

광합성의 생리생태(2) - 환경변화에 대한 광합성의 적응반응 -

김판기¹ · 이은주²

¹서울대학교 농업과학공동기기센터

²서울대학교 생명과학부

Ecophysiology of Photosynthesis 2: Adaptation of the Photosynthetic Apparatus to Changing Environment

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

1. 환경변화에 대한 식물의 적응

25만 여종에 달하는 지구상의 식물은 생물권의 무수한 환경변화 속에서 종을 유지할 수 있도록 다양한 유전적인 진화를 통하여 지구상에 정착하였다. 이들 식물이 생육하고 있는 기상환경은 매우 다양하며, 생장과정에서 수많은 환경변화를 시간적·공간적으로 경험하게 된다. 생육 환경이 변화하면 식물의 形態的, 生理的, 生合成的 특성이 변화하는 반응이 나타난다. 식물의 환경변화에 대한 반응은 변화된 환경에서 생존할 수 있도록 하는 適應(adaptation)/順化(acclimation) 반응이거나 이에 역행하는 반응, 또는 의미를 알 수 없는 반응일 수도 있다.

환경변화에 대한 식물의 반응이 적응/순화적일 경우는 현재의 공간에서 生存이 가능하나, 이에 역행되는 반응을 나타내는 식물은 자신이 점유하고 있는 시간적/공간적 위치를 다른 種에게 내어주고 淘汰하게 된다. 따라서 환경변화에 대한 식물 반응의 의미와 적응/순화에 대한 방향성을 이해하는 것은 식물 생태계의 종간 경쟁과 천이를 구명하는데 매우 중요한 의미를 갖고 있다.

환경변화에 대한 식물의 반응이 적응/순화적인 반응인지 아닌지를 판단하는 기준으로서 광합성능력(대기 CO₂ 농도, 최적온도, 광포화점에서의 광합성속도)의 변화를 지표로 사용하기도 한다. 그러나 변화된 환경조

건에서 광합성능력을 유지하거나 상승시키기 위해서는 이에 相應하는 광합성계 단백질이 필요하다. 광합성계 단백질에 함유된 질소가 잎 전체 질소의 절반이상이 된다는 점을 고려하면(Evans, 1989), 광합성계 단백질을 생성하기 위해서는 이에 상응하는 질소를 사용해야 한다(彦坂, 1997). 질소는 식물에 있어서 매우 중요한 원소이나 자연 생태계에서 부족하기 쉬운 원소 중의 하나이다. 따라서 질소를 광합성계 단백질 생성에 다량 배분하여 광합성능력을 높게 유지하는 것이 환경변화에 대한 적응/순화에 반드시 유리한 반응이라고 단정지을 수 없다. 이러한 문제점을 보완하여 Mooney and Gulmon(1979), Field and Mooney(1986)는 광합성에 대한 질소이용의 효율성을 경제학적 관점에서 해석한 cost-benefit이라는 가설을 세워서 환경변화에 대한 적응/순화의 기준으로 설정하였다.

2. 광도 저하에 대한 광합성 반응

동일한 種에서도 생육조건이 다르면 形態的, 生理的, 生合成的 특성이 달라지는데, 광 조건에 대한 잎의 形態的, 生理的 특성 차이는 오래 전부터 많은 연구결과가 보고되어(Table 1), 弱光條件에 순화된 잎을 陰葉(shade leaf), 強光條件에 순화된 잎을 陽葉(sun leaf)으로 구분하게 되었다(Boardman, 1977). 陰葉은 적색광(650-700 nm) 또는 광도가 낮은 조건에서 형성되고,

Table 1. 음엽과 양엽의 形態的, 生理的, 生合成的 특성

잎의 특성	陽葉陰葉	참고 문헌
형태적 특성		Bjorkman(1981), Patterson <i>et al.</i> (1978), Chabot <i>et al.</i> (1979), Jurik <i>et al.</i> (1979), Chazdon and Kaufmann(1993), 김판기 등(1999, 2001)
- 잎 두께	>	
- 잎 면적*	<	
- 엽면적당 무게	>	
- 책상조직 층의 수	>	
- 세포간극의 비율	<	
생리적 특성		Bjorkman and Holmgren (1963), Loach(1967), Patterson <i>et al.</i> (1978), Osmond(1983), Walters and Field(1987), Chazdon and Field(1987), Sims and Pearcy(1989, 1991), Chazdon(1992), Ellsworth and Reich(1992), Hikosaka and Terashima(1996), Makino <i>et al.</i> (1997), Hikosaka <i>et al.</i> (1998), 김판기 등(1999, 2001)
- 최대 광합성속도	>	
- 질소 함량	>	
- 기공conductance	>	
- 호흡속도	>	
- 純量子收率	=	
- 光阻害에 대한 내성	>	
- 500-700 nm의 빛 흡수율*	<	
생합성적 특성		Boardman(1977), Osmond (1983), Anderson(1986), Seemann <i>et al.</i> (1987), Evans (1987), Terashima and Evans (1988), Evans(1989), Evans and Seemann(1989), Terashima and Hikosaka (1995), Hikosaka and Terashima(1996), Makino <i>et al.</i> (1997), Hikosaka <i>et al.</i> (1998), 김판기 등(2001)
- rubisco 함량	>	
- 엽록소 함량*	<	
- rubisco / 엽록소	>	
- 엽록소 a / b	>	
- PS II / 엽록소	>	
- PS I / 엽록소	=	
- LHC II / 엽록소	<	
- cytochrome f / 엽록소	>	
- 퀘빈회로 효소 / 엽록소	>	
- grana stacking의 수	>	
- thylakoid막 / stroma 체적	>	

*수중에 따라서 예외의 경우도 존재함

양엽은 청색광(430-470 nm) 또는 광도가 높은 조건에서 형성되며, 이들 잎의 형성에는 靑色光受容體(blue light receptor)와 파이토크롬(phytochrome)이 관여하는 것으로 알려져 있다(Lichtenthaler *et al.*, 1980). 여기에서는 식물이 생육 광 조건에 순화되어 음엽과 양엽으로 발달하면서 나타나는 잎의 形態的, 生理的, 生合成的 변화에 대하여 기술한다.

2.1. 엽내 질소 및 광합성계 단백질의 分配

음엽과 양엽의 생리적 특성을 반영하고 있는 대표적인 반응으로는 광-광합성 곡선(light response curve)에 나타나는 초기 기울기(initial slope), 광포화점, 광보상점 등의 차이를 예로 들 수 있다. 약광조건에서 성장한 식물은 광-광합성 곡선의 초기 기울기가 높고 광포화점이 낮으며, 높은 광도영역에서의 광합성속도가 낮다(Fig. 1, Table 2). 광-광합성곡선의 초기 기

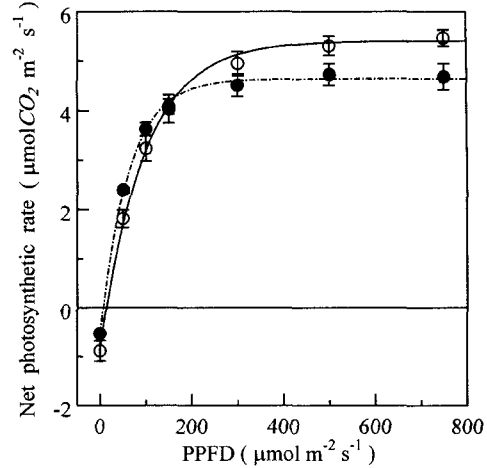


Fig. 1. 약광(●; PPFD 80 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$)과 강광(○; PPFD 920 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 조건에서 성장한 음나무의 광-광합성곡선(김판기 등, 2001).

Table 2. 약광(80 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$)과 강광(920 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 조건에서 성장한 음나무의 광합성특성 (김판기 등, 2001)

광합성 특성	약광조건	강광조건
광보상점($\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	5.9	18.5
광포화점($\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	149.6	282.6
암호흡($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	0.53	0.88
초기 기울기($\text{mmol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$)	41.6	41.1
광합성 능력($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	4.82	5.67

울기는 엽록소가 증가와 더불어 증가하므로(Gabrielsen, 1948) 葉內 질소를 엽록소 단백질(chlorophyll-protein complex)에 적극적으로 투자하여, 前報(김과 이, 2001)의 그림 1에 나타난 반응 1을 강화시킴으로서 낮은 광도에서 효율적인 광합성을 수행한다. 반면에 전자전달계의 단백질이나 rubisco의 생성에는 질소를 적게 투자하여 낮은 함량을 가지게 되므로 강광조건에서는 낮은 광합성속도를 나타내게 된다. 여기에서 陰葉이 광합성능력을 증대시키기 위해서는 전자전달계의 단백질이나 rubisco 함량 등을 증가시켜야 하며, 이를 위해서는 보다 많은 양의 질소를 필요로 하게 된다. 그러나 엽내 질소는 한정되어 있을 뿐만 아니라, 광합성능력을 증가시켜도 실제 잎의 受光量이 적어 광합성속도의 증가를 기대하기 어려우므로 전자전달계의 단백질이나 rubisco의 생성 등에는 질소를 적게 투자함으로써 cost를 억제하는 것이 적응적인 반응이다.

2.2. 광화학계의 순화

광화학계에는 엽록소와 결합하는 단백질이 여러 종류가 있다. 이들 단백질은 엽록소 *a*와 결합된 단백질복합체와 엽록소 *a, b* 모두와 결합된 단백질복합체로 구분할 수 있다. 엽록소 *a*와 결합된 단백질복합체는 광화학계(PS)의 반응중심체(PS II에서는 P680, PS I에서는 P700)를 구성하고, 엽록소 *a, b* 모두와 결합된 단백질복합체는 빛을 捕集하는 集光性 蛋白質複合體 LHC(light harvesting chl-protein complex)이다.

약광조건에서 성장한 식물은 엽록소 *b*의 현저한 증가로 엽록소 *ab*가 저하하는데, 이것은 여러 종류의 엽록소 단백질 복합체 중에서도 엽록소 *b*의 대부분이 결합되어 있는 集光性 蛋白質複合體 LHC II의 증가에 기인한다(Evans, 1989; Terashima and Hikosaka, 1995). LHC II는 하나의 단백질에 결합되는 엽록소의 양이 가장 많은 단백질로서, 이 단백질을 증가시키는 것은 적은 양의 질소를 사용하여 많은 양의 엽록소를 증가시키는데 가장 효율적인 수단이 된다(Evans, 1987; 牧野, 1999). 실제 약광조건에서 성장한 식물 잎의 질소 당 엽록소함량의 증가를 조사한 Hikosaka and Terashima(1996)에 의하면 陰生植物인 *Alocasia odora* Schott는 2배 가량 증가하고 벼, 보리 등과 같은 陽生植物은 1.3-1.5배의 증가를 나타낸다. 여기에서 나타나는 식물의 종류에 따른 반응 정도의 차이는 약광조건에 적응할 수 있는 능력의 차이로 생각된다.

약광조건에서 성장한 식물의 엽록소 *b* 증가는 빛을 集光하는 LHC 증가에 의한 빛 捕集能力의 향상을 의미한다. 그리고 식물생태계에서는 군락하부의 약광조건에 있는 식물이 엽록소 *b*를 많이 가지고 있음으로서 群落上부의 엽록소 *a*가 흡수하지 못한 파장영역의 빛을 엽록소 *a*와 흡수 파장대가 약간 다른 엽록소 *b*가 빛을 흡수할 수 있는 기회를 높게 된다. 실제로 약광과 강광조건에서 성장한 식물의 파장별 빛 흡수율을 측정된 김판기 등(2001)에 의하면, 약광조건에서 성장한 개체가 엽록소 *a*의 흡수율이 낮은 파장영역에서 빛 흡수율이 상승하였다(Fig. 2). 그리고 이러한 현상은 식물의 耐陰性 水準에 따라서도 다르게 나타났다. 耐陰樹인 음나무(*Kalopanax pictus* Nak.)와 줄참나무(*Quercus serrata* Thunb.)는 약광조건에서 성장한 개체가 엽록소 *a*의 흡수율이 낮은 파장영역에서 빛 흡수율이 상승하고, 광-광합성곡선의 초기 기울기가 상승하고, 엽록소 *b*의 함량이 현저하게 증가하는 등의 적응적

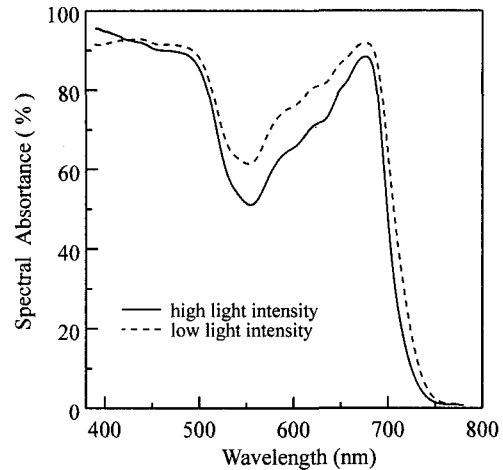


Fig. 2. 약광과 강광조건에서 성장한 음나무의 파장별 흡수율(김판기 등, 2001).

인 반응을 나타낸다. 반면, 陽樹인 이태리포플러(*Populus euramericana* Guinier)는 이와 相反된 반응을 나타내 약광조건에 대한 적응능력이 낮음을 示唆한다.

3. 강광에 대한 광합성 반응

강광에 의한 식물의 광합성능력이 低下(强光阻害 photoinhibition)는 광합성반응에 이용되고 남은 빛 에너지에 의하여 일어나는 현상으로 이해되어 왔다(Powles, 1984). 여기서 강광이란 광합성의 광포화점보다 높은 광도에서 광합성이 저하하는 광도를 의미하는 것이 아니라, 자연환경의 일상적인 조건에서 광합성이 阻害를 받는 광도를 말한다. 광합성반응에 이용되는 빛 에너지는 식물의 발달단계나 생육환경에 따라서 크게 달라지는데 저온, 수분부족 등의 환경스트레스를 받는 조건에서는 强光阻害를 받는 광도가 낮아진다. 그리고 광합성에 이용되는 빛 에너지의 양은 온도, 습도 등의 기상 환경 변화에 따라서도 크게 달라진다.

광합성의 强光阻害는 量子收率(quantum yield)의 저하(dynamic photoinhibition)와 최대 광합성 활성(광포화점, 葉肉內 포화 CO₂ 분압에서의 광합성)의 저하(chronic photoinhibition)로 구분할 수 있다(Osmond, 1994). 이들 현상은 엽록체와 세포 내에서 일어나는 복잡 다양한 과정을 거치는데(Fig. 3), 최근 이들 현상에 대한 기작이 조금씩 해명되면서, 强光阻害를 傷해가 아닌 光酸化스트레스를 회피하기 위한 방어기작으로 간주하게 되었다.

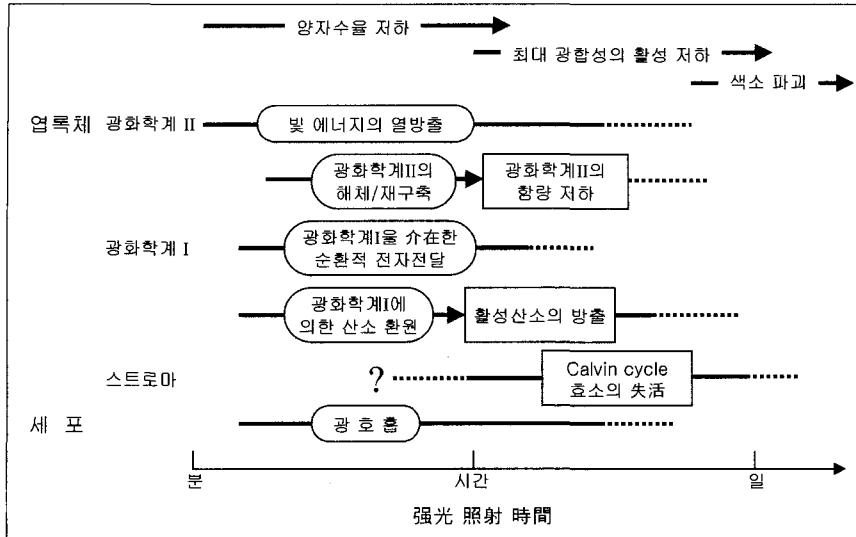


Fig. 3. 광합성의 强光阻害 과정(宮尾 · 水澤, 1999). 타원의 내용은 傷害를 회피하는데 기여하는 현상을 나타냄.

3.1. 强光阻害의 기작

광합성에서 빛 에너지는 엽록소에서 勵起에너지로서 반응중심체(PS II의 P680)에 전달되고, 반응중심체는 전자를 plastoquinone(PQ)에 전달하며, PQ는 전자를 cytochrome *b/f* 복합체에 전달한다. 빛의 강도가 증가하면 一連의 전자전달속도도 증가하게 되는데, 여기에서 PS II는 전자전달능력이 매우 높아 강광조건에서도 PQ에게 전자를 전달할 수 있다. 그러나 PQ 以後의 전자전달능력 (또는 캘빈회로의 에너지소비능력)은 PS II에 비하여 낮다. 따라서 강광조건에서는 전자를 가지고 있는 PQ가 많아지는 반면에 전자를 가지고 있지 않는 PQ는 감소하게 되어, 전자전달이 停滯하게 된다. 전자전달이 停滯하게 되면 PS II는 전자를 전달할 PQ가 없게되어 환원상태로 된다.

환원상태에서는 엽록소의 P680이 PQ에게 전자를 전달하지 못하고, Chl*와 Q_A가 재결합하는 반응을 일으키며 이 반응에서 ³Chl*이 형성된다. ³Chl*은 산소에게 여기에너지를 전달하고 반응성이 높은 ¹O₂(활성산소의 일종)을 생성한다. 또한 PS I의 전자수용체 대신에 O₂가 환원되어 활성산소(O₂⁻)를 생성한다. 여기서 생성된 활성산소가 PS II와 PS I의 반응중심체, 캘빈회로의 효소 등을 산화시켜 파괴함으로써 光阻害現象이 나타나게 된다(Aro *et al.*, 1993; 淺田, 1999; 宮尾 · 水澤, 1999).

3.2. 强光阻害에 대한 방어

식물은 强光에 의한 傷害를 완화/방어하기 위하여 과다한 빛 에너지를 제거하는 몇 가지 光阻害 방어기구가 작용하게 된다(Fig. 4). 그 중의 하나가 PS I과 PS II의 勵基比率를 조절하는 state transition이다 (Allen *et al.*, 1981). State transition은 LHC II를

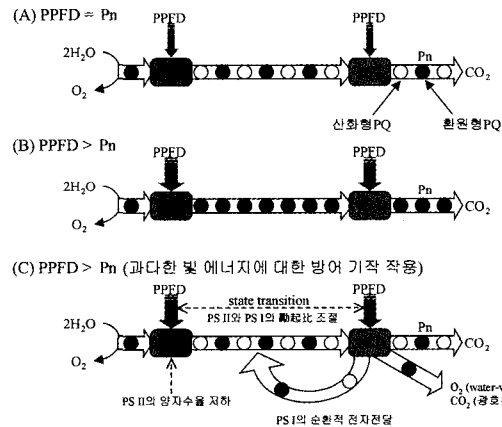


Fig. 4. 광도(PPFD)와 CO₂ 고정속도(Pn)에 의한 PQ의 산화와 환원상태(淺田, 1999). (A) PPFD에 의하여 생성된 NADPH/ATP와 이것을 소비하는 Pn이 같은 경우 (B) PPFD가 Pn보다 높은 경우로 PSII와 PS I의 사이에 환원형 PQ의 비율이 높아진다. (C) 光阻害 방어기구의 작용으로 환원형 PQ의 비율이 저하된다.

인산화, 탈인산화 작용에 의하여 PS I과 PS II의 반응 중심 사이에 이동시켜 勵基回數를 조절한다. 이 작용에 의하여 CO₂ 고정속도를 저하시키지 않고, PS I의 勵基回數를 높여서 순환적 전자전달반응에 의한 ATP의 생성을 촉진한다. 또 하나의 방어기구는 PS II의 양자수율을 저하시켜 PS II에서 PS I으로 공급되는 전자를 줄임으로서 환원상태로의 진전하는 것을 억제하는 방법이다(Osmond, 1994). 세번째로는 PS I에 전자수용체를 공급하여 과다하게 공급되는 전자를 소비하게 하는 방법으로서 광호흡(photo-respiration)과 water-water cycle이 여기에 해당한다(Kozaki and Takeba, 1996). 이 작용에서는 PS I의 전자전달속도가 높아져도 CO₂ 고정속도는 상승되지 않으나 전자의 흐름을 좋게 하여 활성산소에 의한 光阻害를 방어한다.

이상의 强光阻害와 이에 대한 식물의 방어기작에 대해서는 또 다른 기회를 마련하여 詳術하고자 한다.

4. 영양조건에 대한 광합성 반응

양양조건이 악화되면 엽내 질소함량이 저하하게 되는데, 식물의 광합성능력은 질소의 함량에 대한 의존도가 높으므로 富榮養條件에서는 광합성속도도 당연히 저하한다(Osmond, 1983; Evans and Terashima, 1987). 광합성능력의 저하는 광도저하에 대한 광합성반응과 유사하나, 엽록체 수준에서 살펴보면 매우 다르게 나타난다. 서로 다른 광 조건에서 생장한 식물의 엽록체내 단백질조성은 前述한 바와 같이 큰 차이를 나타내는데, 영양조건에 따라서는 틸라코이드膜에 존재하는 PS I, PS II, cytochrome *b/f* 등의 단백질 조성비가 일정하게 나타난다(Evans and Terashima, 1987; Terashima and Evans, 1988; Hikosaka, 1996).

그러나 광합성모델을 이용하여 광합성계 단백질의 最適配分을 계산한 연구에 의하면 같은 광조건에서는 엽내 질소함량이 높을수록 rubisco/엽록소의 비율이 높고, 엽록소 *a/b*가 낮아진다(Hikosaka and Terashima, 1995). 이와는 반대로 엽록소 *a/b*의 비율에 대하여 광합성모델을 이용하여 예측한 Thompson *et al.*(1992)에 의하면 富榮養條件에서는 엽록소 *a/b*가 높아진다고 하였다. 그러나 실제로 서로 다른 영양조건에서 생장한 개체의 엽록소를 조사한 결과에 의하면 엽록소 *a/b*가 변화하지 않는다는 것이 主流를 이룬다(Terashima and Evans, 1988; Hikosaka, 1996).

이러한 점으로 보아 식물은 광 환경변화에 대해서는

엽록체의 단백질조성과 엽록체의 양을 변화시키거나, 영양조건에 변화에 대해서는 엽록체의 양만을 변화시킨다고 할 수 있다.

인용문헌

- 김관기, 이갑연, 김세현, 한상섭, 1999. 우리나라에 분포하는 오미자과 2속 3종의 잎 형질 및 광합성 특성. 한국농림기상학회지 **1**(2), 90-96.
- 김관기, 이은주, 2001: 광합성의 생리생태(1) -광도와 엽육내 CO₂ 분압 변화에 대한 광합성 반응. 한국농림기상학회지, **3**(2), 126-133.
- 김관기, 이용섭, 정동준, 우수영, 성주한, 이은주, 2001: 광환경이 내음성이 서로 다른 3수종의 광합성 생리에 미치는 영향. 한국임학회, **90**(4), 인쇄중.
- 淺田浩二, 1999: 葉の光環境變動に對する迅速適應. 植物細胞工學, **11**, 107-119.
- 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.
- 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.
- 宮尾光惠, 水澤直樹, 1999: 强光環境から身守植物防御機構. 化學と生物, **37**, 396-400.
- Allen, J. F., Bennett, K. E. Steinback and C.J. Arntzen, 1981: Chloroplast protein phosphorylation couples plastocyanin redox state distribution of excitation energy between photosystems. *Nature*, **291**, 25-29.
- Anderson J. M., 1986: Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes. *Annual Review Plant Physiology*, **46**, 161-172.
- Aro, E.-M., I. Virgin and B. Andersson, 1993: Photoinhibition of photosystem II. inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1143**, 113-134.
- Bjorkman, O. and P. Holmgren, 1963: Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiologia Plantarum*, **16**, 889-914
- Bjorkman, O., 1981: Responses to different quantum flux densities. *Encyclopedia of plant physiology I*, Lange, O. L., P. S. Nobel, C. O. Osmond and H. Ziegler (eds.), Springer-Verlag, 57-107.
- Boardman, N. K., 1977: Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review Plant Physiology*, **28**, 355-377.
- Chabot, B. F., T. W. Jurik and J. F. Chabot, 1979: Influence of instantaneous and integrated light-flux density on leaf anatomy and photosynthesis. *American Journal of Botany*, **66**, 940-945.
- Chazdon, R. L. and C. B. Field, 1987: Determinants of photosynthetic capacity in six rainforest *Piper* species. *Oecologia*, **73**, 222-230.
- Chazdon, R. L., 1992: Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. *Oecologia*, **92**,

- 586-595.
- 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.
- 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.
- Evans, J. R. and I. Terashima, 1987: Effects of nitrogen nutrition on electron transport components and photosynthesis in spinach. *Australian Journal of Plant Physiology*, **14**, 59-68.
- Evans, J. R. 1989: Partitioning of nitrogen between and within leaves grown under different irradiances. *Australian Journal of Plant Physiology*, **16**, 533-548.
- Field, C. and H. Mooney, 1986: The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. *On the economy of form and function*, Givnish, T. J. (ed), Cambridge University Press, 25-55.
- Hikosaka, K. and I. Terashima, 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.
- Hikosaka, K., 1996: Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the organization of the photosynthetic apparatus in leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. *Planta*, **198**, 144-150.
- Hikosaka, K. and I. Terashima, 1996: Nitrogen partitioning among photosynthetic components and its consequence in sun and shade plants. *Functional Ecology*, **10**, 335-343.
- 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.
- Jurik, T. W., J. F. Chabot and B. F. Chabot, 1979: Ontogeny of photosynthetic performance in *Fragaria virginiana* under changing light regimes. *Plant Physiology*, **63**, 542-547.
- Kozaki, A. and G. Takeba, 1996: Photorespiration protects C3 plants from photo oxidation. *Nature*, **384**(6609), 557-560.
- Lichtenthaler, H. K., C. Buschmann and U. Rahmsdorf, 1980: The importance of blue light for the development of sun-type chloroplasts. *The blue light syndrome*, H. Senger(ed.), Springer-Verlag, 485-494.
- Loach, K., 1967: Shade tolerance in tree seedlings. I. Leaf photosynthesis and respiration in plants raised under artificial shade. *New Phytology*, **66**, 607-621.
- Makino, A., T. Sato, H. Nakano and T. Mae, 1997: Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances. *Planta*, **203**, 390-398.
- Mooney, H. A. and G. L. Gulmon, 1979: Environmental and evolutionary constraints on the photosynthetic characteristics of higher plants. *Topics in plant population biology*, Solbrig, O. T., S. Jain, G. B. Johnson and P. H. Raven (eds.), Columbia University Press, 316-337.
- Osmond, C. B., 1983: Interaction between irradiance, nitrogen nutrition, and water stress in the sun-shade responses of *Solanum dulcamara*. *Oecologia*, **57**, 316-321.
- Osmond, C. B., 1994: What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. *Photoinhibition of photosynthesis: From molecular mechanisms to the field*, Baker, N. R. and J. R. Bowler (eds.), Bios Scientific Pub, 1-24.
- Patterson, D. T., S. O. Duke and R. E. Hoagland, 1978: Effects of irradiance during growth on adaptive photosynthetic characteristics of velvetleaf and cotton. *Plant Physiology*, **61**, 402-405.
- Powles, S. B., 1984: Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology*, **35**, 15-44.
- Seemann, J. R., T. D. Sharkey, J. L. Wang and C. B. Osmond, 1987: Environmental effects on photosynthesis, nitrogen-use efficiency and metabolite pools in leaves of sun and shade plants. *Plant Physiology*, **84**, 796-802.
- Sims, D. A. and R. W. Pearcy, 1989: Photosynthetic characteristics of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, and a related crop species, *Colocasia esculenta* grown in contrast light environments. *Oecologia*, **79**, 53-59.
- Sims, D. A. and R. W. Pearcy, 1991: Photosynthesis and respiration in *Alocasia macrorrhiza* following transfers to high and low light. *Oecologia*, **86**, 447-453.
- Terashima, I. and J. R. Evans, 1988: Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. *Plant and Cell Physiology*, **29**, 143-155.
- Terashima, I. and K. Hikosaka, 1995: Comparative eco-physiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant Cell and Environment*, **18**, 1111-1128.
- Thompson, W. A., L. K. Huang and P. E. Kriedemann, 1992: Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology*, **19**, 19-42.
- Walters, M. B. and C. B. Field, 1987: Photosynthetic light acclimation in two rain forest *Piper* species with different ecological amplitudes. *Oecologia*, **72**, 449-456.