韓國林學會誌 90(4) : 476 - 487. 2001
Jour. Korean For. Soc. 90(4) : 476 - 487. 2001

光度가 耐陰性이 서로 다른 3樹種의 光合成 生理에 미치는 影響[1*]

金坂基[2] · 李龍燮[2] · 鄭東浚[3] · 禹秀永[4] · 成周翰[5] · 李恩柱[6*]

Effects of Light Intensity on Photosynthetic Activity of Shade Tolerant and Intolerant Tree Species[1*]

Pan-Gi Kim[2], Yong-Sub Yi[2], Dong-Jun Chung[3], Su-Young Woo[4], Joo Han Sung[5] and Eun Ju Lee[6*]

요 약

본 연구는 耐陰樹가 林床의 낮은 광도조건에 적응하는 기작을 구명하기 위해서, 陽樹와 耐陰樹의 생육 광도 저하에 대한 光合成系의 적응반응을 서로 비교하였다. 이태리포플러, 음나무, 졸참나무 1년생 묘목을 대상으로 PPFD 920μmol m^{-2} s^{-1}과 PPFD 80μmol m^{-2} s^{-1}의 광도조건에서 5개월간 생장한 개체의 엽록소함량, 잎의 분광특성, 광합성특성 등을 조사하였다. 그 결과 양수인 이태리포플러는 생육 광도의 저하로 엽면적, 단위 엽면적 당의 엽록소함량, 빛의 흡수율 및 광합성에 대한 이용효율 등이 감소하고, 광합성의 광화학계 및 탄소고정계의 활성 저하로 낮은 광합성능력을 나타냈다. 그러나 내음성이 이태리포플러보다 강한 음나무와 졸참나무는 엽면적, 엽록소함량, 순양자수율을 증가시켜 빛의 흡수량과 광합성에 대한 이용효율을 높이는 적응반응을 나타냈다. 그리고 이들 수종은 낮은 광도에서도 광합성의 광화학계 및 탄소고정계의 활성이 정상적으로 유지되고 있음을 알 수 있었다.

ABSTRACT

In this study, three tree species (*Populus euramericana*, *Kalopanax pictus* and *Quercus serrata*) exhibiting different levels of shade tolerance were employed to investigate photosynthetic responses to the lower light condition on forest floors. Chlorophyll contents, spectral properties and photosynthetic characteristics were examined by using the tree species grown under high light intensity (PPFD 920μmol m^{-2} s^{-1}) or low light intensity (PPFD 80μmol m^{-2} s^{-1}). Plants grown under the low light intensity tended to have reduced leaf area, chlorophyll content per unit leaf area, light absorption and respiration in the shade intolerant tree species of *P. euramericana*. However, the shade tolerant species *K. pictus* and *Q. serrata* showed increased leaf area, chlorophyll content and net apparent quantum yield. Therefore, light absorption and light utilization efficiency were improved under the low light intensity. Also shade tolerant species maintained activities of photosystems and CO_2 fixation systems with little changes in low light intensity condition.

Key word : photosynthesis, light absorption, apparent quantum yield, carboxylation efficiency, shade tolerance

[1] 接受 2001年 5月 11日 Received on May 11, 2001.
審査完了 2001年 6月 2日 Accepted on June 2, 2001.
[2] 서울대학교 농업과학공동기기센터 National Instrumentation Center for Environmental Management, Seoul National University, Suwon 441-744, Korea.
[3] 경희대학교 생명자연과학연구원 Institute of Life Science and Natural Resource, Kyung Hee University, Suwon 449-701, Korea.
[4] 상주대학교 산림자원학과 Dept. of Forest Resources, Sangju National University, Sangju 742-711, Korea.
[5] 임업연구원 Korea Forest Research Institute, Dongdaemun-Gu, Seoul 130-712, Korea.
[6] 서울대학교 생명과학부 School of Biological Sciences, Seoul National University, Seoul 151-742, Korea.
* 본 연구는 한국과학재단의 2000년도 특정기초연구과제(2000-2-20100-003-2)의 지원으로 수행되었음.
* 연락저자 E-mail : ejlee@plaza.snu.ac.kr

서 론

빛은 식물이 생장하는데 필요한 에너지의 공급원이 될 뿐만 아니라, 生活環의 대부분을 제어하는 光形態形成(photomorphogenesis)에 많은 영향을 미친다. 식물군락에서는 임관 상부의 葉層에 의하여 빛이 흡수·차단되므로, 林床에 도달한 빛은 강도가 저하되어 있다. 그리고 葉層에서 광합성에 유효한 파장의 빛이 선택적으로 흡수·이용되므로, 林床에 도달한 빛은 군락 상부와는 相異한 光質을 나타낸다(佐々木, 1979; Holmes and Smith, 1975). 특히 광합성에 가장 효율적인 赤色光域의 흡수율이 높아, 식물의 光形態形成에 영향이 큰 赤色光/遠赤色光(r/fr)의 비율이 낮다(森川 등, 1983; Smith, 1995).

林床과 같이 광도가 낮고 r/fr의 비율이 낮은 광환경에서는 종자의 발아가 억제되고(Gorski, 1975), 낮은 광도에서 광합성에 대한 빛의 흡수·이용효율이 높은 잎이 형성되며(Boardman, 1977), 新梢方向으로 轉流(translocation)되는 광합성산물의 양이 증가하여 신장생장이 촉진되는(金坂基와 佐々木, 1994) 등의 phytochrome을 光受容體(photoreceptor)로 하는 光形態形成反應이 示唆된다. 이러한 光形態形成反應은 광합성 생리에도 영향을 미치는데, 낮은 광도에서 생장한 식물은 광합성능력 및 기공 cond-uctance가 낮고(Ellsworth and Reich, 1992; Hi-kosaka 등, 1998; Makino 등, 1997), 호흡속도가 낮으며(Fredeen and Field, 1991; Noguchi 등, 1996), 광합성계 단백질인 rubisco(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase / ozygenase)의 함량과 엽록소 *a* / *b*가 낮아지는 등의(Makino 등, 1997; Terashima and Evans, 1989) 현상을 나타낸다. 이러한 현상은 낮은 광도조건에 순화·적응한 결과이며, 낮은 광도조건에서 생존할 수 있는 耐陰性의 기작이 된다(Boardman, 1977; Terashima and Hikosaka, 1995). 이 내음성은 식물군락에서 정상적인 생장과 발달을 할 수 있는 능력으로 수종에 따라서 크게 다르다. 그리고 이것은 삼림군락에서 극성상 수종으로 발달하는데 주요 결정 요인이 된다(김지홍, 1993; Morgan and Smith, 1979). 따라서 생육 광도 저하에 대한 수목의 생리적 적응반응을 구명하는 연구는 삼림군락의 천이를 해명하는데 매우 중요한 과제이다.

본 연구에서는 極陽樹인 이태리포플러(*Populus euramericana* Guinier)와 이태리포플러보다 내음성 수준이 높은 수종으로 알려져 있는 졸참나무(*Quercus serrata* Thunb.)와 음나무(*Kalopanax pictus* Nak.)를 强光과 弱光에서 생장시킨 후, 이들 수종의 광합성 관련 생리특성을 조사하여, 낮은 광도에 대한 광합성반응의 적응 기작과 수종간의 차이를 해명하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 재료

供試樹種은 이태리포플러, 졸참나무, 음나무의 3수종으로, 임업연구원에서 제공받았다. 졸참나무와 음나무는 시험을 수행하기 1년 전에 퍼얼라이트와 피트모스를 1 : 1 (v/v)로 담은 화분(상부직경 20cm)에 이식한 1-1묘목이다. 이태리포플러는 15cm의 삽수를 조제하여 다른 수종과 동일한 培地에 당년도 삽목한 묘목을 실험재료로 사용하였다. 이들 3 공시수종을 冬芽가 開芽하기 전에 광도(Photosynthetic Photon Flux Density; PPFD)가 920μmol m^{-2} s^{-1}과 80μmol m^{-2} s^{-1}로 조정된 生長箱(E15, Conviron) 2대에 각각 5개체씩 육성하였다(Figure 1). PPFD 920μmol m^{-2} s^{-1}의 광도 조건을 강광 시험구, PPFD 80μmol m^{-2} s^{-1}을 약광 시험구로 정의하였다. 육성기간중의 일장은 14시간, 주간온도는 22℃, 야간는 18℃, 상대습도는 RH 90%이며, 시험재료가 건조와 병충해를 받지 않도록 관수와 生長箱 내부의 소독을 빈

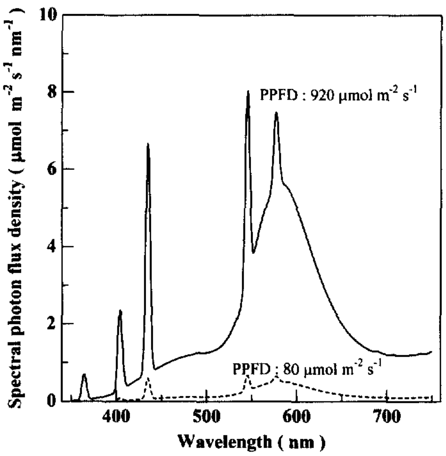

Figure 1. Spectral photon flux density of the growth chamber (E15, Conviron) was used in this study. The density was measured by a Spectro-radiometer (Li-1800, Li Cor) at 30cm height.

번히 수행하였다. 生長箱에서 3개월간 육성한 묘목의 동일한 시기에 전개한 成熟葉을 분광특성, 광합성, 엽록소 함량 조사에 공시하였다. 공시재료는 측정을 하는 동안 수분 부족에 의한 영향이 없도록 하루 전에 물을 충분히 공급하고 오전 8 : 00-10 : 00 측정을 수행하였다.

2. 엽록소함량 및 엽면적 조사

강광과 약광 시험구에서 생장한 3수종의 엽록소 함량과 葉面積을 조사하기 위하여, 모든 개체에서 동일한 시기에 전개한 成熟葉 2매씩을 채취하였다. 채취한 시료를 엽면적계(Li-3100-C, Li Cor)로 측정한 다음, 중앙 葉脈을 중심으로 선단부의 좌우에서 1cm^2 葉片을 채취하였다. 채취한 절편의 색소를 DMSO (dimethyl sulfoxide)로 추출하였다(김판기 등, 1999b; Hiscox and Israelstam, 1979). 추출한 용액의 흡광도를 UV/VIS spectrophotometer (Unicon 933/942, Kotron)를 측정하여 Arnon(1949)의 방법에 따라서 葉面積(g m^{-2})당 엽록소 *a*, *b*, *a*+*b* 함량과 엽록소 *a*/*b*를 산출하였다.

3. 잎의 분광특성 조사

잎의 분광특성은 김판기 등(1999b)과 동일한 방법으로 spectro-radiometer(Li-1800, Li Cor)와 積分球(external integrating sphere; 1800-12S, Li Cor)를 quartz fiber optic probe(1800-10, Li Cor)로 연결하여, 잎의 반사광(reflectance), 투과광(transmittance)을 파장별로 측정하고 반사율과 투과율을 이용하여 흡수율(absorptance)을 산출하였다(흡수율 = 100-반사율-투과율). 측정 파장역은 390-780nm이며, 파장간격은 1nm이다.

4. 광합성 측정

광도 및 葉肉內 CO_2농도변화에 따른 광합성반응(light response curve, *A-Ci* curve)을 조사하기 위하여, 휴대용 광합성 측정기(Li-6400, Li Cor)를 사용하였다. 측정 잎에 照射되는 빛의 광도와 leaf chamber에 유입되는 공기의 CO_2농도를 임의로 조절하기 위하여 광합성측정기에 LED light source(6400-02, Li Cor)와 CO_2 injector system(6400-01, Li Cor)을 부착하여 사용하였다. 측정시간의 변화에 따른 오차를 줄이기 위하여 서울대학교 농업과학공동기기센터가 보유하고 있는 4대의 광합성측정기를 동시에 사용하였다. 이들 광합성측정기는 사용 전에 sodalime / 500μmol CO_2 mol^{-1}의 표준가스와, $CaSO_4$ / 노점발생기(Li-610, Li Cor)로 적외선 가스분석장치(IRGA)의 Zero / SPAN calibration을 수행하였다.

광도변화에 대한 광합성반응 조사는 광합성측정기의 leaf chamber에 유입되는 공기의 유량을 500 μmol s^{-1} (약 670mℓ min^{-1}), 온도를 25.0±0.2℃, CO_2농도를 400±2μmol mol^{-1}조건에서 측정하였다. 광도는 PPFD 0, 50, 100, 200, 300, 500, 750, 1000, 1500, 2000μmol m^{-2} s^{-1}의 10수준으로 조절하였다. 葉肉內 CO_2농도변화에 대한 광합성반응 측정은 광도 PPFD 1000μmol m^{-2} s^{-1}에서 수행하였으며, leaf chamber에 유입되는 공기의 유량과 온도는 광도변화에 대한 광합성반응 측정과 동일한 조건이다. Leaf chamber에 공급되는 공기의 CO_2농도를 0, 100, 200, 300, 400, 600, 1000μmol CO_2 mol^{-1}의 7수준으로 조절로 하면서 광합성을 측정함으로서 葉肉內部의 CO_2농도를 변화시켰다. 葉肉內部의 CO_2농도는 Farquhar and Sharkey(1982)의 식을 적용하여 산출하였다.

광도별에 광합성속도를 측정하여 김판기와 이은주(2001)가 제시한 방법으로 광-광합성곡선(light response curve)을 작성하고, 이 곡선에서 純量子收率(apparent quantum yield), 암호흡 속도, 광보상점, 광포화점, 광합성능력(photosynthetic capacity)을 산출하였다. 純量子收率은 Kok효과(Kok, 1948; Sharp 등, 1984)의 영향이 작은 PPFD 0 - 100μmol m^{-2} s^{-1} 영역에서 광과 광합성의 직선회귀선 $y = a + bx$의 기울기 b이다(Evan and Thomas, 2000; Fernando 등, 1997; Martin 등, 1997; Ro 등, 2001). 純量子收率은 약광 조건에서 광합성능력의 지표가 되고 광에너지를 화학에너지로 변환시키는 광화학계(photosystem)의 활성을 나타낸다(Evans, 1987; Wilmott and Moore, 1973). 직선회귀선의 x절편($L_{comp} = -a / b$)을 광보상점(L_{comp})으로, 직선회귀의 연장선과 광도에 따른 광합성속도의 증가가 매우 완만하게 나타나는 PPFD 1000μmol m^{-2} s^{-1} 이상에서의 광합성 속도(A_{sat})가 서로 만나는 접점 $L_{sat} = (A_{sat} - a) / b$ 을 산출하여, 그 값을 광포화점(L_{sat})으로 하였다. 광합성능력은 광포화점보다 높은 광도에서의 광합성속도를 평균하여 그 값으로 하였다.

광합성측정기의 leaf chamber에 공급되는 CO_2 농도를 다르게 하여 측정한 광합성속도의 결과를

사용하여 葉肉內 CO_2농도(Ci)와 광합성(A)의 관계를 나타내는 A-Ci curve를 작성하고, 이 결과에서 탄소고정효율(carboxylation efficiency), CO_2 보상점, 광호흡속도, 최대 광합성속도를 산출하였다. 탄소고정효율은 Ci에 따른 광합성의 증가가 직선적으로 이루어지는 Ci 150μmol CO_2 mol^{-1}이하에서의 회귀직선 $y = a + bx$의 기울기 b이다. 이 값은 광합성에서 CO_2固定系의 활성을 반영하고 있다(彦坂, 1997; 牧野, 1999; Farquhar 등, 1980). 이 회귀직선에서 y절편인 a, 즉 Ci의 값이 0μmol CO_2 mol^{-1}일 때의 CO_2교환속도를 광호흡속도로 하였다. 이 값을 광호흡속도의 절대 값으로 간주하기에는 많은 문제점이 있으나, 일반적으로 광호흡속도의 지표로서 사용되고 있다(김판기와 이은주, 2001; 古川, 1978; Ro 등, 2001). 그리고 CO_2보상점(C_{comp})을 직선회귀의 x 절편인 $C_{comp} = -a / b$로 산출하였다.

결 과

1. 엽면적과 엽록소 함량 변화

생육 광도 저하가 잎의 수광 표면적과 엽록소 함량에 미치는 영향을 조사하기 위하여 강광과 약광 시험구의 엽면적과 단위 엽면적당 엽록소 함량(a, b, $a+b$) 과 엽록소a/b를 조사였다(Table 1).

강광 시험구의 엽면적은 음나무 > 이태리포플러 > 졸참나무의 順으로 넓었으나, 약광 시험구에서는 음나무 > 졸참나무 > 이태리포플러의 순으로 나타나, 졸참나무가 이태리포플러보다 넓은 엽면적을 나타냈다. 이태리포플러는 약광 시험구의 엽면적이 강광시험구의 41.2%로 생육 광도 저하에 의하여 엽면적이 좁아졌다. 그러나 음나무와 졸참나무는 약광 시험구가 강광 시험구의 183.8%, 238.5%로 광도저하에 의하여, 엽면적이 약 2배 가량 넓어졌다.

강광 시험구의 단위 엽면적당 엽록소a 함량은 이태리포플러 > 졸참나무 > 음나무의 순이었으나, 이태리포플러와 졸참나무의 함량차이는 매우 작았다. 엽록소b에서는 음나무가 엽록소a와 마찬가지로 다른 두 수종에 비하여 낮은 함량을 나타냈으나, 졸참나무는 엽록소b의 함량이 이태리포플러보다 높은 값을 나타냈다. 이로 인하여 엽록소$a+b$ 함량에서 졸참나무가 이태리포플러보다 높은 함량을 나타냈다. 약광 시험구에서는 엽록소a, b, $a+b$ 모두 졸참나무가 가장 높은 값을 나타내고 음나무가 가장 낮은 값을 나타냈다. 그리고 약광 시험구와 강광 시험구를 서로 비교하면, 이태리포플러의 경우는 약광 시험구의 엽록소(a, b, $a+b$) 함량이 낮아져, 생육 광도 저하에 의하여 엽록소 함량이 감소함을 알 수 있었다. 특히 엽록소a는 엽록소b에 비하여 높은 감소를 나타내, 엽록소a/b를 저하시키는 요인이 되었다. 반면, 음나무와 졸참나무는 약광 시험구가 강광 시험구에 비하여 높은 엽록소(a, b, $a+b$) 함량을 나타내, 생육 광도 저하에 의하여 엽록소 함량이 증가하였음을 알 수 있었다. 그리고 엽록소b는 엽록소a 보다 높은 증가율 나타냄으로서 엽록소a/b를 저하시켰다. 엽록소b의 증가로 인한 엽록소a/b의 저하는 음나무

Table 1. Leaf area and chlorophyll content of *P. euramericana*, *K. pictus* and *Q. serrata* grown under high light intensity (PPFD 920μmol m^{-2} s^{-1}) or low light intensity (PPFD 80μmol m^{-2} s^{-1}). Values are mean ± standard deviation (n=10).

Tree species	Growing light condition (μmol m^{-2} s^{-1})	Leaf area (cm^2)	Chlorophyll content (g m^{-2})			Chlorophyll a / b
			a	b	$a + b$	
P. euramericana	920	32.8 (4.7)	2.58 (0.39)	0.56 (0.10)	3.15 (0.48)	4.62 (0.22)
	80	13.5 (0.6)	1.69 (0.10)	0.40 (0.10)	2.09 (0.12)	4.31 (0.24)
K. pictus	920	101.9 (16.1)	1.00 (0.16)	0.24 (0.03)	1.24 (0.19)	4.23 (0.40)
	80	187.3 (33.9)	1.40 (0.18)	0.39 (0.05)	1.78 (0.22)	3.61 (0.16)
Q. serrata	920	9.6 (1.5)	2.37 (0.38)	0.81 (0.17)	3.18 (0.55)	2.99 (0.24)
	80	22.9 (2.9)	3.78 (0.30)	1.35 (0.08)	5.13 (0.35)	2.80 (0.18)
ANOVA	Tree species (A)	***	***	***	***	***
	Light conditions (B)	***	**	***	***	***
	A × B	***	***	***	***	n.s.

***P<0.001, **P<0.01, *P<0.05, *n.s.* not significant

는 졸참나무에 비하여 현저하게 나타났다.

2. 잎의 분광특성 변화

光受容 色素의 작용스펙트럼을 반영하고 있는 잎의 분광특성을 조사하기 위하여 반사율(reflectance)과 투과율(transmittance)을 측정하고(Figure 2), 이를 사용하여 흡수율(absorptance)을 산출하였다(Table 2).

잎의 반사율(400-700nm)은 3수종 모두 약광 시험구가 강광 시험구보다 낮은 값을 나타내, 생육 광도 저하에 의하여 잎의 빛 반사율이 감소함을 알 수 있었다. 특히 음나무와 졸참나무는 이태리포플러에 비하여 생육 광도 저하에 의한 반사율의 감소가 크게 나타났다. 그리고 광합성 유효 파장영역 중에서도 500-650nm 파장영역에서 兩 試驗區間의 차이가 크게 나타나, 이 파장영역에서 광도저하에 의한 반사율의 감소가 나타남을 알 수 있었다. 한편 잎의 빛 투과율은 반사율과 마찬가지로 500-650nm에서는 兩 試驗區間의 차이가 크게 나타났는데, 이태리포플러는 약광 시험구에서 생장한 개체가 강광 시험구에 비하여 높은 투과율을 나타냈다. 그러나 음나무와 졸참나무는 이태리포플러와는 相反되게 약광 시험구가 강광 시험구보다 낮은 투과율을 나타내, 생육 광도 저하에 의하여 이태리포플러는 빛의 투과율이 증가하고 음나무와 졸참나무는 감소함을 알 수 있었다.

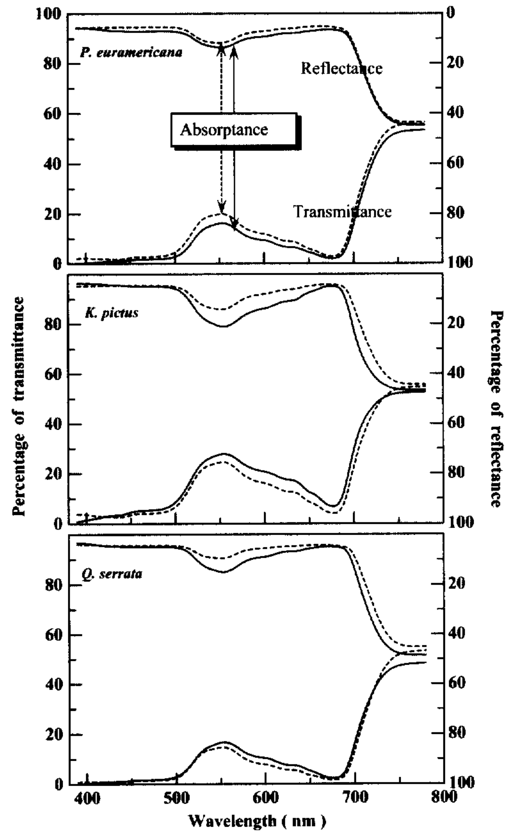

Figure 2. Foliar spectral properties of *P. euramericana*, *K. pictus* and *Q. serrata* grown under two different light intensities. Bold and dotted lines indicate foliar spectral properties under PPFD 920 μmol m^{-2} s^{-1} and PPFD 80 μmol m^{-2} s^{-1}, respectively.

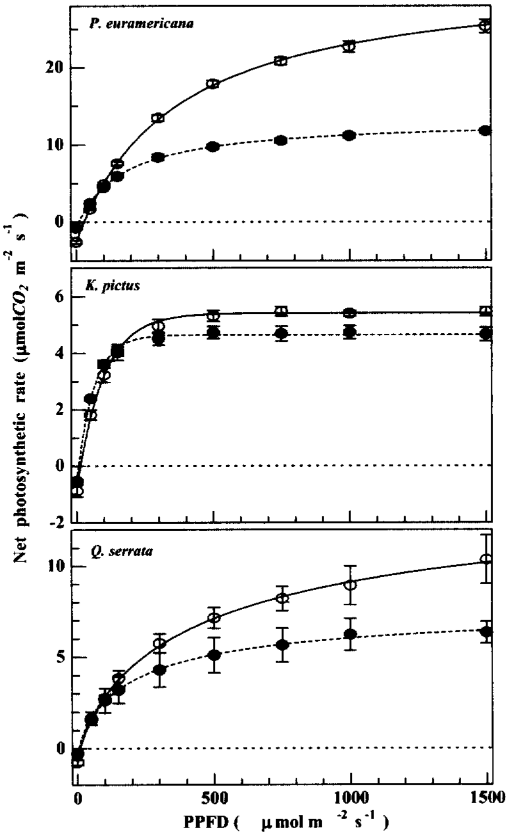

Figure 3. Light response curves to photosynthesis of *P. euramericana*, *K. pictus* and *Q. serrata* seedlings grown under two different light intensities. Bold and dotted lines indicate light response curves to photosynthesis of seedlings grown under PPFD 920 μmol m^{-2} s^{-1} and PPFD 80 μmol m^{-2} s^{-1}, respectively. Measurements were made at 25℃ chamber temperature, 36 Pa CO_2 partial pressure and 65-70% RH.

Table 2. Spectral absorption of *P. euramericana*, *K. pictus* and *Q. serrata* grown under high light intensity (PPFD 920 μmol m^{-2} s^{-1}) or low light intensity (PPFD 80 μmol m^{-2} s^{-1}). Values are mean ± standard deviation (n=5).

Tree species	Growing light condition (μmol m^{-2} s^{-1})	Violet (400-430nm)	Blue (430-470nm)	Blue-green (470-500nm)	Green (500-580nm)	Yellow (580-600nm)	Orange (600-650nm)	Red (650-700nm)	PAR (400-700nm)
P. euramericana	920	93.1 (0.7)	91.6 (0.6)	90.9 (0.6)	77.1 (1.6)	80.4 (1.4)	85.0 (1.0)	88.3 (0.6)	85.4 (1.0)
	80	92.5 (0.3)	92.3 (0.2)	91.4 (0.4)	75.3 (3.5)	79.8 (3.0)	84.7 (2.1)	88.1 (1.3)	84.9 (1.8)
K. pictus	920	93.6 (0.9)	90.9 (0.3)	88.7 (0.5)	61.6 (2.4)	63.7 (3.3)	71.7 (2.8)	80.0 (1.6)	76.3 (1.5)
	80	92.3 (0.3)	92.1 (0.2)	90.6 (0.3)	69.8 (2.0)	74.4 (1.8)	80.9 (1.3)	86.6 (0.6)	82.1 (1.0)
Q. serrata	920	95.2 (0.5)	93.8 (0.4)	93.0 (0.2)	76.5 (0.8)	79.6 (1.0)	85.1 (0.7)	89.0 (0.2)	86.0 (0.3)
	80	94.9 (0.0)	94.5 (0.1)	93.9 (0.1)	81.7 (0.2)	85.8 (0.2)	89.4 (0.1)	91.5 (0.1)	89.1 (0.1)
MANOVA	Tree species (A)	***	***	***	***	***	***	***	***
	Light conditions (B)	*	**	***	**	**	***	***	**
	A × B	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	**	***	**

***P<0.001, **P<0.01, *P<0.05, *n.s.* not significant

반사율과 투과율의 나머지에 해당하는 흡수율 (= 100 - 반사율 - 투과율)은 이태리포플러의 경우 녹색광 파장영역(500-580nm)에서 약광 시험구가 강광 시험구에 비하여 약간 낮을 뿐, 兩 試驗區間의 큰 차이가 없었다. 그리고 광합성 유효 파장영역인 400-700nm의 평균적인 빛 흡수율에서도 약광 시험구가 강광 시험구보다 잎의 빛 흡수율이 약간 저하되어 있을 뿐, 兩 試驗區間의 큰 차이는 없었다. 그러나 음나무와 졸참나무는 400-700nm의 파장영역 중에서 보라색광 파장영역(400-430nm)에서만 약광 시험구가 강광 시험구보다 낮은 흡수율을 나타내고, 그 이상의 長波長領域(430-700nm)에서는 약광 시험구가 강광 시험구에 비하여 현저하게 높은 흡수율을 나타냈다. 특히 음나무는 녹색광 파장영역에서 약광 시험구가 강광 시험구보다 8.2%포인트, 황색광 파장영역(580-600nm)에서 10.7%포인트, 주황색광 파장영역(600-650nm)에서 9.2%포인트 높은 흡수율을 나타냈다.

3. 광-광합성 곡선

측정 잎에 照射되는 광도를 서로 달리하면서 측정한 광합성속도를 사용하여 광-광합성 곡선을 작성하였다(Figure 3). 광-광합성곡선의 낮은 광도영역에서는 광도에 비례하여 광합성속도도 상승하였는데, 이 영역에서는 3수종 모두 약광 시험구가 강광 시험구에 비하여 높은 광합성을 나타냈다. 그러나 광도가 상승함에 따라서 강광 시험구의 광

Table 3. Light compensation and saturation points, dark respiration, photosynthetic capacity and apparent quantum yield calculated from the light response curves to photosynthesis in Figure 3. Values are mean ± standard deviation (n=5).

Tree species	Growing light condition (μmol m^{-2} s^{-1})	Light compensation point (μmol m^{-2} s^{-1})	Light saturation point (μmol m^{-2} s^{-1})	Dark respiration rate (μmolCO_2 m^{-2} s^{-1})	Maximum photosynthesis rate (μmolCO_2 m^{-2} s^{-1})	Apparent quantum yield (mmolCO_2 mol^{-1})
P. euramericana	920	32.4 (1.8)	639.4 (6.6)	2.60 (0.19)	27.23 (0.82)	67.6 (0.5)
	80	10.8 (2.7)	387.4 (16.4)	0.77 (0.20)	12.33 (0.33)	44.3 (2.5)
K. pictus	920	18.5 (1.1)	282.6 (13.1)	0.88 (0.21)	5.67 (0.37)	41.1 (3.6)
	80	5.9 (1.0)	149.9 (3.5)	0.53 (0.05)	4.82 (0.24)	41.6 (1.2)
Q. serrata	920	15.6 (1.9)	453.7 (51.2)	0.76 (0.15)	11.18 (1.83)	35.0 (3.4)
	80	3.7 (0.2)	282.2 (52.8)	0.27 (0.05)	6.60 (0.36)	29.0 (7.2)
MANOVA	Tree species (A)	***	***	***	***	***
	Light condition (B)	***	***	***	***	***
	A × B	***	**	***	***	***

***P<0.001, **P<0.01, *P<0.05, *n.s.* not significant

합성속도 상승속도가 높아져 약광 시험구보다 높은 광합성속도를 나타냈다. 여기서 높은 광합성속도를 나타내던 약광 시험구가 강광 시험구의 광합성속도보다 낮아지는 접점을 살펴보면, 이태리포플러는 PPFD 94 μmol m^{-2} s^{-1}, 음나무는 PPFD 196 μmol m^{-2} s^{-1}, 졸참나무는 102 μmol m^{-2} s^{-1}로 나타나, 음나무가 생육 광도 저하로 인한 약광 조건에서의 광합성 상승이 다른 두 수종에 비하여 높은 광도영역까지 지속되고 있음을 알 수 있다.

광-광합성 곡선을 토대로하여 광보상점, 광포화점, 암호흡, 광합성능력, 純量子收率을 산출하였다(Table 3.). 이태리포플러는 광보상점, 광포화점, 광도가 0 μmol m^{-2} s^{-1}일 때의 CO_2교환속도인 암호흡, 광합성능력이 다른 두 수종에 비하여 높은 값을 나타냈다. 그리고 광에너지를 화학에너지로 변환시키는 광화학계의 활성을 나타내는 純量子收率이 다른 두 수종에 비하여 높은 값을 나타냈다. 시험구에 따라서는 약광 시험구가 강광 시험구에 비하여 광보상점과 광포화점이 낮고, 암호흡 및 광합성능력, 純量子收率이 모두 낮았다. 생육 광도 저하에 의한 광보상점, 광포화점, 암호흡, 광합성능력의 저하는 음나무와 졸참나무에서도 나타났으나, 음나무는 졸참나무나 이태리포플러에 비하여 암호흡과 광합성능력의 저하가 비교적 작은 경향을 나타냈다. 그리고 음나무의 純量子收率은 다른 두 수종과는 달리 약광 시험구가 강광 시험구에 비하여 높은 값을 나타내, 생육 광도 저하에 의하여 음나무의 純量子收率이 증대됨을 알 수 있었다.

4. 葉肉內 CO_2농도에 대한 광합성 곡선

葉肉內 CO_2농도(Ci)에 대한 광합성반응(A) 곡선 (A-Ci curve)은 광합성계의 암반응에 속하는 炭素固定系의 능력을 평가하는 방법으로서 일반적으로 사용된다(彦坂, 1997; 牧野, 1999; Farquhar 등, 1980). 본 연구에서는 leaf chamber에 도입되는 공기의 CO_2농도를 조절하여 측정한 광합성과 Farquhar and Sharkey(1982)의 식을 적용하여 산출한 葉肉內 CO_2농도를 사용하여 A-Ci curve를 작성하였다(Figure 4). 그리고 이 A-Ci curve를 토대로 CO_2보상점, 광호흡속도, 최대 광합성속도, 탄소고정효율를 산출하였다(Table 4).

광도 PPFD 1000 μmol m^{-2} s^{-1}에서의 광호흡속도는 이태리포플러 > 졸참나무 > 음나무의 순으로 높았으며, 시험구에 따라서는 약광 시험구가 강광 시험구보다 낮은 광호흡속도를 나타내 생육 광도 저하에 의하여 광호흡이 감소하였음을 알 수 있었다. 생육 광도 저하에 의한 광호흡이 감소를 수종별로 살펴보면, 이태리포플러는 약광 시험구의 광호흡속도가 강광 시험구의 42.7%이며, 음나무는 73.5%, 졸참나무는 68.5%로 이태리포플러가 생육 광도 저하에 의한 광호흡속도의 감소가 다른 두 수종에 비하여 현저하게 나타났다.

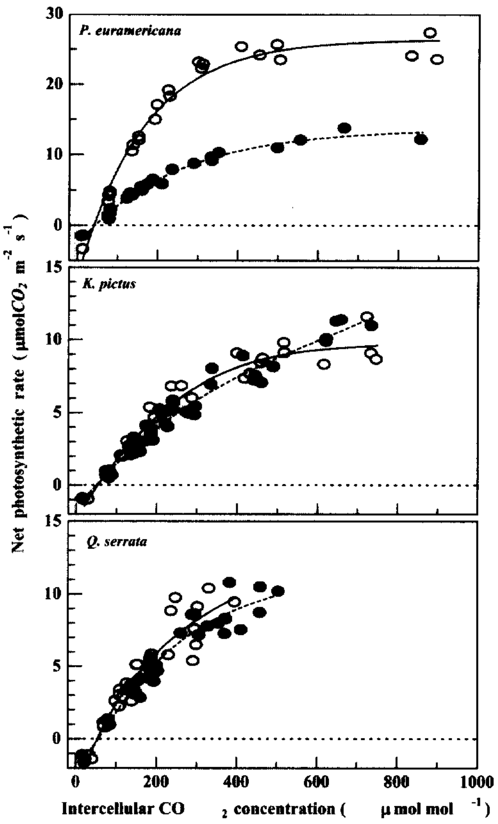

Figure 4. A-Ci curves of *P. euramericana*, *K. pictus* and *Q. serrata* grown under two different light intensities. Bold and dotted lines indicate A-Ci curves of seedlings grown under PPFD 920 μmol m^{-2} s^{-1} and PPFD 80 μmol m^{-2} s^{-1}, respectively. Measurements were made at 25℃ chamber temperature, 1000 μmol m^{-2} s^{-1} quanta and 65-70% RH.

CO_2보상점은 졸참나무가 가장 높고, 그 다음으로 음나무 > 이태리포플러의 순으로 낮았다. 시험구에 따라서는 이태리포플러의 약광 시험구가 강광 시험구보다 약간 높은 값을 나타내고, 음나무와 졸참나무는 이태리포플러와는 반대로 약광 시

Table 4. CO_2 compensation points, carboxylation efficiency, photo-respiration and maximum net photosynthesis calculated from the *A-Ci* curves in Figure 4. Values are mean ± standard deviation (n=5).

Tree species	Growing light condition (μmol m^{-2} s^{-1})	CO_2 compensation point (μmolCO_2 mol^{-1})	Photo-respiration rate (μmolCO_2 m^{-2} s^{-1})	Maximum photosynthesis rate (μmolCO_2 m^{-2} s^{-1})	Carboxylation efficiency (mmolCO_2 mol^{-1})
P. euramericana	920	42.3 (0.8)	4.82 (0.18)	25.68 (1.14)	113.8 (2.6)
	80	43.3 (3.4)	2.06 (0.16)	12.28 (1.00)	47.7 (1.3)
K. pictus	920	54.4 (3.0)	1.89 (0.16)	9.51 (1.10)	34.9 (3.6)
	80	49.8 (3.3)	1.39 (0.08)	9.69 (1.01)	28.2 (3.5)
Q. serrata	920	55.7 (4.9)	2.98 (0.30)	9.52 (0.53)	53.5 (2.4)
	80	53.5 (3.1)	2.04 (0.30)	9.48 (1.06)	37.9 (4.1)
MANOVA	Tree species (A)	***	***	***	***
	Light Conditions (B)	n.s.	***	***	***
	A × B	n.s.	***	***	***

***$P<0.001$, **$P<0.01$, *$P<0.05$, *n.s.* not significant

험구가 강광 시험구보다 약간 낮은 값을 나타냈다. 그러나 통계적(2원배치 분산분석) 유의성($P<0.05$)은 없었다.

A-Ci curve에서 최대 광합성속도를 살펴보면, 음나무와 졸참나무에 유사한 값으로 이태리포플러에 비하여 현저하게 낮은 값을 나타냈다. 그러나 음나무와 졸참나무는 약광 시험구가 강광 시험구간의 차이가 비교적 작았으나, 이태리포플러는 약광시험구가 강광시험구의 절반에 미치지 못하였다.

탄소고정효율은 이태리포플러가 다른 두 수종에 비하여 높은 값을 나타냈으며, 졸참나무 > 음나무의 순으로 나타났다. 가장 높은 탄소고정효율을 나타낸 이태리포플러는 약광조건에서 생장한 개체의 탄소고정효율이 강광조건의 41.9%, 졸참나무는 70.8%, 음나무는 80.8%로 저하되어, 탄소고정효율이 높은 수종일수록 생육 광도 저하에 의한 탄소고정율의 저하가 현저하게 이루어짐을 알 수 있었다.

고 찰

1. 빛의 흡수·이용효율증대

광도가 낮은 환경조건에서 생장하는 수목은 주어진 환경에 적응한 잎이 형성되어(Boardman, 1977), 낮은 광도조건에서도 효율적인 광합성을 수행할 수 있도록 형태적·생리적 특성이 변화되어 있다(Bjorkman, 1981; Chazdon and Kaufmann, 1993). 이러한 잎은 강광조건에서 생장한 수목의 잎에 비해서 受光量과 빛의 흡수·이용효율을 높도록 葉面積이 넓고, 엽록소함량이 높다(Adams 등, 1990; Evans, 1994). 특히 광화학계II(photosystem II)의 반응 단백질 중의 하나인 集光蛋白質複合體 LHC II (light harvesting chl-protein complex II)의 함량과 상관성이 높은 엽록소*b*의 함량 높으며, 이로 인하여 엽록소*a*/*b*가 낮다(Evans, 1989; Terashima and Hikosaka, 1995). 林床에서 생육하는 陰生植物은 엽록소*b*를 증가시켜(Fails 등, 1982) 상층부 임관의 葉層에 의한 흡수율이 낮은 500-650nm의 빛 흡수율을 높이는 것으로 알

Table 5. Ratios of morphological and physiological parameyers measured in low light intensity to those in high light intensity.

	P. euramericana	*K. pictus*	*Q. serrata*
Leaf area	41.2	183.8	238.5
Chlorophyll *a+b*	66.3	166.9	161.3
a/b	93.3	85.3	93.6
Light absorptance (400-700nm)	99.4	107.6	103.6
Photosynthetic characteristics			
Light response curve			
Light compensation point	33.3	31.9	23.7
Light saturation point	60.6	53.0	62.2
Dark respiration rate	29.6	60.2	35.5
Photosynthetic capacity	45.3	85.0	59.0
Apparent quantum yield	65.6	101.2	82.9
A-Ci curve			
CO_2 compensation point	102.4	91.5	96.1
Photo respiration rate	42.7	73.5	68.5
Max. photosynthesis rate	47.8	101.9	99.6
Carboxylation efficiency	41.9	80.8	70.8

려져 있다. 그리고 수종에 따라서는 광-광합성곡선에서 산출하는 純量子收率이 저하되기도 하는데, 이 純量子收率은 광에너지를 화학에너지로 변환시키는 광화학계I의 활성을 반영하고 있는 것으로(Evans, 1987; Wilmott and Moore, 1973), 낮은 광도에 대한 적응력이 높은 식물은 微微한 저하를 보이거나 상승한다(Wilmott and Moore, 1973). 이러한 특징을 토대로 하여 본 연구의 결과를 생육광도저하에 대한 반응율(=약광조건/강광조건×100)로 산출하여 살펴보고자 한다(Table 5).

양수로 알려진 이태리포플러는 낮은 광도조건에서 엽면적 및 엽록소함량이 감소하고(Table 1), 광합성 유효 파장역(PAR)의 빛 흡수율이 저하하며(Figure 2, Table 2), 純量子收率(Figure 3, Table 3)의 저하가 다른 두 수종에 비하여 현저하게 나타난다. 이러한 이태리포플러의 반응은 낮은 광도조건에서 생존할 수 있도록 빛의 흡수·이용효율을 높이는 반응과는 상반된 결과이다.

반면, 이태리포플러보다 내음성 수준이 높은 음나무는 葉面積과 엽록소함량의 증가로 受光量과 빛 흡수율을 증대시키는 반응을 나타내고, 엽록소 *b*의 현저한 증가를 통한 集光效率과 높아져 있음을 알 수 있었다. 그리고 광합성 유효 파장영역의 빛 흡수율이 전체적으로 상승되었으며, 生葉의 빛 흡수율에 대한 기여도가 높고(Inada, 1980), 임관 상부의 엽층에 의한 흡수율이 낮은(佐々木, 1979; Holmes and Smith, 1975) 파장영역인 500-650nm 흡수율이 현저하게 상승하는 반응을 나타냈다. 이것은 음나무의 엽록소*b*의 증가량이 현저하게 높다는 점과 일치하는 결과이다. 또한 광-광합성곡선에서 산출한 純量子收率이 증가된 점으로 보아 광화학계의 활성도 상승되어있음을 알 수 있다. 이러한 결과는 음나무가 낮은 생육 광도조건에 대한 受光量과 빛의 흡수·이용효율을 증대하는 적응반응이 높음을 의미한다.

졸참나무는 생육 광도 저하에 의하여 純量子收率이 감소하였는데, 양수인 이태리포플러보다는 감소율이 적었다. 그러나 受光量을 높일 수 있는 엽면적의 증가가 음나무나 이태리포플러에 비하여 현저하게 높게 나타나고, 엽록소 $a+b$의 증가와 엽록소a/b의 저하를 통한 빛의 흡수효율을 증대시키는 반응이 음나무와 유사한 수준으로 나타난다. 따라서 졸참나무는 생육 광도의 저하에 대한 적응반응이 광화학계의 활성증대를 통한 빛의 이용효율을 증대보다는 受光面積과 吸收效率을 높여 受光量을 증대시키는 적응반응에 치중하는 것으로 생각된다.

2. 호흡에 의한 손실 감소

낮은 광도에 적응한 식물의 잎(陰葉)은 높은 광도에서 생장한 잎(陽葉)에 비하여 광-광합성곡선에서의 PPFD 0μmol m^{-2} s^{-1}에서의 암호흡속도가 낮고(광-광합성곡선에서는 상승), 광보상점과 광포화점이 낮은 광도에 위치하는 현상은 과거의 많은 연구에 의하여 알려져 있다(Boardman, 1977). 그러나 암호흡은 식물의 생장과 유지에 필요한 基質이나 물질의 합성에 필요한 에너지를 공급하는데 매우 중요한 역할을 수행하고 있으므로, 암호흡이 감소하면 광합성능력과 생장속도가 저하한다(野口, 1999; McCree, 1970). 광호흡은 광합성의 탄소고정반응계(암반응)에서 발생하는 호흡으로서 광도 및 광합성속도가 높을수록 크다(Jackson and Volk, 1970). 광호흡의 역할에 대해서는 불명확한 점이 많으나, 암호흡과 마찬가지로 생명유지와 물질의 합성에 필요한 에너지 공급에 기여를 하며(Werf 등, 1988), 과도한 광량자 흡수에 의하여 발생하는 光阻害(photoinhibition)를 완화시키는 기능이 있는 것으로 알려져 있다(Kozaki and Takeba, 1996).

본 연구에서는 3수종 모두 광도저하에 의하여 호흡이 감소하는 반응을 나타내고 있으나, 음나무는 다른 두 수종에 비하여 암호흡 및 광호흡의 감소가 적고, 호흡감소에 대한 광합성능력(광-광합성곡선의 광포화점보다 높은 광도에서의 광합성속도)의 저하도 적다. 이것은 호흡에 의하여 발생한 에너지를 생명유지와 물질의 합성활동에 효율적으로 사용하고 있음을 의미한다. 반면, 졸참나무는 암호흡 및 광호흡의 감소율이 가장 높은 이태리포플러보다 호흡감소에 대한 광합성능력의 저하가 크게 나타나, 호흡에너지의 효율성이 낮아졌음을 나타냈다. 그러나 耐陰性 수종 중에는 낮은 호흡으로 생장속도를 저하시켜 물질의 손실을 최대한 억제함으로서 낮은 광도조건에서 장기간 생존을 유지하는 적응반응을 나타내는 경우가 있다(Hutchinson, 1967). 따라서 음나무와 졸참나무의 호흡반응 중에서 어느 수종이 낮은 광도에 유리한 적응반응을 나타냈는가를 판단하기는 곤란하다.

3. 광합성계의 적응 반응

낮은 광도에 생장하는 식물은 前述한 바와 같이

엽록소함량이 많고, 엽록소*b*와 결합하여 빛을 흡수하여 화학에너지로 전환시키는 광화학계II에 함유된 LHC II의 양이 높아진다. 그러나 광화학계 II의 전자전달을 수행하는 단백질의 전체적인 함량이나, 암반응의 탄소고정계 효소인 rubisco 및 가용성 단백질의 함량은 감소한다(Evans, 1989; Terashima and Hikosaka, 1995). 따라서 약광조건에 적응한 잎은 광화학계의 활성이 증가하여 광-광합성곡선의 낮은 광도영역, 즉 광합성속도가 광도에 의존하는 초기단계에서는 높은 광도에서 생장한 개체에 비하여 높은 광합성속도를 나타내나, 충분한 광이 공급되는 광포화점이상의 광도에서는 전자전달계 단백질과 rubisco의 함량이 적으므로 낮은 광합성을 나타낸다(김판기 등, 1999a). 이것은 식물이 광합성계 단백질에 대한 질소배분을 통하여 낮은 광도에서의 광합성 효율을 증진시킨 결과로 평가되고 있다(Makino 등, 1997). 본 연구에서도 생육 광도가 저하하면 광-광합성곡선의 초기단계의 광합성이 상승하고, 광포화점보다 높은 광도에서는 광합성이 저하하는 현상이 3수종 모두 나타났다. 특히 음나무는 광-광합성의 초기단계에서 나타나는 광합성의 상승이 이태리포플러와 졸참나무에 비하여 높은 광도영역까 지속되고 純量子收率이 증가하는 반응을 나타내 광도저하에 대한 높은 적응반응을 나타냈다. 또한 음나무는 광-광합성곡선의 높은 광도영역에서의 광합성도 다른 두 수종의 저하율에 비하여 낮게 나타나는 현상을 보여, 광합성의 암반응에 해당하는 탄소고정계의 적응반응도 시사된다. 이를 보다 명확하게 구명하기 위해서, Farquhar 등(1980)에 의하여 이론적으로 모델화되고, Sharkey (1985)에 의하여 일부 수정되어, 최근에는 광합성 해석에 일반적으로 사용되고 있는, *A-Ci* curve를 토대로 하여 세 수종의 낮은 광도에 대한 탄소고정계의 적응반응을 살펴보고자 한다. 이 이론에 의하면 *A-Ci* curve에서 葉肉內 CO_2농도가 낮은 영역에서의 광합성은 葉肉內의 CO_2 擴散 傳導度와 rubisco효소의 CO_2 고정 능력에 의하여 결정되며, 이 영역의 직선회귀의 기울기를 탄소고정효율이라 한다. 대기의 CO_2농도보다 높아지면 광화학계II의 電子傳達 活性에 의하여 결정되며, 葉肉內 CO_2농도가 더 높아지면 광합성산물 생산에 따른 무기인산의 재생속도에 의하여 광합성이 결정된다. 본 연구에서는 *A-Ci*의 초기단계의 기울기인 탄소고정효율이 세 수종 모두 낮아지는 반응을 나타내 rubisco의 함량이 감소하였음을 확인할 수 있었는데, 음나무와 졸참나무는 강광조건에서 생장한 개체의 80.8%, 70.8%로 이태리포플러의 41.9%에 비하여 탄소고정효율의 감소가 매우 微微하다. 그리고 무기인산의 재생속도를 반영하고 있는 최대광합성속도에서도 음나무와 졸참나무는 큰 변화가 없었으나, 이태리포플러는 절반이하로 저하하는 경향을 나타낸다.

이상의 결과를 종합하면 양수인 이태리포플러는 약광조건인 PPFD 80μmol m^{-2} s^{-1}의 광도가 매우 큰 스트레스로 작용되어 생장과 적응에 필요한 물질생산을 억제하고 있다. 그러나 이태리포플러보다 내음성이 수준이 높은 음나무와 졸참나무는 수광량 및 광이용효율을 증대시키는 적극적인 적응반응을 나타내면서도, 탄소고정계 단백질의 감소 등을 통하여 이루어지는 물질배분이 나타나지 않은 점으로 보아, 微微한 환경스트레스로 작용하였으리라 생각된다.

인 용 문 헌

1. 김지홍. 1993. 생태형태학적 특성 분석에 의한 활엽수종의 극성상지수 추정. 한국임학회지 82 : 176-187.
2. 김판기 · 이은주. 2001. 광합성의 생리생태(1) -광도와 엽육내 CO_2분압 변화에 대한 광합성 반응. 한국농림기상학회지 3 : 126-133.
3. 김판기 · 이갑연 · 김세현 · 한상섭. 1999a. 우리나라에 분포하는 오미자과 2속 3종의 잎 형질 및 광합성 특성. 한국농림기상학회지 1 : 90-96.
4. 김판기 · 이인중 · 김학윤 · 김길웅 · 신동현. 1999b. 파이토크롬 B 돌연변이체가 수수의 광합성효율에 미치는 영향. 한국육종학회지 31 : 386-392.
5. 金坂基 · 佐々木惠彦. 1994. 光質の違いが光合成産物の轉流方向に與える影響. 日本林學會大會講演要旨集 105 : 358p.
6. 野口 航. 1999. 夜の葉の呼吸に關する生理學と經濟學. In : 植物の環境應答. 植物細胞工學 11 : 125-128.
7. 森川 靖 · 佐々木惠彦 · 淺川澄彦. 1983. 林床の光の性質と稚樹の成長. 森林立地 25 : 1-7
8. 佐々木惠彦. 1979. マレーシアの熱帶降雨林におけるフタバガキ科樹種の成長習性と環境.

森林立地 21 : 8-18

9. 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.

10. 古川昭雄. 1978. 光呼吸とCO_2補償点. pp. 103-114. In : 田崎忠良 編著. 環境植物學. 朝倉書店. 東京, 日本.

11. 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.

12. Adams III, W. W., K. Winter, U. Schreiber and P. Schramel. 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.

13. Arnon D. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiology 24 : 1-15.

14. Bjorkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. pp. 57-107. In : Lange, O. L., P. S. Nobel, C. O. Osmond and H. Ziegler, Eds. Encyclopedia of plant physiology I, New series, Vol. 12A. Springer-Verlag, Berlin.

15. Boardman N. K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Ann. Rev. Plant Physiology 28 : 355-377.

16. Chazdon, R. L. and S. Kaufmann. 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. Functional Ecology 7 : 385-394.

17. Ellsworth, D. S. and P. B. Reich. 1992. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. Functional Ecology 6 : 423-435.

18. Evan, H. D. and R. B. Thomas. 2000. Photosynthetic responses to CO_2 enrichment of four hardwood species in a forest understory. Oecologia 122 : 11-19.

19. Evans, J. R. 1987. The dependence of quantum yield on wavelength and growth irradiance. Australian Journal of Plant Physiology 14 : 69-79.

20. Evans, J. R. 1989. Partitioning of nitrogen between and within leaves grown under different irradiances. Australian Journal of Plant Physiology 16 : 533-548.

21. Evans, J. R. 1994. Developmental constrains on photosynthesis : effects of light and nutrition. pp. 281-304. In : N. R. Baker, ed. Photosynthesis and the environment. Kluwer Academic Press. Dordrecht.

22. Farquhar, G. D., S. von Caemmerer and J. A. Berry. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C3 species. Planta 149 : 78-90.

23. Farquhar, G. D. and T. D. Sharkey. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. Ann. Rev. Plant Physiology 11 : 539-552.

24. Fernando, V., M. T. Allen and R. W. Pearcy. 1997. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occuring along a light gradient. Oecologia 111 : 505-514.

25. Fredeen, A. L. and C. B. Field. 1991. Leaf respiration in *Piper* species native to a Mexican rainforest. Physiologia Plantarum 82 : 85-92.

26. Gorski, T. 1975. Germination of seeds in the shadow of plants. Physiology Plantrum 34 : 342-346.

27. Fails, B. S., A. J. Lewis and J. A. Barden. 1982. Anatomy and morphology of sun- and shade- grown Ficus benjimina. Journal of American Society Horticultural Science 107 : 754-757.

28. Hiscox, J. D. and G. F. Israelstam. 1979. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. Canadian Journal of Botany 57 : 1332-1334.

29. Holemes, M. G. and S. Smith. 1975. The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. Nature 254 : 512-514.

30. Hikosaka, K., Y. T. Hanba, T. Hirose and I. Terashima. 1998. Photosynthetic nitrogen use efficiency in woody and herbaceous plants. Functional Ecology 12 : 896-905.

31. Hutchinson, T. C. 1967. Comparative studies of the ability of species to withstand prolonged

periods of darkness. Journal of Ecologia 55 : 291-299.

32. Inada, K. 1980. Spectral absorption property of pigments in living leaves and its contribution to photosynthesis. Japanese Journal of Crop Science 49 : 286-294.
33. Jackson, W. A. and R. J. Volk. 1970. Photorespiration. Annual Review Plant Physiology 21 : 385-432.
34. Kok, B. 1948. A critical consideration of the quantum yield of chlorella-photosynthesis. Enzymologia 13 : 1-16.
35. Kozaki, A. and G. Takeba. 1996. Photorespiration protects C3 plants from photo oxidation. Nature 384(6609) : 557-560.
36. Makino, A., T. Sato, H. Nakano and T. Mae. 1997. Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances. Plant 203 : 390-398.
37. Martin, G. B., C. P. Malcolm and D. B. Nick. 1997. Photosynthetic characteristics of dipterocarp seedlings in the three tropical rain forest light environments : a basis for niche partitioning. Oecologia 112 : 453-463.
38. McCree, K. J. 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. pp. 221-230. In : I. Setlik, ed. Prediction and measurements of photosynthetic productivity Proc IBP/PP Tech Meet, Trebon 1969.
39. Morgan, D. C. and H. Smith. 1979. A systematic relationship between phytochrome-controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural radiation. Planta 145 : 253-258.
40. Noguchi, K., K. Sonoike and I. Terashima. 1996. Acclimation of respiratory properties of leaves of *Spinacia oleracea* L., a sun species, and of *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. Don., a shade species, to changes in growth irradiance. Plant Cell Physiology 37 : 377-384.
41. 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.
42. Sharkey, T. D. 1985. Photosynthesis in intact leaves of C3 plants : physics, physiology and rate limitations. Botanical Review 51 : 53-105.
43. Sharp, R. E., M. A. Mattews and J. S. Boyer, 1984. Kik effect and the quantum yield of photosynthesis. Plant Physiology 75 : 95-101.
44. Smith, H. 1995. Physiological and ecological function within the phytochrome family. Annual Reviw Plant Physiology and Plant Molecular Biology 46 : 289-315.
45. Terashima, I. and J. R. Evans. 1988. Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. Plant Cell Physiology 29 : 143-155.
46. Terashima, I. and K. Hikosaka. 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. Plant Cell and Environment 18 : 1111-1128.
47. Werf van der, A., A. Kooijman, R. Welschen and H., Lambers. 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.
48. Wilmott, A. and P. D. Moore. 1973. Adaptation to light intensity in *Silene alba* and *S. dioica*. Oikos 24 : 458-464.