

광합성의 생리생태 (3) - CO₂ 농도와 온도 상승에 대한 광합성 반응 -

김판기¹ · 이은주²

¹서울대학교 농업과학공동기기센터

²서울대학교 생명과학부

(2001년 11월 9일 수락)

Ecophysiology of Photosynthesis 3: Photosynthetic responses to elevated atmospheric CO₂ concentration and temperature

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 accepted November 9, 2001)

1. CO₂ 농도 및 기온 상승과 광합성

대기중의 CO₂ 농도 상승은 지구온난화의 주원인이 되고 있는데, 1960년대 전반에 320 μmol · mol⁻¹ 이하였던 CO₂ 농도가 화석연료의 사용량 증가, 삼림 벌채 등의 영향으로 근년에는 360 μmol · mol⁻¹ 이상으로 상승하였다(Bagastow *et al.*, 1985). 이러한 추세로 대기중의 CO₂ 농도가 증가한다면 21세기 말에는 CO₂ 농도가 현재의 약 2배로 상승되고, 2~6°C의 기온 상승이 예측되어(Burroughs, 2001) 지구차원의 환경문제로 대두되고 있다.

대기중의 CO₂ 농도가 상승하면 식물은 CO₂ 분압이 높아져 대기에서 광합성기관까지의 CO₂ 확산이 촉진되고 rubisco의 탄소고정반응이 촉진된다. 이와 동시에 탄소고정반응과拮抗적으로 작용하는 광호흡(photorespiration)이 억제된다. 그 결과 C₃ 식물은 광합성 속도가 현재보다 66% 상승하고, C₄ 식물은 4%정도 상승하게 되며(Kimball *et al.*, 1993), 이러한 광합성 속도의 상승으로 건물생산량이 증가하게 된다(Pooter, 1993; 今井, 1988). 그러나 CO₂ 농도가 상승된 조건에서의 생육이 長期化되면 CO₂ 분압 상승에 의한 광합성 촉진반응이 점차鈍化하면서 광합성 능력(photosynthetic capacity)이低下하게 된다. 식물의 종

류에 따라서는 광합성 활성(photosynthetic activity) 그 자체가 저하되기도 하고, 일반 대기중의 CO₂ 농도 조건에서 생육한 개체보다 낮은 광합성 속도를 나타내기도 한다(Campbell *et al.*, 1988; Spencer and Bowes, 1986). 이것은 식물의 생육이 CO₂ 농도가 상승된 조건에서 장기화되면서 광합성기관과 여기에 관여되는 여러 가지 요인의 변화가 있었음을示唆한다.

대기중의 CO₂ 농도가 상승된 조건에서 식물의 생육이 장기화되면서 나타나는 광합성 속도 또는 능력의 저하는 초기의 CO₂ 분압 상승에 의한 광합성 촉진으로 자신의 생명유지와 생장에 필요한 양보다 많은 양의 광합성산물이 생성되고, 과다한 광합성산물이 광합성기관과 그 주변에 축적되어 광합성을 억제하기 때문으로 알려져 있다(牧野, 1999a). 그러나 식물의 종류에 따라서는 높은 CO₂ 농도에서 장기간 생육시켜도 광합성 속도와 능력의 저하가 전혀 없는 식물이 존재한다(Sage *et al.*, 1989; Usuda and Simogawara, 1998). 따라서 상승된 CO₂ 농도 조건에서 나타나는 광합성 속도 또는 능력의 저하를 하나의 원인으로 단정짓기는 매우 어렵다. 여기서는 장기간의 고CO₂ 농도 조건이 식물의 광합성에 미치는 영향에 대하여 정리한 牧野(1999a, b) 및 今井(1988)의 見解와 Ro *et al.* (2001)의 연구결과를 중심으로 서술한다.

2. 탄수화물의 축적

CO₂ 농도가 상승된 조건에서 생육한 식물은 광합성 산물인 당이나 전분과 같은 탄수화물이 광합성기관과 그 주변에 축적되며, 여기에 축적된 탄수화물이 CO₂ 분압 상승에 의한 광합성속도의 촉진작용을 억제한다는 見解가 많은 연구자들에 의하여 제안되었다.

광합성기관에 당 축적이 축적되어 광합성반응이 억제된다는 見解는 광합성작용의 최종산물인蔗糖이蔗糖을合成하는 酵素의 반응을 저해하여 무기인의 再磷酸化가 이루어지지 않아 광합성계 전체의 반응이 일시적으로 억제되는 『蔗糖合成의 feedback阻害(Stitt and Quick, 1989)』를 바탕으로 한 見解이다. 이 見解에 의하면 CO₂ 분압 상승으로 광합성이 촉진되어蔗糖이葉内に 과다하게 축적됨으로서 『蔗糖合成의 feedback阻害』 현상이 발생하여 재인산화 속도가 저하되므로 광합성이 억제된다는 것이다. 그러나 『蔗糖合成의 feedback阻害』 현상이 장기화되면 전분합성이 촉진되는데, 이 과정에서 전분합성은 광합성을 억제하지 않으므로(Neuhaus *et al.*, 1989), 이것은 타당성이 없다.

『蔗糖合成의 feedback阻害』를 제안한 연구자 중에는 당이 광합성계 단백질 유전자의 發現을 억제한다(Sheen, 1990)는 점과 고CO₂ 농도 조건에서 생육한 식물의 rubisco와 mRNA의 양이 감소하여 있다는 점에(Stitt, 1991; Van and Besford, 1996) 주목하여,葉内に 축적된 가용성 당이 2차적으로 광합성계 효소나 thylakoid 단백질을 감소시켰기 때문에 광합성이 억제된다고 한다(Stitt, 1991). 그러나 당의 축적 양과 광합성 단백질의 감소나 mRNA의 감소 양 사이에 정량적 상관관계가 인정되지 않아(Moore *et al.*, 1997), 이 見解도 타당성이 없는 것으로 간주되고 있다.

한편, 전분의 축적과 광합성의 저하와의 관계는 명확한 상관관계가 인정되고 있다. 이 見解에 의하면 통상의 CO₂ 농도 조건에서는 낮에 축적된 전분이 야간에蔗糖으로 분해/변환되어 다른 기관으로 轉流(translocation)되어 엽록체에 존재하는 전분이 거의 없으나, 높은 CO₂ 농도 조건에서는 주간의 높은 광합성에 의하여 야간에 轉流되는 전분보다 많은 양의 전분이 축적되어 있으므로 광합성을 시작하는 아침까지 엽록체에 澱粉粒의 형태로 殘在하여 광합성을 억제한다(Ro *et al.*, 2001; Yelle *et al.*, 1989). 그러나 축적된 전분이 광합성을 저해하는 원인에 대해서는 아직

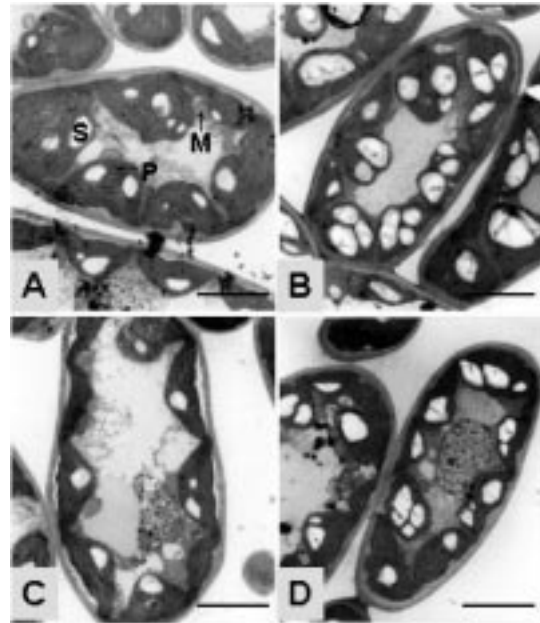


Fig. 1. CO₂ 농도와 온도를 서로 달리한 환경조건에서 3년간 성장한 왜성 사과나무(*Malus domestica* Borkh. cv. Fuji)의 잎에 축적된 전분(Ro *et al.*, 2001). 일반 대기조건(A)과 생육온도가 상승된 조건(C)에 비하여 CO₂ 농도가 증가된 조건(B)과 CO₂ 농도 및 온도가 증가된 조건(D)에서 엽록체내 澱粉粒의 축적량이 현저하게 많다. Scale bar는 5 μ m이다.

명확하게 구명되지 않은 상태이다. 추측되는 원인 중의 하나로는 엽록체에 축적된 澱粉粒이 膜構造를 물리적으로 壓迫하여 파괴하기 때문에 광합성이 저하된다는 것이다(Nafziger and Koller, 1976; DeLucia *et al.*, 1985; Yelle *et al.*, 1989). 그러나 최근에는 Makino (1994), Ro *et al.*(2001) 등의 연구결과를 바탕으로 澱粉粒이 엽록체내의 CO₂ 확산을 방해하기 때문에 광합성이 억제된다는 見解가 일반화되고 있다(Fig. 1). 이 見解는 CO₂ 확산이 광합성을 결정하는 인자로서 역할이 큰 경우, 즉 CO₂ 분압이 낮은 조건에서 광합성을 측정하면 고CO₂ 농도에서 성장한 식물의 광합성 억제가 현저하게 나타나고, 높은 CO₂ 분압 조건에서는 광합성 억제 현상이 매우 미약하게 나타난다는 점이 이를 뒷받침하고 있다(Fig. 2).

CO₂ 농도가 상승한 조건에서 생육한 식물의 광합성 억제 현상은 광합성산물의 저장형태에 따라서 다르게 나타난다. 광합성산물을 전분의 형태로 우선 저장하는 콩(Nafziger and Koller, 1976), 강남콩(Sage *et al.*, 1989), 목화(DeLucia *et al.*, 1985) 등은 엽록체내에

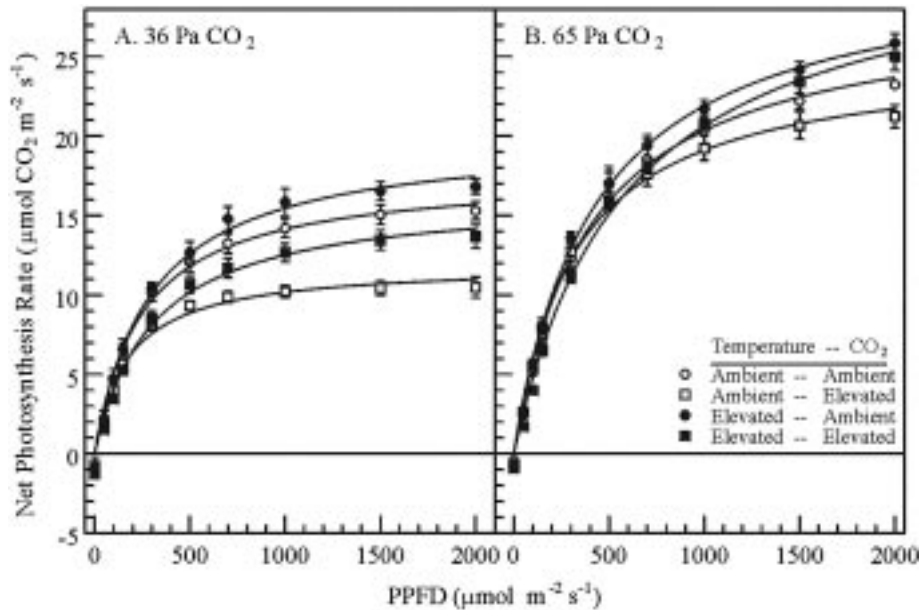


Fig. 2. CO₂ 농도와 온도를 서로 달리한 환경조건에서 왜성 사과나무를 3년간 생장시킨 후, 36 Pa CO₂와 65 Pa CO₂ 조건에서 조사한 광-광합성곡선(Ro *et al.*, 2001). CO₂ 분압이 36 Pa CO₂인 경우(A)는 각 처리구간의 차이가 크게 나타나지만, 65 Pa CO₂인 경우(B)는 각 처리구간의 차이가 작다.

축적되는 전분의 양이 많고, 광합성 억제 현상이 현저하게 나타난다. 그러나 可溶性 糖으로 저장하는 벼, 보리 등은 엽내 전분의 함량이 높아지기는 하나, 전분을 우선적 저장형태로 하는 식물에 비하여 그 함량이 매우 낮으며, 광합성 억제 현상이 비교적 작게 나타난다(Nakano *et al.*, 1997; Theobald *et al.*, 1998). 이러한 연구결과들은 고CO₂ 농도조건에서 생육한 식물은 광합성 억제가 전분이 광합성기관과 그 주변에 축적되어 엽록체 내에서의 CO₂ 확산을 방해함으로써 나타나는 현상임을 나타내고 있다.

3. 재배실험에 사용한 풋트의 크기

고CO₂ 농도 조건에서 생육하는 식물의 풋트 크기가 크면 CO₂ 분압 상승에 의한 광합성촉진 효과가 크게 나타나고, 생육기간의 장기화에 따른 광합성 억제 현상도 미세하게 나타난다(Arp, 1991). 그리고 재배실험에 사용한 풋트의 크기와 CO₂ 분압 상승에 의한 광합성촉진 효과 및 생육기간이 장기화되면서 나타나는 광합성억제 현상과의 상관관계가 인정된다. 이러한 견해는 풋트의 크기가 식물에 공급되는 영양분의 양에 기인한다는 견해(Conroy *et al.*, 1986; Ellsworth *et*

al., 1995; McConnaughay *et al.*, 1993; Nie *et al.*, 1995)와 일맥상통하는 것으로서, 풋트가 크면 식물체에 공급되는 영양분이 충분하므로 CO₂ 분압 상승에 따른 광합성촉진의 효과가 크게 나타나고, 풋트가 작으면 CO₂ 분압이 상승하여도 식물에 공급되는 영양분 부족으로 광합성계 단백질의 함량이 낮아 광합성촉진 효과가 작게 나타난다. 그리고 생육기간이 장기화되면 개체가 성장하게 되므로 양분요구도가 높아지는데, 풋트 내의 영양분은 생육초기에 비하여 상대적으로 적어진다. 따라서 풋트가 작은 경우는 영양부족에 의한 광합성 억제 현상이 현저하게 나타나는 것으로 해석된다.

그러나 영양조건과 CO₂ 농도를 서로 달리하여 조사한 연구에 의하면 영양부족에 대한 반응과 고CO₂ 농도 조건에 대한 반응이 서로 다르게 나타나며(Sims *et al.*, 1998a), 풋트 크기의 영향을 배제한 일반 토양이나 대규모의 환경제어 시설에서 실험한 연구에서도 엽록체에 전분이 축적되고 광합성 억제현상이 나타난다(Jacob *et al.*, 1995; Ro *et al.*, 2001; Testy, 1995). 더욱이 個葉 1枚의 CO₂ 농도조건을 상승시켜도 탄수화물의 함량이 높아진다는(Sims *et al.*, 1998b) 점을 고려하면 고CO₂ 농도조건에서 생육한 식물은 광합성 억제를 영양조건만으로 해석하기는 곤란하다.

4. Sink의 요구도

CO₂ 농도가 상승된 조건에서 생육하는 식물은 초기에 CO₂ 분압 상승에 의하여 광합성이 촉진되나, 장기화되면 야간에 轉流되는 양보다 많은 양의 광합성산물이 엽록체에 澱粉粒의 형태로 축적됨으로서 CO₂ 분압 상승에 의한 광합성의 촉진현상이 억제되는 것에 대하여 前述하였다. 이것은 광합성산물의 source인 잎에서 과다한 탄수화물이 생성된다할지라도 sink의 요구량(sink demand)과 sink activity가 증가하여 광합성산물의 轉流가 빠르게 이루어진다면 CO₂ 분압 상승에 의한 광합성의 촉진을 억제하지 않거나, 미세한 현상으로 나타날 가능성을 示唆하고 있다. 실제 콩을 실험재료로 하여 CO₂ 농도 조건과 sink의 크기를 서로 달리한 연구에서 sink가 큰 시험구는 작은 시험구에 비하여 광합성 억제 현상이 작게 나타난다(Clough *et al.*, 1981). 그리고 sink activity가 높은 생육기, 즉 登熟期の 콩은 광합성의 억제현상이 나타나지 않는다(Peet, 1984; Valle *et al.*, 1985). 별도의 광합성산물 저장기관을 가지고 있어서 常時 sink activity가 높게 유지되는 감자, 20일 무(*Raphanus sativus* var. *radicula*) 등은 광합성산물의 우선적 저장형태가 전분임에도 불구하고 광합성 억제현상이 전혀 나타나지 않는다(Sage

et al., 1989; Usuda and Simogawara, 1998). 이러한 연구결과는 광합성 억제 현상이 엽록체내 澱粉粒의 축적에 기인하고 있음을 示唆하고 있다.

5. 기 온

CO₂ 농도가 상승된 조건에서 생장한 식물의 생육 초기에 나타나는 CO₂ 분압 상승에 의한 광합성과 乾物生産性 증대효과는 식물공장 또는 시설원예를 중심으로 과거에 많은 연구가 수행되었다. 이들 연구에 의하면 CO₂ 분압 상승에 의한 광합성 및 乾物生産性 증대현상이 通常의 생육온도보다 2~10°C 높은 경우 현저하게 나타난다(今井, 1988; 川滿, 1996). 그리고 생육온도를 상승시키면 생육이 장기화되면서 나타나는 엽록체내 澱粉粒 축적 양이 감소하고(Fig. 1), 澱粉粒에 의한 광합성 억제 현상이 작게(Fig. 2, 3) 나타난다(Ro *et al.*, 2001). 이것은 sink의 크기 또는 sink activity가 증가하면 엽록체내 澱粉粒 축적에 의한 광합성억제 현상이 완화되는 경우와 마찬가지로, 생육온도가 상승하면서 호흡량 증가에 의한 광합성산물의 소비와 sink activity가 증가되어 광합성산물의 轉流가 迅速하게 이루어져 엽록체내 澱粉粒의 축적량이 감소되기 때문이다. 따라서 지구온난화에 따른 CO₂ 농도

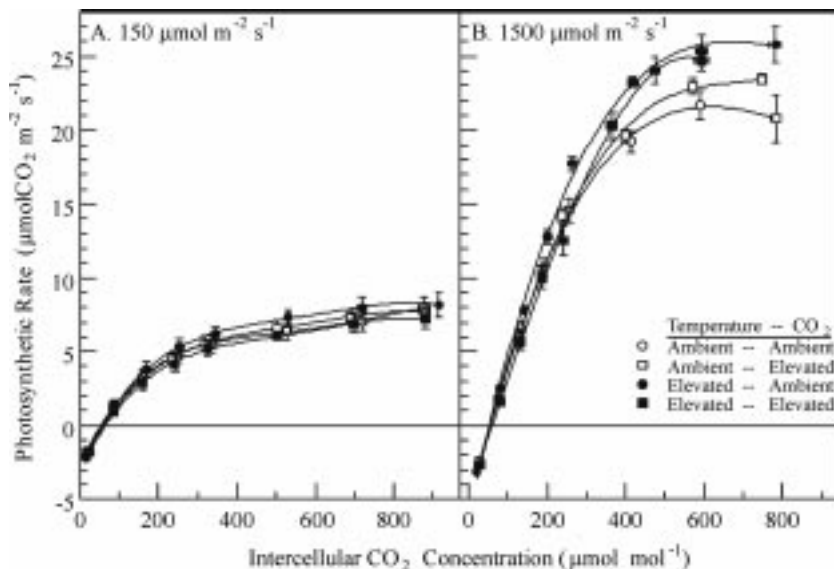


Fig. 3. CO₂ 농도와 온도를 서로 달리한 환경조건에서 왜성 사과나무를 3년간 생장시킨 후, PPFD 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (A)와 1,500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (B) 조건에서 조사한 A-Ci curve(Ro *et al.*, 2001). CO₂ 농도 및 생육온도가 상승된 시험구가 CO₂ 농도만 상승한 시험구에 비하여 높은 광합성 활성을 나타낸다.

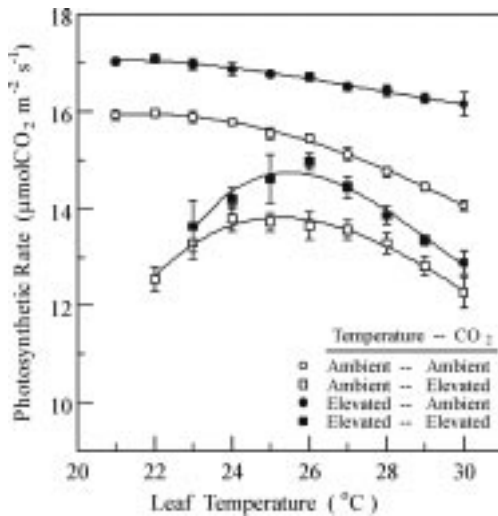


Fig. 4. CO₂ 농도와 온도를 서로 달리한 환경조건에서 3년간 생장시킨 왜성 사과나무의 온도-광합성 곡선(Ro *et al.*, 2001). 대기 중의 CO₂ 농도 조건에서 생장한 개체는 광합성 최적온도가 22°C 전후를 나타내나 CO₂ 농도가 상승된 조건에서는 26°C 전후를 나타낸다.

상승이 식물의 광합성을 억제시키는 요인으로 작용한다면, 기온의 상승은 엽록체내 축적되는 澱粉粒의 양을 감소시킴으로서 광합성 억제 현상을 완화시키는 요인으로 작용한다.

6. 광합성 최적온도

생육시의 기온이 광합성 최적 온도에 미치는 영향은 과거의 많은 연구에 의하여 널리 알려져 있는데, 이들 연구에 의하면 동일한 식물일지라도 고온에서 생장한 식물은 저온에서 생장한 식물에 비하여 광합성 최적온도가 높다(Berry and Bjorkman, 1980, Mooney *et al.*, 1978, Sawada and Miyachi, 1974). 그러나 고 CO₂ 농도 조건과 생육온도를 서로 달리하여 장기간 생육시킨 사과나무를 실험체료로 광합성 최적온도를 조사한 연구에 의하면(Ro *et al.*, 2001), 동일한 CO₂ 농도 조건에서 생육 온도만을 상승시킨 경우, 광합성 속도는 높아지나 광합성 최적온도의 변화는 미세하게 나타난다(Fig. 4). 그러나 생육 온도 조건이 동일하여도 CO₂ 농도 조건이 상승하면 광합성 최적온도가 4~6°C 정도로 현저하게 상승한다. 즉 CO₂ 농도 조건이 생육온도 조건에 광합성 최적온도의 변화에 크게 영향을 미치고 있다. 고CO₂ 농도 조건에서 광합성 최적온

도가 상승하는 생리/생태학적 기작은 밝혀져 있지 않으나, 광합성산물의 轉流를 촉진시킴으로서 엽록체내 전분축적에 의한 광합성의 억제를 완화시킬 수 있는 환경조건이 광합성의 최적조건이라는 의미는 매우 중요하다.

인용문헌

- 今井 勝, 1988: 二酸化炭素と作物生産. 日作紀, **57**, 380-391.
- 川滿芳信, 1996: 高CO₂ 농도環境とC₃, C₄型光合成. 生物環境調節, **34**, 3-9.
- 牧野 周, 1999a: CO₂ と光合成. 植物細胞工學シリーズ, **37**, 134-141.
- 牧野 周, 1999b: 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.
- Arp, W. J. 1991: Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant Cell & Environment*, **14**, 869-875.
- Bagastow, R. B., C. D. Keeling and T. P. Whorf, 1985: Seasonal amplitude increase in atmospheric CO₂ concentration at Mauna Loa, Hawaii, 1959-1982. *Journal of Geophysical Research*, **90**, 10529-10540.
- Berry, J. A. and O. Bjorkman, 1980: Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, **31**, 491-543.
- Burroughs, W. J. 2001: Climate change a multidisciplinary approach. Cambridge University Press, New York
- Campbell, W. J., L. H. Jr. Allen and G. Bowes, 1988: Effects of CO₂ concentration on rubisco activity, amount, and photosynthesis in soybean leaves. *Plant Physiology*, **88**, 1310-1316
- Clough, J. M., M. M. Peet and P. J. Kramer, 1981: Effects of high atmospheric CO₂ and sink size on rates of photosynthesis of a soybean cultivar. *Plant Physiology*, **67**, 1007-1010.
- Conroy, J. P., R. M. Smillie, M. Koppers, D. I. Bevege and E. D. Barlow, 1986: Chlorophyll a fluorescence and photosynthetic and growth responses of *Pinus radiata* to phosphorus deficiency, drought stress, and high CO₂. *Plant Physiology*, **81**, 423-429.
- DeLucia, E. H., T. W. Sasek and B. R. Strain, 1985: Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynthesis Research*, **7**, 175-184.
- Ellsworth, D. S., R. Oren, C. Huang, N. Phillips and G. R. Hendrey, 1995: Leaf and canopy responses to elevated CO₂ in a pine forest under free-air CO₂ enrichment. *Oecologia*, **104**, 139-146.
- Jacob, J., C. Greitner and B. G. Drake, 1995: Acclimation of photosynthesis in relation to rubisco and non-structural carbohydrate contents and in situ carboxylase activ-

- ity in *Scirpus olneyi* grown at elevated CO₂ in the field. *Plant Cell & Environment*, **18**, 875-884.
- Kimball, B. A., J. R. Mauney, F. S. Nakayama and S. B. Idso, 1993: Effects of increasing atmospheric CO₂ on vegetation. *Vegetatio*, **104/105**, 65-75.
- Makino, A. 1994: Biochemistry of C₃-photosynthesis in high CO₂. *Journal of Plant Research*, **107**, 79-84.
- McConnaughay, K. D. M., G. M. Berntson and F. A. Bazaz, 1993: Limitations to CO₂-induced growth enhancement in pot studies. *Oecologia*, **94**, 550-557.
- Mooney, H. A., P. S. Ferrar and R. O. Slatyer, 1978: Photosynthetic capacity and carbon allocation patterns in diverse growth forms of Eucalyptus. *Oecologia*, **31**, 103-111.
- Moore, Bd., D. E. Palmquist and Jr. Seemann, 1997: Influence of plant growth at high CO₂ concentrations on leaf content of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and intracellular distribution of soluble carbohydrates in tobacco, snapdragon, and parsley. *Plant Physiology*, **115**, 241-248.
- Nafziger, E. D. and H. R. Koller, 1976: Influence of leaf starch concentration on CO₂ assimilation in soybean. *Plant Physiology*, **57**, 560-563.
- Nakano, H., A. Makino and T. Mae, 1997: The effect of elevated partial pressures of CO₂ on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves. *Plant Physiology*, **115**, 191-198.
- Neuhaus, H. E., A. L. Kruckeberg, R. Feil and M. Stitt, 1989: Decreased-activity mutants of phospho-glucose-isomerase in the cytosol and chloroplast of *Clarkia xantiana*. *Planta*, **178**, 110-122.
- Nie, G. Y., S. P. Long, R. L. Garcia, B. A. Kimball, R. L. Lamorte, P. J. Jr. Pinter, G. W. Wall and A. N. Webber, 1995: Effects of free-air CO₂ enrichment on the development of the photosynthetic apparatus in wheat, as indicated by changes in leaf proteins. *Plant, Cell & Environment* **18**, 855-864.
- Peet, M. M. 1984: CO₂ enrichment of soybeans. Effects of leaf/pod ratio. *Physiologia Plantarum*, **60**, 38-42.
- Pooter, H. 1993: Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Vegetatio*, **104/105**, 77-97.
- Ro, H.-M., P.-G. Kim, I.-B. Lee, M.-S. Yiem and S.-Y. Woo, 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.
- Sage, R. F., T. D. Sharkey and J. R. Seemann, 1989: Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ Species. *Plant Physiology*, **89**, 590-596.
- Sawada, S. and S. Miyachi, 1974: Effects of growth temperature on photosynthetic carbon metabolism in green plants. II. Photosynthetic ¹⁴CO₂ incorporation in plants acclimatized to varied temperatures. *Plant and Cell Physiology*, **15**, 111-120.
- Sheen, J. 1990: Metabolic respiration of transcription in higher plants. *The Plant Cell*, **2**, 1027-1038
- Sims, D. A., Y. Luo and J. R. Seemann, 1998a: Comparison of photosynthetic acclimation to elevated CO₂ and limited nitrogen supply in soybean. *Plant, Cell & Environment*, **21**, 945-952.
- Sims, D. A., Y. Luo and J. R. Seemann, 1998b: Importance of leaf versus whole plant CO₂ environment for photosynthetic acclimation. *Plant, Cell & Environment*, **21**, 1189-1196.
- Spenser, W. and G. Bowes, 1986: Photosynthesis and growth of water hyacinth under CO₂ enrichment. *Plant Physiology*, **82**, 528-533.
- Stitt, M. 1991: Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant Cell & Environment*, **14**, 741-762
- Stitt, M. and W. P. Quick, 1989: Photosynthetic carbon partitioning, its regulation and possibilities for manipulation. *Physiologia Plantarum* **77**, 633-641
- Testy, R. O. 1995: A field study of the effects of elevated CO₂ on carbon assimilation, stomatal conductance and leaf and branch growth of *Pinus taeda* trees. *Plant, Cell & Environment*, **18**, 565-573.
- Theobald, J. C., R. A. C. Mitchell, M. A. J. Parry and D. W. Lawlor, 1998: Estimating the excess investment in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in leaves of spring wheat grown under elevated CO₂. *Plant Physiology*, **118**, 945-955.
- Usuda, H. and K. Simogawara, 1998: The effects of increased atmospheric carbon dioxide on growth, carbohydrates, and photosynthesis in radish, *Raphanus sativus*. *Plant and Cell Physiology*, **39**, 1-7.
- Van Oosten, J. J. and R. T. Besford, 1996: Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ through feedback regulation of gene expression : Climate of opinion. *Photosynthesis Research*, **48**, 353-365.
- Yelle, S., R. C. Jr. Beeson, M. J. Trudel and A. Gosselin, 1989: Acclimation of two tomato species to high atmospheric CO₂. I. Sugar and starch concentrations. *Plant Physiology*, **90**, 1465-1472.