異なる光条件下で生育させたケネザサ (*Pleioblastus pubescens* Nakai) 個葉の光ストレスに対する生理生態的反応

阿拉 坦花¹⁾・石井義朗²⁾・坂本 圭児¹⁾・三木 直子¹⁾・廣部 宗¹⁾
・吉川 賢¹⁾

1) 岡山大学大学院環境学研究科 Grad. Sch. of Environ. Sci., Okayama University.

2) 岡山大学大学院環境学研究科 Grad. Sch. of Environ. Sci., Okayama University.

(現: トヨタ自動車バイオ・緑化事業部 Biotechnology & Afforestation Business Division,
Toyota Motor Corporation)

摘要: 異なる光条件下で生育させたケネザサを対象として、光ストレスに対する防御メカニズムを明らかにすることを目的に、個葉のクロロフィル蛍光反応と色素組成を調べた。その結果、低温となる冬季に最大量子収率は低下し、明るい条件下ほど最大量子収率の低下が著しく、冬季に光が過剰となり光ストレスを受けやすいと考えられる。明るい条件下では、そうした過剰な光エネルギーに対処するため、葉のキサントフィルサイクル色素プールサイズを大きくすることによって、熱散逸色素量を高め、光エネルギーを熱散逸することが明らかとなった。さらに、光合成反応中心に対する集光機能を低下させ、過剰な光エネルギーに対応していることが示唆された。

キーワード: ケネザサ, 光条件, 光ストレス, クロロフィル蛍光反応, 熱散逸色素

ALA, Tanhua, ISHII, Yoshiaki, SAKAMOTO, Keiji, MIKI, Naoko, HIROBE, Muneto and YOSHIKAWA, Ken: **Physiological responses of leaves in *Pleioblastus pubescens* Nakai to light stress under different light conditions.**

Abstract: The objective of this study is to determine physiological responses of *Pleioblastus pubescens* Nakai to excess light stress. Chlorophyll fluorescence and pigment compositions of *P. pubescens* growing in different light conditions were measured and analyzed. The maximum quantum yield decreased in winter and the decreases were lower in light condition than dark condition. It is suggested that leaves of *P. pubescens* growing in lighter conditions is under excess light condition in winter. It is likely that the xanthophyll cycle pool size (the concentration of zeaxanthin (Z), antheraxanthin (A) and violaxanthin (V) per total amount of chlorophyll a and chlorophyll b), and the Chlorophyll a/b ratio of *P. pubescens* growing in light conditions are greatly higher in winter than that growing in dark conditions for the protection from the light excess stress.

Key word: *Pleioblastus pubescens*, light conditions, light stress, chlorophyll fluorescence, heat dissipation pigments

1. はじめに

ササ群落は樹木の実生を極度に被陰するため、樹木の天然更新を阻害する大きな要因の一つである¹²⁾。里山林や都市近郊林として整備と管理が求められている二次林においても、ササ群落は樹種の更新阻害要因となっている。したがって、ササ型林床をもつ二次林では、ササ群落をコントロールする必要があり、そのためにササの生態的特性を充分把握しておく必要がある。しかし、様々なササあるいは矮生タケ類についての生態学的知見はまだ充分ではないため、管理手法の確

立のためには、基礎的な研究が必要である。

ケネザサ (*Pleioblastus pubescens* Nakai) は、暖温帯の落葉広葉樹二次林の林床で優占し、閉鎖林から開放地に至るまで様々な光環境下に生育している。二次林では、常緑樹落葉樹混交林、落葉樹林およびそれらの林縁、あるいは疎林など、その構造によって林内の光環境が異なっている。さらに、落葉広葉樹二次林のような林床では、林冠木の展葉と落葉によって光強度の明確な季節変化があり、そのような林床では気温と光強度の関係から光ストレスが生じると考えられる^{1,8)}。このように、空間的にも時間的にも光条件が異なる立地に順

応してケネザサは生育していると考えられる。その生態的なメカニズムを明らかにすることは、その群落のコントロールにとって有用な基礎的情報を提供する。

これまで、異なる光環境で生育させているケネザサを対象として、光環境による稈や葉の動態、および稈の成長の相違を明らかにし²⁾、明るいほど葉の寿命が短い、成長季節の光合成速度が大きく、暗くなるほど成長季節の光合成速度が小さいが、葉の寿命が長く、それぞれの光環境に対応した生産特性があることを明らかにした³⁾。これらの研究成果からは、通年の生産量を比較すると、明るい環境下ほど生産量が多いことが推定されたが、一方で、明るい環境では冬季に低温でありながら強光にさらされるという条件下で生育しなければならない。

低温や乾燥などの環境ストレス下では、吸収した光エネルギーを利用し消費する光合成活性が低下する結果、光エネルギーが過剰になり、光障害が発生しやすくなる^{7,11,14)}。光合成器官に過剰な光エネルギーを取り入れてしまうと、過剰な光エネルギーは光合成器官に活性酸素を発生させ、チラコイド膜の損傷など、光合成器官に障害を与える¹³⁾。そのような過剰な光エネルギーに対応する戦略として、高等植物や藻類は、光エネルギーを熱として散逸する色素によって過剰なエネルギーを散逸して光合成器官に取り入れず、光合成器官を保護することができることとされ、光強度の変化が植物の色素組成に与える影響がよく調べられている^{5,6,10)}。ケネザサは暖温帯で冬季に積雪のない地域に分布する。したがって、明るい環境や落葉樹林では、冬季に低温と強光条件におかれるため、ケネザサでもこのような光ストレスに対する反応を明らかにしておかなければならない。

そこで、本研究では、異なる光条件で実験的に生育させたケネザサを対象として、光ストレスの受け方を明らかにするため個葉のクロロフィル蛍光反応から光エネルギーの最大量子収率を調べ、さらに、光ストレスに対する防御メカニズムを明らかにするため個葉の色素組成を調べることによって、様々な光環境で生育することができるメカニズムを考察することを目的とした。

2. 材料と実験設定

岡山大学半田山自然教育研究林 (133°55' E, 34°41' N) の落葉広葉樹二次林下層に生育するケネザサ群落において、2005年4月16日にケネザサの地下茎を採取した。採取地は暖温帯に属し、落葉広葉樹二次林の優占樹種はコナラである。地下茎を採取したケネザサ群落の高さは150~230 cmであった。まず、地上部を刈り取った後、地下茎を掘り取り、採取した地下茎を黒いビニール袋に入れて持ち帰った。当年生以外の地下茎から、根量が多い地下茎を選んだ。その地下茎に残る地上部の稈を切り取り、約45 cmの長さに切揃え、後述する各実験処理区でそれぞれ合計12の本地下茎を採取当日に植栽した。

しかし、各処理区では稈が発生せず枯死した地下茎があり、実験対象となったのは9本から11本であった。

岡山大学農学部附属圃場内に実験処理区を設定した。まず、地下茎を植栽するために、コンクリートブロックを積み上げることによって、1つの処理区について縦・横120 cm、深さ60 cmの植枡をつくり、50 cmの深さまで川砂を充填した。縦と横の長さについては、植枡の損壊防止のために、植枡の中を4つの等分に区切ったコンクリートブロックの幅を除いている。ササの根や地下茎が植枡より下へ伸長しないように、防草シートを植ますの底に敷いた。以上の植枡に、用意した地下茎を植栽した。

光条件の設定では、ケネザサが生育する半田山自然教育研究林の広葉樹二次林における林床の相対照度を測定し、処理区の光条件の参考にした。常緑樹落葉樹混交林、落葉樹林、疎林それぞれの林床と裸地の相対照度に対応するものとして、5%区、15%区、50%区、100%区の4処理区を設定することとした。そのために、180 cmの高さで植枡を覆う直方体の骨組みを塩化ビニールのパイプで作製し、設定した光条件に合うように寒冷紗を組み合わせて骨組みを覆った。それぞれの処理区では、設定どおりの光条件であることを確認するために、照度計 (T-1H, コニカミノルタ社製) を用いて、一つの処理区につき10ヶ所、高さ60 cmで照度を測定した。相対照度を算出するために、裸地と調査区で同時に照度を測定し、裸地の照度に対する調査区の照度の割合を入射光の相対値(%)として算出し相対照度とした。その結果、相対照度は、いずれの処理区でも予定していた実験設定どおり相対照度であることを確認した²⁾。水分条件については、全ての処理区において圃場容水量を常に保つように、3月から9月までは毎日灌水した。10月以降には、砂の表面が乾かない程度に適宜灌水した。どの処理区とも無施肥とした。

今回の実験では、地下茎の植栽翌年に当たる2006年に発生した稈の個葉を測定の対象とした。

3. 測定方法

気温の測定には、温度計 (Thermo Recorder, TR-72S, T&D社製) を用い、各処理区で地表から1 mの高さにそれぞれ1個ずつ設置し、1時間間隔で自動測定した。

葉の光量子収率を調べるため、携帯式クロロフィル蛍光測定器 (MINI-PAM, WALZ社製) を用い、クロロフィル蛍光反応を測定した。各処理区で光量子収率の季節変化をみるため、2006年6月6日から2007年6月18日まで蛍光反応を測定した。測定には、2006年5月に展開した葉を用いた。いずれの処理区でも、2006年に発生した5本の稈を選び、それぞれの稈から一番上部の葉を1枚ずつ選んだ。ただし、100%区と50%区では途中で測定葉が落葉したので、測定葉が落葉した時に、同じ稈で最上部の葉を新たに測定対象とした。すなわち、1月以降に、100%区では測定葉4枚が落葉し、50%区では測定

葉3枚がそれぞれ落葉したため、それぞれ前年の夏季に展開し残っていた葉のうち、稈の最上部に位置する葉を、落葉した葉数と同じ葉数だけ各稈の新たな測定葉として選んだ。測定は、1ヵ月か2ヵ月に1度の頻度で実施した。今回は、光量子収率として、暗順化した葉の最大量子収率を測定することとしたため、夜間の22時頃に測定を行った。

過剰な光エネルギーによる光ストレスに対する葉の防御メカニズムを検討するために、葉の色素組成を分析した。採取したサンプル葉は、蛍光反応の測定対象としない稈から選び、その稈の最上部の葉とした。サンプル葉の展葉時期は蛍光反応の測定葉と同時期の5月展葉としたが、50%区と100%区ではその時期の葉が落葉で失われたため、前年の夏季に展開し残っていた葉からサンプルを採取した。サンプル葉は、冬季のサンプルとして2007年3月7日に採取し、夏季のサンプルとして2007年6月18日に採取した。3月7日は早春とも言えるが、後述するように、冬季の1月や2月に比べ日平均気温の差がなかったため、ここでは3月7日にサンプルした葉を冬季のサンプルとした。冬季と夏季には、それぞれ4枚の葉と3枚の葉をサンプルとして採取した。暗順化した状態での色素組成をみるため、採取時刻は夜間の22時頃とした。サンプル葉は、圃場で採取後すぐに持ち帰り、 -80°C で冷凍貯蔵した後、分析試料に供した。葉の色素組成の分析では、試料に90%アセトンを加え磨採し、減圧濾過後に90%アセトン溶液で定容した抽出液をHPLC(高速液体クロマトグラフ)で分析した。今回は、クロロフィルaとb、熱散逸に関わる色素として、キサントフィルサイクル色素であるバイオラキサンチン(V)、アンテラキサンチン(A)、ゼアキサンチン(Z)を定量した。これらの色素間では、デエポキシ化によって $V \rightarrow A \rightarrow Z$ と変換される。また、エポキシ化によって $Z \rightarrow A \rightarrow V$ と変換され、それぞれ可逆的に変化し、ゼアキサンチン(Z)が光を熱として散逸させる機能が

Fig. 1 Seasonal changes of daily mean temperature in each treatment. Arrows indicate the date for measurements of chlorophyll fluorescence.

図-1 実験処理区における日平均気温の季節変化。矢印は蛍光反応の測定日を示す。

最もあり、アンテラキサンチン(A)にもその機能がある¹³⁾。これら3つの色素全量をキサントフィルサイクル色素プールサイズという。

4. 結果

4.1 気 温

各処理区における日平均気温の季節変化を図-1に示す。図-1には、蛍光反応を測定した時期も同時に示した。日平均気温は、100%区で最も高く、5%区で最も低い傾向があったが、その差はわずかであった。一年間の日平均気温は、8月に 30°C を超え、1月から2月にかけて、 2°C まで低下した。色素分析用の葉の採取時期である3月上旬には平均気温がおおよそ1月や2月と同様であり、その後3月中旬ごろから平均気温が増加し始めた。また、色素分析用の葉の採取次期の6月には 25°C 前後であった。

4.2. 最大量子収率の季節変化

処理区における最大量子収率の季節変化を図-2に示す。全ての処理区で、10月頃から最大量子収率が低下し始め、2月に最低値を記録した。その後、3月から4月にかけて最大量子収率が増加し、5月から6月にかけて、前年の夏季と同様な値を維持した。このように、季節的な変化パターンは同様であった

Fig. 2 Seasonal changes in maximum quantum yield in each treatment. In the treatments of 50%, three sample leaves and one sample leaf were abscised in February and March respectively, and in the treatment of 100%, four sample leaves and one sample leaf were abscised in February and March respectively. In these treatments, grey marks and open marks are indicating the data of initial sample leaves and added sample leaves, respectively.

図-2 各処理区における最大量子収率の季節変化。50%区と100%区では、2月と3月の測定時期に、測定葉が落葉していたため、その時に残っていた葉から、測定葉を新たに選んだ。灰色のマークは最初の測定葉の値を示し、白抜きのマークは新たに入れ替えた測定葉の値を示す。

が、冬季における低下の程度は処理区によって異なっていた。5%区では、冬季でもほとんど0.7から0.8で変化が少なかったが、15%区では、冬季に最低値として約0.6前後の値を示した。50%区では、2月の測定時期に5枚の測定葉のうち3枚が落葉しており、3月の測定時期にはさらに1枚落葉していたため、それぞれ測定葉を別の葉に入れ替えたが、2月には最低値として約0.5の値を示した。100%区では、最も冬季の低下が著しく、2月の測定時期に5枚の測定葉のうち4枚が落葉しており、3月の測定時期にはさらに1枚落葉していたため、測定葉を入れ替えたが、100%区の低下が最も著しく、2月に測定された最低値は約0.4であった。

4.3. 葉の色素組成の季節変化

各処理区におけるキサントフィルサイクル色素プールサイズの季節変化を図・3に示す。図では、キサントフィルサイクル色素プールサイズをクロロフィルに対する相対量として示した。どの処理区でも冬のほうが夏より著しく高く、季節間で有意差がみられた。夏季でも冬季でも、値を処理区間で比較すると、100%区と50%区の方が5%区と15%区より有意に高く、明るい処理区ほど高い傾向があった。処理区間の差は冬季に著しく大きかった。

デエポキシ化による熱散逸の指標として、キサントフィルプールサイズに対するアンテラキサニン(A)とゼアキサニン(Z)の占める割合をみると、どの処理区でも冬のほうが夏より著しく高く、有意差がみられた(図・4)。夏季には、100%区が最も高い値を示し、15%区に対して有意に高かった。冬

Fig. 3 Seasonal changes of xanthophylls cycle pigments pool size. Solid columns and shaded columns indicate the values in March and June, respectively. There are not significantly differences between the mean values with the same letters (Tukey's HSD test, $p < 0.05$). Asterisks show the significant differences between the mean values (t-test, $p < 0.05$).

図・3 各処理区におけるキサントフィルサイクル色素プールサイズの季節変化。黒塗りは3月、影つきは6月を示す。同じアルファベットが付された平均値の間には有意差がない(Tukey's HSD test, $p < 0.05$)。*は、季節間で有意差があることを示す(t-test, $p < 0.05$)。

Fig. 4 Seasonal changes in ratio of heat dissipation pigments to xanthophylls cycle pigments pool size in each treatment. Solid columns and shaded columns indicate the values in March and June, respectively. There are not significantly differences between the mean values with the same letters (Tukey's HSD test, $p < 0.05$). Asterisks show the significant differences between the mean values (t-test, $p < 0.05$).

図・4 各処理区におけるキサントフィルサイクル色素プールサイズにおける熱散逸色素の割合の季節変化。黒塗りは3月、影つきは6月を示す。同じアルファベットが付された平均値の間には有意差がない(Tukey's HSD test, $p < 0.05$)。*は、季節間で有意差があることを示す(t-test, $p < 0.05$)。

Fig. 5 Seasonal changes in ratio of chlorophyll a and chlorophyll b in each treatment. Solid columns and shaded columns indicate the values in March and June, respectively. There are not significantly differences between the mean values with the same letters (Tukey's HSD test, $p < 0.05$). Asterisks show the significant differences between the mean values (t-test, $p < 0.05$).

図・5 各処理区におけるクロロフィルaとクロロフィルbの割合の季節変化。黒塗りは3月、影つきは6月を示す。同じアルファベットが付された平均値の間には有意差がない(Tukey's HSD test, $p < 0.05$)。*は、季節間で有意差があることを示す(t-test, $p < 0.05$)。

季には、100%区と5%区の間には有意差がなかったが、15%区が他の処理区より低かった。しかし、処理区間の差はわずかであった。

光合成反応中心に対する集光機能の低下の程度を示すため、クロロフィルaとbの比であるChl a/b比を図-5に示す。どの処理区でも、冬の方が夏より有意に高かった。冬には100%区で最も高く、ほかの処理区と有意差がみられた。しかし、夏には、各処理区間で有意差がみられなかった。

5. 考 察

ストレス条件下にない葉では、最大量子収率は約0.83の値を示すことが知られており⁴⁾、最大量子収率は、慢性的な光阻害の状態を示すのにより指標であることが指摘されている¹⁵⁾。今回の結果では、最大量子収率は、いずれの処理区でも、夏季には最大量子収率が0.8前後であった。夏季は、光合成活性が高く、吸収した光を消費することができるため、いずれの処理区でも光ストレスを受けにくいと考えられる。しかし、冬季にはいずれの処理区でも夏季に比べれば最大量子収率が低下しており、これは、低温によって光合成活性が低下するためであると考えられる。その低下の割合は明るい条件ほど大きかった。したがって、冬季には明るいほど光が過剰で光ストレスが生じやすいと考えられる。ケネザサでは、明るいほど葉の寿命が短いことがわかっている^{2,3)}が、明るい条件での光ストレスがその原因の1つかもしいない。暗い処理区では、年間を通じ光が過剰となっておらず、効率的に光を利用していると考えられる。

植物では、強い光環境条件に対し、光合成に使われない過剰なエネルギーを熱散逸できるように、キサントフィルサイクル色素プールサイズがより大きくなると指摘されている¹⁶⁾。今回の結果では、明るいほど冬季の落葉が著しいが、残っている葉では、プールサイズがより大きく、冬季にそれが顕著であり、低温ストレスによって過剰となった光エネルギーを熱として散逸できるようにしていると考えられる。

集光性クロロフィルによって捕らえられた光エネルギーは、色素タンパク複合体を経て、光合成反応中心へと送られる⁷⁻⁹⁾。このタンパク複合体にはキサントフィル類の色素が存在し、光エネルギーが過剰に捕捉されると、キサントフィルサイクル色素のピオラキササンチンがアンテラキササンチンへ、アンテラキササンチンがゼアキササンチンに転換され、ゼアキササンチンの割合が大きくなる。このゼアキササンチンとアンテラキササンチンがクロロフィルの捕らえたエネルギーを熱に転換して放散することになる。したがって、キサントフィルサイクル色素に対するゼアキササンチンとアンテラキササンチンの割合である(A+Z)/(V+A+Z)は、集光性クロロフィルが捕捉した光エネルギーのどれだけの割合を熱散逸しているのかを間接的に表わすのに適したパラメータである^{1,6,16)}。熱散逸の程度は、過剰なエネルギーを散逸させるゼアキササンチンの最大量プール

サイズの大きさに最も依存し、陰葉より陽葉のほうがより大きなプールサイズを持つとも指摘されている¹⁷⁾。今回の解析では、(A+Z)/(V+A+Z)によって検討し、ケネザサでは、熱散逸色素の占める割合は、冬季で高くなることが明らかであったが、明るい処理区ほど高い値を示す傾向があるものの、その差はわずかであった。したがって、明るい環境で生育するケネザサでは、冬季の低温による過剰な光エネルギーに対して、ゼアキササンチンとアンテラキササンチンの割合を著しく高めるのではなく、キサントフィルサイクル色素プールサイズを大きくすることによって、熱散逸色素のゼアキササンチンとアンテラキササンチンの量自体を増やし、過剰な光エネルギーを処理していると考えられる。

いずれの処理区でも、夏季には気温の上昇に伴って光合成活性が高まり、光をより多く利用できるようになったため、キサントフィルサイクル色素プールサイズが縮小することによって、最大量子収率が回復したものと考えられる。このような回復は、さまざまな常緑樹種でもみられる¹⁾。

冬には、明るい処理区ほど、光合成反応中心に対する集光機能の低下の程度を示すChl a/b比が高かった。このことは、消費できる光エネルギー量に対して受け取る光エネルギー量を相対的に少なくしていることを意味する。したがって、明るい処理区では、十分にある光をより効率よく利用するためだけでなく、光ストレスに対処するためにも、クロロフィルaとbの比を変化させて集光機能を調整し、過剰な光エネルギーを処理していることが示唆された。

6. 結 論

以上から、ケネザサは暗い環境ほど、年間を通じて光が過剰となっておらず、効率的に光を利用しているのに対して、明るい環境ほど冬季に過剰な光エネルギーによって光ストレスを受けやすい状態になっていることが明らかになった。それも1つの要因となっており、明るい環境ほど早く冬季に落葉しやすいと考えられるが、冬季に残った葉は、キサントフィルサイクル色素プールサイズを大きくすることによって過剰な光エネルギーを熱散逸し、さらに、クロロフィルaとbの比から示唆されるように、光合成反応中心に対する集光機能を低下させることによって、光ストレスに対応していることが明らかになった。このような反応によって、ケネザサは様々な光環境に順応して生育しているものと考えられる。

引用文献

- 1) Adams III, W.W. and Demmig-Adams, B. (1995) The xanthophyll cycle and sustained thermal energy dissipation activity in *Vinca minor* and *Euonymus kiautschovicus* in winter, *Plant, Cell and Environment*,

- 18: 117-127.
- 2) 阿拉坦花・坂本圭児・三木直子・廣部宗・吉川賢 (2009) : 異なる光条件で生育させたケネザサ (*Pleioblastus pubescens* Nakai) の稈と葉の諸特性の季節変化, 日本緑化工学会誌, 34 (3): 524-533.
- 3) 阿拉坦花・坂本圭児・三木直子・廣部宗・吉川賢(2009) : 異なる光条件で生育させたケネザサ (*Pleioblastus pubescens* Nakai) 個葉の光合成特性, 日本緑化工学会誌, 34(4): 636-640.
- 4) Björkman, O. and Demmig, B. (1987) Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins, *Planta* 170: 489-504.
- 5) Demming-Adams, B. and Adams III, W.W. (1994) Capacity for dissipation in the pigment bed in leaves with different xanthophyll cycle pools, *Australian Journal of Plant Physiology*, 21: 575-588.
- 6) Demming-Adams, B. Adams III, W.W., Logan, B. A., and Verhoeven, A. S. (1995) Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem II efficiency in plants acclimated to light stress, *Australian Journal of Plant Physiology*, 22: 249-260.
- 7) Demmig-Adams, B. and Adams III, W.W. (1996a) The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis, *Trends in Plant Science*, 1: 21-26.
- 8) Demmig-Adams, B. and Adams III, W.W. (1996b) Chlorophyll and carotenoid composition in leaves of *Euonymus kiautschovicus* acclimated to different degrees of light stress in the field, *Australian Journal of Plant Physiology*, 23(5): 649-659.
- 9) Gilmore, A.M. (1997) Mechanistic aspects of xanthophylls cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves, *Physiologia Plantarum*, 99: 197-209.
- 10) Hansen, U., Fiedler B. and Rank, B. (2002) Variation of pigment composition and antioxidative systems along the canopy light gradient in a mixed beech/oak forest: a comparative study on deciduous tree species differing in shade tolerance, *Tree*, 16: 354-364.
- 11) Huner, N.P.A., Öquist, G., and Sarhan, F. (1998) Energy balance and acclimation to light and cold, *Trends in Plant Science*, 3: 224-230.
- 12) 岩本慎吾・佐野淳之 (1998) 落葉性広葉樹二次林におけるササ現存量と稚樹の成長様式, 日本林学会誌, 80(4): 311-318.
- 13) 向井 譲(2004)光阻害の生理, (小池孝良編) 樹木生理生態学, 朝倉書店, 東京, pp.77-88.
- 14) Müller, P., Li, X.P. and Niyogi, K.K. (2001) Non-photochemical quenching. A response to excess light energy, *Plant Physiology*, 125: 1558-1566.
- 15) Öquist, G., Chow, W.S. and Anderson, J.M. (1992) Mechanistic differences in photoinhibition of sun and shade plants, *Planta*, 188: 422-431.
- 16) Schiefthaler, U., Russell, A.W., Bolhar-Nordenkamp, H. R. and Critchley, C. (1999): Photoregulation and photodamage in *Schefflera arboricola* leaves adapted to different light environments, *Australian Journal of Plant Physiology*, 26: 485-494.
- 17) Thayer, S.S. and Björkman, O. (1990) Leaf xanthophylls content and composition in sun and shade determined by HPLC, *Photosynthesis Research*, 23: 331-343.

(2009. 7. 10 受理)