

Research Article

Open Access

## 단감(*Diospyros kaki*)의 동상해 평가를 위한 엽록소 형광 이미지 분석법의 활용

유성영<sup>1</sup>, 박소현<sup>1</sup>, 이민주<sup>1</sup>, 박종용<sup>2</sup>, 강홍규<sup>2</sup>, 강성구<sup>3\*</sup>, 김태완<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>환경대학교 식물생태화학연구소, <sup>2</sup>환경대학교 식물생명환경과학과, <sup>3</sup>한국농수산대학교 과수학과

### Application of Chlorophyll a Fluorescence Imaging Analysis for Selection of Rapid Frozen Sweet Persimmon Fruits

Sung Young Yoo<sup>1</sup>, So Hyun Park<sup>1</sup>, Min Ju Lee<sup>1</sup>, Jong Yong Park<sup>2</sup>, Hong Gyu Kang<sup>2</sup>, Sung Ku Kang<sup>3\*</sup> and Tae Wan Kim<sup>1,2\*</sup> (<sup>1</sup>Institute of Ecological Phytochemistry, Hankyong National University, Ansong 17579, Korea, <sup>2</sup>Department of Plant Life and Environmental Science, Hankyong National University, Ansong 17579, Korea, <sup>3</sup>Department of Fruit Science, Korea National College of Agriculture and Fisheries, Jeonju 54874, Korea)

Received: 20 May 2015 / Revised: 31 July 2015/ Accepted: 10 September 2015

Copyright © 2015 The Korean Society of Environmental Agriculture

This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

#### Abstract

**BACKGROUND:** In Korea, sweet persimmon(*Diospyros kaki*) cultivation is front to abiotic stresses such as frost damage at fruit maturing stage. The cold and rapid freezing stresses are most damaging to fruit production which is most actively progressed in late fall. This study was performed to evaluate the validity of chlorophyll fluorescence imaging(CFI) technology to determine the degree of frost damage in sweet persimmon fruits.

**METHODS AND RESULTS:** The sweet persimmon fruits were measured separately for each treatment(15, 30, 60 minutes) at 24 hours after treatment(HAT) rapid freezing. A CFI FluorCam (FC 1000-H, PSI, Czech Republic) was used to measure the fluorescence images of the fruits. In rapid freezing for 15 minutes, photochemical parameters were not changed. However, in rapid freezing for 30 and 60

minutes, photochemical parameters were lowered. Especially,  $F_m$ ,  $F_v$ ,  $F_v/F_m$  and  $\Phi PSII$  values were declined under rapid freezing.

**CONCLUSION:** In our study, it was clearly indicated that the rapid freezing could be a stress in sweet persimmon fruits. The CFI analysis and its related parameters are applicable as a rapid assessing technique for the determination of frost damage.

**Key words:** Chlorophyll Fluorescence Imaging, Frost Damage, Rapid Freezing, Sweet Persimmon

#### 서론

지구 온난화로 인해 평균 기온의 뚜렷한 상승 경향이 보이고 있으나, 이러한 현상은 지역별로 일관되지 않고 기온의 상승폭이 다양하게 나타나고 있으며, 기후변화에 따른 이상기상 현상이 보다 빈번히 발생하고 있다(Lee *et al.*, 2010).

최저 기온의 상승으로 우리나라 대부분의 지역에서 서리 현상일수가 감소하는 추세에 있으나 몇몇 지역의 경우 오히려 증가(Kwon, 2006)하는 것으로 보고되었으며, 국지적으로 발생하는 이상저온으로 인한 농작물의 피해가 우려되고 있는 실정이다.

\*Corresponding author: Tae Wan Kim  
Phone: +82-31-678-4750; Fax: +82-31-678-4751;  
E-mail: taewkim@hknu.ac.kr

\*Co-corresponding author: Sung Ku Kang  
Phone: +82-63-238-9171; Fax: +82-63-238-9179;  
E-mail: talkung@korea.kr

**Table 1. Summary of the Chlorophyll fluorescence parameters (modified from Gorbe et al's data, 2012)**

Fluorescence parameters <sup>x</sup>	Definition
F <sub>0</sub>	Minimal chlorophyll fluorescence intensity measured in the dark-adapted state, when all PSII reaction centres are open
F <sub>m</sub>	Maximal chlorophyll fluorescence intensity measured in the dark-adapted state during the application of a saturating pulse of light
F' <sub>m</sub> (F <sub>m</sub> _Lss)	Maximal chlorophyll fluorescence intensity measured in the light-adapted state during the application of a saturating pulse of light
F <sub>s</sub> (F <sub>t</sub> _Lss)	Chlorophyll fluorescence intensity measured at the steady-state after subjecting the sample to non-saturating actinic illumination
F <sub>v</sub>	Variable chlorophyll fluorescence (F <sub>m</sub> -F <sub>0</sub> ) measured in the dark-adapted state, when non-photochemical processes are minimum
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	Maximum quantum yield of PSII photochemistry measured in the dark-adapted state
NPQ=(F <sub>m</sub> -F' <sub>m</sub> )/F' <sub>m</sub>	Stern-Volmer non-photochemical quenching coefficient
ΦPSII=(F' <sub>m</sub> -F <sub>s</sub> )/F' <sub>m</sub>	Effective quantum yield of photochemical energy conversion in PSII
R <sub>fd</sub> =F <sub>d</sub> /F <sub>s</sub> =(F <sub>m</sub> -F <sub>s</sub> )/F <sub>s</sub>	Chlorophyll fluorescence decrease ratio. Rfd is an indicator of the photosynthetic quantum conversion and is correlated with CO <sub>2</sub> fixation rates

\* F<sub>0</sub><sup>x</sup>, Minimal chlorophyll fluorescence intensity; F<sub>p</sub>, Fluorescence in the peak; F<sub>m</sub>, Maximal chlorophyll fluorescence intensity; F'<sub>m</sub>, Maximal chlorophyll fluorescence intensity measured in the light-adapted state; F<sub>s</sub>, Chlorophyll fluorescence intensity measured at the steady-state; F<sub>v</sub>, Variable chlorophyll fluorescence; F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>, Maximum quantum yield of PSII photochemistry; NPQ, non-photochemical quenching; ΦPSII, Effective quantum yield of photochemical energy conversion in PSII; R<sub>fd</sub>, Chlorophyll fluorescence decrease ratio.

과수의 경우 개화기 및 수확기를 전후한 서리나 저온 등 동상해로 인해 과실의 품질저하가 발생한다. 단감 재배는 수확시기의 첫서리 피해가 문제되고 있으며, 과육이 물러지며 과실의 저장성 및 상품성이 저하 되는 등의 문제가 발생한다 (Hwang *et al.*, 2001).

최근에는 기후변화에 따른 한발, 동상해 등 기상이변으로 인한 농작물 피해를 예측, 평가하는데 기상자료(Kwon, 2006; Lee *et al.*, 2010), 식재위치 및 작과방향(Kang *et al.*, 2014), 엽록소 형광 반응(Yoo *et al.*, 2012, 2013) 등 다양한 방법을 이용한 연구가 시도되고 있다.

엽록소 형광 현상은 Kautsky와 Hirsch(1931)의 광합성 과정 중 빛의 섭광에 의한 CO<sub>2</sub> 흡수동화의 변화원인에 대한 연구에서 비롯되었으며, 비파괴적 방법을 통한 식물체의 비생물학적 스트레스(abiotic stress) 지표 및 건전생장에 관한 정량적인 평가를 할 수 있는 분석법이다. 지금까지 chlorophyll a의 형광현상을 응용하여 광합성 기구의 일련반응을 해석하려는 연구가 많이 시도되어 왔다(Govindjee, 1995; Strasser *et al.*, 2000, 2004; Maxwell and Johnson, 2000; Mosenqvist and Kooten, 2003; Papageorgiou *et al.*, 2007; Baker, 2008; Lazar and Schansker, 2009; Lee *et al.*, 2014).

엽록소 형광 이미지(Chlorophyll fluorescence imaging) 분석법을 이용해 비생물학적 스트레스에 대한 광화학적 생리 지표 연구가 활발히 이루어 졌으며, 현재 광합성계 II(PSII) 광화학반응에서의 최대 양자수득률을 나타내는 변

수(F<sub>v</sub>/ F<sub>m</sub> Ratio)가 보편적으로 활용되고 있다(Govindjee, 1995, 2004).

엽록소 형광 이미지 분석 기술은 식물의 잎뿐만 아니라 과일 색소(Pigment)의 광화학 반응 측정 및 광합성 능력 평가가 가능한 것으로 보고되었다(Nedbal and Whitmarsh, 2004; Zushi *et al.*, 2012).

지금까지 저온 및 고온 스트레스에 의한 엽록소 형광 반응 연구는 주로 식물의 잎(Wahid and Gelani, 2007; Ogwen *et al.*, 2009)이나 사과(Chen and Cheng, 2009; Yoo *et al.*, 2014)에 한정되어 있으며, 단감에 대한 연구는 전무한 실정이다.

본 연구에서는 엽록소 형광 이미지 분석 기술을 이용하여 단감의 급속 냉각에 따른 광화학 반응 해석 및 동상해 평가에 활용하기 위해 실시하였다.

## 재료 및 방법

### 재료 및 동상해 처리

동상해가 과실에 미치는 영향을 측정하기 위해 시중에 유통되는 단감 '부유'를 경기도 안성의 마트에서 구매 후 1일간 냉장(4℃) 보관하였다.

동상해 처리는 드라이아이스(Dry ice)를 단감 상단 중앙에 올려놓은 후 15분, 30분 및 60분간 급속 냉각하였다. 이때, 드라이아이스가 완전히 승화되기 전 5분 간격으로 교체하여 냉각 처리가 유지되도록 하였다.

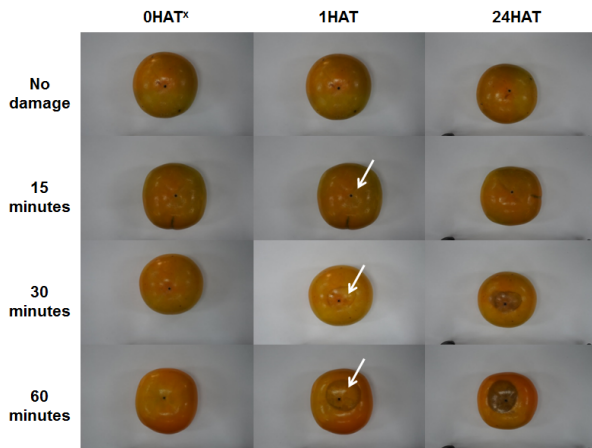


Fig. 1. Changes in photographic illustration of frost damage for sweet persimmon fruits(HRT: Hours after treatment). Arrows indicate the freezing stressed regions of sweet persimmon fruits.

\* HATx, hours after treatment

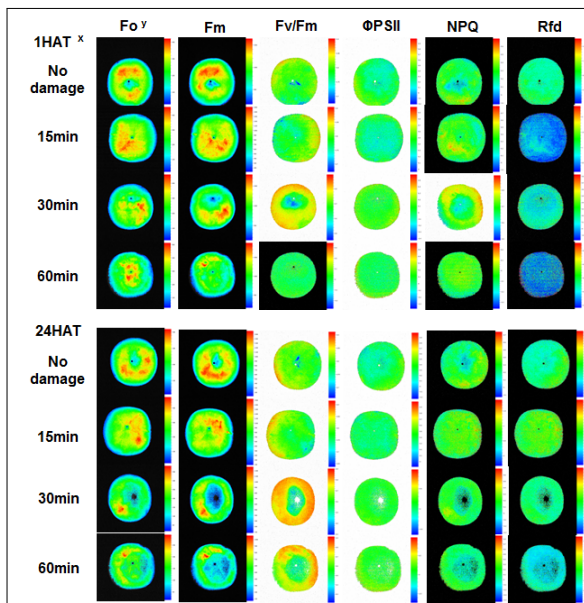


Fig. 2. Changes in Chlorophyll fluorescence imaging( $F_o$ ,  $F_m$ ,  $F_v/F_m$ ,  $\Phi$ PSII, NPQ, and Rfd) of sweet persimmon fruits under different frost damage conditions.

\* HATx, hours after treatment;  $F_o$ , Minimal chlorophyll fluorescence intensity;  $F_m$ , maximal chlorophyll fluorescence intensity;  $F_v/F_m$ , Maximum quantum yield of PSII photochemistry;  $\Phi$ PSII, Effective quantum yield of photochemical energy conversion in PSII; NPQ, non-photochemical quenching; Rfd, Chlorophyll fluorescence decrease ratio.

#### 엽록소 형광 이미지(Chlorophyll Fluorescence Imaging) 측정

단감의 동상해 처리 전, 처리 후 1시간, 처리 후 24시간 간격으로 엽록소 형광 이미지 측정기(FC 1000-H, PSI, Czech Republic)을 이용하여 암적응(엽록소 형광분석기 챔버에서

30분간 암처리) 상태에서 Quenching kinetics analysis 방법으로 측정하였다(Genty *et al.*, 1990; Barbagallo *et al.*, 2003). 이때, 단감은 동상해 처리 후 상온(20°C)에서 보관하여 엽록소 형광 측정에 사용하였다. FC 1000-H의 분석조건은 화학 광선(actinic light, red LED); 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 연속광원(saturating light, moderate light); 1,250  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이었다.

#### 광화학 반응 해석

측정된 엽록소 형광 매개 변수는 FluorCam version 7.0(PSI, CZ)을 이용해 Gorbe 등 (2012)이 제시한 방법에 의해 분석하였다(Table 1).

#### 통계분석

통계분석은 SAS package version 9.02(SAS Institute Inc., USA)을 이용하여 동상해 처리별 광화학 반응 비교를 실시하였다.

## 결과 및 고찰

#### 엽록소 형광 이미지(CFI) 특성

단감부유'의 동상피해 평가를 위해 급속 냉각 처리 30분 및 60분 처리하여 상온 보관한 과실의 외형 변화를 조사한 결과 1시간 후 수침상이 나타났으며, 24시간 후 짙은 갈색으로 변하는 것으로 나타났다(Fig. 1).

그러나 본 연구의 15분 냉각 처리한 과실에서는 뚜렷한 변화가 없었으며, 수침상 및 변색은 60분 처리구 과실에서 더 큰 변화가 일어남을 확인하였다.

엽록소 형광 이미지(CFI)는 각각의 매개변수(Parameter) 형광 강도에 의한 색의 변화를 근거로 하여 분석 하였다(Fig. 2). 이때, 각 처리구 단감의 형광 강도 범위 내에서 파란색은 형광 강도가 가장 낮고 붉은색의 형광 강도가 가장 높음을 나타낸다.

본 연구에서 냉각 처리한 단감의 암적응 최소 형광량( $F_o$ )는 0~500, 암적응 최대 형광량( $F_m$ ), 암적응 광계II 최대 양자수율( $F_v/F_m$ ), 명적응 광계II 광화학 에너지 전환 효율( $\Phi$ PSII) 및 비광화학적 소광(NPQ)는 0~1.0, 그리고 엽록소 형광 감소율( $R_{fd}$ )는 0~3.0의 범위에서 분포하였다.

냉각 처리 1시간 후  $F_o$ 는 모든 처리구에서 변화가 없었으나, 30분 냉각 처리구의 엽록소 형광 이미지( $F_m$ ,  $F_v/F_m$ ,  $\Phi$ PSII, NPQ,  $R_{fd}$ )에서 과실 상단 중앙에 타원형의 형태로 파란색으로 변해 동상피해를 받았음을 확인했다.

그러나 60분 냉각 처리구에서는 1시간 후  $F_v/F_m$  ratio를 제외한 형광 매개변수에서는 뚜렷한 변화가 나타나지 않았으며, 24시간 후 피해 유무를 확인할 수 있었다. 이는 60분 냉각 처리한 부분은 물론이고, 그 주변까지 냉기 피해를 받아 모든 부위가 광화학적 활성이 낮아진 결과 이미지상 확인이 어려운 것으로 판단된다.

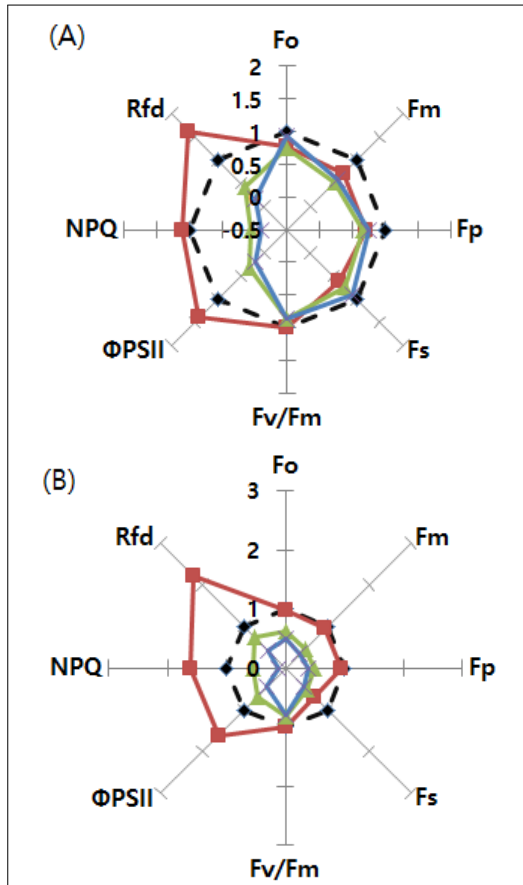


Fig. 3. Polar plot analysis of changes in chlorophyll fluorescence parameter during different times of frost damage condition(A: 1 hour after frost damage condition, B: 24 hours after frost damage condition). The values of no damage (black color) parameter were radially fixed on 1.0 comparing to others under frost damage condition (red color: 15minutes, green color: 30minutes, blue color: 60minutes).

\*  $F_o$ , Minimal chlorophyll fluorescence intensity;  $F_p$ ,  $F_m$ , maximal chlorophyll fluorescence intensity;  $F_v/F_m$ , Maximum quantum yield of PSII photochemistry;  $\Phi$  PSII, Effective quantum yield of photochemical energy conversion in PSII; NPQ, non-photochemical quenching; Rfd, Chlorophyll

### 광화학적 특성

무피해과(no damage)와 냉각 피해과의 암적응 최소( $F_o$ ), 최대( $F_m$ ) 및 변동( $F_v$ ) 형광량을 비교 분석하였다(Fig. 3A, B). 15분 냉각 처리한 단감은 엽록소 형광 이미지에서 냉각 피해 확인이 어려웠으나 형광량을 정량화한 분석에서 처리 1시간 후의  $F_o$ ,  $F_m$ ,  $F_v$  형광량에서 각각 23~29% 감소했고, 24시간 후 무피해과 수준으로 회복하였다. 그리고 30분과 60분 냉각처리한 단감의 1시간 후  $F_o$ ,  $F_m$ ,  $F_v$  형광량은 동일한 감소 경향을 보였으며,  $F_m$ 과  $F_v$  형광량이 크게 감소(43~54%)하는 것으로 나타났다.

냉각 피해과의  $F_o$ ,  $F_m$  및  $F_v$  형광량은 무피해과에 비해 크게 감소( $P < 0.001$ )하며 현저한 차이를 보였다(Table 2).

광계II 암적응 최대 양자수득률( $F_v/F_m$  ratio)은 15분 냉각 처리구에서는 0.79 범위에서 변화가 없었다. 그러나 30분 및 60분 처리구에서 24시간 후 각각 19%, 21% 감소하며, 매우 낮은(0.63~0.64)  $F_v/F_m$  ratio를 보였다(Table 2).

일반적으로 건전한 식물의 광계II 암적응 최대 양자수득률( $F_v/F_m$  ratio)은 0.8 내외로 알려져 있다(Baker, 2008). 그러나 0°C 이하의 온도 조건에서  $F_v/F_m$  ratio가 감소한다는 연구 결과도 보고되었다(Devisscher and Malek, 1993; Adams and Perkins, 1993). 대부분의 식물에서  $F_v/F_m$  ratio는 비생물학적 스트레스에 대한 광억제 현상 등의 스트레스 생리지표로 활용되고 있으며(Bjorkman and Demmig, 1987; Johnson *et al.*, 1993), 단감의 냉각 처리에 대한 스트레스 정량적 평가에  $F_v/F_m$  ratio가 활용 가능할 것으로 판단된다.

명적응 단계의 광계II 광화학 에너지 전환 효율( $\Phi$ PSII)에서도 30분 및 60분 처리구의  $F_v/F_m$  ratio와 유사한 감소(32~54%) 경향을 보였으며, 15분 처리구에서 무피해과(0.22)에 비해 오히려 40% 증가(0.35)하였다.

일반적으로, 비광화학적 소광(NPQ)은 광화학 에너지 전환 과정 중 발생하는 광합성 기구의 에너지 손실을 의미하며, 스트레스 조건에서 증가하는 것으로 알려져 있다(Genty *et al.*, 1990; Havaux *et al.*, 1991; Johnson *et al.*, 1993).

그러나 본 연구에서 냉각 처리한 단감의 비광화학적 소광(NPQ)은 15분 냉각 처리구에서 무피해과(0.24)에 비해 60% 증가했고, 30분 및 60분 동안 냉각 처리한 단감은 각각 46%, 87% 감소하는 것으로 나타났다( $P < 0.001$ ). 따라서 냉각 처리에 의한 과실의 NPQ 감소는 엽록소 형광 현상 감소로 인해 모든 광화학 기구(PSII, PSI)의 활성 감소 및 광합성 전자전달 억제에 기인하는 것으로 판단된다.

엽록소 형광 감소율( $R_{fd}$  ratio)은 온도, 광, 산소 및 수분 등 환경변화에 의한 광화학 기구의 소광 및 전자전달 속도 등과 관련하여 식물의 건전성을 평가할 수 있는 매개변수(Lichtenthaler and Rinderle, 1988; Bolhar-Nordenkampt and lechner, 1988)로서 무처리구 및 15분 냉각 처리한 과실에서는 증가했으며, 30분 이상의 냉각 처리에 의해 급격히 감소하며 이후 회복되지 않았다( $P < 0.001$ ).

### 결론

본 연구는 엽록소 형광 이미지(CFI) 분석 기술을 활용해 단감'부유'의 동상피해 평가의 적용 가능성을 알아보기 위해 실시하였다. 동상 피해과의 엽록소 형광 이미지 측정된 결과 15분 냉각 처리한 단감에서는 뚜렷한 피해 현상을 확인할 수 없었으며, 30분 및 60분 냉각 처리한 단감에서 동상 피해 부위에서 광화학 에너지 감소로 인한 색의 변화가 나타났다. 또한, 광화학적 매개변수(Parameter) 분석 결과 냉각 처리구(15분, 30분, 60분)에서 공통적으로  $F_o$ ,  $F_m$ ,  $F_v$ 가 감소했으며,  $F_v/F_m$  ratio, NPQ 및 Rfd는 30분과 60분 냉각 처리구에서

**Table 2. Comparison of photochemical parameters in the sweet persimmon fruits under different frost damage conditions**

Parameter	1 hours after frost damage				24 hours after frost damage				
	No damage	15 minutes	30 minutes	60 minutes	No damage	15 minutes	30 minutes	60 minutes	
F <sub>o</sub> <sup>z</sup>	350a <sup>w</sup>	270abc	259bc	322ab	306ab	298ab	190cd	156d	*** <sup>x</sup>
F <sub>m</sub>	1780a	1279bcd	918def	1023cde	1508ab	1433abc	702ef	503f	***
F <sub>v</sub>	1431a	1009bc	659cd	701cd	1202ab	1135ab	512d	347d	***
F <sub>p</sub>	1439a	1017bc	933bc	1058ab	1311ab	1232ab	648cd	496d	***
F' <sub>o</sub>	334a	254b	258ab	323ab	292ab	275ab	183c	155c	***
F' <sub>m</sub>	1432a	1003b	907bc	1051b	1215ab	1031b	589cd	477d	***
F <sub>s</sub>	1112a	685bc	830ab	1006a	954ab	671bc	490c	426c	***
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	0.80a	0.79a	0.69ab	0.69ab	0.80a	0.79a	0.64ab	0.63b	Ns <sup>y</sup>
ΦPSII	0.23b	0.32a	0.08de	0.04e	0.22b	0.35a	0.15c	0.10cd	***
NPQ	0.25b	0.28b	0.01d	-0.03d	0.24b	0.39a	0.13c	0.03cd	***
R <sub>fd</sub>	0.30c	0.48b	0.12de	0.05e	0.38c	0.84a	0.28c	0.16d	***

\* a<sup>w</sup>, Means which letter are not significantly different(Duncan's test,  $p < 0.05$ ); \*<sup>x</sup>,  $p < 0.001$  significance level in student's t-test; Ns<sup>y</sup>, Not significance; F<sub>o</sub><sup>z</sup>, Minimal chlorophyll fluorescence intensity; F<sub>p</sub>, Fluorescence in the peak; F<sub>m</sub>, Maximal chlorophyll fluorescence intensity; F<sub>v</sub>, Variable chlorophyll fluorescence; F'<sub>o</sub>, Minimal chlorophyll fluorescence intensity measured in the light-adapted state; F'<sub>m</sub>, Maximal chlorophyll fluorescence intensity measured in the light-adapted state; F<sub>s</sub>, Chlorophyll fluorescence intensity measured at the steady-state; F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>, Maximum quantum yield of PSII photochemistry; ΦPSII, Effective quantum yield of photochemical energy conversion in PSII; NPQ, non-photochemical quenching; R<sub>fd</sub>,

감소하는 것으로 나타났다. 따라서 F<sub>o</sub>, F<sub>m</sub>, F<sub>v</sub>, F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> ratio, NPQ 및 R<sub>fd</sub> 등 6개의 매개변수가 단감의 동상해에 대한 광화학 생리지표로 활용 가능한 것으로 판단된다.

또한 F<sub>o</sub>, F<sub>m</sub> 및 F<sub>v</sub>는 동상해에 대해 민감하게 반응하며 약한 수준의 동상해에도 적용 가능할 것으로 사료되었다.

### Acknowledgement

This work was financially supported by Rural Development Administration Agenda project No. PJ008578062012.

### References

- Adams, G. T., & Perkins, T. D. (1993). Assessing cold tolerance in *Picea* using chlorophyll fluorescence. *Environmental and Experimental Botany*, 33(3), 377-382.
- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89-113.
- Barbagallo, R. P., Oxborough, K., Pallett, K. E., & Baker, N. R. (2003). Rapid, noninvasive screening for perturbations of metabolism and plant growth using chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology*, 132(2), 485-493.
- Björkman, O., & Demmig, B. (1987). Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170(4), 489-504.
- Bolhar-Nordenkamp, H. R., & Lechner, E. G. (1988). Temperature and light dependent modifications of chlorophyll fluorescence kinetics in spruce needles during winter. *Photosynthesis Research*, 18(3), 287-298.
- Chen, L. S., & Cheng, L. (2009). Photosystem 2 is more tolerant to high temperature in apple (*Malus domestica* Borkh.) leaves than in fruit peel. *Photosynthetica*, 47(1), 112-120.
- Devisscher, G., & Malek, L. (1993). Freezing sensitivity and genetic variation in forest hardness of black spruce seedling using chlorophyll a variable fluorescence. *Plant Physiology*, 102, 83.
- Havaux, M., Strasser, R. J., & Greppin, H. (1991). A theoretical and experimental analysis of the q<sub>P</sub> and q<sub>N</sub> coefficients of chlorophyll fluorescence quenching and their relation to photochemical and nonphotochemical events. *Photosynthesis Research*, 27(1), 41-55.
- Hwang, K. H., Lee, J. T., Yun, J. I., Hur, S. O., & Shim, K. M. (2001). Characteristics of nocturnal cooling at a pear orchard in frost-prone area. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology*, 3(4), 206-214.
- Johnson, G. N., Young, A. J., Scholes, J. D., & Horton, P.

- (1993). The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant, Cell & Environment*, 16(6), 673-679.
- Kang, S.K., Ahn, K. H., Choi, S. T., Do, K. R., & Cho, K. S. (2014). Effect of Planting Site and Direction of Fruiting on Fruit Frost Damage in Persimmon (*Diospyros kaki* 'Fuyu') Fruits from Environment-friendly Orchard, *Korean Journal of Organic Agriculture*, 22(4), 789-799.
- Kautsky, A., & Hirsh, A. (1931). Neue Versuche zur Kohlensäure Assimilation, in: *The Science of Nature*, 19(48), 964.
- Kwon, Y. A. (2006). The spatial distribution and recent trend of frost occurrence days in South Korea. *Journal of the Korean Geographical Society*, 41(3), 361-372.
- Genty, B., Harbinson, J., & Baker, N. R. (1990). Relative quantum efficiencies of the two photosystems of leaves in photorespiratory and non-respiratory conditions. *Plant Physiology and Biochemistry (Paris)*, 28(1), 1-10.
- Gorbe, E., & Calatayud, A. (2012). Applications of chlorophyll fluorescence imaging technique in horticultural research: A review. *Scientia Horticulturae*, 138, 24-35.
- Govindjee, E. (2004). Chlorophyll a fluorescence: a bit of basics and history, in: (eds. Papageorgiou, G. C., Govindjee, E.), *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*, *Advances in Photosynthesis and Respiration (Vol. 19, pp. 1-41)*. Springer, Dordrecht. The Netherlands.
- Govindjee, E. (1995). Sixty-three years since Kautsky: chlorophyll a fluorescence. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22(2), 131-160.
- Stirbet, A. (2012). Chlorophyll a fluorescence induction: a personal perspective of the thermal phase, the J-I-P rise. *Photosynthesis Research*, 113(1-3), 15-61.
- Lazár, D., & Schansker, G. (2009). Models of chlorophyll a fluorescence transients, in: (eds. Laisk, A., Nedbal, L. Govindjee.), *Photosynthesis in Silico: Understanding Complexity from Molecules to Ecosystems*, *Advances in Photosynthesis and Respiration (Vol. 29, pp. 85-123)*. Springer, Dordrecht. The Netherlands.
- Lee, J. G., Kim, Y. J., & Jeong, S. H. (2010). The Climatological Regional Characteristics of the Occurrence of Extraordinary Temperature Events Associated with Cropcultivation. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology*, 12(3), 157-172.
- Lee, S. E., Yoo, S. Y., Kim, D. Y., Ko, T. S., Ok, Y. S., & Kim, T. W. (2014). Proteomic evaluation of the response of soybean (*Glycine max* var *Seoritae*) leaves to UV-B. *Plant Omics Journal*, 7(3), 123.
- Lichtenthaler, H. K., & Rinderle, U. (1988). The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. *CRC Critical Reviews in Analytical Chemistry*, 19 (Sp. 1), S29-S85.
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659-668.
- Nedbal, L., & Whitmarsh, J. (2004). Chlorophyll fluorescence imaging of leaves and fruits. In *Chlorophyll a Fluorescence* (pp. 389-407). Springer Netherlands.
- Ogwen, J. O., Song, X. S., Hu, W. H., Shi, K., Zhou, Y. H., & Yu, J. Q. (2009). Detached leaves of tomato differ in their photosynthetic physiological response to moderate high and low temperature stress. *Scientia Horticulturae*, 123(1), 17-22.
- Papageorgiou, G. C., Tsimilli-Michael, M., & Stamatakis, K. (2007). The fast and slow kinetics of chlorophyll a fluorescence induction in plants, algae and cyanobacteria: a viewpoint. *Photosynthesis Research*, 94(2-3), 275-290.
- Rosenqvist, E., & van Kooten, O. (2003). Chlorophyll fluorescence: a general description and nomenclature. in: (eds. De Ell, J. R., Toivonen, P. M. A.), *Practical Applications of Chlorophyll Fluorescence in Plant Biology* (pp. 31-77). Springer US.
- Strasser, R. J., Srivastava, A., & Tsimilli-Michael, M. (2000). The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. in: (eds. Yunus, M., Pathre, U., Mohanty, P.), *Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation*, (pp. 443-480), Taylor and Francis, London, UK.
- Strasser, R. J., Tsimilli-Michael, M., Srivastava, A. (2004). Analysis of the chlorophyll fluorescence transient, in: (eds. Papageorgiou, G. C., Govindjee, E.), *Chlorophyll Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*, *Advances in Photosynthesis and Respiration (Vol. 19, pp. 321-362)*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61(3), 199-223.
- Yoo, S. Y., Eom, K. C., Park, S. H., & Kim, T. W. (2012). Possibility of Drought stress Indexing by Chlorophyll Fluorescence Imaging Technique in Red Pepper (*Capsicum annuum* L.). *Korean Journal of Soil Science and Fertilizer*, 45(5), 676-682.
- Yoo, S. Y., Ferrah, S., & Kim, T. W. (2014). Chlorophyll fluorescence imaging analysis for fresh quality assessment of apple and kiwi fruits preserved under

- different storage conditions. *International Journal of Advanced Information Science and Technology (IJAIST)*, 29, 60-68.
- Yoo, S. Y., Lee, Y. H., Park, S. H., Choi, K. M., Park, J. Y., Kim, A. R., Hwang, S. M., Lee, M. J., Ko, T. S., & Kim, T. W. (2013). Photochemical Response Analysis on Drought Stress for Red Pepper (*Capsiumannuum* L.). *Korean Journal of Soil Science and Fertilizer*, 46(6), 659-664.
- Zushi, K., Kajiwara, S., & Matsuzoe, N. (2012). Chlorophyll a fluorescence OJIP transient as a tool to characterize and evaluate response to heat and chilling stress in tomato leaf and fruit. *Scientia Horticulturae*, 148, 39-46.