

광합성의 생리생태(1) - 광도와 엽육내 CO₂ 분압 변화에 대한 광합성 반응 -

김판기¹ · 이은주²

¹서울대학교 농업과학공동기기센터, ²서울대학교 생명과학부
(2001년 5월 17일 접수)

Ecophysiology of Photosynthesis 1: Effects of Light Intensity and Intercellular CO₂ Pressure on Photosynthesis

Pan-Gi Kim¹ and Eun Ju Lee²

¹National Instrumentation Center for Environmental Management,
Seoul National University, Suwon 441-744, Korea

²School of Biological Sciences, Seoul National University, Seoul 151-742, Korea
(Manuscript received 17 May 2001)

1. 머리말

녹색식물과 같이 독립영양생물이 빛에너지를 이용하여 CO₂와 물로 탄수화물을 만드는 일련의 반응을 광합성이라 한다. 그 일련의 반응 중에서(그림 1) 반응 I과 II는 틸라코이드(thylakoid)에서, 반응 III은 스트로마(stroma)에서, 반응 IV는 엽록체내와 세포질에서 일어나는 반응의 상호작용에 의하여 나타난다. 과거에는 반응 I과 II를 명반응, 반응 III과 IV를 암반응이라 부르기도 하였다.

이러한 광합성의 반응 기작은 식물의 종류가 달라도

일반적으로는 같다. 그러나 지구상의 다양한 환경변화에 적응·진화하는 과정에서 반응 III의 과정에 다른 탄소고정 기작을 가지고 있는 식물이 있다. 이러한 다른 탄소고정 기작을 가지고 있는 식물을 C4 식물 및 CAM 식물이라 하며, 이 식물을 그림 1에 제시한 4개의 일반적인 기작을 가지고 있는 식물과 구별하고 있다. 4개의 일반적인 기작을 가지고 있는 식물을 C3이라 하는데 지구상에 존재하는 식물의 90% 이상이 여기에 속한다.

한편, 식물의 광합성 능력은 잎의 질소함량과 매우 밀접한 관계에 있는데, 이것은 잎에 함유된 전 질소의 70% 이상이 광합성과 관련된 단백질이나 효소 등을 구성하고 있기 때문이다(Hikosaka and Terashima, 1995; Makino and Osmond, 1991). 따라서 식물이 높은 광합성 능력을 유지하여 활발한 생활활동을 하기 위해서는 다량의 질소를 필요로 한다. 그러나 질소는 생태계에서 식물이 필요로 하는 영양원소 가운데 부족하기 쉬운 원소 중의 하나이다. 따라서 광합성 관련 연구의 관점을 '식물을 둘러싸고 있는 다양한 환경 변화에 적응하기 위하여 한정된 질소를 어떻게 효과적으로 이용하여 광합성 활동을 영위하는가?'에 두는 것도 매우 흥미로운 과제의 하나로 생각된다.

여기서는 최근의 광합성측정기와 환경제어 기술의

그림 1. 고등식물의 광합성 반응 모식도.

발달로 측정이 손쉬워진 각종 단기적 환경변화(광, 온도, CO₂ 농도 등)에 대한 광합성반응을 Farquhar *et al.*(1980, 1982)의 광합성 반응모델을 토대로 하여 해석하고자 한다. 그리고 이어서 장기적인 환경 변화에 식물이 적응하기 위하여 광합성계의 빛과 질소의 이용 효율을 높이는 물질배분에 관하여 기술할 예정이다.

2. 광합성과 질소의 배분

광합성 반응 I은 빛에너지를 잎 안에 흡수하는 단계에서부터 시작되는데, 이 반응의 대부분은 엽록소분자에서 수행된다. 엽록소분자는 단백질과 모두 결합하여 여러 종류의 엽록소단백질 복합체를 형성한다. 이 단백질은 잎에 함유된 질소의 10-20%에 해당하는 많은 양이며, 특히 집광성 엽록소 a/b 단백질 복합체(LHC II)가 전 질소의 6%로 비교적 많은 편에 속한다(그림 2). 흡수된 빛에너지는 반응중심 엽록소에 전달되어 전하가 분리되고 전자가 방출된다. 여기서 방출된 전자는 이어서 전자전달계에 전달되고, 한편에서는 이러한 연쇄과정과 맞물려 물이 분해되어 O₂가 발생하고, 다른 한편에서는 NADPH가 생성된다. 이때 틸라코이드막 안팎의 H⁺의 농도차이에 의하여 발생하는 전기화학에너지를 이용하여 ATP가 생성된다. 이러한 반응을 전자전달·광인산화반응(반응II)이라고 부르며, 이 반응에 필요한 단백질은 잎이 함유하고 있는 전 질소의 10% 정도에 해당한다. 이 중에서도 ATP 합성효소(coupling factor 1, CF1)의 양은 전 질소의 약 2%에 해당한다.

스트로마에서는 틸라코이드에서 생성된 ATP와 NADPH를 사용하여 CO₂로부터 탄수화물을 생성한다. 이 반응이 탄소동화반응(반응 III)이며 이 반응을 수행하는 효소단백질에는 다량의 질소가 함유되어 있다. 특히 단일 단백질이며 CO₂ 고정 효소의 촉매역할을 하는 효소인 Rubisco(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase)에 20-30%의 질소가 함유되어 있다.

그림 2. 광합성계 단백질의 엽내 질소 분배(牧野와 前, 1994).

광합성의 최종산물은 전분과 당으로 전분은 엽록체에서 합성되고 당은 세포질에서 생성된다(반응 IV). 이 합성 과정에서 脫인산화 과정을 거치게 되는데 여기서 발생한 인산(Pi)은 순환 재이용되어 ATP생산에 필요한 인산의 공급원이 된다. 인산의 순환 재이용 과정은 식물의 광합성 속도를 결정하는 제한적 요인으로 작용하기도 하므로 생리학적으로 매우 중요한 의미를 갖고 있다. 이 반응에 관련되어 배분되는 질소의 양이 어느 정도 인지는 명확하지 않으나, 牧野(1999)에 의하면 약 5% 정도로 추정하고 있다.

이상과 같이 엽내 전 질소의 70% 이상이 광합성계 단백질에 배분되고 있으나, Evans and Seemann(1989), Hikosaka and Terashima(1995)에 의하면 이 모두가 광합성에 사용되는 것은 아니라 대략 전 질소의 50-60%만이 광합성에 활용된다고 한다.

3. 광도변화에 대한 광합성 반응

빛은 광합성의 에너지원으로 사용되므로 빛이 약할 때 광합성 효율이 낮고, 빛이 강할 때 광합성 효율이 높아지게 된다. 그러나 光度(Photosynthetic Photon Flux Density; PPFD)가 일정 이상이 되면 더 이상 광합성속도(net photosynthesis rate)가 높아지지 않는다(그림 3). 여기서는 광-광합성곡선(light response curve)이 어떻게 결정되는가를 이해하기 위하여 광도에 따라서 광합성속도가 직선적으로 증가하는 초기단계와, 광도가 증가하여도 더 이상의 광합성을 상승이 나타나지

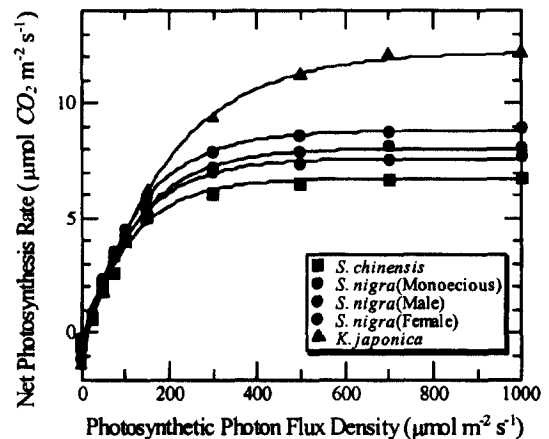


그림 3. 우리나라에 분포하는 오미자속 식물의 광-광합성 곡선(김판기 등, 1999). 측정시의 CO₂ 분압은 36 Pa, 온도는 25°C이다.

않는 광포화점 이후에 대하여 논하고자 한다.

3.1. 약광조건에서의 광합성

Kok 효과(Kok, 1948; Sharp *et al.*, 1984)가 비교적 작게 나타나는 PPFD $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 이하의 광도에서는 광도와 광합성의 관계가 직선적이다(그림 4). 이 직선부분에 대해서 직선회귀를 구하면, 회귀식 $y = a + bx$ 가 되는데, 여기서 y 의 절편인 a 는 호흡속도이며, x 의 절편인 $-alb$ 는 광보상점(light compensation point)이다. 기울기 b 는 흡수한 단위 광양자(photon)의 광합성 양을 나타내며, 광-광합성곡선의 초기 기울기(initial slope)로 apparent quantum yield라고 부른다. 저자는 apparent quantum yield를 純量子收率로 번역하여 사용하고 있다(김판기 등, 2001). 순양자수율은 약광조건에서의 광합성능력(photosynthetic capacity)을 나타내는 지표가 되고, 빛에너지를 화학에너지로 변환시키는 광화학계의 활성을 나타낸다(Evans, 1987; Wilmotte and Moore, 1973). 순양자수율은 외부의 스트레스를 받지 않고 일정한 환경조건에서 성장한 식물은 일반적으로 기온 25°C , 이산화탄소의 농도가 $350 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ air}$ 이면 대략 $0.04\text{--}0.06 \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$ 를 나타내며(Bjokman and Demmig, 1987), 중간·중내의 차이가 크게 없는 것으로 알려져 있다. 그러나 생육 환경조건에 따라서는 $0.07 \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$ 이상의 값과 $0.04 \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$ 이하의 값을 나타내는 경우도 있다(김판기 등 2001, Ro *et al.* 2001). 순양자수율이 0.04 mol CO_2

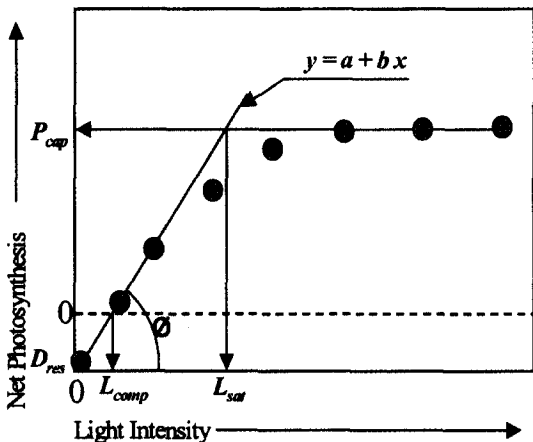


그림 4. 광-광합성곡선을 이용한 암호흡(D_{res}), 광보상점(L_{comp}), 광포화점(L_{sat}), 광합성 능력(P_{cap}), 순양자수율(b)의 산출.

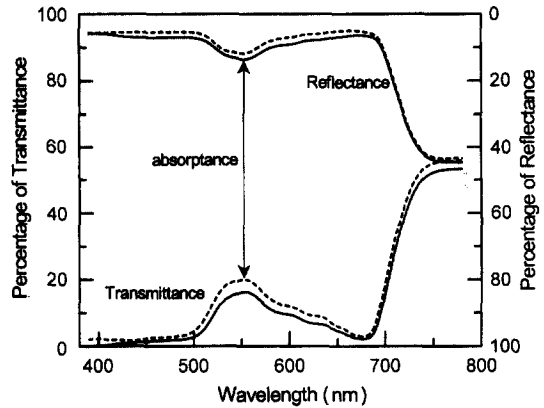


그림 5. 이태리포플러 잎의 파장별 투과율, 반사율, 흡수율(김판기 등, 2001).

$\text{mol}^{-1} \text{ photon}$ 이하의 값을 나타내는 경우는 強光障害(photoinhibition) 등으로 인하여 광화학계가 손상을 받았기 때문이다. 이론적으로 실현 가능한 최대 양자수율(quantum yield)은 $0.125 \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$ 인데 현실적으로는 이 보다 낮은 값을 나타내는데, 이것은 광호흡(photo respiration)이 가장 큰 원인으로 평가되고 있다.

순양자수율을 높이기 위해서는 잎 표면에 도달한 빛을 많이 흡수하거나 흡수된 빛을 최대한 효율적으로 이용하여야 하는데, 대부분의 경우는 잎에 도달한 빛의 전부가 흡수되지 않고, 약 10% 가량은 반사되거나 투과되고 나머지 90% 가량이 흡수된다(그림 5). 잎에 도달한 빛의 흡수율(absorptance)은 엽록소 함량이 많을수록 높아지는 $y = 0.97x(x + 0.67)$ 의 상관관계를 가지고 있으며(Adams *et al.*, 1990; Gabrielsen, 1948), 대부분의 초본식물은 동일한 곡선을 나타낸다(Evans, 1994). 그러나 잎 표면이 거친 수목은 이와는 다르게 나타난다(Syversten *et al.*, 1995).

3.2. 강광조건에서의 광합성

약광조건에서는 광도에 비례하여 광합성이 증가하는데, 이때의 광합성은 광도에 의하여 결정된다. 그러나 광도가 높아지면서 광도의 증가에 따른 광합성 속도의 상승이 나타나지 않게 되는데, 이때의 광도를 광포화점(light saturation point)이라 한다. 이 영역에서는 광합성 속도를 결정하는 요인이 빛에너지를 이용하여 CO_2 를 고정하는 단백질의 능력에 달려 있다. 따라서 광합성계 단백질의 함량이 많을수록 광합성 능력도

높아진다. 또한 엽내 질소의 대부분이 광합성계 단백질에 배분되어 있으므로 질소의 함량에 비례하여 광합성 속도가 높게 나타나며, 엽내 질소함량과 광합성속도는 직선 회귀의 상관관계를 나타낸다(Evans, 1989; Field and Mooney, 1986; Hirose and Werger, 1987a,b; Mooney *et al.*, 1978, 1981; Osman and Milthorpe, 1971). 이 회귀직선은 식물의 종에 따라서 크게 다르다(Evans, 1989; Field and Mooney, 1986; Hikosaka *et al.*, 1998).

3.3. 광-광합성 곡선의 작성

식물의 물질생산을 연구하는 생태학 분야에서는 광도가 PFD 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 에서 광도에 따른 광합성의 상승이 나타나지 않는 강광조건까지의 광-광합성관계의 곡선을 일반적으로 Michaelis-Menten의 식(1)을 적용하였다. 그러나 이 식은 약광조건에서의 광합성속도와 최대 광합성속도를 나타내는 강광조건에서의 광합성 속도에서 실측치와 계산치의 차이가 매우 크다는 문제점이 있다(古川, 1991; Day *et al.*, 1985).

$$A = \frac{bI}{1+aI} \quad (1)$$

A ; 광합성속도

I ; 광도($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

a, b ; 계수

Thornley(1976)는 Michaelis-Menten의 直角雙曲線式을 사용하지 않고 非直角雙曲線式(2)를 사용하여, 측정치와 계산치의 차이를 줄일 수 있었다.

$$A = \frac{\phi I + A_{max} - ((\phi I + A_{max})^2 - 4\phi I \theta A_{max})^{0.5}}{2\theta} - R \quad (2)$$

ϕ ; 초기 기울기

I ; 광도

A_{max} ; 최대 광합성 속도

θ ; 곡선의 曲率

R ; 호흡속도

그러나 식(2)는 변수가 많고, 곡선의 곡률을 산출하여야 한다는 단점이 있다. 이러한 단점을 보완하기 위하여 Kume and Ino(1993)는 asymptotic exponential equation이라 불리는 식(3)을 사용하였다.

$$A = A_{max} \left(1 - \exp\left(-\frac{\phi I}{A_{max}}\right) \right) - R \quad (3)$$

광-광합성 곡선의 변수는 식물의 종류나 잎에 따라서 매우 다르게 나타나므로 모든 잎의 광-광합성 곡선을 조사하여야 한다. 그러나 측정하고자 하는 시료의 수가 많은 경우는 현실적으로 어려운 점이 많이 발생하므로 광-광합성 곡선의 변수를 추정할 수 있는 새로운 변수를 탐색하여 산출하기도 한다(Anten *et al.*, 1995; Gutschick and Wiegand, 1988; Hirose and Werger, 1987).

4. CO₂ 농도에 대한 광합성 반응

광합성 작용에 의하여 CO₂가 고정되기 위해서는 우선 기공을 통하여 CO₂가 엽내에 확산되고, 세포와 세포 사이에 존재하는 氣相의 間隙을 통과하여, 엽육세포의 세포벽에 도달한다. 그 다음, 세포벽과 세포막을 통과하여 세포질에 확산된 후, 엽록체 포막을 통과하여 스트로마에 도달한다. 이와 같은 CO₂ 이동은 특별한 기구에 의하여 이루어지는 것이 아니고, 농도차이에 비례하는 물리적 확산에 의하여 이루어진다. 따라서 광합성에서는 CO₂ 농도를 分壓(Pa)으로 표현하는 것이 바람직하다.

스트로마에 도달한 CO₂는 탄소고정계(그림 1의 반응III, 반응IV)에서 rubisco에 의하여 RuBP(ribulose-1,5-bisphosphate)에 고정되게 된다(carboxylation). Rubisco는 CO₂뿐만 아니라 O₂를 RuBP에 고정시켜(oxygenation) phosphoglycolic acid를 생성하는 광호흡 작용의 촉매역할도 하여, 탄소고정과 광호흡이 길항적으로 작용하게 된다. 따라서 대기 중의 CO₂ 농도가 상승하면 광호흡이 억제되면서 광합성속도가 상승하게 된다(그림 6). 그러나 대기 중의 CO₂ 농도가 더욱 상승하게 되면 광합성 속도가 더 이상 증가하지 않는다. 일반적으로 C3식물은 CO₂ 60-100 Pa, C4식물은 CO₂ 30-40 Pa로 알려져 있다.

여기서는 Farquhar *et al.*(1980)에 의하여 이론적인 모델을 설립하고, Sharkey(1985)에 의하여 일부 수정되어, 광합성 연구에서 일반적으로 사용되고 있는 CO₂ 분압에 대한 광합성의 생화학적 반응을 토대로 해서, 측정조건이 광포화점의 광도와 기온 25°C인 경우의 葉肉內 CO₂ 농도(C_i)에 대한 광합성(A) 반응(A-C_i curve)을 기술하고자 한다.

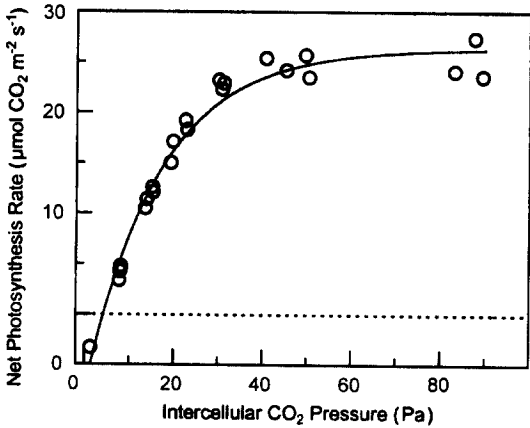


그림 6. 이태리포플러의 A-Ci curve(김판기 등, 2001). 측정 은 PPFD 1000 µmol m⁻² s⁻¹, 25°C에서 수행하였다. 엽육내 CO₂ 포화를 나타내는 Ci의 분압은 약 40 Pa이며, 이때 외기의 CO₂ 분압은 60 Pa 정도이다.

4.1. 葉肉內 CO₂ 농도의 산출

엽육내 CO₂ 농도는 최초로 Moss and Rawlins(1963)가 광합성 속도와 증산 속도로부터 산출한 이래로 많은 연구자들이 엽육세포의 광합성 활성을 평가하는 지표로 사용하고 있으며, 측정계기의 기술발전으로 산출 방법이 개량되어 보다 정확한 값을 산출할 수 있게 되었다.

엽육내 CO₂ 농도 산출방법의 대표적인 연구로는 기공이 잎 양면에 존재하는 식물을 실험 재료로 사용한 Sharkey et al.(1981)의 실험을 들을 수 있다. 그들은 잎 양면에 개방식과 폐쇄식 同化箱(assimilation chamber; 그림 7)을 설치한 다음, 개방식의 동화상에서 측정된 광합성속도와 증산속도로 엽육내 CO₂ 농도를 산출하고, 이 값과 폐쇄식 동화상에서 측정된 CO₂ 농도가 동일하다는 것을 증명하고자 하였다. 실험결과 폐

쇄식 동화상의 CO₂ 농도가 산출한 엽육내 CO₂ 농도보다 5~10 µmol CO₂ mol⁻¹ air 정도의 낮은 값을 나타내게 되었다. 그러나 이 차이가 세포 간극의 확산 저항 때문임을 설명하고, 산출한 엽육내 CO₂ 농도가 타당한 것으로 하였다. Caemmerer and Farquhar(1981)는 이를 보완하여, 증산작용에 의한 동화상 出口의 流量이 증가함에 따라 CO₂ 농도에 미치는 영향을 고려하여 식(4)를 발표하였다. 최근 엽육내 CO₂ 농도를 자동 산출해주는 휴대용 광합성측정장치(Li-6400, Li Cor Inc.)는 이 식을 채택하고 있다.

$$C_i = \frac{(g_{ic} - E/2)C_a - A}{g_{ic} + E/2} \tag{4}$$

C_i: 葉肉內 CO₂ 농도(µmol CO₂ mol⁻¹ air)

g_{ic}: CO₂에 관련된 conductance의 합 (mol CO₂ m⁻² s⁻¹)

E: 증산속도(mol H₂O m⁻² s⁻¹)

C_a: 外氣의 CO₂ 농도(µmol CO₂ mol⁻¹ air)

A: 광합성속도(µmol CO₂ m⁻² s⁻¹)

4.2. 葉肉內 CO₂ 농도와 광합성의 결정 인자

일반적으로 효소를 매개로 하는 반응은 基質의 농도가 낮은 영역에서는 반응속도가 기질의 농도에 비례하여 직선적으로 증가하나, 기질의 농도가 높아짐에 따라 반응속도의 증가가 둔화되며, 기질의 농도가 높은 영역에서는 일정 이상의 반응속도를 나타내지 않는다. 이러한 효소의 반응은 Michaelis-Menten식(1)으로 나타낼 수 있는데, 엽육내의 CO₂ 분압과 광합성 속도의 관계도 rubisco 효소의 촉매반응이라는 점을 생각하면 당연히 식(1)로 그 관계를 나타낼 수 있다. 그러나 광합성 반응에서는 rubisco에 의하여 1분자씩의

그림 7. 개방식 동화상과 폐쇄식 동화상의 공기 흐름 모식도.

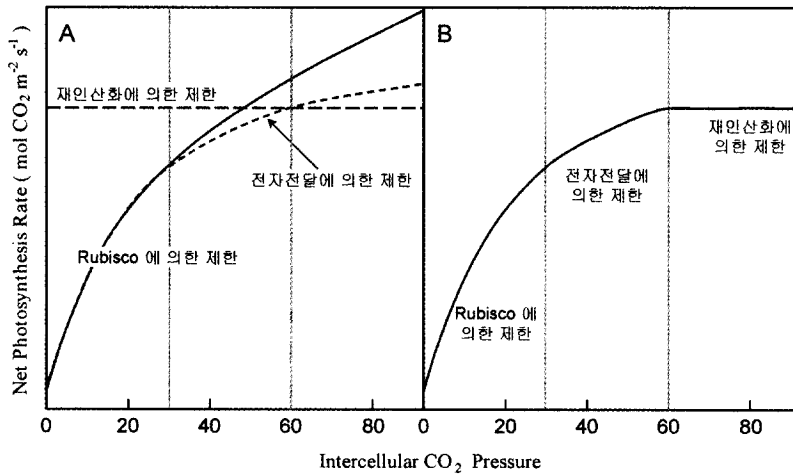


그림 8. 엽육내 CO₂ 농도에 대한 광합성반응의 모델(牧野, 1999). A: 영역별 광합성속도의 제한요인, B: A의 결과로 나타나는 광합성속도 반응.

RuBP와 CO₂가 화합되어 2분자의 PGA를 생성되는 반응(carboxylation)과 1분자씩의 RuBP와 O₂가 화합되어 PGA와 PGIA 1분자씩을 생성하는 반응(oxygenation)이 동일한 부위에서 일어나 길항적으로 작용하므로, RuBP, O₂, CO₂를 기질로 생각할 수 있다. 따라서 엽육내 CO₂ 농도에 대한 광합성의 반응(A-Ci curve) 해석도 광합성을 결정짓는 요인에 따라서 다르다(그림 8).

엽육내의 CO₂를 동화하는 첫 반응은 RuBP와 CO₂를 화합시켜 2PGA를 생성하는 반응이며 이 반응은 rubisco가 촉매로 작용한다. 엽육내의 CO₂ 분압이 낮은 영역에서는 기질인 CO₂가 부족한 상태이므로 촉매 역할을 하는 rubisco의 함량에 의하여 광합성속도가 결정된다(rubisco limited rate). CO₂ 분압에 따른 광합성속도의 상승이 직선적으로 증가하는 구간의 회귀 직선 $y = a + bx$ 의 기울기 b 를 탄소고정효율(carboxylation efficiency)이라 하며, 탄소고정효율은 광합성에서 CO₂ 고정계 효소인 rubisco의 활성 또는 함량을 반영하고 있다(牧野, 1999; 彦坂, 1997; Farquhar et al., 1980). 그리고 이 회귀직선에서 y 절편인 a , 즉 C_i 의 값이 0 Pa일때의 CO₂ 교환속도를 광호흡속도(photorespiration)를 의미하는데, 이 값을 광호흡 속도의 절대 값으로 간주하기에는 많은 문제점이 있으나, 광호흡 속도의 지표로서 일반적으로 사용되고 있다(김판기 등, 2001; 古川, 1978; Ro et al., 2001).

C_i가 증가하여 대기의 CO₂ 농도보다 높아지면 광화

학계의 전자전달 활성화에 의하여 광합성 속도가 결정되는데, 이 영역에서는 C_i가 증가하여도 CO₂의 수용체인 RuBP의 재생속도는 거의 일정하다. 그러나 rubisco는 일정한 속도로 재생·공급되는 RuBP에 C_i의 분압 증가에 해당하는 양만큼의 탄소고정을 촉매하기 때문에 여기에 해당하는 양만큼의 광합성속도 증가를 나타낸다.

여기에 C_i가 더 높아지면 엽록체에서의 전분합성이나 세포질에서의 당합성에 따른 무기인산의 재생속도에 의하여 광합성이 결정된다. 이 반응은 엽육내 CO₂나 O₂의 분압에 의존하지 않고 광합성의 최종산물생성 반응(그림 1의 반응IV)에 의하여 광합성속도가 결정되며, 이러한 결과로 광합성속도는 더 이상의 증가를 나타내지 않는 CO₂ 포화상태에 도달한다.

인용문헌

김판기, 이갑연, 김세현, 한상섭, 1999: 우리나라에 분포하는 오미자과 2속 3종의 잎 형질 및 광합성 특성. 한국농림기상학회지 1, 90-96.
 김판기, 이용섭, 정동준, 우수영, 성주한, 이은주, 2001: 광환경이 내음성이 서로 다른 3수종의 광합성 생리에 미치는 영향. 한국임학회 90, 투고중.
 牧野 周, 前 忠彦 1994: C3型植物葉の最大光合成能力と葉身窒素. 化學と生物 32, 409-413.
 牧野 周 1999: 光と炭酸ガスを獲得するための植物の窒素利用の戰略. 化學と生物 37, 335-340.
 彦坂幸毅 1997: 生育環境の變化に對する個葉光合成系の順

- 化. 日本生態學會誌 **47**, 295-300.
- 古川昭雄 1978: 光呼吸とCO₂補償点. in 環境植物學, 田崎忠良(編著), 朝倉書店, 東京, 103-114.
- 古川昭雄 1991: 個葉の光合成と環境要因. 日本生態學會誌 **41**, 279-297.
- Adams III, W. W., Winter, K., Schreiber, U. and Schramel, P. 1990: Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in relationship to changes in pigment and element composition of leaves of *Platanus occidentalis* L. during autumnal leaf senescence. *Plant Physiology*, **93**, 1184-1190.
- Anten, N. P. R., Schieving, F., Medina, E., Werger, M. J. A. and Schuffelen, P. 1995: Optimal leaf area indices in C3 and C4 mono- and dicotyledonous species at low and high nitrogen availability. *Physiologia Plantarum*, **95**, 541-550.
- Bjorkman, O. and Demmig, B. 1987: Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, **170**, 489-504.
- Caemmerer, S. von and Farquhar, G. D. 1981: Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, **153**, 376-387.
- Day, D. A., De Vos, O. C., Wilson, D. and Lambers, H. 1985: Regulation of respiration in the leaves and roots of two *Lelium perenne* populations with contrasting mature leaf respiration rates and crop yields. *Plant Physiology*, **78**, 678-683.
- Evans, J. R. 1987: The dependence of quantum yield on wavelength and growth irradiance. *Australian Journal of Plant Physiology*, **14**, 69-79.
- Evans, J. R. 1989: Partitioning of nitrogen between and within leaves grown under different irradiances. *Australian Journal of Plant Physiology*, **16**, 533-548.
- Evans, J. R. 1994: Developmental constrains on photosynthesis: effects of light and nutrition. *Photosynthesis and the environment*, Baker, N. R. (ed.), Kluwer Academic Press, Dordrecht, 281-304.
- Evans, J. R. and Seemann J. R. 1989. The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: costs, consequences, and control. *Photosynthesis*, Briggs W. R. (ed.), Alan R. Liss Inc., New York. 183-205.
- Farquhar, G. D., Caemmerer, von S. and Berry, J. A. 1980: A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, **149**, 78-90.
- Farquhar, G. D. and Sharkey, T. D. 1982: Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review Plant Physiology*, **11**, 539-552.
- Field, C. and Mooney, H. 1986: The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. *On the economy of form and function*, Givnish, T. J.(ed), Cambridge University Press, Cambridge 25-55.
- Gabrielsen, E. K. 1948: Effects of different chlorophyll concentrations on photosynthesis in foliage leaves. *Physiologia Plantarum*, **1**, 5-37.
- Gutschick, V. P. and Wiegel, F. W. 1988: Optimizing the canopy photosynthetic rate by patterns of investment in specific leaf mass. *American Naturalist*, **132**, 67-86.
- Hikosaka, K., Hanba, Y. T., Hirose, T. and Terashima, I. 1998: Photosynthetic nitrogen use efficiency in woody and herbaceous plants. *Functional Ecology*, **12**, 896-905.
- Hikosaka, K. and Terashima, I. 1995: A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant Cell and Environment*, **18**, 605-618.
- Hirose, T. and Werger, M. J. A. 1987a: Nitrogen use efficiency in instantaneous and daily photosynthesis of leaves in the canopy of *Solidago altissima* stand. *Physiologia Plantarum*, **70**, 215-222.
- Hirose, T. and Werger, M. J. A. 1987b: Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia*, **72**, 520-526.
- Kok, B. 1948: A critical consideration of the quantum yield of chlorella-photosynthesis. *Enzymologia*, **13**, 1-16.
- Kume, A. and Ino, Y. 1993: Comparison of ecophysiological responses to heavy snow in two varieties of *Acuba japonica* with different areas of distribution. *Ecological Research*, **8**, 111-121.
- Makino, A. and Osmond, B. 1991: Effects of nitrogen nutrition on nitrogen partitioning between chloroplasts and mitochondria in pea and wheat. *Plant Physiology*, **96**, 355-362.
- Mooney, H. A., Ferrar, P. S. and Slatyer, R. O. 1978: Photosynthetic capacity and carbon allocation patterns in diverse growth forms of *Eucalyptus*. *Oecologia*, **31**, 103-111.
- Mooney, H. A., Field, C., Gulmon, S. L. and Bazzaz, F. A. 1981: Photosynthetic capacity in relation to leaf position in desert versus old-field annuals. *Oecologia*, **50**, 109-112.
- Moss, D. N. and Rawlins, S. L. 1963: Concentration of carbon dioxide inside leaves. *Nature*, **197**, 1320-1321.
- Osman, A. M. and Milthorpe, F. L. 1971: Photosynthesis of wheat leaves in relation to age, illuminance and nutrient supply. II. Results. *Photosynthetica*, **5**, 61-70.
- Ro, H. -M., Kim, P. -G., Lee, I. -B., Yiern, M. -S. and Woo, S. -Y. 2001: Photosynthetic characteristics and growth responses of dwarf apple (*Malus domestica* Borkh. cv. Fuji) saplings after 3 years of exposure to elevated atmospheric carbon dioxide concentration and temperature. *Trees*, **15**, 195-203.
- Sharkey, T. D., Imai, K., Farquhar, G. D. and Cowan, I. R. 1981: A direct confirmation of the standard method of estimating intercellular partial pressure of CO₂. *Plant Physiology*, **69**, 657-659.
- Sharkey, T. D. 1985: Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: physics, physiology and rate limitations. *Botanical Review*, **51**, 53-105.

- Sharp, R. E., Matthews M. A. and Boyer, J. S. 1984: Kok effect and the quantum yield of photosynthesis. *Plant Physiology*, **75**, 95-101.
- Syvetsen, J. P., Lloyd, J., McConchie, C., Kriedemann, P. E. and Farquhar, G. D. 1995: On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the meshophyll of hypostomatous leaves. *Plant Cell and Environment*, **18**, 149-157.
- Thornley, J. H. M. 1976: Mathematical models. *Plant physiology*, Academic Press, London, 318p.
- Wilmott, A. and Moore, P. D. 1973: Adaptation to light intensity in *Silene alba* and *S. dioica*. *Oikos*, **24**, 458-464.