Protected Horticulture and Plant Factory, Vol. 24, No. 3:161-166, September (2015)
DOI http://dx.doi.org/10.12791/KSBEC.2015.24.3.161
pISSN 2288-0992
eISSN 2288-100X

온실재배 어린 망고의 위치 별 2변수 엽 광합성 모델 개발

정대호[1] · 신종화[2] · 조영열[3] · 손정익[1]*
[1]서울대 식물생산과학부 및 농업생명과학연구원, [2]안동대 원예육종학과, [3]제주대 원예환경전공

Development of A Two-Variable Spatial Leaf Photosynthetic Model of Irwin Mango Grown in Greenhouse

Dae Ho Jung[1], Jong Hwa Shin[2], Young Yeol Cho[3], and Jung Eek Son[1,2*]
[1]Department of Plant Science and Research Institute of Agriculture and Life Science, Seoul National University, Seoul 151-921, Korea
[2]Department of Horticulture and Breeding, Andong National University, Andong 760-749, Korea
[3]Major of Horticultural Science, Jeju National University, Jeju 690-756, Korea

Abstract. To determine the adequate levels of light intensity and CO_2 concentration for mango grown in greenhouses, quantitative measurements of photosynthetic rates at various leaf positions in the tree are required. The objective of this study was to develop two-variable leaf photosynthetic models of Irwin mango (*Mangifera indica* L. cv. Irwin) using light intensity and CO_2 concentration at different leaf positions. Leaf photosynthetic rates at different positions (top, middle, and bottom) were measured by a leaf photosynthesis analyzer at light intensities (0, 50, 100, 200, 300, 400, 600, and 800μmol·m^{-2}·s^{-1}) with CO_2 concentrations (100, 400, 800, 1200, and 1600μmol·mol^{-1}). The two-variable model consisted of the two leaf photosynthetic models expressed as negative exponential functions for light intensity and CO_2 concentrations, respectively. The photosynthetic rates of top leaves were saturated at a light intensity of 400μmol·m^{-2}·s^{-1}, while those of middle and bottom leaves saturated at 200μmol·m^{-2}·s^{-1}. The leaf photosynthetic rates did not reach the saturation point at a CO_2 concentration of 1600 ìmolmol^{-1}. In validation of the model, the estimated photosynthetic rates at top and bottom leaves showed better agreements with the measured ones than the middle leaves. It is expected that the optimal conditions of light intensity and CO_2 concentration can be determined for maximizing photosynthetic rates of Irwin mango grown in greenhouses by using the two-variable model.

Additional key words: CO_2 concentration, leaf position, light intensity, negative exponential model

서 론

망고(*Mangifera indica* L.)는 세계 30대 주요 작물 중 하나로 열대 혹은 아열대 지역에서 주로 재배된다. 국내에 널리 알려진 노란색 망고의 품종은 카라바오 망고(Carabao mango)로 약간의 신맛을 낸다(Naef 등, 2006). 다른 주요 품종으로는 어윈 망고(*Mangifera indica* L. cv. Irwin)가 있으며, 껍질이 붉기 때문에 애플 망고(Apple mango)라고도 부른다. 어윈 망고는 당도가 높고 즙이 많으며, 향기가 진한 특징을 나타낸다. 최근 이러한 풍미를 갖는 어윈 망고에 대한 수요가 증가하고 있으나, 국내에서는 제주도와 여수, 통영 등의 일부 지역에서 25ha 정도의 면적에서 재배되고 있는 실정이다(An 등, 2015; Park 등, 2014).

일본의 오키나와에서는 1984년부터 상업적인 목적으로 망고를 온실에서 재배하기 시작했다(Akinaga와 Hasbullah, 2002). 한국과 일본은 망고의 생육에 적합하지 않은 기후 특성을 갖고 있으며, 특히 겨울철 동해 피해가 쉽게 일어날 수 있다. 따라서 대부분의 망고 재배 농가는 가온 시스템을 겸비한 온실에서 재배하고 있다(Honsho 등, 2012). 화석연료를 사용하는 가온 방식은 농가의 난방비 부담을 늘린다는 단점 때문에 일부 열대 과수 재배 농가는 지열을 이용한 히트펌프를 사용하거나 화력발전소에서 온배수의 형태로 배출되는 폐열을 열원으로 이용하고 있다(Lee 등, 2006; Ryou 등, 2012). 가온을 실시하는 망고 재배 온실은 열 손실을 막기 위해서 밀폐성이 높은 보온 구조를 가지고 있다. 또한 제주도 지역의 온실은 잦은 태풍으로 인한 피해를 방지하기 위해 다량의

*Corresponding author: sjeenv@snu.ac.kr
Received June 15, 2015; Revised July 22, 2015;
Accepted August 11, 2015

철골 구조물을 사용하고 있다. 이와 같이 온실 내부의 공간적 제약으로 인하여, 망고 과수는 인공적인 유인과 전정을 통해 낮은 수고를 갖는 배상형으로 재배된다 (Yonemoto, 2006). 실제로 배상형으로 재배 시에도 애플망고는 수고 2m 이상 자라기 때문에, 상단부와 하단부 잎에 도달하는 광량이 다르다. 그러나 현재까지 망고 재배 온실의 특징적인 환경에 대한 체계적인 연구가 진행되지 않고 있다.

과수 작물의 생산량을 증가시키기 위해서는 광합성에 의한 동화산물이 증대되어야 하며, 이러한 측면에서 군락 광합성속도는 매우 중요하다. 'Kensington' 망고의 경우, 짧은 시간 동안 고농도의 CO_2 환경에 노출시킬 때 CO_2 농도가 증가함에 따라 광합성속도가 증가된다는 보고되었다. 그러나 광강도 1200μmol·mol^{-1} 에서 광합성속도가 포화를 나타내는 광포화점을 보였으며, 이는 광합성의 생화학적 반응의 최대치에 도달했기 때문으로 해석하였다(Schaffer 등, 1997; Whiley와 Schaffer, 1997). 이외에도 Chamchaiyaporn 등(2013)은 직각 쌍곡선 함수를 이용하여 광도의 증가에 따른 광합성속도 증가를 표현하였으나, 37°C의 고온에서 측정한 광합성속도이기 때문에 최대광합성속도가 약 3.5μmol·m^{-2}·s^{-1}로 매우 낮게 나온 결과를 보여주었다. 이와 같은 망고의 광합성 측정 결과들은 국내의 망고 재배 시설 농가에서 활용하기에 부적절한 경우가 많으며, 다양한 환경 요인에 대해 반영하지 못하고 있다는 단점이 있다. 본 연구는 어윈 망고의 수관 위치 별 엽 광합성속도를 정량화하여 측정한 후, 광도와 CO_2 농도의 2변수 함수로 나타내어 엽 광합성 모델 개발을 목표로 하였다.

재료 및 방법

1. 재배 조건

어윈 망고의 엽광합성 속도 조사를 위하여 제주특별자치도 서귀포시 안덕면 화순리에 위치한 행복나눔영농조합(33.304°N, 126.626°E)의 면적 2,640m^2 연동 플라스틱 필름 온실에서 실시하였다. 측정에 사용한 어윈 망고는 6년생으로 대형 용기(높이 40cm, 지름 80cm)에서 재배하며, 관수는 4-5일에 한번 하루 15분간 30L의 관수를 실시하였다. 재배 시설은 폴리에틸렌폼과 부직포가 혼합된 보온커튼이 설치되었으며, 내부 기온은 25-30°C, 습도는 55-60% 정도로 유지되었다. 측정 시기인 1-2월의 개화기에 수분을 실시하며, 2월 중순 이후 과실이 비대하여 5월경 수확할 수 있도록 재배하였다. 1년에 한 번 정단부에서 새로 자란 가지를 전정하여 3개의 측지가 발생하도록 유도하며, 온실 철골 구조물에 유인줄을 이용하여 가지를 유인하였다.

2. 엽 광합성속도 측정

엽 광합성속도(이후, 광합성속도) 측정은 3회에 걸쳐서 측정하였다. 1차 측정은 2015년 1월 22일에 실시하였으며, 적합한 광합성 모델을 결정하기 위하여 실시하였다. 측정에 적용된 광도 조건은 0, 25, 50, 100, 200, 400, 800, 1200μmol·m^{-2}·s^{-1}로 실시하였으며, CO_2 농도는 800μmol·mol^{-1}로 유지하였다. 측정은 Fig. 1-A에 나타낸 마디 수 기준으로 상단부(4~6마디) 와 중단부(2~4마디), 하단부(1~2마디)에 대하여 각각 다른 엽으로 3반복 측정하였다. 측정에는 광합성 측정장치 (LI-6400, LI-COR, Lincoln, NE, USA)을 이용하였다(Fig. 1-B).

2차 측정은 2015년 2월 23-24일 오전 10시부터 오후 5시까지 실시하였으며, 1차 측정에서 결정된 모델을 이용하여 2변수 광합성속도 모델을 확립하기 위하여 실시하였다. 광도 조건은 1차 측정에서 나타난 포화 조건을 고려하여 0, 50, 100, 200, 300, 400, 600, 800μmol·m^{-2}·s^{-1}을 설정하였다. CO_2 농도는 기존 연구 결과를 고려하여 100, 400, 800, 1200, 1600μmol·mol^{-1}을 설정하였다(Schaffer 등, 1997). 측정 방법은 1차 측정과 동일하며, 광도 8조건, CO_2 농도 5조건 (총 360 측정)에 대하여 측정을 실시하였다.

3차 측정은 2015년 4월 3일 오후 3시부터 오후 6시까지 실시하였으며, 2차 측정에서 확립한 모델을 검증하기 위한 광합성속도의 실측값을 얻고자 하였다. 광도 조건은 50, 200, 400, 600μmol·m^{-2}·s^{-1}, CO_2 농도는 100, 800, 1600μmol·mol^{-1}을 설정하였다. 측정 방식은 2회차와 동일하며, 각 위치 별 임의의 엽에 대하여 광도 4조건, CO_2 농도 3조건(총 36 조합)에 대하여 측정을 실시하였다.

3. 광합성 모델 선정

광도 변화에 따른 광합성속도를 표현하는 모델 식을

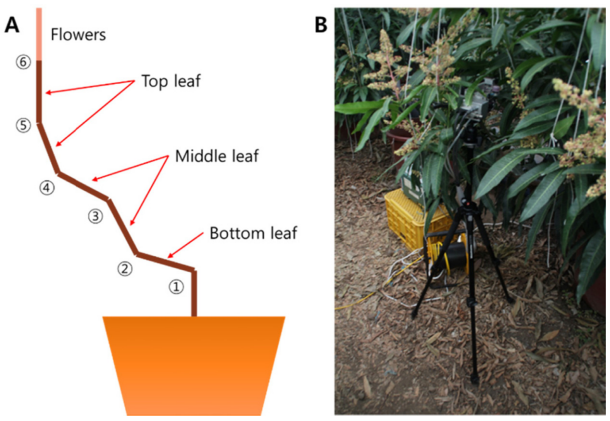

Fig. 1. Classification of leaf positions by stem node (A) and measurement of leaf photosynthetic rates of Irwin mango by using a leaf photosynthesis analyzer (B).

선택하기 위하여, 기존에 광포화 곡선에 대하여 가장 널리 사용되는 두 가지 모델인 Rectangular hyperbola 모델(식 1)과 Negative exponential 모델(식 2)을 선정하였다.

$$P = \frac{a*PPFD}{PPFD+b} + c \quad (1)$$

$$P = a*(1-e^{-b*PPFD}) + c \quad (2)$$

여기서 P는 광합성속도(μmol·m^{-2}·s^{-1})이고, PPFD는 400-700 nm의 광합성유효광양자속밀도(μmol·m^{-2}·s^{-1}), a~c는 회귀분석을 통해 얻어지는 계수를 의미한다. CO_2 농도 변화에 따른 광합성속도 또한 Negative exponential 모델로 표현하였다.

$$P = a*(1-e^{-b*CO_2}) + c \quad (3)$$

또한 광도와 CO_2 농도를 포함하는 2변수 모델(식 4)을 구성하였다. 두 모델의 곱으로 표현한 2변수 모델은 형태가 단순하여 사용하기에 쉬운 장점이 있다(Jones 등, 1991).

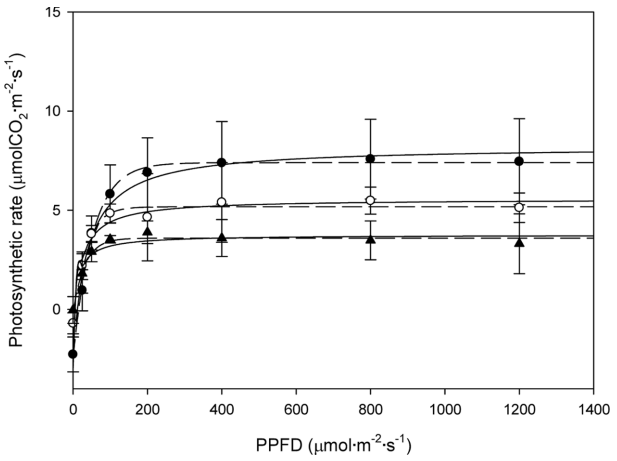

Fig. 2. Comparison of spatial leaf light curves between rectangular hyperbola (solid line) and negative exponential (dashed line) models. Solid circle, void circle, and solid triangle indicate the top, middle, and bottom leaves, respectively. PPFD is an abbreviation of photosynthetic photon flux density.

$$P = a*(1-e^{-b*PPFD})*(1-e^{-c*CO_2}) + d \quad (4)$$

여기서, *d*는 회귀분석을 통해 얻어지는 계수를 의미한다.

4. 광합성 모델 검증

결정된 2변수 광합성속도 모델에서 상단부와 중단부, 하단부 엽에 대하여 특정 광도와 CO_2 농도 조건에서 예측된 광합성속도 값과 실제 측정된 광합성속도 값을 비교하였다. SPSS 통계 패키지(IBM, New York, NY, USA)을 이용하여 회귀분석을 실시하였으며, Sigmaplot(Systat Software, San Jose, CA, USA)을 이용하여 모델의 그래프를 작성하였다.

결과 및 고찰

1. 적정 광합성 모델 결정

1차 측정에서 위치 별 광도에 따른 광합성속도를 측정한 후에 2 종류의 모델을 사용하여 회귀분석 하였다(Fig. 2). 광합성속도는 상단부에서 하단부로 갈수록 낮아지는 경향을 나타내었다. 상단부 엽은 광도 400μmol·m^{-2}·s^{-1}, 중단부와 하단부 엽은 광도 200μmol·m^{-2}·s^{-1}에서 광합성속도가 포화되었다. 회귀분석 결과 상단부와 중단부, 하단부 엽 모두 Rectangular hyperbola 모델에 비해 Negative exponential 모델에서 R^2 값이 높게 나타났다(Table 1). 따라서 2차 측정 시 적용할 모델은 Negative exponential 모델로 결정하였다.

2. 위치 별 2변수 광합성 모델 개발

2차 측정에서 위치 별 광도에 따른 광합성속도를 측정한 후에 Negative exponential 모델에 적용하여 회귀분석 하였다(Fig. 3). 1차 측정과 동일하게 상단부에서 하단부로 갈수록 광합성속도가 낮아졌다. 광포화점은 상단부 엽은 광도 400μmol·m^{-2}·s^{-1}, 중단부와 하단부 엽은 광도 200μmol·m^{-2}·s^{-1}에서 광합성속도가 포화되었다. 특정 위치의 엽에서 CO_2 농도가 증가할수록 광합성속도는 증가하는 경향을 보였다. 위치 별 CO_2 농도에 따른 광합성속도를 측정한 후, Negative exponential 모델을 사용하여 회귀분석 하였다(Fig. 4). 상단부 엽은 CO_2 농도

Table 1. Parameters and R^2 values of rectangular hyperbola and negative exponential models.

Leaf position	Rectangular hyperbola				Negative exponential			
	a	b	c	R^2	a	b	c	R^2
Top	10.696	37.658	-2.481	0.86	9.904	0.019	-2.508	0.87
Middle	6.314	22.581	-0.753	0.80	6.053	0.029	-0.879	0.80
Bottom	3.832	17.210	-0.080	0.71	3.774	0.032	-0.185	0.73

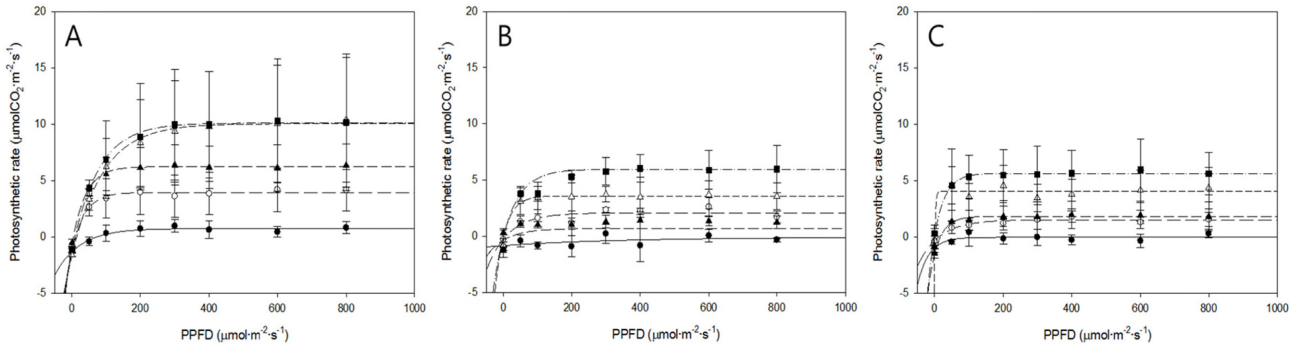

Fig. 3. Spatial leaf photosynthetic curves (light curve) at different CO_2 concentrations of 100 (solid line + solid circle), 400 (long dash line + void circle), 800 (medium dash line + solid triangle), 1200 (short dash line + void triangle), and 1600 (dash-dot line + solid square) μmol·mol^{-1}. A, B, and C mean the top, middle, and bottom leaves, respectively. PPFD is an abbreviation of photosynthetic photon flux density.

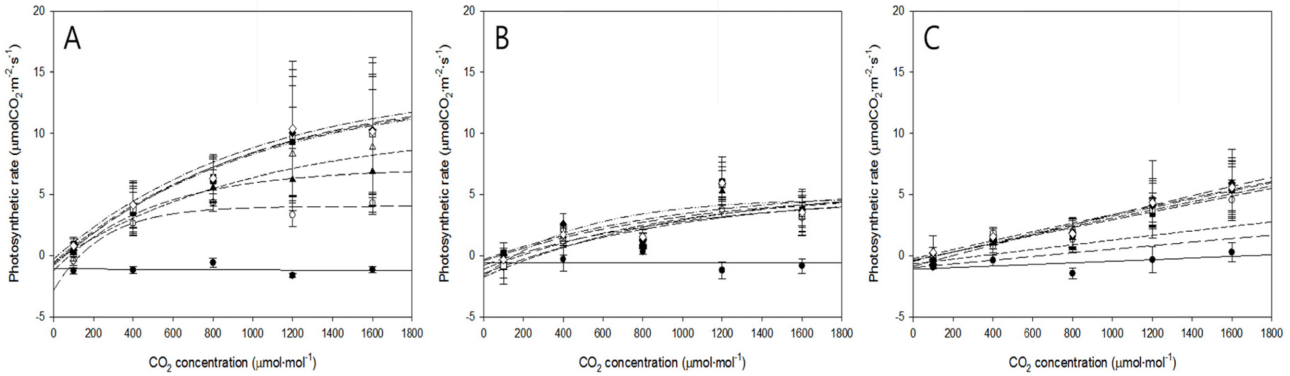

Fig. 4. Spatial leaf photosynthetic curves (A-Ci curve) at different light intensities of 0 (solid line + solid circle), 50 (long dash line + void circle), 100 (medium dash line + solid triangle), 200 (short dash line + void triangle), 300 (dash-dot line + solid square), 400 (dash-dot-dot line), 600 (medium-medium line), and 800 (short-short-short line) μmol·m^{-2}·s^{-1}. A, B, and C mean the top, middle, and bottom leaves, respectively. PPFD is an abbreviation of photosynthetic photon flux density.

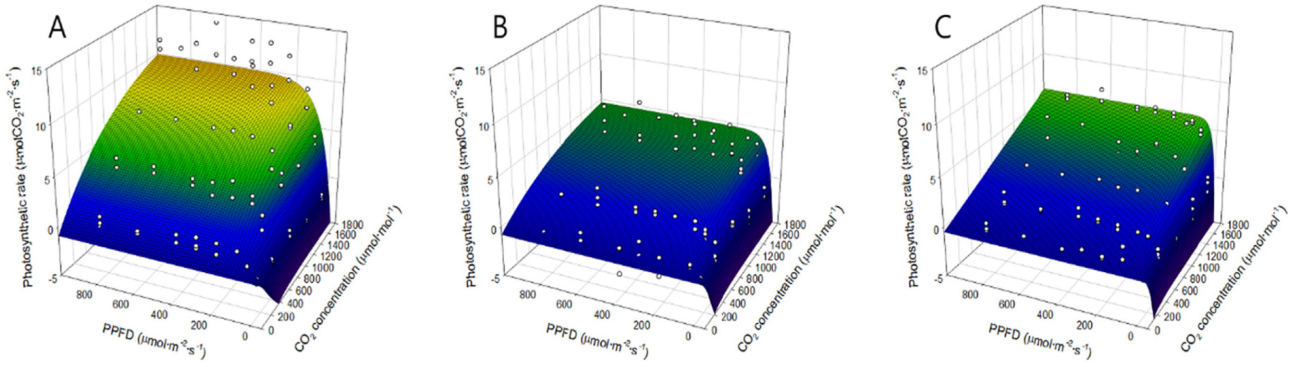

Fig. 5. Spatial leaf photosynthetic rates with light intensity and CO_2 concentration. A, B, and C mean the top, middle, and bottom leaves, respectively. PPFD is an abbreviation of photosynthetic photon flux density.

1600μmol·mol^{-1}에 이르기까지 광합성속도가 포화되지 않았고, 광도가 증가할수록 광합성속도가 증가하였다. 반면 중단부와 하단부 엽은 광도가 증가하여도 광합성속도가 거의 증가하지 않았다. 회귀분석 결과, 각 위치 별 엽에 대한 R^2 값은 0.60이상으로 나타났다.

위치 별 광도에 대한 2변수 광합성 모델에 대해 회귀분석을 실시하였다(Fig. 5). 회귀분석을 통해 추정된 모델의 계수들과 R^2 값은 Table 2과 같다. 상단부와 하단부 엽에 대한 R^2 값은 0.72이상이었으나, 중단부 엽은 0.64로 상단부와 하단부 엽에 비해 상대적으로 낮았다.

Table 2. Parameters and R^2 values of the two variable spatial leaf photosynthetic model.

Leaf position	a	b	c	d	R^2
Top	12.928	0.014	0.001	-0.889	0.72
Middle	6.513	0.029	0.001	-0.787	0.64
Bottom	2316.887	-0.045	$1.60*10^{-6}$	-0.515	0.75

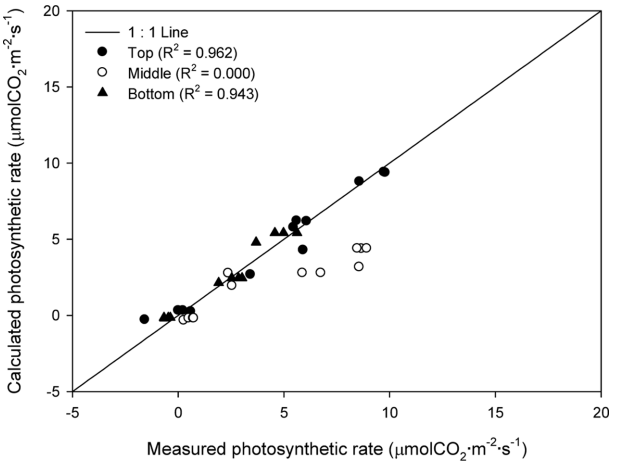

Fig. 6. Validation results of the spatial two variable leaf photosynthetic models. Solid circle, void circle, and solid triangle mean the top, middle, and bottom leaves, respectively.

하단부 광합성 모델에서 추정된 계수 a의 경우 2316.887로 상단부와 중단부 엽에 비해 매우 큰 값을 나타내었다. 이는 Fig. 4에서 실시한 회귀분석 결과에서, CO_2 농도에 따른 광합성속도 증가 양상이 포화 곡선으로 나타나지 않았기 때문에 2변수 광합성 모델에서도 유사한 결과가 나타난 것으로 판단된다. 다양한 작물에서 수관 하단부에 존재하는 음엽의 경우 Rubisco 함량과 RuBP 재생산 용량이 감소하는 경향이 나타난다고 보고되었다(Baker와 McKiernan, 1988; Evans, 1993; Osborne 등, 1998). 이러한 이유로 수관 하단부의 음엽은 광합성 능력이 감소하고 엽 내의 질소 함량이 감소한다. 결과적으로 음엽은 CO_2 농도를 증가시켜 주어도 광합성을 충분히 수행하지 못하게 된다(Del Pozo 등, 2007). 추후 본 연구의 2변수 모델 이외에 Non-rectangular hyperbola 등의 더욱 정교한 모델을 사용할 필요가 있다고 판단된다(Thornley, 2002).

3. 위치 별 2변수 광합성 모델 검증

임의의 광도와 CO_2 농도에서 2변수 광합성 모델의 예측 광합성속도와 실측값을 1:1 선에 대하여 회귀분석을 실시하였다(Fig. 6). 검증 결과, 상단부와 하단부 엽에 대한 2변수 광합성 모델은 R^2 값이 각각 0.96와 0.94로 나타났으나, 중단부 엽은 R^2 값이 0으로 나타났다. 이는 모델에 의해 예측된 광합성속도에 비해 실측값이 높게 나타났기 때문으로 보인다. 3D 시뮬레이션을 활용한 기존 연구에 따르면, 망고 과수의 중단부 엽은 부위별로 수광 특성이 큰 폭으로 변동하는 것으로 나타났다(Sinoquet 등, 1998). 따라서 중단부 엽을 세분화하여 수광량이 높은 외부와, 수광량이 낮은 내부 엽에 대해 각각 광합성 모델을 적용할 필요가 있다.

본 연구에서 확립한 위치 별 2변수 광합성 모델을 사용하면 어린 망고 온실 재배 시 광합성량을 극대화 시킬 수 있는 광도와 CO_2 농도 조건을 결정하는 데 도움이 될 것이다.

적 요

가온 온실에서 재배하는 망고의 생육에 적합한 광도와 CO_2 농도를 결정하기 위하여 위치 별 엽의 광합성속도를 정량적으로 측정할 필요가 있다. 본 연구에서는 어린 망고(*Mangifera indica* L. cv. Irwin)의 위치 별 엽 광합성속도를 측정하여 광도와 CO_2 농도의 2변수 엽 광합성 모델을 개발하는 것을 목적으로 하였다. 상단부, 중단부, 하단부 엽의 위치에 따른 엽 광합성속도 측정은 LI-6400 광합성 분석 장치를 사용하였다. 광도 0, 50, 100, 200, 300, 400, 600, 800μmol·m^{-2}·s^{-1}, CO_2 농도 100, 400, 800, 1200, 1600μmol·mol^{-1}의 조합 조건에 해당하는 엽 광합성속도를 위치 별로 측정하였다. 광도와 CO_2 농도에 대하여 Negative exponential 함수로 표현된 엽 광합성속도 모델을 곱하여 2변수 엽 광합성 모델을 구축하였다. 상단부 엽의 경우 엽 광합성속도는 광도 400μmol·m^{-2}·s^{-1}, 중단부와 하단부 엽은 200μmol·m^{-2}·s^{-1}에서 포화되는 것으로 나타났다. CO_2 농도 1600mol·mol^{-1}에서도 엽 광합성속도가 증가하여 포화되지 않는 특성을 보였다. 2변수 엽 광합성 모델의 검증 결과, 중단부에 비하여 상단부와 하단부 엽에 대해서 높은 신뢰도를 갖는 것으로 나타났다. 추후, 위치 별 2변수 엽 광합성 모델을 활용하여 어린 망고의 온실 재배 시 광합성을 극대화 할 수 있는 광도와 CO_2 농도 조건을 결정할 수 있을 것이다.

추가 주제어 : 광도, 이산화탄소 농도, 음성지수 모델, 엽 위치

사 사

본 연구는 산업통상자원부에서 지원하는 “이종산업 융복합형 발전소 온배수 및 이산화탄소 활용 스마트 시스템 테스트 베드개발 과제(20142020103570)”의 일환으로 수행되었음.

Literature Cited

Akinaga, T., and R. Hasbullah. 2002. Mango production using plastic greenhouse in Okinawa. Acta Horticulturae 575:745-749.

An, M.R., Y.S. Keum, and S.K. Lee. 2015. Comparative analysis of volatile flavor compounds in Taiwan apple mango and Philippines carabao mango. Korean Journal of Food Science and Technology 47:191-197.

Baker, N.R., and M. McKiernan. 1988. Modifications to the photosynthetic apparatus of higher plants in response to changes in the light environment. Biological Journal of the Linnean Society 34:193-203.

Del Pozo, A. P. Perez, D. Gutierrez, A. Alonso, R. Morcuende, and R. Martinez-Carrasco. 2007. Gas exchange acclimation to elevated CO_2 in upper-sunlit and lower-shaded canopy leaves in relation to nitrogen acquisition and partitioning in wheat grown in field chambers. Environmental and Experimental Botany 59:371-380.

Evans, J.R. 1993. Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a Lucerne canopy. I. Canopy characteristics. Australian Journal of Plant Physiology 20:55-67.

Honsho, C., M. Inada, K. Yuji, M. Tojiki, S. Kurogi, S. Kanzaki, and T. Tetsumura. 2012. Efficiency of hybrid formation by open-pollination of two cultivars in a closed plastic house and the effect of the male parent on fruit characteristics in mango. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science 81:27-34.

Jones, J.W., E. Dayan, L.H. Allen, H. van Keulen, and H. Challa. 1991. A dynamic tomato growth and yield model (TOMGRO). Transactions of the American Society of Agricultural Engineers 34:663-672.

Lee, J.H., Y.B. Lee, J.K. Kwon, N.J. Kang, H.J. Kim, Y.H. Choi, J.M. Park, and H.C. Rhee. 2006. Effect of greenhouse cooling and transplant quality using geothermal heat pump system. Journal of Bio-Environmental Control 15:211-216.

Naef, R., A. Velluz, and A. Jaquier. 2006. The perfume of carabao mangoes (*Mangifera indica* L.): Identification of uncommon unsaturated fatty acid esters in the SPME of the intact fruit. European Food Research and Technology 222:554-558.

Osborne, C.P., J. LaRoche, R.L. Garcia, B.A. Kimball, G.W. Wall, P.J. Pinter, Jr., R.L. LaMorte, G.R. Hendrey, and S.P. Long. 1998. Does leaf position within a canopy affect acclimation of photosynthesis to elevated CO_2? Plant Physiology 117:1037-1045.

Park, I.G., H.J. Yoon, M.A. Kim, K.Y. Lee, H.C. Park, and S.H. Kim. 2014. Effect on pollinating activities on mango flower by bumblebee (*Bombus terrestris*), honeybee (*Apis mellifera*) and oriental latrine fly (*Chrysomyia megacephala*) in green house. Journal of Apiculture 29:235-243.

Ryou, Y.S., Y.K. Kang, J.K. Jang, Y.H. Kim, J.G. Kim, and G.C. Kang. 2012. Heat exchanger design of a heat pump system using the heated effluent of thermal power generation plant as a heat source for greenhouse heating. Journal of Bio-Environment Control 21:372-378.

Schaffer, B., A.W. Whiley, C. Searle, and R.J. Nissen. 1997. Leaf gas exchange, dry matter partitioning, and mineral element concentrations in mangos as influenced by elevated atmospheric carbon dioxide and root restriction. Journal of the American Society for Horticultural Science. 122:849-855.

Sinoquet, H., S. Thanisawanyangkura, H. Mabrouk, and P. Kasemsap. 1998. Characterization of the light environment in canopies using 3D digitising and image processing. Annals of Botany 82:203-212.

Thornley, J.H.M. 2002. Instantaneous canopy photosynthesis: analytical expressions for sun and shade leaves based on exponential light decay down the canopy and an acclimated non-rectangular hyperbola for leaf photosynthesis. Annals of Botany 89:451-458.

Whiley, A.W., and B. Schaffer. 1997. Stress physiology of mango. p. 147-173. In: R.E. Litz (ed.) The mango: Botany, production and uses. CAB Intl. Press, London.

Yonemoto, Y. 2006. Tropical fruit. p. 100-106. In: the Japanese society for horticultural science (ed.). Horticulture in Japan 2006. Shoukadoh Publication, Kyoto.