

PEG 농도에 따른 사시나무의 내건성과 광합성 특성의 변화

오창영 · 한심희 · 김용율 · 이재천

국립산림과학원 산림유전자원부

(2005년 11월 18일 접수; 2005년 12월 6일 수락)

Changes of Drought Tolerance and Photosynthetic Characteristics of *Populus davidiana* Dode According to PEG Concentration

Chang-Young Oh, Sim-Hee Han, Yong-Yul Kim and Jae-Cheon Lee

Department of Forest Genetic Resources, Korea Forest Research Institute, Suwon 441-350, Korea

(Received November 18, 2005; Accepted December 6, 2005)

ABSTRACT

We investigated changes in photosynthetic characteristics of *P. davidiana* in order to understand damage patterns to photosynthetic apparatus under drought stress. Root sprout saplings of *P. davidiana* were treated with 0%, 2%, 5%, and 10% of 300 ml polyethylene glycol (PEG) once a week for one month. After one month, we measured photosynthetic parameters and analyzed the photochemical and CO₂ fixation systems. Photosynthetic rate, stomatal conductance, and respiration rate in the leaves of *P. davidiana* decreased according to increasing stress strength. In the photochemical system, quantum yield of PSII was reduced by the increment of PEG concentration. The decrease of apparent quantum yield was related to reduction of electron transport. Respiration rate decreased with an increase in PEG concentration, whereas photorespiration rate in the CO₂ fixation system increased. In conclusion, photosynthesis of *P. davidiana* responded sensitively under drought stress, and the sensitivity depended upon the strength of water stress. *P. davidiana* exhibited an increase of water use efficiency under water stress.

Key words : *Populus davidiana*, Photosynthesis, Drought stress, Water use efficiency, Photorespiration

I. 서 론

식물은 여러 가지 환경 스트레스를 받으며 성장한다. 이러한 스트레스는 생물적인 요인과 무생물적인 요인으로 구분할 수 있는데, 건조, 동해 및 염해는 무생물적인 스트레스 중에서 식물 성장 및 생산성에 심각한 영향을 미치는 요인이며, 건조 및 염분 피해는 근계의 수분포텐셜을 감소시켜 식물의 수분 흡수에 영향을 준다(Bohnert and Sheveleva, 1998). 식물은 수분 부족에 대응하기 위한 여러 가지 기작을 갖고 있으며, 이러한 능력은 식물의 양적 형질로써 여러 기작의 상호

작용에 의하여 수분 부족에 대한 내건성을 나타낸다. 사막화에 의한 환경문제가 심각해지면서 내건성에 대한 내성 기작의 생리·생화학적인 또는 유전적인 구명과 내성 능력이 높은 수종 및 품종 개발을 위한 연구가 전 세계적으로 이루어지고 있다. 일반적으로 중생 식물을 기준으로 영구위조점의 토양 수분포텐셜은 보통 -1.5 MPa 가량 되며, 수분포텐셜이 -0.2~-0.3 MPa 이하로 떨어지게 되면 식물생장이 저해를 받는다(Kozlowski and Pallardy, 1997). 식물이 수분 스트레스를 받게 되면 여러 부위 또는 기관에서 생리적인 장애가 나타나며, 특히 광합성 기작에 많은 피해를 주

어 식물 생장을 저하시키는 원인이 된다.

건조 스트레스가 광합성에 미치는 영향에 대하여 많은 연구결과가 보고되었으며, 광합성 효율 감소는 여러 가지 원인에 의한 것으로 알려졌다(Lawlor and Conic, 2002; Chaves and Oliveira, 2004). 일반적으로 건조 스트레스는 식물이 기공을 닫도록 유도하여 엽육 내 CO₂ 농도를 감소시켜 광합성을 저해하거나, 또는 직접적으로 탄소 대사를 저해하여 광합성 감소를 유발시킨다(Farquhar et al., 1987; Gimenez et al., 1992). 또한 수분 스트레스를 받는 상황에서 CO₂의 이용이 제한되면 광저해를 쉽게 받는데(Powles, 1984), 광화학계의 전자전달이 막히게 되면 광저해는 더욱 증가하게 된다(Maxwell et al., 1995; Baroli and Melis, 1998). 건조 스트레스가 식물의 광합성을 저하시키는 원인은 크게 기공관련 요인과 비기공관련 요인으로 구분할 수 있는데, 약한 건조 스트레스에서의 기공 폐쇄는 CO₂ 공급량을 감소시켜 광합성을 저해한다고 보고되었다(Cornic, 2000). 또한 건조스트레스는 비기공관련 요인 즉 ATP 합성에 직접적으로 영향을 주기 때문에 ATP 부족으로 광합성이 감소하며(Lawlor, 2002), 탄소동화작용과 관련된 rubisco 또는 sucrose phosphate synthase와 같은 중요한 효소에 영향을 주어 광합성을 감소시킨다(Vassey and Sharkey, 1989; Parry et al., 2002).

본 연구에서는 사시나무를 대상으로 건조 스트레스에 의한 광합성 기구의 피해 양상을 조사하여 사시나무의 내건성 반응 및 피해수준을 파악하고자 하였다.

II. 재료 및 방법

2.1. 공시재료 및 건조처리

대전 유성 지역에 식재되어 있는 사시나무에서 뿌리를 채취하여 삼목묘를 만들어 실험에 사용하였다. 묘판을 이용하여 뿌리에서 발생시킨 근맹아를 화분(H 20 cm×W 15 cm)에 옮겨 심어 발근시킨 뒤 생장이 균일한 3개체를 선정하여 각 처리구별로 배치하였다. 화분 토양은 모래만을 이용하였으며, polyethylene glycol (PEG)을 이용하여 토양의 수분포텐셜을 낮추어 건조처리를 하였다. 스트레스 강도는 PEG의 농도를 무처리(0%)와 처리구(2%, 5%, 10%)로 구분하여 300 ml씩 주 1회 관수하고, 4주 후 광합성 관련 변화를 조사하였다. 또한 4주 처리 후 간이 수분포텐셜 측정

기(WP4, Decagon, USA)를 이용하여 각 처리구 토양의 수분포텐셜을 측정하였다.

2.2. 광합성 및 수분이용효율

처리가 끝난 후 LI-6400 휴대용 광합성 측정기(LI-COR Inc., USA)를 이용하여 광합성 속도, 기공전도도, 증산속도를 측정하였다. 광합성 측정시 leaf chamber의 조건은 온도 25°C, 습도 RH 60%, 광량은 photosynthetic photon flux density (PPFD) 1,100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 고정하였으며, 줄기 끝에서 4~6번 잎을 5분간 측정하여 평균치를 이용하였다. 수분이용효율은 광합성속도를 증산속도로 나누어 계산하였다(Zhang et al., 2004).

2.3. 광화학계 분석

광화학계의 활성을 알아보기 위하여 최대광화학효율, 양자수율, 순양자수율 및 암호흡을 측정하였다. 광합성 PSII의 최대광화학효율 및 양자수율은 엽록소 형광반응기(OS5-FL Modulated Chlorophyll Fluorometer, OPTI-SCIENCES, USA)를 이용하여 측정하였다(Maxwell and Johnson, 2000; Roháček, 2002). 광합성을 측정할 잎을 대상으로 30분간 암적응을 시킨 후 $(F_M - F_0)/F_M$ 를 측정하여 최대광화학효율을 조사하였으며, 광적응 상태에서 $(F_M' - F_S)/F_M'$ 를 측정하여 양자수율을 조사하였다. 여기서 F_M 는 maximum chlorophyll (Chl) fluorescence yield in the dark-adapted state, F_0 는 minimum Chl fluorescence yield in the dark-adapted state, F_M' 는 maximum Chl fluorescence yield in the light-adapted state, F_S 는 steady-state Chl fluorescence yield in the light-adapted state를 의미한다. 순양자수율은 휴대용 광합성 측정기를 이용하여 LED light source의 광량을 0, 20, 50, 100, 200, 500, 1000, 1500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 조절하면서 각 광량에 따른 광합성 속도를 측정하여 초기 직선적으로 증가하는 구간의 회귀식에서 산출하였으며(Kim and Lee, 2001), 회귀식의 y절편을 이용하여 암호흡속도를 추정하였다.

2.4. 탄소고정계 분석

탄소고정계의 활성을 알아보기 위하여 탄소고정효율과 광호흡을 측정하였다. 탄소고정효율은 엽육내 CO₂ 농도 변화에 따른 광합성속도 변화를 이용하여 측정하

였다. 광도 $1,100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 leaf chamber에 유입되는 공기의 유량과 온도는 광합성 측정과 동일한 조건에서 수행하였다. 광합성 측정기의 leaf chamber에 공급되는 CO_2 농도를 변화시켜 측정된 광합성 속도의 결과를 사용하여 엽육 내 CO_2 농도(C_i)와 광합성(A)의 관계를 나타내는 A- C_i 곡선을 작성하고, 초기 직선적으로 증가하는 구간의 회귀식에서 탄소고정효율(carboxylation efficiency)을 산출하였으며(Kim and Lee, 2001), 회귀식의 y 절편을 이용하여 광합성 과정에서의 광호흡속도를 추정하였다(Ro *et al.*, 2001).

III. 결과 및 고찰

3.1. 광합성 및 수분이용효율

처리 4주 후 각 시험구 토양의 수분포텐셜 측정 결과, 대조구는 0 MPa, PEG 2% 처리구는 -0.04 ± 0.04 MPa으로 대조구와 유의한 차이가 없는 것으로 나타났

다. 반면에 PEG 5% 처리구는 -0.98 ± 0.32 MPa, 10% 처리구는 -2.16 ± 0.86 MPa으로 낮아졌다.

광합성속도는 PEG 2% 처리구에서 대조구의 93% 수준으로 약간 감소하였으며, PEG 처리 농도가 증가할수록 광합성속도가 크게 감소하여 PEG 5% 처리구와 10% 처리구는 각각 대조구의 78%와 45% 수준이었다(Fig. 1A). 기공전도도는 PEG 2% 처리구에서도 대조구의 73% 수준으로 감소하였다. 또한 PEG 5%, 10% 처리구에서 각각 대조구의 35%와 11%로 감소하였다(Fig. 1B). 증산속도는 PEG 2% 처리구는 대조구의 88% 수준을 보였지만 대조구와 유의한 차이가 없었으며, PEG 5%와 10% 처리구는 각각 대조구의 49%와 18%로 PEG 처리 농도가 증가함에 따라 감소하였다(Fig. 1C).

건조 스트레스는 식물의 광합성 작용을 저해하여 생장 감소 및 생산성 저하를 유발시킨다. 이상의 결과에서 PEG 처리 농도 증가는 사시나무 묘목의 광합성속

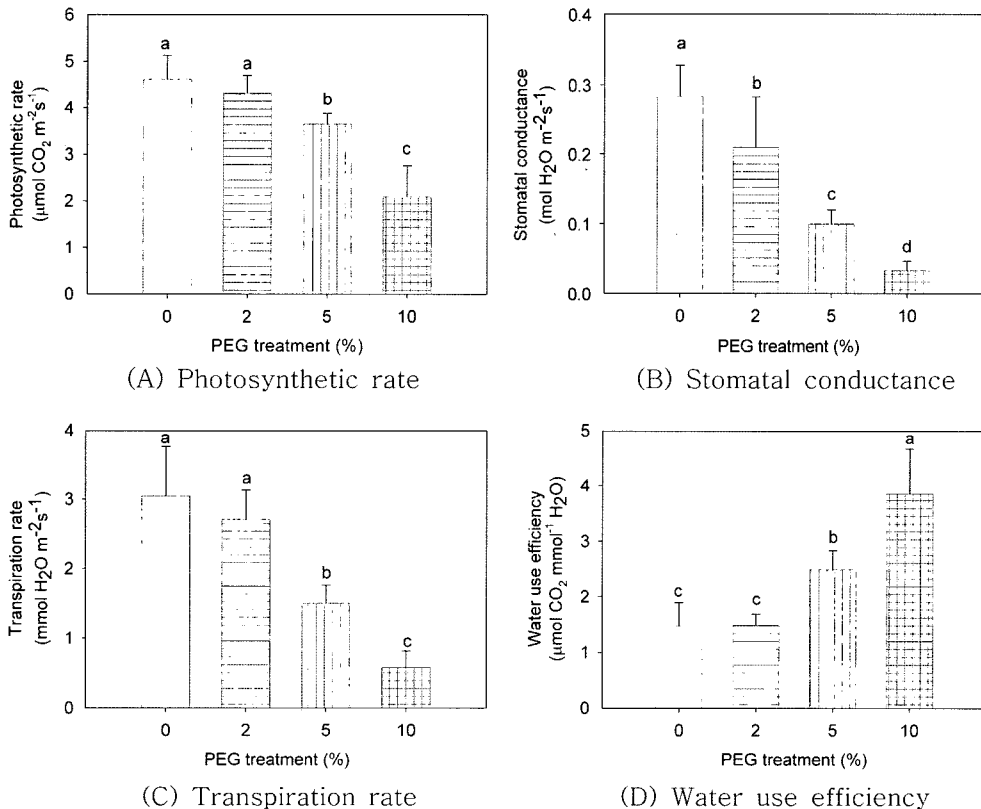


Fig. 1. Changes in photosynthetic characteristics of *P. davidiana* treated with polyethylene glycol (PEG) solution for 4 weeks. Each bar represents mean and standard deviation of three replications. Bars with the same letter are not significantly different at the 5% probability level by the Duncan's multiple range test.

도, 기공전도도, 증산속도를 감소시켰다. 그러나 PEG 2% 처리구의 경우에는 광합성속도와 증산속도에 있어서 대조구와 큰 차이가 나타나지 않아 PEG 2% 처리에 의한 토양 수분포텐셜 감소가 광합성 작용에 큰 영향을 미치지 않은 것으로 판단된다. 이것은 PEG 2% 처리구의 토양 수분포텐셜이 -0.04 ± 0.04 MPa으로 식물이 수분 스트레스를 받는 범위보다 낮기 때문으로 생각된다. 그러나 기공전도도의 경우에는 PEG 2% 처리구에서도 대조구에 대하여 73%로 감소한 것으로 나타났다. 식물의 뿌리가 수분 스트레스를 감지하게 되면 abscisic acid (ABA)를 합성하며, ABA는 목부를 통해 이동하여 기공 조절 등 다양한 작용을 유도하고 (Zhang *et al.*, 1987; Zhang and Davies, 1990), 스트레스에 대한 방어기작의 활성을 촉진시킨다. 본 연구에서도 약한 수분스트레스는 광합성작용에는 큰 영향을 미치지 않으나, 기공의 개폐반응을 신속히 조절하여 수분스트레스에 대한 저항력을 높이는 것이 구명되었다(Klepper and Rickman, 1990).

수분이용효율에서 PEG 2% 처리구는 대조구와 유사한 수준으로 나타났으며, PEG 5% 처리구는 대조구의 68%까지 증가하였으며, PEG 10% 처리구는 대조구에 비해 160%까지 증가하였다(Fig. 1D).

진화 과정에서 건조 스트레스에 적응하기 위하여 식물은 근계 발달, 성장 속도 조절, 식물의 외형 변화 및 수분이용효율 증가 등 다양한 기작을 발달시켜왔다. 수분이용효율은 수분 소비량에 대한 생체량 증가의 비로 나타낼 수 있다. 수분이용효율은 식물 성장과 밀접한 관련이 있으며, 식물은 수분이 부족한 환경에서 수

분이용효율을 높이기 위해 빠른 성장을 유도한다 (Wright *et al.*, 1993). 또 다른 수분이용효율 증가 방법은 부분적으로 기공을 닫아 광합성속도보다 증산속도를 더 많이 감소시키는 것이다. 그러나 이러한 효율 증가 전략은 식물의 성장과 부의 상관으로 나타난다(Richards and Condon, 1993). 본 연구 결과에서 사시나무는 수분 스트레스 증가에 따라서 기공을 막아 증산속도를 감소시키는 방향으로 수분이용효율을 증가시켰다. 하지만 수분 스트레스가 증가하거나, 장기간 노출 되면 광합성이 더욱 감소되어 성장 저하가 클 것으로 판단된다.

3.2. 광화학계 변화

광합성 PSII의 최대광화학효율은 각 처리구간에 유의한 차이가 나타나지 않았지만, 양자수율은 PEG 처리 농도가 증가할수록 감소되었다(Fig. 2). PEG 2% 처리구의 양자수율은 대조구의 96%로 나타나 유의한 차이가 없었다. 반면에 PEG 처리 농도가 증가할수록 양자수율은 감소하여, PEG 5%와 10% 처리구는 각각 대조구의 89%와 80% 수준이었다.

환경스트레스는 PSII에 중요한 영향을 미치는 것으로 알려져 있다(Baker, 1991). 건조 스트레스는 PSII의 D1 단백질 분해와 다른 단백질들의 인산화를 저해하여 PSII의 활성을 감소시킨다(Giardi *et al.*, 1996). 따라서 최대광화학효율은 식물의 광합성 능력에 대한 표지자로 이용되며, PSII의 활성을 의미하기도 한다(Maxwell and Johnson, 2000). 또한 최대광화학효율의 감소는 여러 환경 스트레스에 의한 광저해를 뜻한

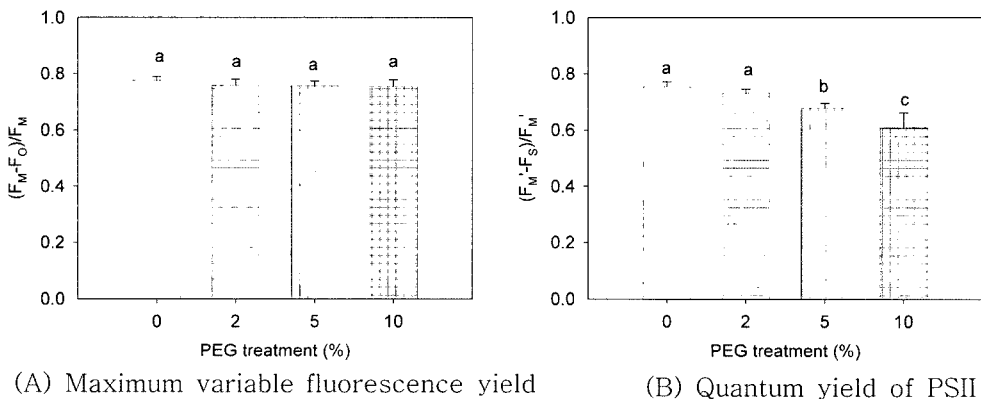


Fig. 2. Changes in chlorophyll fluorescence parameters of *P. davidiana* treated with PEG solution for 4 weeks. Each bar represents mean and standard deviation of three replications. Bars with the same letter are not significantly different at the 5% probability level by the Duncan's multiple range test.

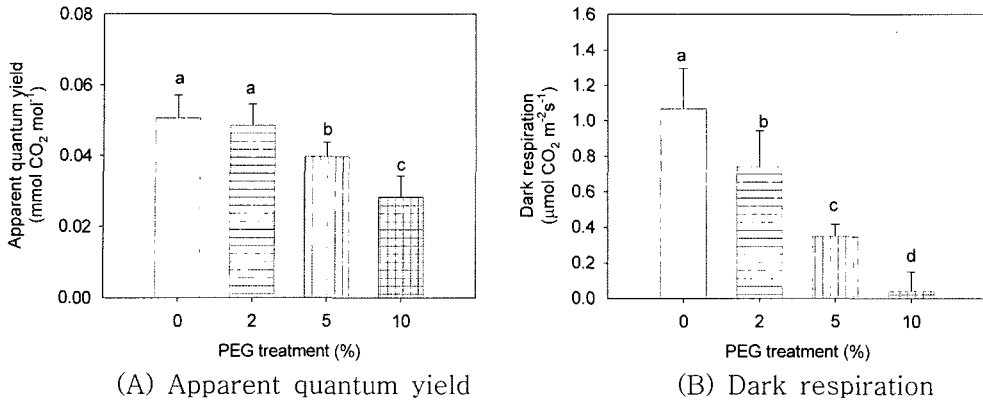


Fig. 3. Changes in apparent quantum yield (A) and dark respiration (B) of *P. davidiana* treated with PEG solution for 4 weeks. Each bar represents mean and standard deviation of three replications. Bars with the same letter are not significantly different at the 5% probability level by the Duncan's multiple range test.

다. 하지만 최대광화합효율은 수중에 따라서 스트레스를 받았을 때 감소되거나 혹은 감소되지 않는 등 서로 다른 결과가 나타난다고 보고되었다(Tezara *et al.*, 1999; Lawlor and Cornic, 2002; Ogaya and Penuelas, 2003). 본 연구결과에서는 PEG 처리 농도가 증가하여도 최대광화합효율은 처리구간 차이가 나타나지 않았다. 따라서 수분스트레스로 인한 광저해가 유발되지 않았으며, D1 단백질을 비롯한 PSII의 구성요소들도 수분 스트레스에 큰 영향을 받지 않은 것으로 생각된다.

양자수율은 실질적인 광합성에 쓰이는 전자전달을 의미한다(Genty and Harbinson, 1996; Buffoni *et al.*, 1998). 양자수율의 감소는 산화된 PSII 반응 중심에서의 에너지 전달 효율의 감소 혹은 광화학적 소멸(photochemical quenching, qP)의 감소에 의해 나타난다. 본 연구에서 최대광화합효율의 감소가 나타나지 않은 것으로 미루어 반응중심에서의 에너지 전달 효율은 영향을 받지 않았으나, 광화학적 소멸(qP)의 감소로 인하여 양자수율이 감소한 것으로 판단된다(Tezara *et al.*, 2003). 또한 흡수된 에너지 중에서 광합성에 이용되지 않은 여분의 에너지는 비광화학적 소멸(non-photochemical quenching, NPQ)로 제거되며(Demmig-Adams and Adams, 1996), 만약 여분의 에너지가 NPQ 과정에서 제거되지 못할 경우 광피해가 증가할 것으로 판단된다.

순양자수율은 PEG 2% 처리구에서는 대조구의 95% 수준으로 감소하지 않았지만, PEG 5% 처리구와 10% 처리구는 각각 대조구의 78%와 56%수준으로

감소되었다(Fig. 3A). 암호흡은 PEG 2% 처리구에서 대조구보다 약 30% 감소하였으며, PEG 50%와 10% 처리구는 각각 대조구보다 67%, 96% 감소한 것으로 나타났다(Fig. 3B).

광화학적 전체의 에너지 전달에 관한 조사는 이루어지지 않았지만, 양자수율 감소에 의한 전자에너지 전달의 감소가 순양자수율의 감소에 많은 영향을 준 것으로 판단된다. 또한 암호흡은 PEG 처리 농도가 증가함에 따라서 감소하는 것으로 나타났다. 건조 스트레스를 받는 상황에서 사시나무는 기공을 닫고 광합성 속도를 감소시킨다. 따라서 광합성속도 감소에 의한 에너지 공급이 저하되기 때문에 대사를 억제하여 암호흡이 감소되는 것으로 판단된다.

3.3. 탄소고정계 변화

탄소고정효율은 처리구간 유의한 차이가 나타나지 않았으며, 광호흡속도는 처리구간 유의한 차이가 나타났다(Fig. 4). 약한 수분 스트레스인 PEG 2% 처리구에서 광호흡속도는 대조구와 차이가 없었지만, PEG 5% 처리구와 10% 처리구는 각각 대조구에 비하여 51%, 62% 증가하였다.

탄소고정효율은 PEG 처리 농도가 증가하여도 피해가 나타나지 않아, PEG 10% 처리에 의한 건조 스트레스는 탄소고정계의 효율 즉 rubisco의 활성에 큰 영향을 미치지 않은 것으로 판단된다. 한편 광호흡의 증가는 기공 폐쇄에 의하여 이산화탄소의 흡수가 낮아져 세포내의 산소분압이 상대적으로 높아져 rubisco와 산소의 결합이 상대적으로 촉진되었기 때문인 것으로

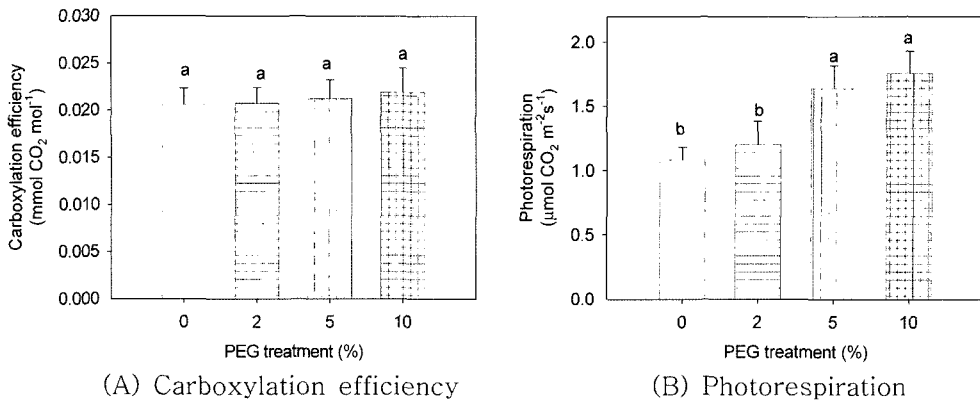


Fig. 4. Changes in carboxylation efficiency (A) and photorespiration (B) of *P. davidiana* treated with PEG solution for 4 weeks. Each bar represents mean and standard deviation of three replications. Bars with the same letter are not significantly different at the 5% probability level by the Duncan's multiple range test.

판단된다. 이러한 광호흡의 증가는 NPQ에 의해 제거 되지 못한 여분의 에너지를 제거함으로써, 건조 스트레스 상황에서 과도한 빛 에너지에 의한 광저해를 막을 것으로 판단된다(Wingler *et al.*, 1999; Ort and Baker, 2002).

IV. 적 요

건조 스트레스에 의한 광합성 기구의 피해 양상을 파악하기 위하여 사시나무를 대상으로 광합성 특성의 변화를 조사하였다. 사시나무의 뿌리를 채취하여 근맹아를 유도하고 각 개체를 증식한 후 실험에 사용하였다. 건조처리는 PEG 농도를 무처리구인 대조구와 2%, 5%, 10% 처리구로 구분하여, 주 1회 300 ml씩 관수하여 4주 후 광합성 특성과 광화학계 및 탄소고정계를 분석하였다. 수분스트레스의 강도가 증가함에 따라 사시나무의 광합성속도, 기공전도도 및 증산속도는 모두 감소하는 경향을 보였다. 광화학계에서 PEG 처리농도의 증가는 PSII의 양자수율을 감소시켰으며, 이러한 전자에너지 전달의 감소는 순양자수율도 감소시켰다. 한편 호흡속도는 PEG 처리농도가 증가함에 따라 감소하였으나, 탄소고정계의 광호흡속도는 반대로 증가하였다. 결론적으로 사시나무는 건조스트레스를 받으면 광합성관련 기구가 매우 민감하게 반응하며, 그들의 민감성은 수분스트레스의 강도에 좌우된다. 한편 사시나무는 수분이용효율의 증가와 같은 수분스트레스에 대한 내성 조절 능력을 보여준다.

인용문헌

- Baker, N. R., 1991: Possible role of photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiologia Plantarum* **81**, 563-570.
- Baroli, I., and A. Melis, 1998: Photoinhibitory damage is modulated by rate of photosynthesis and by photosystem II light-harvesting chlorophyll antenna size. *Planta* **205**, 288-296.
- Bohnert, H. J., and E. Sheveleva, 1998: Plant stress adaptation-making metabolism move. *Current Opinion in Plant Biology* **1**, 267-274.
- Buffoni, M., M. G. Testi, P. Pesaresi, F. M. Garlaschi, and R. C. Jennings, 1998: A study of the relation between CP29 phosphorylation, zeaxanthin content and fluorescence quenching parameters in *Zea mays* leaves. *Physiologia Plantarum* **102**, 318-324.
- Chaves, M. M. and M. M. Oliveira, 2004: Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany* **55**, 2365-2384.
- Cornic, G., 2000: Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science* **5**, 187-188.
- Demmig-Adams, B. and W. W. Adams, 1996: Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta* **198**, 460-470.
- Farquhar, G. D., K. T. Hubic, I. Terashima, A. G. Condon, and R. A. Richards, 1987: Genetic variation in the relationship between photosynthetic CO₂ assimilation rate and stomata conductance to water loss. *Progress in Photosynthetic Research*, 4. J. Biggins (Eds.), Martinus Nijhoff Publishers, The Hague, 209-212.
- Genty, B. and J. Harbinson, 1996: Regulation of light utilization for photosynthetic electron transport.

- Photosynthesis and Environment*. N. R. Baker (Eds.), Kluwer Academic Publish, London, 67-99.
- Giardi, M. T., A. Cona, B. Geiken, T. Kucera, J. Masojidek, and A. K. Mattoo, 1996: Long-term drought stress induces structural and functional reorganization of photosystem II. *Planta* **199**, 118-125.
- Gimenez, C., V. J. Mitchell, and D. W. Lawlor, 1992: Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiology* **96**, 635-643.
- Kim, P.-G. and E.-J. Lee. 2001. Ecophysiology of photosynthesis 1: Effects of light intensity and intercellular CO₂ pressure on photosynthesis. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **3**, 126-133. (in Korean with English abstract)
- Klepper, B., and R. W. Rickman, 1990: Modeling crop root growth and function. *Advances in Agronomy* **44**, 113-132.
- Kozlowski, T. T., and S. G. Pallardy, 1997: *Physiology of woody plants*. Academic Press, San Diego, USA. pp. 411.
- Lawlor, D. H., 2002: Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany* **89**, 275-294.
- Lawlor, D. H., and G. Cornic, 2002: Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell and Environment* **25**, 275-294.
- Maxwell, D. P., S. Falk, and N. P. A. Huner, 1995: Photosystem II excitation pressure and development of resistance to photoinhibition I. Light harvesting complex II abundance and xanthophyll content in *Chlorella vulgaris*. *Plant Physiology* **107**, 687-694. .
- Maxwell, K., and G. N. Johnson, 2000: Chlorophyll fluorescence- a practical guide. *Journal of Experimental Botany* **51**, 659-668.
- Ogaya, R. and J. Penuelas, 2003: Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environmental and Experimental Botany* **50**, 137-148.
- Ort, D. R. and N. R. Baker, 2002: A photoprotective role for O₂ as an alternative electron sink in photosynthesis? *Current Opinion in Plant Biology* **5**, 193-198.
- Parry, M. A. J., P. J. Andralojc, S. Khan, P. L. Lea, and A. J. Keys, 2002: Rubisco activity: effects of drought stress. *Annals of Botany* **89**, 833-839.
- Powles, S., 1984: Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology* **35**, 15-44.
- Richards, R. A. and A. G. Condon, 1993: Challenges ahead in using carbon isotope discrimination in plant-breeding programs. *Stable Isotope and Plant Carbon-Water Relations*. J. R. Ehleringer, A. E. Hall, and G. D. Farquhar (Eds.), Academic Press, New York, 451-462.
- Ro, H. M., P. G. Kim, and I. B. Lee, 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.
- Roháček, K., 2002: Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica* **40**, 13-29.
- Tezara, W., V. J. Mitchell, S. D. Driscoll, and D. W. Lawlor, 1999: Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* **401**, 914-917.
- Tezara, W., D. Martinez, E. Rengifo, and A. Herrera, 2003: Photosynthetic responses of the tropical spiny shrub *Lycium nodosum* (Solanaceae) to drought, soil salinity and saline spray. *Annals of Botany* **92**, 757-765.
- Vassey, T. L., and T. D. Sharkey, 1989: Mild water stress of *Phaseolus vulgaris* plants leads to reduced starch synthesis and exacerbate sucrose phosphate synthase activity. *Plant Physiology* **89**, 1066-1070.
- Wingler, A., W. P. Quick, R. A. Bungard, K. J. Bailey, P. J. Lea, and R. C. Leegood, 1999: The role of photorespiration during drought stress: an analysis utilizing barley mutants with reduced activities of photorespiratory enzymes. *Plant Cell and Environment* **22**, 361-373.
- Wright, G. C., K. T. Hubick, G. D. Farquhar, and R. C. Nageswara Rao, 1993: Genetic and environmental variation transpiration efficiency and its correlation with carbon isotope discrimination and specific leaf area in peanut. *Stable Isotope and Plant Carbon-Water Relations*. J. R. Ehleringer, A. E. Hall, and G. D. Farquhar (Eds.), Academic Press, New York, 247-267.
- Zhang, J., U. Schurr, and W. J. Davies, 1987: Control of stomatal behaviour by abscisic acid which apparently originates in roots. *Journal of Experimental Botany* **38**, 1174-1181.
- Zhang, J. and W. J. Davies, 1990: Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status will account for changes in leaf conductance. *Plant Cell and Environment* **13**, 277-285.
- Zhang, X., R. Zang, and C. Li, 2004: Population differences in physiological and morphological adaptations of *Populus davidiana* seedlings in response to progressive drought stress. *Plant Science* **166**, 791-797.