

# 遮陰對大葉楠與香楠苗木光合作用及生理之影響

廖天賜<sup>1\*\*</sup> 張安邦<sup>1</sup> 翁仁憲<sup>2</sup>

**【摘要】**本研究探討光度對大葉楠及香楠苗木光合作用及葉部生理的影響，試驗中不同的光度處理採人工遮陰，以不同密度的遮陰網調節試驗樣區內的相對光度，分別設置相對光度 10 %、20 %、40 % 及 60 % 四種處理及全光為對照。測定各處理苗木的葉部可溶性蛋白質含量、葉綠素含量、光合作用曲線並分析光合參數。

二種供試樹種在葉綠素的含量及葉綠素的比值都表現出對光度變化之調適，且有極大的變幅，不同光度處理間皆成顯著的差異，隨著遮陰程度的增加，葉綠素的含量亦增加。葉部可溶性蛋白質的含量受到遮陰的影響有顯著差異，在相對光度 40 % 及 60 % 處理者有較高的含量。光合參數分析之結果顯示二樹種在不同光度的處理間，光量子效能無明顯差異；光補償點在大葉楠則隨光度之減少，明顯下降，香楠各處理間則無差異。依本試驗的結果顯示供試二個樹種皆屬陰性樹種，大葉楠適應光域的範圍較大，而香楠較窄且較偏陰性。在應用上大葉楠可能較適於孔隙栽植，而香楠則適合在林冠下層更新。

**【關鍵字】**光合作用、葉綠素、可溶性蛋白質、光合參數、大葉楠、香楠

## Photosynthesis and Physiological Characteristics of Large-leaved Nanmu(*Machilus kusanoi* Hay.) and Incense Nanmu(*Machilus zuihoensis* Hay. Var. *zuihoensis*) Seedlings Grown Under Shading

Tien-Szu Liao<sup>1\*\*</sup> An-Bang Chang<sup>1</sup> Jen-Hsien Weng<sup>2</sup>

**【Abstract】** The purpose of this study was to investigate the response of different light intensities on the photosynthesis and physiological characteristics of Large-leaved Nanmu and Incense Nanmu seedlings. Different light treatments were provided with 10 %、20 %、40 % and 60 % relative sun-light intensities by artificial shaded, and full sun-light as control. Leaf soluble protein, chlorophyll contents, photosynthetic response curve and the parameters of photosynthesis were also investigated.

The chlorophyll contents were significantly different according to light treatments, and increased with increasing shaded. Leaf soluble protein contents of two species show great amount on 40 % and 60 % light treatments. Quantum efficiency was not affected by different light treatments on two species. It showed

1. 國立中興大學森林學系副教授、碩士 (\*\*通訊作者)  
Associate Professor and Master (\*\*corresponding author), Department of Forestry, NCHU.  
2. 國立中興大學植物學系教授  
Professor, Department of Botany, NCHU.

---

---

lower light compensation point on shading of Large-leaved Nanmu. In contrast of all parameters, we could conclude that Large-leaved Nanmu has greater adaptation to different light intensities, and Incense Nanmu belongs to shade species.

**【Key words】** Photosynthesis, chlorophyll, soluble protein, photosynthetic parameters, *Machilus kusanoi*, *Machilus zuihoensis* var. *zuihoensis*.

## 一、前言

生態造林為當前時勢所趨，多樣性複層林的育林施業，則是環境林業的主要工作。建造一個完整且穩定的複層林需要許多耐陰性強的鄉土樹種，通常這些樹種也多是台灣地區極相植群的主體樹種（李遠欽，1983；廖天賜等，1995）。大葉楠（*Machilus kusanoi* Hay.）及香楠（*Machilus zuihoensis* Hay. var. *zuihoensis*）是台灣平地至中低海拔闊葉樹林中常見的樟科植物，亦常形成中低海拔闊葉林冠層的主體樹種（呂福原、毆辰雄，1993）。

根據生態習性調查顯示，大葉楠及香楠經常可以在母樹附近林緣或林下更新，其更新時對微環境中光度條件有很大的彈性（呂勝由、陳舜英，1996）。光度的強弱直接影響林木的生理作用，長期則影響植物體形態及生長的表現（Kozłowski *et al.*, 1991）。兩樹種在光度影響形態生長方面，大葉楠具有適應較大光環境變化幅度（100 %~40 %）的潛能，香楠則屬於較偏陰（約 40 %）的樹種。生長量方面，大葉楠在相對光度 60 % 及 40 % 有較大的累積，香楠則在相對光度 60 %~20 % 的處理為最佳，顯示此兩樹種偏好適量遮陰的環境（張安邦等，2000）。

林木生長在不同光度下的反應乃是依據其生態習性—陽性樹種或陰性樹種。陽性樹種在全光下生長的植株會有較大的光合速率，而在遮光下生長的植株則隨光度的遞減，飽和光合速率亦隨之下降。陰性樹種或陰生的植株，在全光下生長易受到強光的傷害，產生光抑制（photo inhibition）現象，而影響光合作用的表

現。在植群演替上這種樹通常須遮陰才能生存，而且多為極相樹種，可以在自身所形成的林冠下繁殖（Salisbury and Ross, 1985; Taiz and Zeiger, 1998）。適應低光度的林下植株，對微弱光線的利用效率相當高，能否存活則視其對低光能的利用效率及植物體本身生理代謝的調節（Hale and Orcutt, 1987）。

在相互遮蔭而呈現的低光度下，新生長的葉片其光量子收益（quantum yield）經常較陽葉來得高（Thompson *et al.*, 1988; Poorter, 1991），Loach（1967）與 Walter 及 Field（1987）的試驗結果顯示耐陰性樹種在低光下亦有高光子收益，且具有較低的暗呼吸作用速率，光合作用光飽和點的減低及較大的光量子效益，能幫助耐陰性樹種在低光度的環境下時，維持其全株植物體碳的平衡（Björkman and Adams, 1995; Kozłowski *et al.*, 1991）。因此研究光合作用的反應可以明瞭植株對生長光度的適存狀況。

本研究係採人工遮陰的方式，提供不同光度的環境條件，探討苗木在不同光度下生長時，葉片可溶性蛋白質及葉綠素含量並測定葉片光合作用速率，分析其光合作用參數，以做為探討光度影響生理反應的依據。

## 二、材料與方法

本試驗材料及處理已於張安邦等（2000）報告中詳述，試驗測定項目如下：

### （一）葉綠素含量之測定

每一處理逢機選取 6 株苗木，採取枝稍端完全展開之成熟葉片，稱取鮮重 0.3 g 置於研

鉢中，加入少量液態氮及海砂研磨，然後加入 10 ml dimethylsulphoxide (DMSO) 萃取並以 2 號濾紙過濾，濾液以分光光譜儀 (spectrophotometer, Shimadzu UV-240, Japan) 測定其在波長 664.9 nm 及 648.2 nm 之吸光度，利用公式估算單位重之葉綠素 a (chl. a) 含量、葉綠素 b (chl. b) 含量及葉綠素總含量 (chl. a+b)(Barnes *et al.*, 1992)。

### (二) 葉片可溶性蛋白質之測定

採樣方式同葉綠素含量測定，稱取新鮮葉片 0.3 g 置於研鉢中，加入少量液態氮及海砂研磨，並以磷酸緩衝液 (0.1 M  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ , pH=7.0) 萃取，萃取液以 2 號濾紙過濾後，以 2800 rpm 離心 10 分鐘，取上層液 0.1 ml 加入 CBB (Coomassie Brilliant Blue) 蛋白質分析試劑 5 ml，以前項測定相同的分光光譜儀測定其在 595 nm 波長之吸光值，並以不同濃度之小牛血清蛋白 (bovine serum albumin)，做可溶性蛋白質之標準曲線，以估算可溶性蛋白質之含量 (潘德發與許博行, 1993)。

### (三) 光合作用之測定

光合作用之測定，乃採植株第 4~8 片成熟展開之葉片，置於開放循環式之同化箱內行光合作用，在同化箱內控制其溫度、相對濕度及光度，配合同化箱之光合作用裝置，以紅外線氣體分析儀 (Rosemount Analytical, Model-880, USA)，量測循環氣體之二氧化碳濃度的改變速率，來測定植株單位葉片、單位時間之淨同化量，再以公式換算成光合速率 (Weng and Cheng, 1988)。

光合曲線參數的計算參考 Turnbull 等 (1993) 的方法，利用光合作用的原始資料，計算光合曲線初始斜率，即為光亮子收率 (quantum yield)，並由此導出光補償點 (light compensation point, LCP)。

## 三、結果

### (一) 光度對葉綠素及可溶性蛋白質含量之影響

不同生長光度對大葉楠及香楠葉部葉綠素 a、葉綠素 b、總葉綠素含量及葉綠素 a/b 比值的影響如圖 1 所示。大葉楠葉綠素 a 的含量以在相對光度 20 %、10 % 之處理者較高，相對光度 40 % 處理者較低，其餘不顯著，葉綠素 b 含量在處理間則呈顯著差異，以相對光度 10 % 處理者最高，相對光度 40 % 處理者為最低。葉綠素的總含量隨光度遞減而增高，呈顯著差異。光度對香楠葉綠素含量的影響 (圖 1)，葉綠素 a 含量在處理間呈顯著差異，以全光處理者為最低，而葉綠素 b 各處理間均有顯著差異，且隨光度遞減而增高，另其總葉綠素含量在處理間亦為顯著差異。

本試驗中之二樹種在葉綠素的含量及葉綠素的比值都表現出對光度變化之調適，且變幅頗大。大葉楠葉綠素總含量在相對光度 40 %、60 % 及全光之處理者則無差異，顯示出大葉楠對光度的適應範圍較廣。比較兩樹種葉綠素 a/b 比值的結果，處理間皆呈顯著差異，且隨遮陰程度的加強，其比值愈降低。

圖 2 顯示光度對大葉楠及香楠葉部可溶性蛋白質含量的影響，在不同光度處理間兩樹種的測定結果皆呈顯著差異，大葉楠可溶性蛋白質含量以相對光度 40 % 及 20 % 處理者較高，相對光度 10 % 及全光處理者則較低，香楠以相對光度 40 % 及 60 % 處理者為高，相對光度 10 %、20 % 及全光處理者則較低。

### (二) 光度對光合作用之影響

圖 3 所示本試驗中二樹種各處理之光合作用光量子密度 (photosynthetic photon flux density, PPF) 與單位葉部面積光合作用速率所形成之光合作用曲線，大葉楠在相對光度 60 % 處理者之飽和光合速率最大，而在相對光度 40 %、20 % 及 10 % 處理者則依次降低，而在全光下生長的植株，其光合速率的

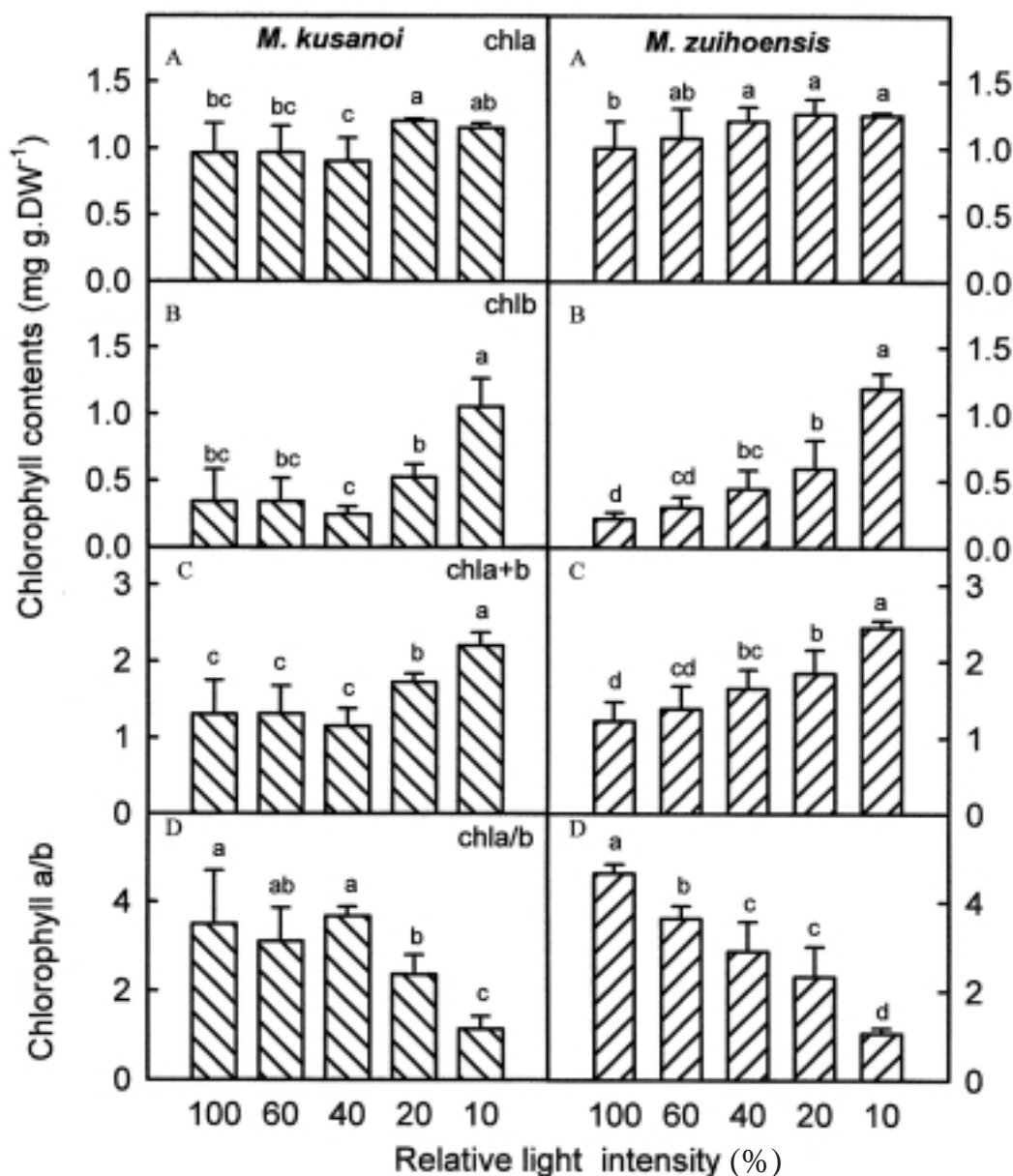


圖 1. 不同光度處理對大葉楠及香楠苗木葉片葉綠素含量及葉綠素比值的影響

A.葉綠素 a B.葉綠素b C.葉綠素 a+b 含量 D.葉綠素 a/b 比值

\*(n=6, 不同英文字母表示顯著差異 p<0.05, 以下各圖同)

Fig. 1. Influence of relative light intensity on chlorophyll contents and chlorophyll a/b ratios of *M. kusanoi* and *M. zuihoensis* seedlings.

A.chlorophyll a B.chlorophyll b C.chlorophyll a+b content D.chlorophyll a/b ratio

\* n = 6. The difference letters indicate significant difference at p<0.05 by Duncan's test. The same is in following figures.

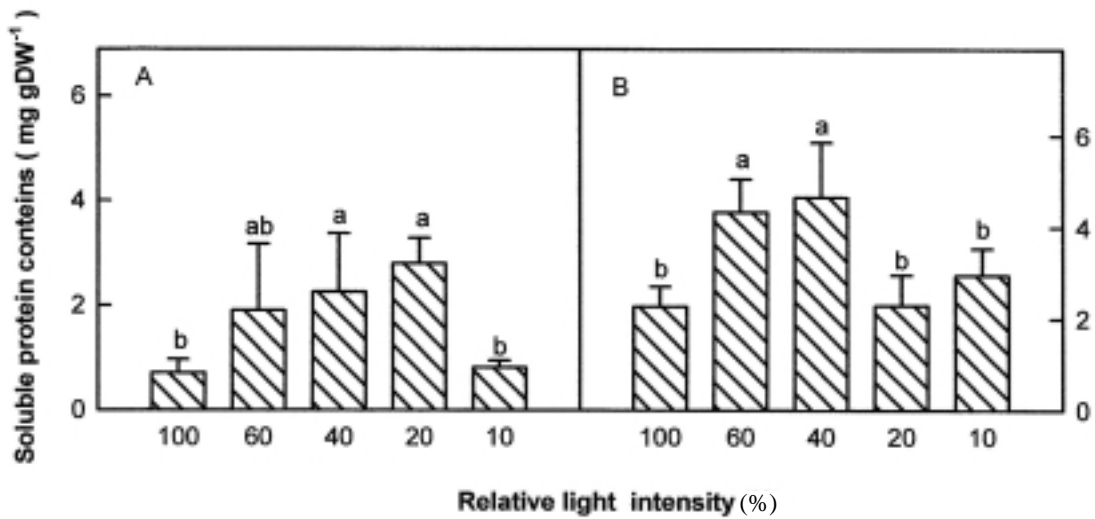


圖 2. 不同光度處理對大葉楠及香楠苗木葉片可溶性蛋白質含量的影響 (A:大葉楠 B:香楠)

Fig. 2. Influence of relative light intensity on soluble protein contents of *M. kusanoi* and *M. zuihoensis* seedlings. (A: *M. kusanoi* B: *M. zuihoensis*)

表現則較輕度遮陰之 60 % 處理者為差。香楠的飽和光合速率亦以在相對光度 60 % 處理者為最大，其他遮陰處理組的表現亦隨處理光度減弱遞減。大葉楠與香楠的光合作用曲線，皆在相對光度 60 % 處理有最大的飽和光合速率（圖 4）。

表 1 所示為二樹種在不同處理之光合作用曲線，分析計算所得之光合參數—光量子收益及光補償點，兩者在相對光度 60 % 下皆有較大的光量子收益，而相對光度越低則其數值愈趨減小。在全光對照組二樹種皆未呈現高的光量子收率；光補償點方面，大葉楠與相對光度成正比，而香楠則以 60% 處理者為最高。

#### 四、討論

Vidal 等（1990）研究日本八角金盤（*Fatsia japonica*）與雲杉屬的 *Picea sitchensis*，兩樹種栽植於極低光度下，葉綠素含量顯著增加。植物處於極低光量下，為捕

捉較多的光子，以維持本身生理所需之能量，低光量生長的植株葉綠素總量比高光量時增加許多，以提高其光合效率，此乃對環境所產生的反應（Elias and Ciamporova, 1986; Barcikowski, 1996; Rajendrudu *et al.*, 1996）。在遮光下，植物葉片葉綠素 a 與葉綠素 b 的比值愈低，概低的葉綠素 a 與葉綠素 b 比值代表更善加利用了蛋白質，而較之於光合系統 I 及 II，集光複合體（light harvest complex, LHC）收納了更多蛋白質，Shmeleva 及 Ivanov（1985）與 Chow 及 Hope（1987）亦指出 PS II 的增加則必減少 LHC 內的葉綠素含量，另 a/b 比之變化乃源自於 grana stacking 的增量（Anderson *et al.*, 1973; Terashima and Inoue, 1985）。

光合作用受環境影響的情況下，光化學（photochemistry）的反應部分對光合作用的影響較葉綠素的改變來得明顯且迅速，亦即酵素的含量或活性將扮演重要的角色（Kamaluddin and Grace, 1993）。因此，葉部可

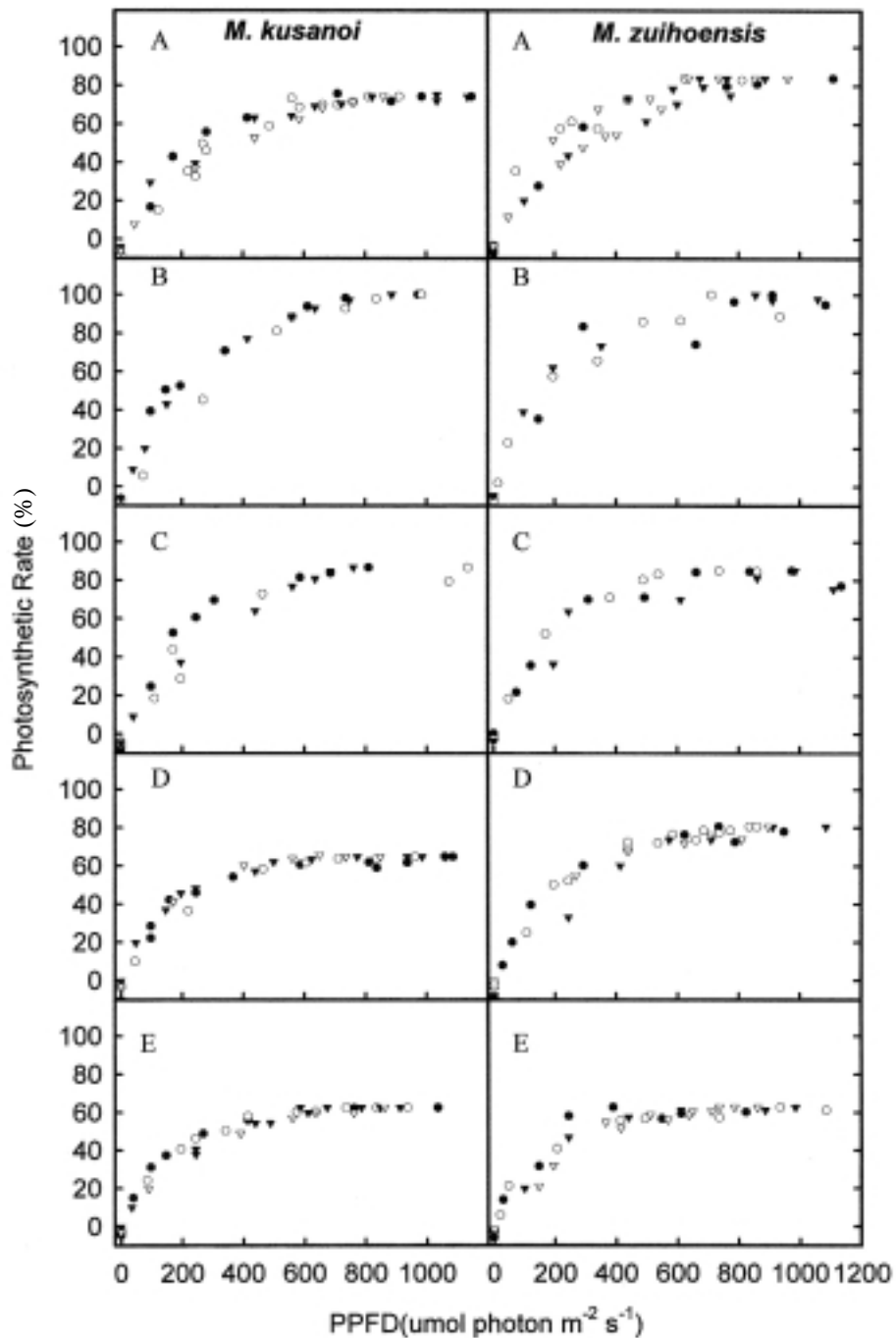


圖 3. 不同光度處理之大葉楠及香楠苗木的光合作用曲線圖

(A.對照 B.60 % C.40 % D.20 % E.10 % 光度處理)

Fig. 3. Photosynthetic response curves of *M. kusanoi* and *M. zuihoensis* seedlings fit to different relative light intensities. (A.Control B.60 % C.40 % D.20 % E.10 % treatment)

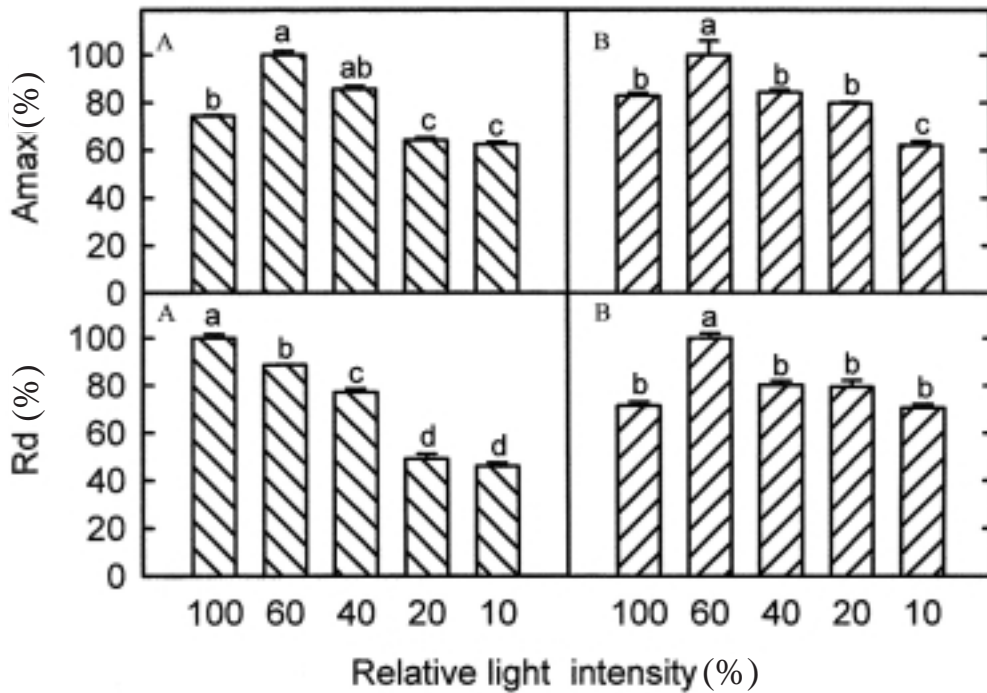


圖 4. 不同光度處理之大葉楠及香楠苗木的光合作用光飽合點及暗呼吸速率  
(A.大葉楠 B.香楠)

Fig. 4. Light saturation points and dark respiration rates of *M. kusanoi* and *M. zuihoensis* seedlings by different light intensities. (A.*M. kusanoi* B.*M. zuihoensis*)

溶性蛋白質的含量的確佔有相當比率的指示功能。試驗中從可溶性蛋白質含量與光合曲線的反應趨勢(圖3及表1),可以得知影響光合速率的比例相當高。光度影響葉可溶性蛋白質活性,主要在光飽和點以上之情況下,光合速率才受抑制,在此光飽和點之前,可溶性蛋白質並非主要限制因子(Evans, 1987)。Seemann (1989)指出在低光環境下,陰性樹種所含的Rubisco仍可達到最大活性,故僅須較少的光合酵素即可。

許多學者皆指出,陰性樹種或低光度下生長的植株在高光度的處理後,皆有光合組織受強光破壞的情況,例如類囊體膜的崩解、可溶性蛋白質含量、酵素的合成速率及活性降低,故造成光合速率受到抑制(Seemann, 1989;

Kamaluddia and Grace, 1993; Long *et al.*, 1994)。試驗中二樹種在全光處理的植株,似乎都受此因素的影響。雖然生長於高光下的植物一般皆有較高的光飽和點,然陰性樹種之光飽和點在高光下與低光度下的差異卻很小(Thompson *et al.*, 1988; Bjökmam and Adams, 1995);另外的試驗則指出,一些陰性的植物在高光度環境下成長,其光飽和點的增加量是有限的(Givnish, 1988; Kozłowski *et al.*, 1991)。Thompson等(1988)的試驗亦指出一陰生的 *Flindersia* 屬熱帶樹種,其能保持良好的適應甚至是生長在相當陰暗的森林底層,顯示在中等的光度下會有最佳的光合反應,然而在低光度下其光合能力的維持仍不致衰退。低光度適應的植株,能保持高的光飽和點似乎是

表 1. 不同光度處理之大葉楠及香楠苗木的光合曲線之光量子收率及光補償點  
 Table 1. Quantum yield and light compensation points with different light intensities of different *M. kusanoi* and *M. zuihoensis* by different light intensities.

		Relative light intensity (%)				
		100	60	40	20	10
<i>M. kusanoi</i>	Quantum yield	0.054	0.080	0.069	0.061	0.058
	LCP	30.800	16.330	8.800	3.820	0.945
<i>M. zuihoensis</i>	Quantum yield	0.078	0.095	0.073	0.066	0.069
	LCP	9.160	12.740	9.080	8.950	7.480

一個特徵，顯示出樹種對生育地光度條件適應的潛能 (Thompson *et al.*, 1988; Kamaluddin and Grace, 1993)。大葉楠在全光處理者之飽和光合速率約為其 60 % 相對光度之 75 %，而香楠則為 84 % (圖 4)，與許多試驗的結果比較仍屬差異較小者 (Björkman and Holmgren, 1963; Pooter, 1991; Rajendrudu *et al.*, 1996)。

由光合參數的分析結果顯示，兩樹種的光量子收益與飽和光合速率有極相近的趨勢，比較二樹種間的差異，大葉楠在低光下，其 LCP 降至更低，實有助於其保持良好的生長，而可以看出香楠相對的調適能力較差。Rajendrudu 等 (1996) 認為高光植株暗呼吸速率昇高的趨勢與光合速率增加相似，可能有幾種因素，其一是企圖代謝過多醣類以避免造成醣類抑制光合作用，或是增加能源之轉換來提供光合作用及其後續的光合產物之輸送，另亦有學者指出高光環境亦會增加植物對生理活動能量的需求，亦即代謝速率會增加，這也是導致呼吸速率增加的原因之一 (Björkman and Adams, 1995)。

光合作用速率及暗呼吸速率在高光植株皆較低光者來得大，而暗呼吸速率與光合作用速率之比值在高光亦比低光來得高 (Rajendrudu *et al.*, 1987; Garcia-Nunez *et al.*, 1995)。Rajendrudu 等 (1996) 亦指出，低光中低的 Rd/Pn 值代表高的碳素效能 (higher

efficiency for carbon economy) 及乾物累積；在本試驗中，可以明顯看出大葉楠呈現這樣的趨勢，而香楠則沒有呈現出上述的趨勢，而以 40 % 處理者較低。

以光度為環境逆壓 (stress) 的情況下，苗木的淨同化速率 (net assimilation rate, NAR) 與生長量間似乎有較大的關聯性，概以大葉楠及香楠的光合作用曲線與生長量累積的表現來看，此一推論應可成立。據 Ceulemans (1989) 的看法，在環境逆壓下，植物的光合反應尚需考慮到暗呼吸及光呼吸 (photorespiration)，並受光合產物分配所造成的回饋抑制影響，如此才能據以評估最終的生長。在栽植環境中光度影響林木生理反應，進而呈現在生長發育上，此結果與著者之上一篇報告 (張安邦等, 2000) 的結論相符。故對林木生長光度需求的了解，對於栽植成效有極大的影響。

由本試驗之結果觀之，兩種供試樹種在葉綠素的含量及葉綠素的比值都表現出對光環境變化的調適，即隨著遮陰程度的增加，葉綠素的含量亦增加；且葉部可溶性蛋白質的含量亦受到顯著的影響。此外，不同光度的處理對兩樹種之光量子效能無明顯差異，而大葉楠在遮陰下之光補償點明顯下降，香楠各處理間的光補償點則無差異。綜合上述試驗結果可得知本試驗的兩個樹種都屬陰性



樹種，大葉楠適光範圍較廣，而香楠適光範圍較窄且較偏陰。在應用上大葉楠可能較適於孔隙栽植，而香楠則適合在林冠下層更新。

## 五、引用文獻

- 李遠欽 (1983) 複層林之營造。台灣林業 9(7) : 12-20。
- 呂福原、歐辰雄 (1993) 台灣常見樹木解說手冊。台灣省農林廳林務局。
- 呂勝由、陳舜英 (1996) 香楠及霧社槭楠地理分布與分類研究。台灣林業科學 11(3) : 239-244。
- 張安邦、廖天賜、方榮坤、翁仁憲、李丁松 (2000) 光度對大葉楠與香楠形質生長的影響。林業研究季刊 22(1) : 11-22。
- 廖天賜、方榮坤、林添富 (1995) 光度對台灣檫及毛柿苗木型態生長之影響。中興大學實驗林研究彙刊 17(2) : 131-146。
- 潘德發、許博行 (1993) 木荷苗木枝葉綠素與可溶性蛋白質含量及光合作用速率受二氧化碳流污染的影響。國立中興大學實驗林研究報告 15(2) : 1-9。
- Anderson, J.M., D.J. Coodchild, and N.K. Boardman (1973) Composition of the photosystems and chloroplast structure in extreme shade plants. Biochim. Biophys. Acta 325. 573-585.
- Barcikowski, A. (1996) Biomass and chlorophyll of photosynthesizing organs of plant communities in secondary succession in pine forest habitat. Photosynthetica. 32(1):63-76.
- Barnes, N.D., L. Balauer, E. Manrique, S. Elvirra and A.W. Davison (1992) A reappraisal of DMSO for the extraction and determination of chlorophyll a and b in lichens and height plants. Env. Exp. Bot. 32(2):85-100.
- Björkman, O. and O. Holmgren (1963) Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. Physiol. Plant. 16:889-914.
- Björkman, O. and B.D. Adams (1995) Regulation of Photosynthetic Light Energy Capture, Conversion, and Dissipation in Leaves of High Plants. In: Ecophysiology of Photosynthesis. (Eds): Schulze E.-D&M.M. Caldwell, Springer. Germany
- Ceulemans, R.J. (1989) Genetic variation functional and structural productivity components in *Populus.p.* Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. Eds. Lambers *et al.* Academic Pub SPB. p.69-85.
- Chow, W.S. and A.B. Hope (1987) The stoichiometries of supramolecular complexes in thylakoid membranes from spinach chloroplasts. Aust. J. Plant Physiol. 14: 21-28.
- Elias, P. and M. Ciamporova (1986) Chlorophyll contents and chloroplast ultrastructure in leaves of two forest hemiephemeroïds. Photosynthetica 20(2):107-110.
- Evans, J.R. (1987) The Relationship between electron transport components and photosynthetic capacity in Pea leaves grown at different irradiances. Aust. J. Plant. Physiol. 14:157-70.
- Garcia-Nunez C., A. Azocar and F. Rada (1995) Photosynthetic acclimation to light in juveniles of two cloud forest tree species. Tree 10:114-124.
- Givnish, T.J. (1988) Adaptation to sun and shade :a whole-plant perspective. In : Martinell, L.W.(ed.):Aust. J. Plant Physiol. p63-92.
- Hale, M.G. and D.M. Orcutt (1987) The Physiology of Plants Under Stress. John

- 
- Wiley & Sons, Canada. pp.103-115.
- Kamaluddin, M. and J. Grace (1993) Growth and photosynthesis of tropical forest tree seedlings (*Bischofia javanica* Blume) as influenced by a change in light availability. *Tree Physiology*. 13(3):189-201.
- Kozlowski, T.T., P.J. Kramer and S.G. Pallardy (1991) *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press Inc.
- Loach, K. (1967) Shade tolerance in tree seedlings. I. Leaf photosynthesis and respiration in plant raised under artificial shade. *New Phytol*. 66:607-621.
- Long, S.P., S. Humphries and P.G. Falkowski (1994) Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol*. 45:633-662.
- Poorter, H. (1991) Interspecific variation in relative growth rate: On ecological causes and physiological consequences. Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. Eds. Lambers *et al.* pp.45-48. Academic Pub. SPB.
- Rajendrudu, G., G. Mallikarjuna, B. Rooseveltbabu, and A. Prasada Rao (1996) Net photosynthesis, foliar dark respiration and dry matter production in *Cleome gynandra*, a C<sub>4</sub> diaheliotropic plant grown under low and full daylight. *Photosynthetica* 32(2):245-254.
- Salisbury, F.B. and C.W. Ross (1985) *Plant Physiology*. Wadsworth. Inc. p.218-221.
- Seemann, J.R. (1989) Light adaptation/ acclimation of photosynthesis and the regulation of Rubisco activity in sun and shade plants. *Plant Physiol*. 91:379-386.
- Shmeleva, V.L. and B.N. Ivanov (1985) Effect of irradiance during plant growth on electron transport chain in pea chloroplasts: state of cytochromes. *Photosynthetica* 19:402-412.
- Taiz, L. and E. Zeiger (1998) *Plant Physiology* (2<sup>nd</sup> ed.). Sinauer Associates, Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts
- Terashima, I. and Y. Inoue (1985) Vertical gradient in photosynthetic properties of spinach chloroplasts dependent on interleaf light environment. *Plant Cell Physiol*. 26:781-785.
- Thompson, W.A., G.C. Stocker and P.E. Kriedemann (1988) Growth and photosynthetic response to light and nutrients of *Flindersia brayleyana* F. Muell., a rain forest tree with broad tolerance to sun and shade. In: *Ecology of photosynthesis in sun and shade*. Eds. Evans, J.R., S. Caemmerer, and W.W. Adams III. CSIRO.
- Tunbull, M.H., D. Dolly and D. Yates (1993) The dynamics of photosynthetic acclimation to changes in light quantity and quality in three Australian rainforest tree species. *Oecologia* 94:218-288.
- Walters, M.B. and C.B. Field (1987) Photosynthetic light acclimation in two rainforest Piper species with different ecological amplitudes. *Oecologia* 72:449-456.
- Weng, J.H. and C.Y. Chen (1988) Photosynthesis, dry matter production and grain yield of rice. IV. Relationship between CGR and LAI. *J. Agric. Assoc. China* 143:38-47.
- Vidal, D., E. Griera, P. Marin and J. Sabido (1990) Anatomical and physiological acclimation of *Fatsia Japonica* leaves to irradiance. *Amer. J. Bot.* 77(9):1149-1158.