 물질생산에 가장 중요한 역할을 한다. 수목의 엽록소는 *a*와 *b*로 나

Corresponding Author : Su-Young Woo (swwoo@sangju.ac.kr)

*이 논문은 상주대학교 산업과학연구소가 지원하는 연구비로 수행된 연구결과의 일부입니다.

누어지고 각각 흡수하는 광선의 파장대가 다른 것으로 보고되고 있다(Kozlowski and Pallardy, 1997; Mohammed *et al.*, 1995).

전나무(*Abies holophylla*)는 자생지가 한국이며 내음성이 강한 수종이면서 수형이 좋아서 조림수종으로 추천되고 있는 수종이다. 대기오염 같은 스트레스에는 약하여 도심의 조경수종으로는 적당하지 않지만 우리나라의 고산 지대에서는 30~40 m 정도의 수고생장을 보여주기도 한다. 수직적으로는 남쪽에 있어서는 해발 1,800 m 이하, 중부에서는 1,500 m 이하, 북부에서는 1,400 m 이하에 분포한다. 전나무는 수피가 회갈색이고 같은 전나무 속에 속하는 구상나무나 분비나무보다 거칠다(심경구 등, 1993; 이창복, 1980). 특히 전나무는 내음성이 때문에 산림내 음지의 하층에서 견디는 능력이 좋아서 상층수종이 벌채된 이후에 다음 세대에 생장이 좋아져서 임지를 차지하는 수종이므로 천연갱신이나 풍치와 생산성의 목적으로 조성하는 복층림의 조성시에 하층수종으로 유용하게 식재할 수 있는 수종이다(이창복, 1980). 최근에 이러한 생태적, 경제적 중요성때문에, 전나무가 천연갱신 될 때 하층수종으로 견디는 능력이 어느 정도가 되는지, 어느 정도의 광도에서 천연갱신과 더불어 생리현상도 가장 이상적으로 이루어지는가에 대한 결과가 보고되고 있다(권가원 등, 1997).

이 연구의 목적은 우리나라에서 중요 조림 수종이면서 경제수종인 전나무의 광도에 따른 성장량과 광도에 대해서 민감하게 작용하는 엽록소함량의 계절적인 변화를 관찰하여 이들의 관계를 고찰하여 이들 수종이 산림내에서 천연갱신이나 수확식재로 이용될 때 기본 자료로 활용하는 것이다. 그리고 인공 피음 처리에 따른 성장과의 관계를 고찰하여 우리나라에서 전나무의 양묘를 할 때 어떠한 광도가 최상인지 기초자료를 제시해 주는 것이 또 다른 목적이다.

II. 재료 및 방법

2.1. 실험구 설치

전나무 1-1묘목(파종상에서 1년, 이식하고 1년이 지난 2년생묘목)을 산림청 임업연구원 묘포장에서 분양하여 실험구를 설치하였다(Table 1). 산림내 이들 개체들이 다른 밀도로 식재되어 있는 하층에 도달하는 광도를 고려하여 광도를 피음막으로 A(노천 상태), B(자연광의 75%의 광도), C(자연광의 50%의 광도), D(자연광의 25%의 광도)의 4가지로 조절하였다. 이들의 광도를 각각 측정하였더니 자연 광에서의 광도가 약 1800 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 였다. 이 실험에 사용한 전나무의 평균 수고는 34 cm, 평균 근원경은 10 mm정도였다. 이들 묘목을 각각 상주대학교 묘포장에 30 cm×30 cm 간격으로 100개체씩 반복하여 식재하고 30개체씩 수확하여 물질 생산량과 엽록소의 함량을 비교하였다.

2.2. 엽록소 함량 측정

엽록소의 계절적인 변화를 조사하기 위해서 각 처리구별로 80%의 아세톤용액에 전나무의 잎을 침적시켜 엽록소를 추출하여 엽록소 a와 b 그리고 총 엽록소의 량을 추정하였다(Omata and Murata, 1981; Arnon, 1949). 이때 추출액은 파장 663 nm와 645nm를 사용하여 spectrophotometer(UV/Visible Diode Array, Walden Precision Apparatus Ltd., UK)로 측정하였다. 다음과 같은 식으로 엽록소의 함량을 계산하였다.

$$\text{Chlorophyll } a \text{ } (\mu\text{g/ml}) = 12.7 A_{663} - 2.59A_{645}$$

$$\text{Chlorophyll } b \text{ } (\mu\text{g/ml}) = 22.9 A_{645} - 4.67A_{663}$$

$$\text{Total chlorophyll } (\mu\text{g/ml}) = 8.05 A_{663} + 20.29A_{645}$$

2.3. 성장량 측정

정기적으로 수고, 근원경 성장량을 측정하였다. 생장이 멈추는 것으로 짐작되는 시기에 실험구의 전나무

Table 1. Condition of *Abies holophylla* and light treatments in this study.

| Species | Age | Height (cm) | Diameter at root collar (mm) | Light treatments | Light intensity ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) |
|-------------------------|-----|-------------|------------------------------|-----------------------|---|
| <i>Abies holophylla</i> | 2 | 34.7 ± 4.4* | 10.6 ± 1.6* | A(Control; sun light) | 1800 |
| | | | | B (75% of A) | 1350 |
| | | | | C (50% of A) | 900 |
| | | | | D (25% of A) | 450 |

*: standard deviation

묘목을 수확하여 물질생산량을 잎, 줄기, 뿌리의 부위별로 조사하였다. 물질생산량은 처리구별로 수확한 묘목을 부위별로 분리하여 건조기에서 80°C의 온도에서 72시간 건조하여 측정하였다.

2.4. 통계 검정량

수고와 근원경 생장은 시기별 측정치를 평균하여 그림으로 표시하였고 물질 생산량 결과만은 유의수준 5%에서 Duncan의 다중검정을 하여 비교했고 그 차이를 문자로 표시하였다(Fig. 3).

III. 결과 및 고찰

3.1. 수고, 근원경 생장 및 물질 생산량

광도가 낮아질수록 전나무의 수고 생장은 줄어드는 경향을 보여준다. 전나무의 수고는 피음처리를 하지 않은 처리구(control)이면서 100% 자연광이 있는 실험구에서 가장 좋은 생장을 보였다(Fig. 1).

그리고 75%, 50%, 25%의 피음 정도가 높아질수록, 즉 자연광선이 약한 실험구에서 수고생장이 작은 것을 알 수 있다. 특히 생장이 거의 끝나는 10월경의 100% 자연광선을 받은 전나무와 75%의 자연광선을 받은 전나무의 수고가 거의 비슷하고 이 두 실험구의 전나무가 다른 차광실험구의 전나무보다 수고생장이 좋음을 알 수 있다. 그리고 4가지 다른 광도하에서 전나무의 수고생장은 7~8월 정도를 고비로 모두 정지하는 것을 알 수 있다.

전나무의 근원경 생장은 100% 자연광이 있는 실험구에서 가장 생장이 좋고 자연광의 25%를 받은 실험구에서 가장 좋지 않았다(Fig. 2). 근원경 생장 역시 피음 정도가 높아질수록, 즉, 자연광이 많이 차단이

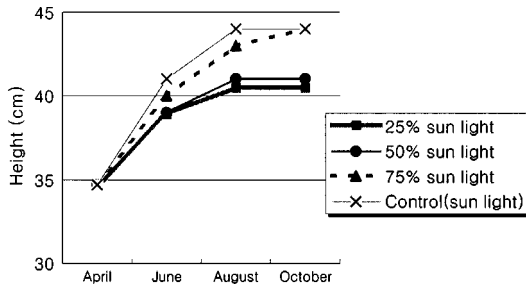


Fig. 1. Height growth changes of *Abies holophylla* seedlings under four different light intensities.

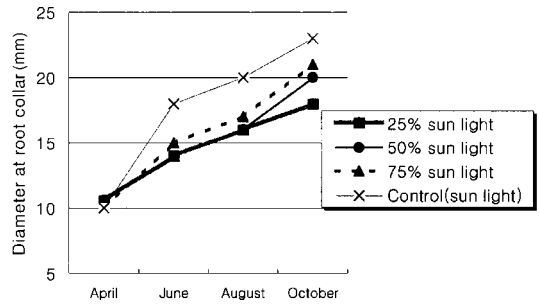


Fig. 2. Diameter at root collar growth changes of *Abies holophylla* seedlings under four different light intensities.

될수록 생장이 좋지 않고 광선을 많이 받은 전나무의 근원경 생장이 좋은 경향을 보여준다. 그러나 근원경 생장은 수고생장이 8월 이전에 멈추는 경향(Fig. 1)과는 조금 다르게 모든 처리구에서 10월경까지도 생장을 계속 하는 것으로 보인다.

처리구별 건물질 생산량은 수고와 근원경 생장의 경향과 비슷한 모습을 보여준다(Fig. 3). 자연광을 받은 처리구의 전나무의 건물질 생산량이 다른 처리구의 전나무보다 많았다. 자연광의 25%밖에 받지 못한 전나무는 건물질 생산량이 가장 좋지 않음을 알 수 있다. 자연광이 줄어드는 처리구마다 잎, 줄기, 뿌리별로 건물질 생산량이 줄어드는 정도가 비슷함을 알 수 있다. 특히 실험초기인 4월의 건물질량이 49 g이었는데 자연광을 받은 처리구의 전나무의 건물량이 73 g으로 거의 80%정도의 건물질량의 증가를 보여주었다.

광 환경과 수목 생장과의 관계는 생리, 생태적으로 아주 밀접한 관계에 있다. 전나무의 경우 자연광(피음 처리를 하지 않은 실험구)에서 수고 생장이 가장 좋은 것으로 확인이 되었다(Fig. 1). 일반적으로 전나무는 생태적으로 강한 음수이기 때문에 광도가 높은 환경에

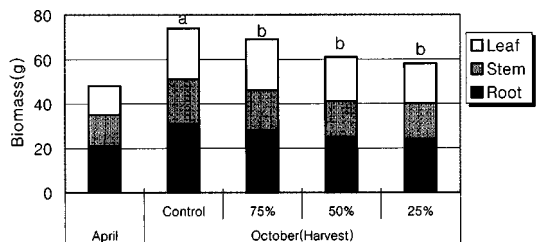


Fig. 3. Biomass changes of *Abies holophylla* seedlings under four different light intensities. Different letters were statistically different at the 5% significant level.

서는 수고 생장이 좋지 않을 것이라고 예상되고 있으나 이와는 반대로 이 연구에서는 광도가 높은 환경에서 수고생장이 가장 좋은 것으로 나타났다. 이러한 사실로 전나무는 어릴 때 음지나 shading이 된 임분의 하층에서 견디는 능력이 큰 것이지 그들이 많은 환경에서 생장이 좋다는 이야기는 아닌 것 같다. 하지만 이 연구에서 재료로 이용한 전나무묘목이 1-1년 생의 어린 묘목의 상태이고 묘목을 분양 받아 이식한지 얼마 되지 않았기 때문에 나타나는 현상일 수도 있다(김영채, 1988). 수고생장을 포함한 다른 생장이 묘목의 뿌리가 일정기간 활착이 되고 안정된 상황에서 해마다 누적되어서 나타나는 것이기 때문에 몇 년 더 피음 처리를 해보는 것이 확실한 결과를 얻을 수 있는 데 필요한 것 같다. 수종은 틀리지만 실제로 2-1년생 잣나무 묘목을 가지고 100%, 63%, 37%, 17%의 피음 처리를 해주었을 때 잣나무의 생장은 63% 태양광선이 들어오는 실험구에서 생장이 가장 좋다는 결과를 볼 때(김영채, 1989) 100% 태양광선이 들어오는 실험구에서 전나무의 수고생장이 가장 좋은 것은 실험 초기에 나타나는 일시적인 현상일 수도 있기 때문이다.

그리고 전나무의 수고생장은 일반적으로 7~8월 사이에 끝나는 것으로 보여 진다. 일반적으로 전나무는 다른 침엽수의 생장형태와 비슷하게 정아가 줄기의 한 가운데 자리잡고 줄기의 생장을 조절하는 고정생장을 하는 침엽수 가운데 대표적인 수종이다(Kozlowski and Pallardy, 1997). 여기서의 결과를 보면 줄기의 수고 생장이 4월경에 시작되어서 한 번 flushing하고 7~8월 사이에 동아가 형성되는 것으로 추정된다. 그러나 침엽수라고 모두 고정생장을 하는 것은 아니다. 테다소나무(*Pinus taeda*)와 대왕솔(*Pinus palustris*) 같은 수종은 미국의 따뜻한 남부지역에 서식하면서 정아를 당년에 새로 형성하면서 1~6회까지 새로운 줄기를 만들어서 수고 성장량이 많고 자유생장을 하는 경우도 있다(이경준, 1997).

전나무의 근원경 생장은 수고생장 형태와는 다르게 피음 처리구의 구분 없이 7월이나 8월에 멈추지 않고 이 시기 이후에도 생장을 계속 하는 것으로 나타난다(Fig. 2). 일반적으로 형성층의 분열은 봄에 줄기 생장이 시작될 때 개시되어 여름에 줄기생장이 정지할 때 함께 정지하지 않고 계속 생장이 더 진행되는 것으로 알려져 있다. 이것은 성장호르몬 중에서 옥옥신이 식

물조직 밑으로 이동하면서 형성층의 분화를 자극하여 일어나는 현상이다(Kozlowski and Pallardy, 1997; 이경준, 1997).

자연광을 100% 받은 실험구의 전나무는, 다른 피음 처리구보다 좋은 수고생장과 근원경 생장으로 건물질 생산량도 가장 많았다(Fig. 3). 특히 자연광을 100% 받은 처리구 이외의 피음 처리구의 건물 생산량은 유의적으로 감소했음을 알 수 있다. 수종은 다르지만 잣나무의 경우 65% 정도의 광도에서 물질 생산량이 100% 자연광을 받고 성장한 묘목보다 더 많다는 결과와는 조금 다르다(김영채, 1988). 하지만 이것도 묘목을 더욱 활착시키고 장기간의 피음 처리를 한 이후에 결과를 다시 한 번 얻어 보는 것이 필요하다. 이 연구에서는 전나무는 4~6월 사이에 가장 높은 생장을 하는 것 같다. 전나무의 경우 4~6월 사이에 flushing을 하여 가장 많은 생장을 하고 동아가 형성되었다. 이것은 전나무와 생장패턴이 비슷한 잣나무의 경우도 5~6월경의 상대 생장률이 다른 시기의 상대생장률보다 높게 나타난 결과와 비슷한 경향을 보여준다(김영채, 1988).

3.2. 엽록소 함량 변화

전나무의 엽록소 a의 함량은 자연광을 100% 받은 처리구의 전나무가 실험 기간 동안 가장 높은 량을 유지한 것을 볼 수 있다(Fig. 4). 수확시기인 10월에는 50%, 25%, 75%의 자연광을 받은 순서로 엽록소 a의 함량이 낮아지는 경향을 보여 준다.

엽록소 b의 함량은 생장이 가장 왕성한 4월과 6월 사이에는 피음처리별로 큰 차이를 보여주지 않다가 6월부터 각 처리구 별로 함량의 차이가 나는 것을 알 수 있다(Fig. 5).

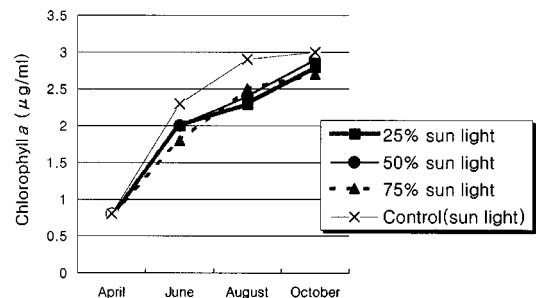


Fig. 4. Chlorophyll a changes of *Abies holophylla* seedlings under four different light intensities.

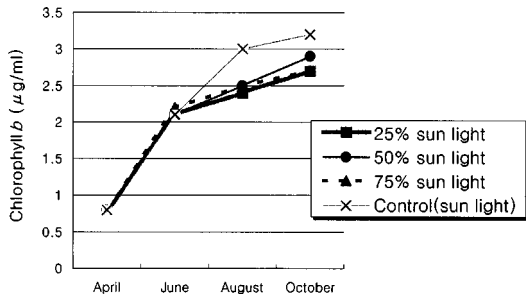


Fig. 5. Chlorophyll *b* changes of *Abies holophylla* seedlings under four different light intensities.

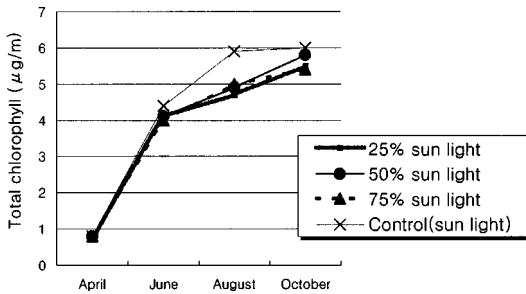


Fig. 6. Total chlorophyll contents changes of *Abies holophylla* seedlings under four different light intensities.

생장이 멈춘다고 보는 10월의 함량은 자연광을 100% 받은 처리구의 전나무가 가장 높았고 50% 자연광을 받은 처리구의 전나무가 그 다음, 그리고 25%와 75%의 자연광을 받은 처리구의 전나무 순서로 낮은 경향을 보여준다.

Fig. 6은 총 엽록소함량의 변화를 보여준다. 이것은 엽록소 *b*와 거의 같은 경향을 보여준다. 생장 시기인 4월~6월에는 처리구별로 큰 차이가 없다가 생장이 멈추는 시기에는 자연광을 받은 처리구의 전나무가 가장 높은 총 엽록소함량을 보여주었다.

본 연구에서 자연광이 적게 들어오는 실험구의 전나무묘목의 엽록소 함량이 낮은 것은(Fig. 4-6) 자연광이 가장 적게 들어오는 실험구에서 수고 생장(Fig 1), 근원경 생장(Fig. 2), 건물질 생장(Fig 3)이 가장 좋지 않은 결과와 밀접한 관계가 있으리라고 생각한다. 낮은 광도아래서 성장한 전나무 묘목은 약한 광도 때문에 엽록소의 활성이 높지 않았을 것이라고 짐작한다.

일반적으로 엽록소함량은 자연 상태에서 광질의 영향을 직접적으로 받는다. 엽록소 *a*와 *b* 모두 녹색파장에서는 빛을 반사하여 그 활성이 낮아지지만 적색에

가까운 파장에서는 빛을 많이 흡수하여 광합성능력의 증진에 도움을 주고있다(Kozłowski and Pallardy, 1997). 하지만 엽록소의 활성은 위에서 언급한 것처럼 광질, 즉 광선의 파장에 따라서 많이 달라지지만 광도의 영향도 받는다. 우와 이(1992)는 참나무 묘목을 자연광을 100%로 하고 자연광의 75%, 50%, 25%로 피음 처리 해주었을 때 자연광의 25%의 실험구의 참나무 묘목의 엽록소 *a*, *b* 그리고 총 엽록소함량이 다른 광도조건 아래 참나무묘목의 엽록소 함량보다 모두 낮게 나타난 것으로 보고하고 있다. 특히 이 연구에서는 엽록소의 함량을 Arnon(1949)의 공식을 변형해서 계산하였는데 광합성능력과 엽록소 함량의 변화와 비슷한 경향으로 나타난다고 보고된 것을 보아서 광도가 아주 약해지면 엽록소의 함량도 줄어들고 더불어 광합성능력도 비례해서 줄어든다는 사실을 짐작하게 해준다. 이러한 사실들을 미루어 피음 처리는 엽록소의 활성을 낮추었고 낮아진 엽록소활성은 광합성의 저하를 유도하여 생장이 좋지 않도록 하는데 기여했을 것으로 짐작된다(Nygren and Kellomaki, 1984; Bjorkman and Holmgren, 1966).

엽록소함량은 많은 보고에서 이미 광합성능력과 밀접한 관계에 있음이 알려져 있다(Gretchen and Percy, 1994; Gutschick, 1988). 그리고 엽록소 함량과 활성(Chlorophyll fluorescence)는 수목생리, 생태학적인 여러 분야에서 생장과 환경반응을 판단하는 유용한 척도가 되고 있다(Gutschick, 1988). 또한 대기오염이나 shading 같은 스트레스에서도 엽록소에 대한 활성은 수목의 건전도를 평가하는 중요한 척도가 될 수 있다(Grimm and Fuhrer, 1992; Reich, 1983; Kudson et al., 1977). 그렇기 때문에, 전나무의 생장과 광도와 관계의 관계를 더욱 명확히 알려면 앞으로 엽록소에 대한 연구와 더불어서 광합성능력에 대한 측정도 함께 이루어져야 할 것이다.

위에서 언급한 결과를 모두 종합하면, 전나무 1-1 묘목은 100% 자연광을 받을 때 수고, 근원경 생장, 건물질 생산량 모두 가장 좋은 성장을 보였다. 이러한 결과는 단지 묘포장의 토양조건에서 인공 피음 처리를 했을 때의 결과이긴 하지만 전나무도 광도가 낮아지면 생장이 오히려 저해된다는 것을 알려 주고 있다. 엽록소 함량은 자연광이 낮은 실험구에서 가장 좋지 않게 나타난 것으로 미루어 광도가 낮아지면 엽록소함량도

낮아진다는 것을 알 수 있다. 그러나 전나무 묘목의 피음 효과에 대한 성장반응은 오랜 기간을 두고 관찰해야 하며 엽록소함량, 묘목의 성장과 밀접한 관계에 있는 광합성에 대한 결과도 종합해야 할 것이다.

IV. 적 요

전나무(*Abies holophylla*)의 광도에 따른 성장광과 엽록소함량의 계절적인 변화를 관찰하기 위해서 전나무 1-1묘목을 이용하여 광도를 피음막으로 자연광 상태($1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 자연광의 75% 광도, 자연광의 50% 광도, 자연광의 25% 광도의 4가지로 조절하였다. 이들 묘목을 각각 상주대학교 묘포장에 $30 \text{ cm} \times 30 \text{ cm}$ 간격으로 100개체씩 반복하여 식재하여 수고, 근원경 성장, 물질 생산량 및 엽록소의 함량을 비교하였다.

100% 자연광을 받은 전나무가 수고, 근원경 성장, 건물질 생산량 모두 가장 좋은 성장을 보였다. 전나무 1-1묘목은 오히려 광도가 낮아지면 생장이 저해되는 경향을 보여 주고 있다. 엽록소 함량(*a*, *b*, 총 엽록소 함량)은 광도가 낮은 실험구에서 가장 좋지 않게 나타난 것으로 미루어 광도가 낮아지면 엽록소함량도 낮아진다는 것을 알 수 있다. 그러나 전나무 묘목의 피음 효과에 대한 성장반응은 오랜 기간을 두고 관찰해야 하며 엽록소함량, 묘목의 성장과 밀접한 관계에 있는 광합성에 대한 연구도 있어야 할 것이다.

사 사

연구비를 지원해 준 상주대학교 산업과학연구소에 진심으로 감사드립니다.

인용문헌

권기원, 최정호, 김선아, 송영문, 1997: 천연갱신 보원을 위한 임간 묘포 조성, 묘목생산 및 식재 기술 방안. 국립림 경영 현대화 산학 협동 실연 연구보고서(VIII), 산림청, 196-229.

김영채, 1988: 무기적 요인이 잣나무 유묘의 생육에 미치는 영향에 관한 연구(VII).이식상에서의 증량생장에 대한 피음처리 영향. 한국임학회지, **77(1)**, 100-108.

김영채, 1989: 잣나무 묘목의 생육환경에 따른 성장 해석적 연구. 한국임학회지, **78(3)**, 314-321.

김종진, 홍성각, 홍한표, 1998: 소나무, 낙엽송 및 자작나무의 시설 양묘시 적정 광주기 및 장일 처리 보조광의 적정 광도 구명. 산림과학논문집, **58**, 135-145.

심경구, 이경재, 최태상, 최만봉, 심상렬, 김용식, 최상범, 진희성, 조영환, 김영빈, 남정칠, 심우경, 1993: 조경수목학. 문운당, 서울, p. 386.

우수영, 이돈구, 1992: 광도와 양묘 조건을 달리 했을 때 상수리나무 묘목의 광합성과 Ribulose-diphosphate carboxylase의 활성에 미치는 영향. 한국임학회지, **81(1)**, 11-20.

이경준, 1997: 수목생리학. 서울대학교 출판부, 서울, p. 514.

이창복, 1980: 수목학. 향문사, 서울, p. 235.

Arnon, D. I., 1949: Copper enzymes in isolated chloroplasts, polyphenol-oxidase in *Beta vulgaris*, *Plant Physiol.*, **24**, 1-15.

Björkman, O. and P. Holmgren, 1966: Photosynthetic adaptation to light in plants native to shaded and exposed habitats, *Plant Physiol.*, **19**, 854-859.

Gretchen, F. S. and R. W. Pearcy, 1994: Regulation of photosynthetic induction state by the magnitude and duration of low light exposure, *Plant Physiol.*, **105**, 1115-1123.

Grimm, A. G. and J. Fuhrer, 1992: The response of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) to ozone at higher elevations. III. Response of leaf and canopy gas exchange and chlorophyll fluorescence to ozone flux, *New Phytologist*, **122**, 321-328.

Gutschick, V. P., 1988: Optimization of specific leaf mass, internal CO₂ concentration and chlorophyll content in crop canopies. *Plant Physiol.*, **26(4)**, 525-537.

Kimmins, J. P., 1987: *Forest Ecology*, Macmillan Publishing Company, New York, p. 531.

Kozlowski, T. T. and S. G. Pallardy, 1997: *Physiology of Woody Plants* (2nd Eds.), Academic Press, London, p. 411.

Kudson, L. L., T. W. Tibbitts and G. E. Edwards, 1977: Measurement of ozone injury by determination of leaf chlorophyll concentration. *Plant Physiol.*, **60**, 606-608.

Mohammed, G. H., W. D. Binder and S. L. Gillies, 1995: Chlorophyll fluorescence: A review of its practical forestry applications and instrumentation. *Scandinavian J. For. Res.*, **10**, 383-410.

Nygren, M. and S. Kellomaki, 1984: Effects of shading on leaf structure and photosynthesis in young Birches, *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh., *Forest Ecol. and Management.*, **7**, 119-132.

Omata, T. and N. Murata, 1981: *Methods in photosynthesis research*. Kyoris Pub. Co. Tokyo, 295-297.

Reich, P. B., 1983: Effects of low concentrations of ozone on net photosynthesis, dark respiration and chlorophyll contents in aging hybrid poplar leaves, *Plant Physiol.*, **73**, 291-296.