

광조건에 따른 식물의 엽온 특성

박용목*

청주대학교 이공대학 생명과학과
(2011년 9월 6일 접수; 2011년 10월 26일 수정; 2011년 11월 25일 채택)

Leaf Temperature Characteristics being Affected by Light Regimes

Yong Mok Park*

Department of Life Science, College of Natural Science and Engineering, Cheongju University, Cheongju 360-764, Korea
(Manuscript received 6 September, 2011; revised 26 October, 2011; accepted 25 November, 2011)

Abstract

To evaluate heat environment surrounding plants diurnal change of leaf temperature in the broad-leaved deciduous and evergreen trees was measured with microclimatic environmental factors including global solar radiation, and upward and downward long wave radiation. Maximum daily solar radiation was 961.2 and 976.3 w/m^2 in August 9 and 23, respectively. Upward long wave radiation was slightly higher than downward long wave radiation, showing 404.2 w/m^2 in August 9 and 394.5 w/m^2 in August 23. In addition, daily maximum vapor pressure deficit was 5.42 and 6.84 kPa in August 9 and 23, respectively, indicating high evaporative demand. *Quercus glauca* and *Acer mono* was differently responded to changing light regimes. On August 9, leaf temperature at the top-positioned leaves of *Acer* plants was higher than air temperature as well as those of *Quercus* plants in the morning. This indicates that stomata in *Acer* plants were closed by heat stress or water stress in the morning, while *Quercus* plant maintained active transpiration by opening stomata.

These results indicated that improved light regimes such as gap opening in the closed forest may not always affect positively in the physiology of understory plants.

Key Words : Forest gap, Global solar radiation, Leaf temperature, Long wave radiation, Transpiration

1. 서론

식물의 광합성 속도는 여러 가지 환경요인에 의해 제한받지만, 그 중에서도 광환경은 식물의 광합성에 결정적인 영향을 미친다(Blackman과 Black, 1959; Oberbauer와 Strain, 1985; Patterson 등, 1978). 광합성에 의한 물질생산의 정도는 종의 생장과 생존, 더 나아가서는 분포를 결정짓는 중요한 요인으로 작용한다

(Kamaluddin과 Grace, 1993; Larcher 1995). 서식지에서의 광환경 변화는 식물의 물질생산력 차이를 야기시키고, 변화된 광환경에 잘 적응하지 못한 종을 도태시킴으로서 식물군락의 종조성을 변화시킨다. 특히, 광조건이 제한요인으로 작용하는 극상림이나 울폐된 활엽수림 임상의 유묘나 치수의 생장은 광환경 변화에 크게 영향을 받는다(Brokaw, 1985a; Chazdon, 1988; Sands, 1996; Spitters, 1986; Spitters 등 1986). 임관이 울폐된 극상림에서는 어떤 요인에 의해 나무가 쓰러져 생긴 숲 틈으로 인하여 광환경이 개선되면 임상에서 기다리고 있던 유묘(seedlings)나 치수(Saplings)의 생장이 촉진되어 숲틈을 메꾸게 됨으로서 극상림이 유지된다(Brokaw, 1985b; Sapkota와

*Corresponding author : Department of Life Science, College of Natural Science and Engineering, Cheongju University, Cheongju 360-764, Korea
Phone: +82-43229-8531
E-mail: ecopark@cju.ac.kr

Odén, 2009). 따라서 극삼림과 같이 임관이 잘 발달하여 대부분의 광이 임관에 의해 차단되고, 극히 적은 양의 광만이 흡수되는 울폐된 활엽수림에서의 광조건 개선은 임장에서 발아한 식물의 운명을 결정짓는 중요한 요인으로 작용한다(Brokaw, 1985a). 숲의 광조건과 관련한 연구는 숲틈에 의한 광조건 개선과 식물생장과 관련된 연구가 대부분으로, 숲틈에 의한 광조건 개선이 임상의 식물생장 개선으로 나타나고 있다(Kuppers와 Schneider, 1993; Pahwal 등, 1994; Percy, 1988). 그러나 숲틈이 생기면, 임상으로 들어오는 강한 직사광 유입에 의해 식물에 광저해를 유발할 수도 있으며, 엽온 상승에 의한 수분스트레스의 발생가능성도 배제할 수 없다. 따라서 임상에서의 광환경 개선은 식물에 있어서 긍정적인 부분과 부정적인 부분을 모두 포함하고 있으며, 이 두 가지의 균형에 따라 식물의 운명이 좌우됨에 틀림없다. 그럼에도 불구하고 지금까지의 거의 모든 생태학적 연구는 광환경 개선의 긍정적인 부분에 초점을 맞추어 평가되어 왔으며(Pfitsch와 Percy, 1989; Pooter와 Oberbauer, 1993), 종특성이 다른 식물간의 열적환경을 비교, 평가한 예는 거의 없다.

한반도 중부와 남부의 삼림생태계는 냉온대 낙엽활엽수림과 상록활엽수림으로 구성되어 있다(Kim 1992). 따라서 본 연구에서는 한반도 중, 남부 삼림생태계의 중심이 되는 낙엽활엽수와 상록활엽수에서 엽온과 미기상 환경의 일변화를 추적하여, 광환경 변화에 따른 잎의 열적환경 변화를 평가함으로써 숲틈에 의한 삼림 갱신과정에서의 광환경 개선이 가져올 수 있는 스트레스적 환경에 대하여 고찰하고자 한다.

2. 재료 및 방법

2.1. 야외실험

실험에 사용된 식물 종은 상록활엽수인 증가시나무(*Quercus glauca* Thunb.)와 낙엽활엽수인 고로쇠나무(*Acer mono Maxim.*)로서, 발아 후 3년 간 야외의 포장에서 키워 수고가 약 150 cm 정도가 된 개체들 중에서 건강하고, 균일한 32 개체의 식물체를 선발하여 공시재료로 사용하였다. 야외실험은 1999년 8월 오사카대학 실습포장에서 행하여졌다. 식물의 엽온은 성숙된 잎 중에서 식물체의 꼭대기 부근에 달려 있어 광

에 잘 노출된 잎(sun)과 아래쪽에 위치하여 그늘진 잎(shade)의 뒷면에 열전대(thermocouple)를 부착하여 측정하였다. 식물의 열환경에 영향을 미치는 미기상 인자로는 전천일사량(MS801, Eco, Japan), 지면으로부터의 장파방사량(MS201, Eco, Japan), 풍속(Visala, Finland) 및 온도와 습도(HMP13, Visala, Finland)를 지상 2 m 높이에서 30초 간격으로 측정하여 data logger(thermodac, Japan)에 저장하였다. 지면과 식물로부터 위쪽으로 향하는 적외방사량 측정은 적외방사계를 지면으로 향하게 하여 측정하였으며, 각 시간마다 대략 10분 정도 적외방사계를 하늘 쪽으로 되돌려 놓음으로서 대기로부터의 적외방사도 측정하였다. 엽온에 가장 큰 영향을 미치는 요인이 일사에 의한 에너지 흡수이므로 측정은 일사량이 크게 변화하는 아침 6시경부터 저녁 7시 경까지 실시되었다. 토양수분 함량 감소로 인한 식물의 수분스트레스가 엽온 변화에 미치는 영향을 조사하기 위하여 일부 개체는 충분히 토양에 물을 공급하여 토양수분이 충분한 상태에서 엽온의 변화를 측정하였으며, 일부는 8일간 물을 주지 않고 수분스트레스를 준 상태에서 엽온의 일변화를 측정하였다.

2.2. 인공광조사 실험

잎이 얇은 낙엽수인 고로쇠나무와 잎이 두꺼운 상록수인 증가시나무의 인공적, 단기적 수분스트레스에서의 엽온변화를 측정하기 위하여 식물에 물을 충분히 공급한 후, 잎이 식물체에 부착된 상태와 식물체로부터 분리된 상태의 두 조건에서 30분간 엽온의 경시변화를 측정하였다. 광조건은 슬라이드 프로젝트를 이용하여 광 강도가 $550 \mu\text{mole m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 가 되도록 하고, 기온은 25 °C, 풍속은 선풍기를 이용하여 0.5 m s^{-1} 로 조정하였다.

3. 결과 및 고찰

잎의 열수지는 태양으로부터 잎으로의 일사량 흡수와 주변으로부터의 복사에너지 흡수에 따른 에너지 수입 부분과 잎으로부터 대기로의 적외방사, 대류나 전도에 의한 주변으로의 열 손실, 그리고 증산에 따른 잠열방출과 같은 에너지 손실 부분의 차로써 결정된다. 따라서 잎의 온도는 이들 요인들의 변화에 따라 하

루에도 크게 변화된다(Gates, 1980). 이들 요인 중에서 잎의 온도에 가장 크게 영향을 미치는 인자는 일사에 의한 에너지 흡수와 잎으로부터의 잠열 형태의 에너지 소실이다. 즉, 잎이 직사광에 직접 노출되어 있을 때 에너지 유입이 가장 크며, 이것은 잎의 온도를 상승시키는 가장 큰 환경요인으로 작용한다. 그러나 식물이 광합성을 하는 동안 잎의 기공을 통하여 많은 양의 물을 증산에 의해 잃게 되고, 그 결과 잠열소실에 의해 잎의 온도가 낮아진다. 그러므로 잎의 온도인 엽온은 일사에 의해 들어오는 열과 잠열의 형태로 방출하는 열의 비율에 따라 결정된다. 본 조사에서의 8월 9일 일사량은 아침 8시경부터 급격히 증가하여 10시 30분경에는 약 960 w/m²를 기록하고 정오를 지나고 날씨가 흐려짐에 따라 현저하게 저하하였다(Fig. 1).

또한, 지면으로부터 대기를 향한 상향의 장파복사는 404±13.5 w/m²였으며, 대기로부터 하향의 장파복사는 380.7 ± 18.2 w/m²로 두 방향의 장파복사량 모두 거의 일정한 값을 나타내었다(Table 1).

상향 장파복사량은 일반적으로 하향 장파복사량에 비하여 약간 높은 경향이 있으며(Gates 1980), 본 연구에서도 이와 같은 양상이 확인되었다. 기온은 일사량 증가와 함께 아침 9시 경부터 현저하게 증가하였으며, 습도는 기온 증가에 따라 아침 9시 경부터 오후 5시 경까지 50% 이하로 낮게 유지되었다(Fig. 1). 공기 중의 습도는 강수나 안개에 의한 수분 공급이나 토양이나 식물로부터의 증발산에 의해 대기로의 수증기 공급이 있을 때 상승한다. 또한, 낮 동안 낮아진 습도는 오후의 기온 저하와 함께 회복되어 저녁에는 아침의 해 뜨기 전의 상태로 회복된다(Larcher, 1995). 그러나 11일간 강우가 없었던 8월 9일은 오후 6시에도 아침 6시의 기온과 습도를 회복하지 못하였다(Figs 1). 실제로 대기의 수증기 요구도를 나타내는 포화수증기압과의 차(포차)도 낮 동안 크게 나타나, 최고 약 5.42 kPa을 기록하였다(Table 1). 식물은 낮 동안 광합성을 하는 동안 고정하는 이산화탄소의 수십에서 수백 배에 이르는 물을 증산에 의해 잃는다. 또한, 증산의 통로가 되는 기공의 개폐는 광, 온도, 습도, 토양수분 등의 환경요인에 의해 영향을 받는다(Turner 등, 1984). 일반적으로 광이 있으면 기공은 열리지만, 기온이 상승하여 포차가 커짐에 따라 잎과 대기와의 수증기압 차이가 커지면 기공을 닫는다(Willson과 Bunce, 1997). 태양에 직접 잎이 노출되는 경우, 엽온은 기온보다 높아지며, 기공을 열고 증산을 하면 잠열소실에 의하여 엽온이 기온보다 낮아지기도 한다. 그러나 기공을 통한 많은 수분의 방출은 잎의 수분포텐셜을 저하시켜 식물에 수분스트레스를 발생시킨다(Larcher, 1995). 식물의 수분스트레스는 토양수분이 충분할 때

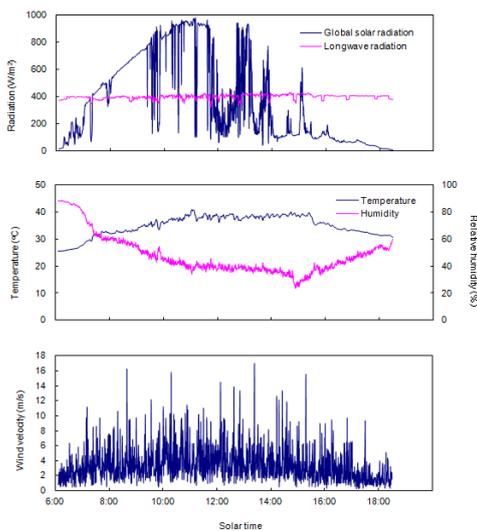


Fig. 1. Changes in global solar radiation and long wave radiation (top), air temperature and relative humidity (middle), and wind velocity (bottom) measured in agricultural field of Osaka University on August 9, 1999.

Table 1. Maximum daily global solar radiation (MDGSR), Downward longwave radiation, upward longwave radiation, and daily maximum vapor pressure deficit (DMVDP). Down and upward longwave radiation was indicated as mean±SE

	Aug 9	Aug 23
MDGSR (w/m ²)	961.2	976.3
Downward longwave radiation (w/m ²)	380.7±1.19(n=235)	359.4±1.52(n=338)
Upward longwave radiation (w/m ²)	404.2±0.39(n=1220)	394.5±0.39(n=1100)
DMVDP (kPa)	5.42	6.84

도 한 낮에 증산속도와 흡수속도의 차이에 의해 약하게 발생하며, 이때 식물에 따라서는 일시적으로 기공을 닫음으로서 수분스트레스를 해소하는 식물 종과 수분스트레스 하에서도 일사량이 감소하는 오후까지 기공을 닫지 않는 식물 종이 있다. 그 결과, 기공개폐에 의해 유도되는 증산의 일변화 패턴은 대개 두 가지 형태의 양상을 나타낸다(Larcher, 1995). 그러나 기공개폐에 영향을 미치는 요인에 대한 식물의 반응 정도와 민감도는 식물 종에 따라 다르게 나타난다. 종가시나무와 고로쇠 나무는 토양에 수분을 충분히 공급하였을 때 엽온 변화에서 차이를 나타내었으며, 특히, 태양광에 직접 노출된 상층부 잎(sun)에서 그 차이가 현저하였다(Fig. 2). 즉, 직사광이 비친 아침

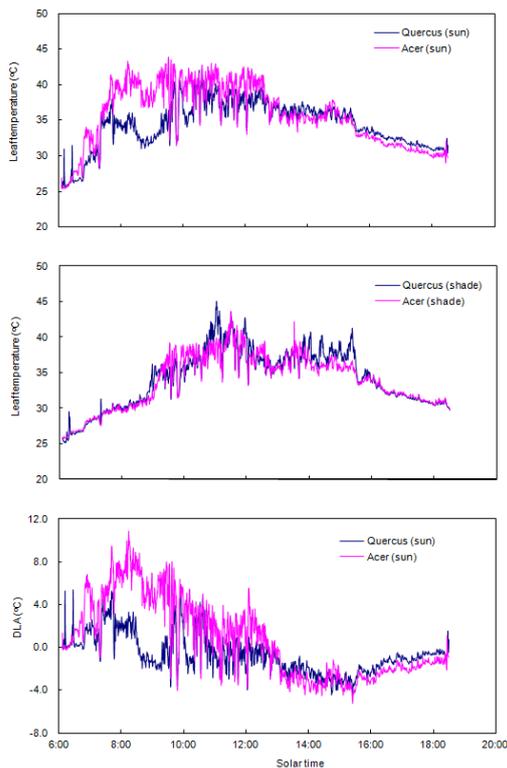


Fig. 2. Changes in leaf temperature of *Q. glauca* and *A. mono* at the canopy position (sun) and under canopy position (shade), and the difference between leaf temperature and air temperature (DLA) in agricultural field of Osaka University on August 9, 1999.

8시경부터 12시경까지 종가시나무의 상층부 잎은 고로쇠나무에 비하여 낮은 엽온을 유지하였을 뿐만 아니라 기온보다도 상당시간 낮은 값을 유지하였다. 반면, 고로쇠나무는 오전 내내 높은 엽온을 나타내었다(Fig. 2). 그러나 일사량이 감소한 오후 4시 이후에는 고로쇠나무의 엽온이 종가시나무에 비하여 오히려 낮았다(Fig. 2). 이것은 직사광에 의해 엽온이 상승하였을 때, 상대적으로 더 많은 체내 수분을 함유한 두꺼운 잎의 종가시나무가 더 오랫동안 기공을 열고 증산을 하고 있다는 것을 나타낸다. 그 결과, 종가시나무는 오전의 강한 일사에도 불구하고 상당시간 동안 기온보다도 낮은 엽온을 유지할 수 있었던 것으로 판단된다(Figs. 1, 2). 반면, 고로쇠나무의 엽온은 오전 내내 기온보다 높게 유지되었으며, 날씨가 흐려지며 오후로의 에너지 부하가 감소된 오후 1시 이후에는 두 종 모두 기온보다 낮게 엽온을 유지하였다. 식물체 꼭대기 부근에서의 이러한 차이에 비하여, 아래쪽의 그늘진 잎에서는 두 종 모두 위쪽의 잎보다 엽온이 낮았으며, 종간에도 차이가 거의 나타나지 않았다(Fig. 2).

Fig. 3은 측정 2일 전 16.5 mm의 강우가 있는 후인 8월 23일의 미기상 환경 변화를 나타낸다. 최대일사량은 976.3 w/m^2 로 Fig. 1과 유사하였으나 한 낮의 약 2시간 정도는 기온이 40°C 가 넘는 높은 값을 나타내었다. 그러나 이 시간대를 제외하고는 11일간 강우가 없었던 8월 9일에 비하여 전체적으로 낮은 기온과 높은 습도를 유지하였으며, 오후 6시 경에는 기온과 습도가 아침 6시경의 수준으로 회복하였다. 이것은 한 낮의 높은 에너지 유입에도 불구하고 바람이 거의 불지 않아 증발산에 대한 경계층 저항이 커졌기 때문으로 사료된다. 그 결과, 엽온도 40°C 이상을 나타내었을 뿐만 아니라 두 종간에도 엽온의 차이가 거의 나타나지 않았다(Figs 3, 4).

식물이 증산을 할 때 기공을 통해 나온 수증기가 자유대기로 확산되는 과정에 경계층 저항이 작용한다(Collartz 등, 1991). 그러나 풍속이 일정값 이상으로 크면 경계층 저항은 무시할 정도로 작아져 경계층 저항이 증산속도에 미치는 기여도는 낮아진다(Collartz 등, 1991). 8월 9일의 경우, 비록 장기간 동안 강우는 없었지만 식물에 물을 공급하여 토양수분이 충분하고, 풍속이 거의 대부분 4 m/s 이상을 유지하였으므로

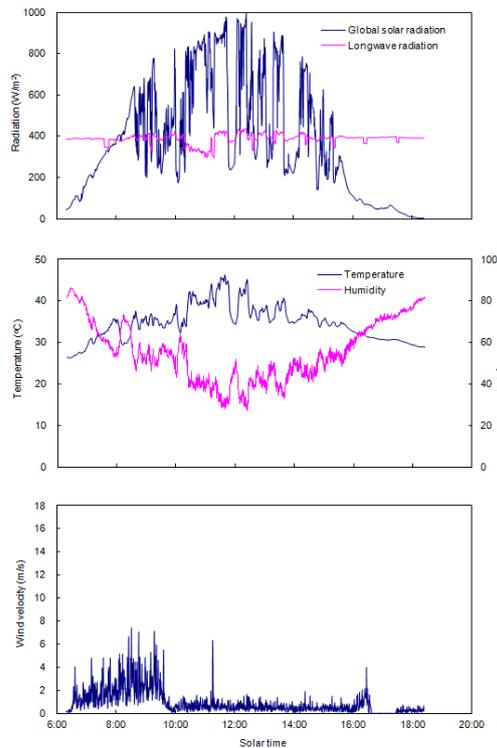


Fig. 3. Changes in global solar radiation and longwave radiation (top), air temperature and relative humidity (middle), and wind velocity (bottom) in agricultural field of Osaka University on August 23, 1999.

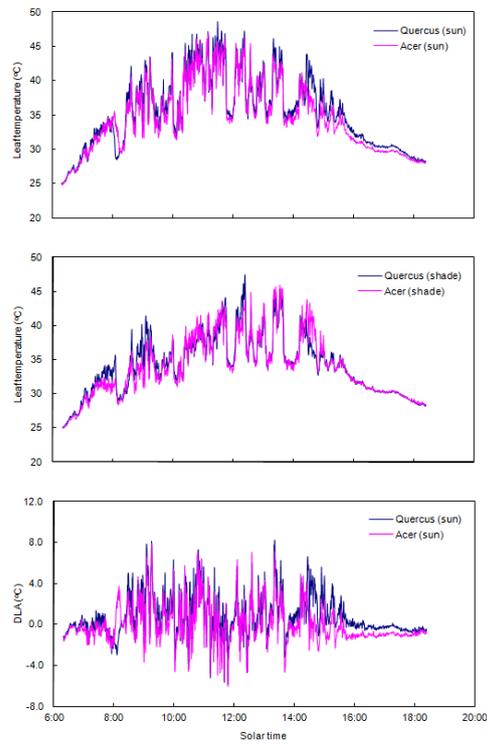


Fig. 4. Changes in leaf temperature of *Q. glauca* and *A. mono* at the canopy position (sun) and under canopy position (shade), and the difference between leaf temperature and air temperature (DLA) in agricultural field of Osaka University on August 23, 1999.

경계층 저항이 감소하여 증산이 원활하게 이루어진 반면, 23일은 10시 이후로 바람이 거의 불지 않아 경계층 저항이 커짐에 따라 두 종의 수관부 잎(sun)에서 증산이 잘 이루어지지 않았으며, 그 결과 9일에 비하여 엽온이 상승한 것으로 사료된다(Figs. 1, 2, 3, 4).

그러나 그늘진 잎(shade)은 낮은 에너지의 유입으로 기온보다 낮은 엽온을 기록하였다(Fig. 4).

변화하는 야외환경에서의 열적환경에 대한 두 종간의 엽온 반응의 차이를 확인하기 위하여 일정한 환경조건(광량, 온도, 풍속)을 가진 실험실 조건에서 엽온 변화를 추적하였다(Fig. 5). 잎이 식물체에 부착된 상태에서는 두 종 모두 광 조사 후 약 2분 후에는 엽온이 안정되었으며, 종가시나무에서 27.3℃, 고로쇠나무에서 27.8℃로 고로쇠나무에서 0.5℃ 정도 높

은 값을 나타내었다(Fig. 5).

이와는 대조적으로 식물체에서 분리한 잎에서는 종가시나무가 28.2℃ 고로쇠나무가 30.3℃로 두 종의 엽온차는 부착된 잎에 비하여 크게 나타났다(Fig. 5). 흥미로운 사실은 종가시나무의 엽온이 고로쇠나무에 비하여 낮게 안정되었을 뿐만 아니라 광을 조사하거나 광조건을 암조건으로 변경한 후의 엽온 변화가 늦게 나타난다는 것이다. 이것은 상록수인 종가시나무는 낙엽수인 고로쇠나무에 비하여 잎이 두꺼워 잎에 함유하고 있는 수분의 양이 많아 열용량이 크기 때문에 열적으로 더욱 안정되어 있다는 것을 나타낸다.

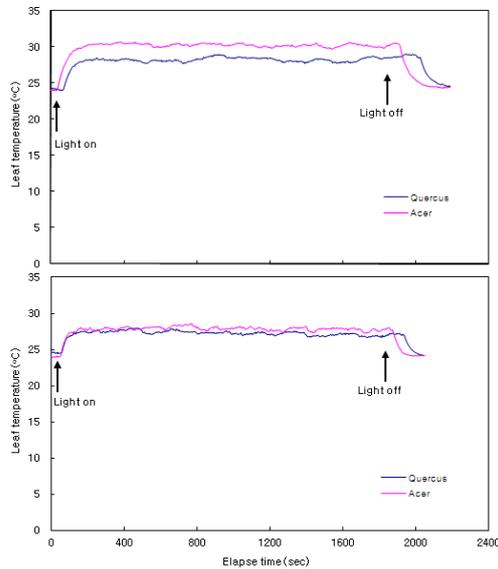


Fig. 5. Changes of leaf temperature in the detached (top) and attached (bottom) leaves of *Q. glauca* and *A. mono*.

4. 결론

현재까지 알려진 극상림의 유지기구는 숲틈 갱신 (gap regeneration)으로 알려지고 있다. 또한, 숲틈에 관한 지금까지의 연구들은 대부분 숲틈의 출현으로 식물이 개선된 광조건을 어떻게 효율적으로 이용하는가에 관한 것들이었다. 그러나 광조건이 좋아질 때 많은 에너지의 유입으로 엽온이 상승하여 식물체는 열적 스트레스 환경에 놓일 수도 있다. 또한, 이러한 열적 스트레스는 기공의 역할을 매개로 수분스트레스를 유발할 수도 있으므로, 숲틈에 의해 개선된 광환경은 식물 종에 따라 심한 수분스트레스 환경으로 작용할 가능성이 있다.

본 연구에서는 숲의 간벌과 같은 광환경 변화가 식물에 미칠 수 있는 열적환경을 평가하기 위하여 상록 활엽수인 종가시나무와 낙엽활엽수인 고로쇠나무에서 엽온의 일변화와 함께 열적환경에 영향을 미치는 미기상 요인의 변화를 추적하였다. 또한 두 종의 잎 특성 차이를 명확히 하기 위하여 일정한 환경조건에서 식물체에 부착된 잎과 분리된 잎에서의 엽온 변화를 추적하였다. 그 결과, 두 종 모두 직사광이 비치는 곳

의 잎의 온도가 40°C 이상까지도 상승하였다. 이 온도는 온대식물의 중요 대사과정의 최적온도가 25-30°C의 범위인 것을 감안할 때, 이들 식물들은 열적으로 상당한 스트레스를 받고 있음에 틀림없다. 또한, 두 종 사이에는 상대적으로 잎이 얇은 고로쇠나무가 더 높은 엽온을 나타내었다. 이 결과는 울폐된 숲에서 숲틈이 생기면 광환경 개선으로 임상에서 기다리던 치수나 유목의 성장을 촉진시켜 숲틈이 메워져 극상림이 유지된다는 가설에 또 다른 문제를 제기하는 것이다. 즉, 야외에서 숲틈 등에 의한 광조건의 개선은 식물의 열적 환경이라는 면에서 심한 스트레스환경으로서 작용할 가능성이 있다는 것을 시사하는 것으로, 숲틈의 출현으로 광환경이 개선되었을 때 식물 종에 따라서는 스트레스에 의한 영향이 더 크게 작용할 가능성도 배제하지 못한다는 것을 나타낸다. 따라서 숲틈에 의한 숲의 갱신과정에는 또 다른 하나의 선택과정이 존재하며, 이것을 극복하는 식물만이 숲틈을 메울 수 있는 종이라는 것을 시사하고 있다. 그러나 본 결과에서 나타난 고로쇠나무와 종가시나무의 엽온 차가 낙엽활엽수와 상록활엽수의 일반적인 차이인지 아니면 종특성에 기인한 차이인지에 관해서는 단언할 수 없다. 그러므로 보다 다양한 상록수와 낙엽수를 재료로 상록수와 낙엽수의 잎 특성에 따른 차이를 확인할 필요가 있다. 또한, 숲틈갱신 과정에서의 선택과정을 평가하기 위해서는 잎의 열적환경에 덧붙여서 광환경 개선에 따른 식물의 수분스트레스 환경의 평가 및 그에 따른 식물의 성장반응 등을 조절된 환경조건과 숲틈 현장에서 증명하는 연구가 수행되어야 할 것이다.

감사의 글

이 논문은 2010-2011학년도 청주대학교 산업과학 연구소가 지원한 학술연구조성비(특별연구과제)에 의해 연구되었습니다.

참고 문헌

- Blackman, G. E., Black, N., 1959, Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment XII. The role of the light factor in limiting growth, *Ann. Bot.*, 23, 131-145.

- Bongers, F., Popma, J., Iriarte-Vivar, S., 1988, Response of *Cordia megalantha* seedlings to gap environment in tropical rain forest, *Funct. Ecol.*, 2, 379-390.
- Brokaw, N. V. L., 1985a, Tree falls, regrowth, and community structure in tropical forests, in: S.T. Pickett, S. T. and White, P. S. (eds.), *Natural Disturbance: The Patch Dynamics Perspective*, Academic Press, New York, 81-104.
- Brokaw, N. V. L., 1985b, Gap-phase regeneration in a tropical forest, *Ecol.*, 66, 682-687.
- Chazdon, R. L., 1988, Sunflecks and their importance to forest understory plants, *Adv. Ecol. Res.*, 18, 2-54.
- Collatz, G. J., Ball, J. T., Grivet, C., Berry, J. A., 1991, Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer, *Agr. For. Meteorol.*, 54, 107-136.
- Gates, D. M., 1980, *Biophysical Ecology*, Springer-Verlag, New York, 12-56., 148-180., 345-381.
- Kamaluddin, M., Grace, J., 1993, Growth and photosynthesis of tropical forest tree seedlings (*Bischofia javanica* blume) as influenced by a change in light availability, *Tree Physiol.*, 13, 189-201.
- Kim, J. W., 1992, Vegetation of Northeast Asia, On the syntaxonomy and synegeography of the oak and beech forests, Ph. D. Dissertation of Univesitat Wien, Austria.
- Küppers, M., Schneider, M., 1993, Leaf gas exchange of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in lightflecks: effects of fleck length and leaf temperature in leaves grown in deep and partial shade, *Trees*, 7, 160-168.
- Larcher, W., *Physiological Plant Physiology*, 1995, Springer, New York, 97-105.
- Oberbauer, S. F., Strain, B. R., 1985, Effects of light regime on the growth and physiology of *Pentaclethra mucrolohu* (Mimosaceae) in Costa Rica, *J. Trop. Ecol.*, 1, 303-320.
- Pahwal, K., Küppers, M., Schneider, H., 1994, Leaf gas exchange in lightflecks of plants of different successional range in the understory of a central European beech forest, *Curr. Sci.*, 67, 29-33.
- Patterson, D. T., Duke, S. O., Hoagland, R. E., 1978, Effects of irradiance during growth on adaptive photosynthetic characteristics of velvetleaf and cotton, *Plant Physiol.*, 61, 402-405.
- Pearcy, R. W., 1988, Photosynthetic utilization of lightflecks by understory plants, *Aust. J. Plant Physiol.*, 15, 223-238.
- Pfirtsch, W. A., Pearcy, R. W., 1989, Daily carbon gain by *Adenocaulon bicolor* (Asteraceae), a redwood forest understory herb, in relation to its light environment, *Oecologia*, 80, 465-470.
- Poorter, L., Oberbauer, S. F., 1993, Photosynthetic induction responses of two rain forest tree species in relation to light environment, *Oecologia*, 96, 193-199.
- Sands, P. J., 1996, Modelling canopy production, III. Canopy light utilisation efficiency and its sensitivity to physiological and environmental variables, *Aust. J. Pl. Physiol.*, 23, 103-114.
- Spitters, C. J. T., 1986, Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis, Part II. Calculation of canopy photosynthesis, *Agr. For. Meteorol.*, 38, 231-242.
- Spitters, C. J. T., Toussaint, H. A. J. M., Goudriaan, J., 1986, Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis, Part I. Components of incoming radiation, *Agr. For. Meteorol.*, 38, 217-229.
- Sapkota, I. P., Odén, P. C., 2009, Gap characteristics and their effects on regeneration, dominance and early growth of woody species, *J. Pl. Ecol.*, 2, 21-29.
- Turner, N. C., Schulze, E. D., Gollan, T., 1984, The responses of stomata and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil water content, I Species comparisons at high soil water contents, *Oecol.*, 63, 338-342.
- Wilson, K. B., Bunce, J. A., 1997, Effects of carbon dioxide concentration on the interactive effects of temperature and water vapour on stomatal conductance in soybean, *Pl. Cell Environ.*, 20, 230-238.