

***FOTOSINTESIS SEBAGAI PROSES DASAR***

**MAKALAH**



**Intan Ratna Dewi A.  
132 306 081  
Budidaya Pertanian/Agronomi**

**FAKULTAS PERTANIAN  
UNIVERSITAS PADJADJARAN  
BANDUNG  
2007**

# Diurnal variation of photosynthesis and photoinhibition in tea: effects of irradiance and nitrogen supply during growth in the field

A.J. Mohotti<sup>1,2</sup> and D.W. Lawlor<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Biochemistry and Physiology Department, IACR-Rothamsted, Harpenden, Herts AL5 2JQ, UK

Journal of Experimental Botany, Vol. 53, No. 367, pp. 313-322, February 1, 2002 © 2002 [Oxford University Press](#)

## I. ABSTRACT

Diurnal changes in the rate of photosynthesis ( $A$ ) of mature tea (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) bushes grown at high elevation in the field in Sri Lanka, were related to environmental conditions. Bushes were either unshaded, receiving 100% of incident photosynthetically active radiation (PAR), moderately shaded, (65% PAR) or heavily shaded (30% PAR). These treatments were combined with nitrogen fertilizer applications of 0, 360 and 720 kg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>. When recently fully expanded leaves were measured under the growing conditions on bright, clear days from dawn to dusk,  $A$  was greatest in the morning with increasing radiation between approximately 8 h and 10 h. Stomatal conductances ( $g_s$ ) and substomatal carbon dioxide concentrations ( $C_i$ ) were then large, leaf temperatures ( $T_L$ ) cool, and saturated water vapour deficits ( $VPD$ ) small. However, as the irradiance,  $T_L$  and  $VPD$  increased

towards midday,  $A$ ,  $g_s$ , photochemical quenching, and  $C_i$  decreased, and non-photochemical quenching increased. In the late afternoon, irradiance,  $T_L$  and  $VPD$  fell, but despite the relatively large increase in  $g_s$  and  $C_i$ ,  $A$  remained low; however, it recovered overnight. The zero-N treatment decreased total-N content of leaves by 50% and  $A$  by c. 20% (not significant). Leaves of unshaded plants receiving least N had significantly ( $P < 0.05$ ) smaller  $A$  and greater total sugar content than shaded but with abundant N,  $A$  and sugars did not differ between shade treatments. Analysis of the responses of  $A$  to environment in the morning compared to the afternoon, and of chlorophyll fluorescence, suggests that  $A$  was photoinhibited as a consequence of greatly increased PAR, whilst decreasing  $g_s$  (related to changes in PAR,  $VPD$  and  $T_L$ ) caused  $C_i$  to fall. End-product inhibition of  $A$  is not consistent with decreased  $C_i$ . Inhibition of  $A$  as a result of photoinhibition was minimized, but not eliminated, by abundant N. Interactions between factors regulating  $A$  in tea are discussed.

Key words: *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze, chlorophyll *a* fluorescence, nitrogen, photoinhibition, photosynthesis, solar radiation, tea.

## II. ABSTRAK

Perubahan harian di tingkat fotosintesis ( $A$ ) dari teh dewasa (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) perdu tumbuh pada dataran tinggi di perkebunan Sri Lanka, dihubungkan dengan kondisi lingkungannya. Salah satu perdu yang tidak dinaungi, menerima 100% radiasi aktif fotosintesis (PAR), naungan sedang (65% PAR) atau naungan berat (30% PAR). Perlakuan dikombinasikan dengan aplikasi pupuk nitrogen sebesar 0, 360, dan 720 kg ha<sup>-1</sup> tahun<sup>-1</sup>. Ketika daun diukur di bawah kondisi cahaya, hari terang dari fajar hingga terbenam, Pada pagi hari dengan peningkatan radiasi antara kira-kira 8 jam dan 10 jam. Tahanan stomata ( $g_s$ ) dan konsentrasi CO<sub>2</sub> substomata ( $C_i$ ) cukup besar, temperatur daun ( $T_i$ ) dingin, dan defisit uap air jenuh (VPD) kecil. Bagaimanapun, dengan adanya penyinaran/irradiasi, temperatur daun ( $T_i$ ) dan VPD meningkat pada tengah hari,  $A$ ,  $g_s$ , menghilangkan fotokimia, dan  $C_i$  menurun, dan penghilangan non-fotokimia meningkat. Pada sore hari, iradiasi,  $T_i$ , dan VPD menurun, tetapi meskipun kenaikan  $g_s$  dan  $C_i$  relatif besar,  $A$  (sisa) rendah; bagaimanapun itu akan pulih semalam. Perlakuan 0 N (tanpa pupuk N) menurunkan kandungan N total pada daun sebesar 50% dan  $A$  oleh c 20% (tidak signifikan). Daun tanpa naungan menerima paling sedikit N berbeda signifikan ( $P < 0,05$ ) lebih kecil  $A$  dan kandungan gula total terbesar dibandingkan dengan yang ternaungi tetapi dengan N berlebih,  $A$  dan gula tidak berbeda antara perlakuan naungan. Analisis respon  $A$  terhadap lingkungan pada pagi hari dibandingkan dengan sore

hari dan klorofil fluoresensi, memberi kesan bahwa A dimitangi cahaya sebagai konsekuensi dari meningkatnya PAR dalam jumlah besar, penurunan  $g_s$  (dihubungkan dengan pAR, VPD, dan  $T_i$ ) menyebabkan  $C_i$  turun. Rintangan hasil akhir dari A tidak konsisten dengan penurunan  $C_i$ . Rintangan A sebagai hasil dari fotoinhibisi diminimalisir, tetapi tidak dikurangi, melalui kelebihan N.

Kata kunci : *Camellia sinensis* (L) O. Kuntze, klorofil sebagai fluoresensi, nitrogen, fotoinhibisi, fotosintesis dan radiasi matahari, teh.

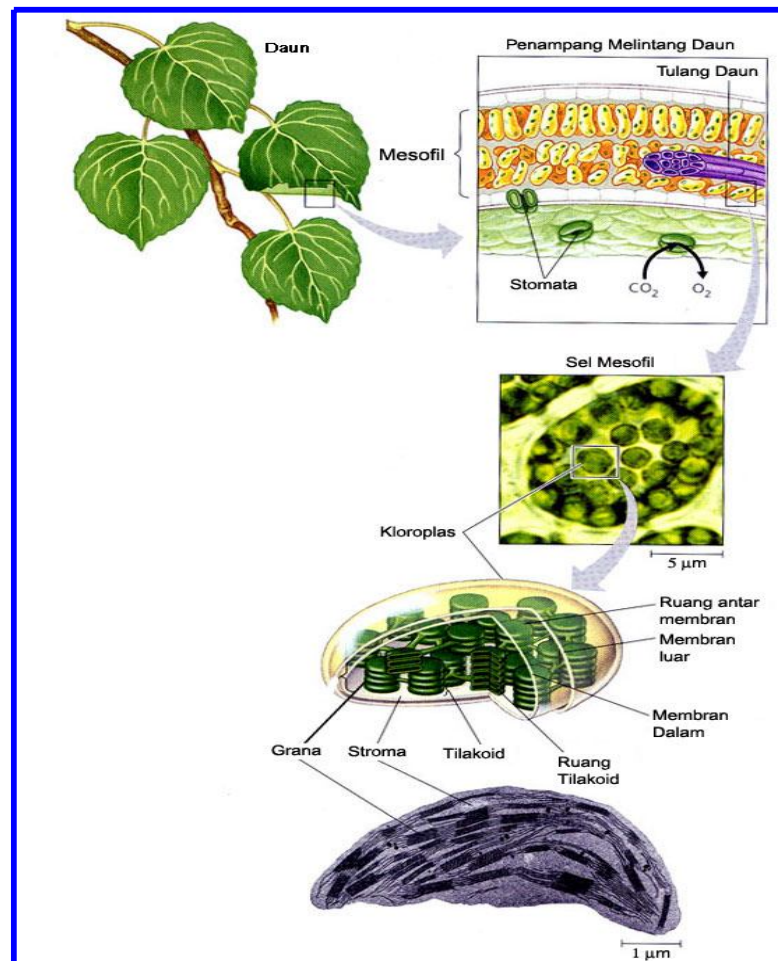
### III. PEMBAHASAN

Teh (*Camellia sinensis* (L) O. Kuntze) merupakan tanaman perdu, tanaman tahunan yang berkayu, dibudidayakan untuk diambil daunnya yang diproses untuk dijadikan minuman. Total biomassa dan bahan kering hasil panen (pemetikan) pucuk muda relatif sedikit (500 -2500 kg/ha/tahun) karena, pada bagian ini, pemanenan mengambil area produksi aktif, nutrisi, dan sebagainya. Untuk mengerti pengaturan produksi pada tanaman teh ini, dirasakan penting untuk mempertimbangkan apa yang membatasi produksi bahan kering (Hadfield, 1968; Carr dan Stephens, 1992). Ini bergantung pada total akumulasi bersih dari asimilasi karbon (fotosintesis dikurangi transpirasi) dan akumulasi yang relatif kecil dari nutrisi mineral oleh tanaman selama periode itu. Akumulasi bahan kering bergantung pada kecepatan fotosintesis per unit area (A) dan pada bentuk daun tanaman, yang bergantung pada potensi bentuk tunas/pucuk dan pada ketersediaan dari asimilat untuk pertumbuhannya.

Bagi tanaman teh, adanya daun-daun permanen sangat diperlukan untuk menjamin produktivitas dan kelangsungan hidupnya (*daun pemeliharaan/maintenance foliage/maintenance leaves*). Daun pemeliharaan berfungsi sebagai mesin fotosintesis yang menghasilkan bahan organik untuk pertumbuhan dan metabolisme tanaman. Tebal tipisnya daun pemeliharaan akan berpengaruh terhadap pertumbuhan pucuk. Apabila keadaan daun pemeliharaan terlalu tebal maka banyak

daun yang terlindung, dan menderita kurang cahaya sehingga fotosintesis tidak efisien. Daun-daun tersebut akan segera gugur apabila hasil fotosintesisnya tidak mencukupi kebutuhan hidup. Daun-daun tua yang menderita kurang cahaya dan pucuk yang tidak terpetik menghasilkan zat penghambat tumbuh bagi pucuk dan menjadi saingan/competitor hormon dari akar.

Daun merupakan organ fotosintesis utama di dalam tumbuhan. Gambar ini akan mengantar anda untuk melihat daun, kemudian penampang melintang sehelai daun, kemudian sebuah sel mesofil dan akhirnya sebutir kloroplas, yaitu suatu organella tempat fotosintesis berlangsung. Pertukaran gas antara jaringan mesofil daun dan atmosfer, berlangsung melalui suatu porus mikroskopis yang disebut stoma (jamaknya : stomata), Kloroplas, yang sebagian besar terdapat pada mesofil, dibatasi oleh dua buah membran yang membungkus stroma, yaitu suatu fluida yang kental. Sistem membran tilakoid memisahkan stroma dari ruang tilakoid. Tilakoid tersusun dalam suatu tumpukan yang disebut **granum** (jamaknya : **grana**).



Gambar 1 Pusat Lokasi Fotosintesis pada Tumbuhan.  
 Sumber : Campbell dan Reece, 2002 : 178

Kecepatan fotosintesis A ditentukan oleh karakteristik dari mesin fotosintesisnya, mencakup kapasitas yang tidak tetap tetapi berubah oleh kondisi lingkungan selama pertumbuhan. Juga, A bergantung pada kekuatan kondisi lingkungan, seperti iradiasi/penyinaran, temperatur, dan ketersediaan nutrisi/unsur hara, sehingga A berubah secara harian dan musiman. Karenanya, produktivitas adalah fungsi yang kompleks dari lingkungan dan karakteristik tanaman.

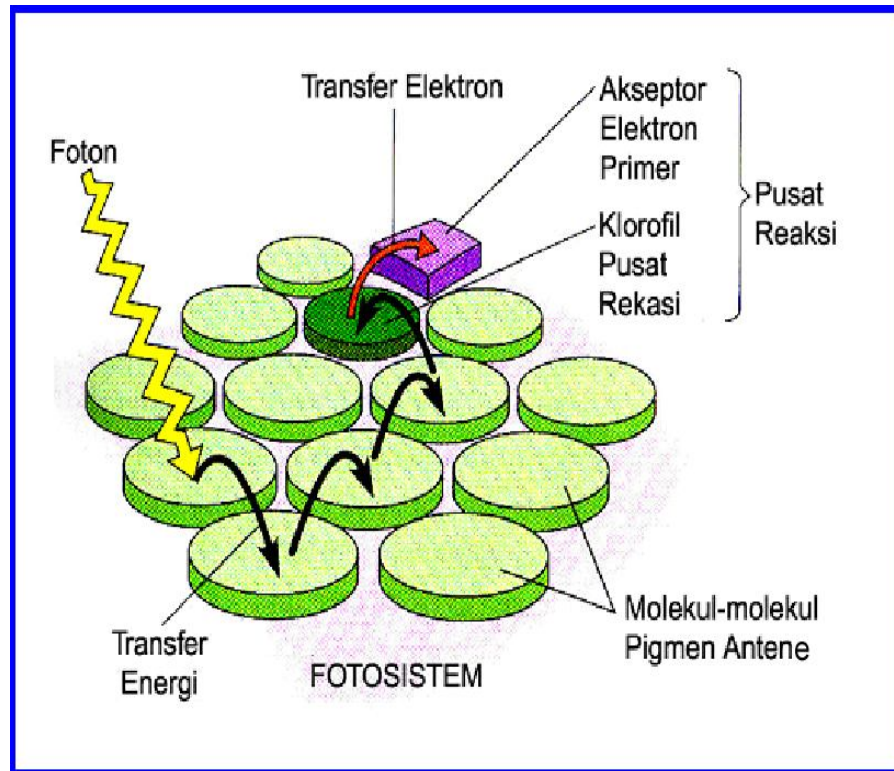


Produktivitas teh yang rendah mungkin bisa dihubungkan dengan ketidakcukupan produksi asimilat ("terbatasnya source") sebagai kecepatan fotosintesis ( $A$ ) pada daun tanaman teh yang kecil dibandingkan dengan tanaman tropis lainnya, yang berada pada kisaran  $2-14 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Squire, 1977; Robert dan Keys 1978; Smith *et al*, 1993). Fotosintesis pada teh mendapat sedikit perhatian daripada kemungkinan besar proses fisiologis lainnya untuk memperbaiki produksi. Tanaman teh memiliki ketidakcukupan jumlah pertumbuhan tunas (*shoot*) dalam menggunakan asimilatnya yang diproduksi melalui fotosintesis, atau *keterbatasan sink* ("*sink limited*") (Tanton, 1982; Squire 1985; Rahman, 1988). Oleh karena itu pendapat dari Tanton (1982) menyatakan bahwa perbaikan fotosintesis tidak akan menguntungkan hasil, dan potensi tumbuh dari organ merupakan hal pertama yang harus diperbaiki.

Kenyataan bahwa fotosintesis pada tanaman teh menurun dengan meningkatkan radiasi matahari, sehingga tempat teduh mungkin menguntungkan produksi. Teh adalah tanaman yang menyukai kondisi teduh (*shade plant*). Intensitas radiasi dianggap penting disebabkan fotoinhibisi (PI) (Smith *et al.*, 1993). PI menurunkan kapasitas  $A$  pada banyak tanaman (Baker dan Bowyer, 1994), termasuk kopi, yang memiliki fisiologi serupa dengan teh, dan respon yang serupa terhadap radiasi dan naungan (Nunes *et al*, 1993; Ramalho *et al*, 1997). PI disebabkan oleh kerusakan sistem fotosintesis karena kuatnya radiasi matahari sebagai akibat dari energi berlebih dan penurunan yang

berlebih dari kedudukan komponen fotosintesis. Energi berlebih ditentukan oleh keseimbangan antara energi yang ditangkap dan digunakan dalam asimilasi CO<sub>2</sub> dan fotorespirasi atau ketidakteraturan oleh siklus xantophyl yang irreversibel (Baker dan Bowyer, 1994; Lawlor, 2001). PI mungkin berlangsung dalam jangka waktu pendek dan reversibel atau jangka waktu panjang dan ireversibel, dan ini berhubungan juga temperatur daun dan untuk memperbesar flux foton ketika elektron transport dalam menerima cukup terbatas (Melis, 1999).

Bila dihubungkan dengan teori fotosistem, Fotosistem, adalah unit dari membran tilakoid, yang menangkap cahaya. Masingmasing fotosistem, merupakan sebuah kompleks protein, dan macam-macam molekul lainnya, dan termasuk juga sebuah antena, yang terdiri dari beberapa ratus molekul pigmen. Ketika sebuah foton menyentuh sebuah molekul pigmen, maka energinya dilintaskan dari molekul satu ke molekul lainnya sampai mencapai pusat reaksi. Pada pusat reaksi, elektron tereksitasi dari klorofil pusat reaksi, ditangkap oleh molekul khusus, yang disebut akseptor elektron primer (primary electron acceptor).



Gambar 3. Bagaimana suatu Fotosistem Menangkap Cahaya  
 Sumber : Campbell dan Reece, 2002 : 185

Secara umum, kapasitas fotosintesis tanaman teh lebih besar untuk pertumbuhan daun dalam keadaan ternaungi/teduh dibandingkan kondisi tak ternaungi (rahman, 1988): Penyebab dan mekanisme ini belum jelas (Carr dan Stephens, 1992). Temperatur daun yang lebih dingin dan udara lembab berkorelasi dengan penurunan radiasi dan mungkin berperan dalam kenaikan A.

Temperatur daun cukup penting dalam produksi teh, karenanya berpengaruh pada pertumbuhan organ (Tanton, 1982), meskipun A sedikit sensitif (Smith et al, 1993). Maksimum A dari teh terjadi pada temperatur daun ( $T_i$ ) antara 25°C dan 30°C dibawah cahaya jenuh dan

dengan  $\text{CO}_2$  atmospheric (Hadfield, 1976), dan  $A$  menurun secara cepa pada  $T_i$  di atas  $35^\circ\text{C}$  dan berhenti di atas  $40^\circ\text{C}$ .  $T_i$  menurun diantara suhu  $2^\circ\text{C}$  dan  $12^\circ\text{C}$  dibawah naungan, dibandingkan dengan sinar matahari dan juga dipengaruhi oleh sudut daun, dengan daun horizontal  $2-4^\circ\text{C}$  hangat daripada daun tegak (Hadfield, 1968). Bagaimanapun, naungan tidak hanya menurunkan  $T_i$  tetap juga menaikkan kelembabban, yang dapat menurunkan  $A$ , yaitu defisit tekanan uap kecil (VPD) menaikkan celah stomata (Carr, 1972). Kenaikkan konduktan terhadap diffusi  $\text{CO}_2$ , juga menaikkan  $\text{CO}_2$  untuk fotosintesis. Kondisi kering pada akhirnya menurunkan hasil (Tanton, 1982).

Kanopi daun merupakan tumpukan lepas (terpisah benar, ada celah, saling menutupi. Ada empat cara cahaya menembus kanopi daun, yaitu :

- **radiasi tidak terintersepsi**

1. radiasi langsung

teriradiasi di bawah kanopi baik langsung maupun difus; yang langsung muncul sebagai noda matahari+) menurunkan ratio  $R / FR$

+) Radiasi langsung kontinyu merugikan bagi tanaman lindung (shade plant). Interval pendek terang gelap 1 s atau kurang, menguntungkan reaksi gelap berlangsung tuntas, karena itu aparat fotosintesis kembali ke kapasitas penuh. Di alam daun-daun bayangan secara tetap mengalami perubahan intensitas antara sinar matahari langsung dan noda matahari.

## 2. radiasi difus

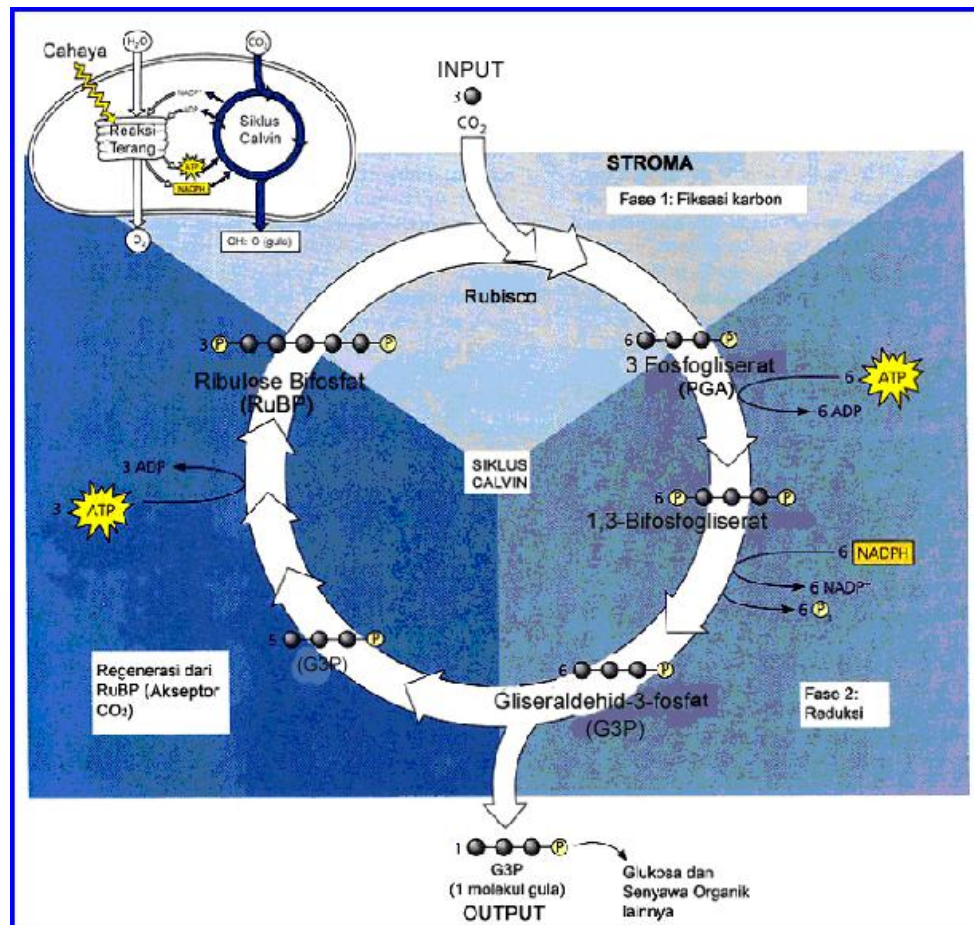
- radiasi terintersepsi

## 3. transmisi

transmisi menyebabkan perubahan bukan saja kerapatan fluks, tapi juga kualitasnya (distribusi spektralnya), karena aksi berbagai pigmen daun; hanya sedikit PAR yang ditransmisikan ( $\pm$  1-20%), terutama berkas hijau (520 nm), terhadap yang lain opaque: transmisi menurunkan ratio R /FR

## 4. refleksi

Kapasitas fotosintesis dari daun bergantung pada karakteristik dan jumlah dari komponen mesin fotosintesis, produksi bergantung pada ketersediaan dari nutrisi/unsur hara. Nitrogen pada umumnya sangat penting, yang diperlukan untuk sintesis komponen seluler, mencakup klorofil (dan kemudian dihubungkan dengan penangkapan PAR flux foton) dan protein seperti Rubisco (bertanggung jawab dalam asimilasi CO<sub>2</sub>) jadi ini sangat penting dalam metabolisme fotosintesis dan pertumbuhan (Lawlor,2001). Rubisco (RUBP Karboksilase) berkaitan dengan proses yang terjadi dalam siklus calvin dalam fiksasi karbon menghasilkan dua molekul gula 3-fosfoglisarat. Skema pembentukannya dapat dilihat dalam gambar berikut ini :



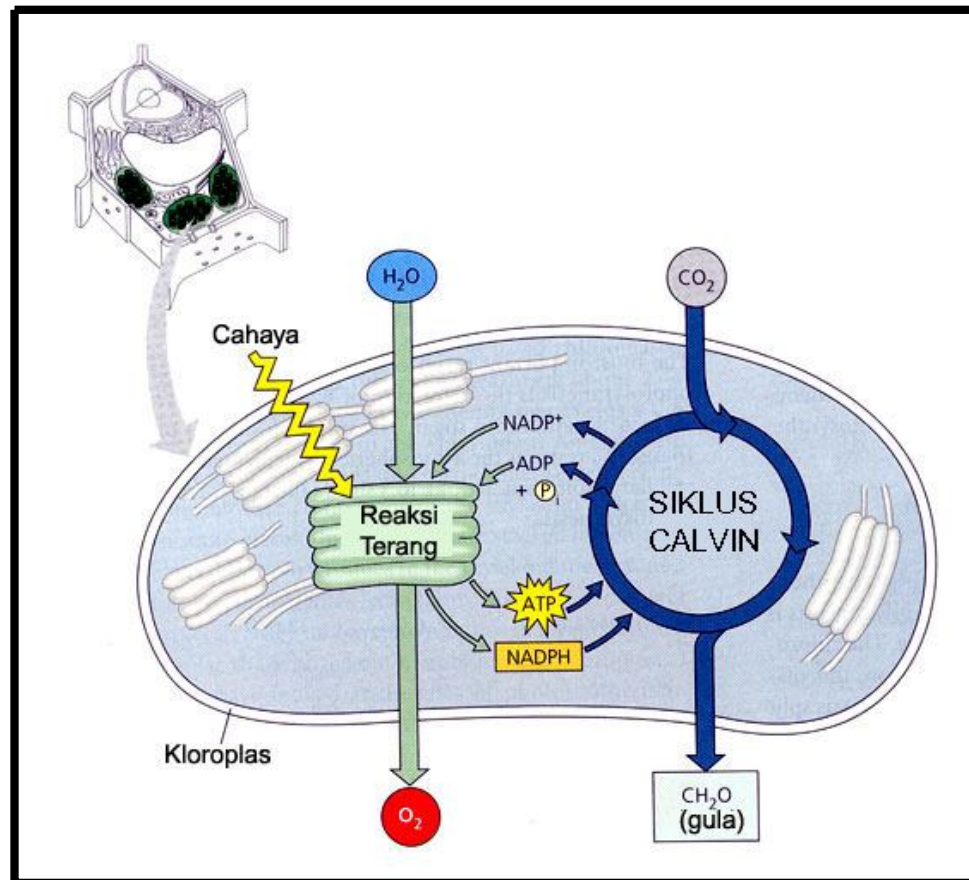
Gambar 4. Diagram Siklus Calvin  
 Sumber : Campbell dan Reece, 2002 :190

Keterangan Gambar 4 :

Diagram ini menelusuri atom karbon (bola abu-abu) yang mengikuti siklus Calvin. Ketiga fase dari siklus Calvin menjelaskan fase-fase yang didiskusikan di dalam modul ini. Untuk setiap **tiga** molekul CO<sub>2</sub> yang memasuki siklus Calvin; hasil bersihnya adalah **satu** molekul gliseraldehid-3-fosfat (G3P), yaitu suatu gula berkarbon-3. Untuk **setiap** G3P yang disintesis, siklus Calvin menghabiskan **sembilan** molekul ATP

dan enam molekul NADPH. Reaksi terang melanjutkan siklus Calvin dengan menghasilkan kembali ATP dan NADPH.

Kaitan antara N secara tidak langsung dengan proses fotosintesis, defisiensi N menurunkan baik kapasitas *source* (sumber) maupun *sink* (pengguna), melalui penurunan formasi komponen fotosintesis (dan kemudian A) dan memendekkan masa hidup dari daun. Juga, jumlah dan ukuran organ menurun, membatasi kapasitas sink untuk penggunaan asimilat juga akumulasi karbohidrat, dan akan akan menuntun pada arus balik ringana dari A (fotosintesis) dan PI (photoinhibition) (baker, dan Bowyer 1994; Melis, 1999). Dalam hubungannya dengan pembentukan karbohidrat dalam proses fotosintesis, karbohidrat ini merupakan hasil kerjasama antara reaksi terang dengan siklus Calvin seperti terlihat dalam gambar berikut ini :



Gambar 5. Diagram Alur Ikhtisar Fotosintesis : Kerjasama antara Reaksi Terang dengan Siklus Calvin.  
 Sumber : Campbell dan Reece, 2002 : 180

Keterangan Gambar : Di dalam kloroplas, **membran tilakoid** adalah tempat berlangsungnya **reaksi terang** sedangkan **siklus Calvin** berlangsung di dalam **stroma**. Reaksi terang menggunakan energi matahari untuk membentuk ATP dan NADPH, yang masing-masing berfungsi sebagai energi kimia dan tenaga produksi di dalam siklus Calvin. Siklus Calvin menggabungkan  $CO_2$  menjadi molekul organik, yang dikonversikan menjadi gula.



Sedikit diketahui mengenai hubungan antara ketersediaan N, komposisi daun, kapasitas fotosintesis dan kecepatan fotosintesis untuk teh di lapangan. Penerapan pemupukan dengan N pada tanaman teh yang mengalami defisiensi menaikkan kandungan N pada daun dan hasil petikan teh secara signifikan (Owuor et al, 1990). Karena alasan ini, pemupukan N merupakan bagian signifikan dalam biaya produksi teh. Banyak tanaman menderita karena rintangan (inhibisi) cukup besar dalam keseimbangan kapasitas sink daripada kapasitas source sebagai hasil dari defisiensi N dan karenanya sedikit untuk bisa menggunakan penangkapan radiasi untuk asimilasi CO<sub>2</sub>, dan juga menderita akibat inhibisi atau rintangan dalam fotosintesis, umumnya dibawah radiasi matahari yang cukup kuat (Baker dan Bowyer, 1994).

Pada kopi, kecukupan dalam ketersediaan N dapat menaikkan pertumbuhan, fotosintesis dan kandungan pigmen fotoprotektif, dan menurunkan kerusakan akibat cahaya yang tinggi (Nunes et al., 1993; Ramalho et al., 1997).

## KESIMPULAN

Penyebaran Daun dalam ruang **tajak** yang sedemikian mengakibatkan kuantitas cahaya yang diterima setiap helaian daun tidak sama. Apabila ruang tajuk tersebut dibagi ke dalam lapisan-lapisan penampang melintang, kuantitas cahaya yang jatuh pada permukaan penampang semakin sedikit semakin rendah kedudukan penampang tersebut dalam bidang vertical (mendekati permukaan tanah). Ini adalah akibat pemadaman cahaya yang dilakukan lapisan tajuk lebih atas yang membawa kepada laju fotosintesis daun-daun pada lapisan tajuk lebih bawah yang semakin rendah. Karena fotosintesis merupakan suatu proses vital dalam pertumbuhan tanaman dan penetrasi cahaya dalam tajuk menjadi masalah untuk tanaman yang hidup dalam komunitas, maka pengetahuan mengenai distribusi cahaya dalam tajuk untuk komunitas tanaman menjadi sangat penting.

## DAFTAR PUSTAKA

**Badeck F-W, Liozon R, Genty B, Meyer S, Saugier B.** 1997. On the significance of internal resistance in tree leaves for gas exchange under elevated CO<sub>2</sub>. *Forestry Sciences* **52**, 35-39.

**Baker NR, Bowyer JR. (eds)** 1994. *Photoinhibition of photosynthesis, from molecular mechanism to the field*. Oxford, UK: Bios Scientific Publishers.

**Barman TS, Baruah U, Sarma SK.** 1993. Effect of light and shade on diurnal variation of photosynthesis, stomatal conductance and transpiration rate in tea. In: *Tea science and human health. Proceedings of the International Symposium, Tea Tech 1993*. Calcutta, India: Tea Research Association, 208-218.

**Carr MKV.** 1972. The climatic requirements of the tea plant: a review. *Experimental Agriculture* **8**, 1-14. [\[ISI\]](#)

**Carr MKV, Stephens W.** 1992. Climate, weather and the yield of tea. In: Wilson KC, Clifford MN, eds. *Tea—cultivation to consumption*. London: Chapman and Hall, 87-135.

**Hadfield W.** 1968. Leaf temperature, leaf pose and productivity of the tea bush. *Nature* **219**, 282-284. [\[ISI\]](#)

**Hadfield W.** 1975. The effect of high temperatures on some aspects of the physiology and cultivation of the tea bush, *Camellia sinensis*, in Northeast India. In: Evans GC, Bainbridge R, Rackham O, eds. *Light as an ecological factor II. The 16th Symposium of the British Ecological Society*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 477-495.

**Hadfield W.** 1976. The effects of high temperatures on some aspects of the physiology and cultivation of the tea bush in Northeast India. *Proceedings of the 16th symposium of British Ecological Society*. London: Blackwell Publications.

**Körner C.** 1995. Leaf diffusive conductances in the major vegetation types of the globe. In: Schulze ED, Caldwell MM, eds. *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer, 463-490.

**Lawlor DW.** 2001. *Photosynthesis: molecular, physiological and environment processes*, 3rd edn. Oxford, UK: Bios Scientific Publishers.

**Loreto F, Harley PC, Di Marco G, Sharkey TD.** 1992. Estimation of mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> flux by three different methods. *Plant Physiology* **98**, 1437-1443. [\[Abstract/Free Full Text\]](#)

**Melis A.** 1999. Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage *in vivo*? *Trends in Plant Science* **4**, 130-135. [\[ISI\]](#)[\[Medline\]](#)

**Mohotti AJ.** 1998. Effect of irradiance and N nutrition on photosynthesis of tea (*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze) in comparison with sunflower (*Helianthus annuus* L.) PhD thesis, University of Reading.

**Nunes MA, Ramalho JDC, Dias MA.** 1993. Effect of nitrogen supply on the photosynthetic performance of leaves from coffee plants exposed to bright light. *Journal of Experimental Botany* **44**, 893-899. [\[Abstract/Free Full Text\]](#)

**Obaga SO.** 1984. Shade trees in tea—a review. *Tea* **5**, 39-47.

**Owuor PO, Wanyoko JK, Othieno CO.** 1990. High rates of N on tea. I. Response and distribution of yields of clonal tea. *Tea* **11**, 78-89.

**Oxborough K, Baker NR.** 1997. Resolving chlorophyll *a* fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components—calculation of  $q_p$  and  $F'_v/F'_m$  without measuring  $F'_a$ . *Photosynthesis Research* **54**, 135-142. [\[ISI\]](#)

**Paul MJ, Driscoll SP.** 1997. Sugar repression of photosynthesis: the role of carbohydrates in signalling nitrogen deficiency through source: sink imbalance. *Plant, Cell and Environment* **20**, 110-116. [\[ISI\]](#)

**Rahman F.** 1988. Physiology of the tea bush. *Two and a Bud* **35**, 1-14.

**Ramalho JC, Pons TL, Groenvelde HW, Nunes MA.** 1997. Photosynthetic responses of *Coffea arabica* leaves to a short-term high light exposure in relation to N availability. *Physiologia Plantarum* **101**, 229-239. [\[ISI\]](#)

**Roberts GR, Keys AJ.** 1978. The mechanism of photosynthesis in the tea plant (*Camellia sinensis* L.). *Journal of Experimental Botany* **29**, 1403-1407. [\[Abstract/Free Full Text\]](#)

**Sakai S.** 1975. Recent studies and problems of photosynthesis of tea plant. *Japanese Agricultural Research Quarterly* **9**, 101-106.

**Schreiber U, Schilwa U, Bilger W.** 1986. Continuous recording of photochemical and nonphotochemical chlorophyll fluorescence

quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research* **10**, 51-62. [\[ISI\]](#)

**Sivapalan P, Kathiravetpillai A. (eds)** 1992. Fertilizer recommendations for nursery and immature tea plants. Advisory circular No: F9. Sri Lanka: Tea Research Institute.

**Smith BG, Stephens W, Burgess PJ, Carr MKV.** 1993. Effects of light, temperature, irrigation and fertilizer on photosynthetic rate in tea (*Camellia sinensis* L.). *Experimental Agriculture* **29**, 291-306. [\[ISI\]](#)

**Squire GR.** 1977. Seasonal changes in photosynthesis of tea (*Camellia sinensis* L.). *Journal of Applied Ecology* **14**, 303-316. [\[ISI\]](#)

**Squire GR.** 1985. Ten years of tea physiology. *Tea* **6**, 43-48.

**Tanton TW.** 1982. Environmental factors affecting the yield of tea (*Camellia sinensis*). I. Effects of air temperature. *Experimental Agriculture* **18**, 47-52. [\[ISI\]](#)

**Tanton TW.** 1992. Tea crop physiology. In: Wilson KC, Clifford MN, eds. *Tea—cultivation to consumption*. London: Chapman and Hall, 173-199.

**von Caemmerer S, Farquhar GD.** 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* **153**, 376-387. [\[ISI\]](#)

**Weyers JDB, Lawson T.** 1997. Heterogeneity in stomatal characteristics. *Advances in Botanical Research* **26**, 317-352. [\[ISI\]](#)

**Wullschleger SD.** 1993. Biochemical limitations to carbon assimilation in C<sub>3</sub> plants: a retrospective analysis of the A/C<sub>i</sub> curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany* **44**, 907-920. [\[Abstract/Free Full Text\]](#)