

다른 광도에서 생육한 죽절초의 광합성 기구, 엽록소 함량차이

제선미¹ · 손석규² · 우수영¹ · 변광옥³ · 김찬수²

¹서울시립대학교 환경원예학과, ²국립산림과학원 난대산림연구소,

³국립산림과학원 유전자원부

(2006년 3월 28일 접수; 2006년 5월 15일 수락)

Photosynthesis and Chlorophyll Contents of *Chloranthus glaber* under Different Shading Treatments

Sun Mi Je¹, Seog Gu Son², Su Young Woo¹, Kwang Ok Byun³ and Chan Soo Kim²

¹University of Seoul, Department of Environmental horticulture, Seoul, 130-743, Korea

²Warm-temperature Forest Research Center, Korea Forest Research Institute, Jeju, 697-050, Korea

³Korea Forest Research Institute, Department of Forest Genetics Resources, Suwon, 441-350, Korea

(Received March 28, 2006; Accepted May 15, 2006)

ABSTRACT

The purpose of this study was to examine the reaction in variable light environments on shade tolerant species, *Chloranthus glaber*. We raised *Chloranthus glaber* seedlings under four light conditions: PPFD 400, 250, 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and full sunlight (PPFD 1600 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Using 2 years old seedlings, chlorophyll content, photosynthetic rate, stomata conductance and intercellular CO_2 concentration were investigated. Shaded seedlings had higher chlorophyll content, photosynthetic rates, and stomatal conductance, but not higher intercellular CO_2 concentration than those in the full sun treatment. This result suggested that growth and physiology of *Chloranthus glaber* adapted to low light intensity.

Key words : Chlorophyll contents, Intercellular CO_2 concentration, Photoinhibition, Photosynthetic rate, Shade tolerant species, Stomatal conductance

I. 서 론

죽절초는 상록 소관목으로 높이 1 m 내외까지 자라는 데, 우리나라에서는 제주도 그 자생지이다. 한국(제주도), 일본, 타이완, 중국, 인도, 말레이시아 등지에 분포하며, 환경부지정 법정 보호 야생식물 18호로 등록된 보호대상이고 산림청 지정 희귀 및 멸종 위기 식물 보존 후보 5위에 등재된 희귀식물이다. 분포지는 제주도 남측 해발 200~300 m 계곡의 상록수림하에 매우 드물게 자라는 내음성이 강한 식물이다. 내음성이 강하다는 것은 낮은 광도조건에서도 충분히 광합성

을 할 수 있으며 다른 수종에 비해 음지의 변화된 환경 특성에 적응하여 생존할 수 있는 것을 뜻한다 (Oliver and Larson, 1996). 내음성에 약한 수종들은 광도가 높을 때 생장이 증가하지만 내음성 수종들은 낮은 광에서 내음성에 약한 수종들 보다 더 잘 생존할 수 있다(Kobe *et al.*, 1995).

지속적으로 오랫동안 낮은 광도에서 자란 잎들을 높은 광도에 노출시켰을 때 변화에 대한 실험이 많이 행해지고 있는데(Mulkey and Pearcy, 1992; Rosenqvist *et al.*, 1991), 내음성 수종들은 내음성이 약한 수종들에 비하여 더 깊은 음지에서 제한된 빛을 이용한 광

합성 수행능력을 갖기 위하여 형태학적이거나 생리학적으로 높은 광도에서 자란 수종과는 다른 특성차이를 가진다(Hikosaka and Terashima, 1996; Kim et al., 2001; Makino et al., 1997). 이렇게 낮은 광도에 순화된 내음성 식물들은 강한 광에 노출되었을 때, 높은 광도에서 자란 수종들에 비하여 쉽게 피해를 받을 수 있다(Valladares et al., 2002; Valladares and Pearcy, 1997; Kitao et al., 2000). 이는 광합성계가 수용할 수 있는 광의 밀도보다 더 많은 광이 유입되었을 때 보여지는 광저해 현상이 나타날 수 있기 때문이다. 흡수되는 광 에너지 량이 광합성의 용량을 초과하여 들어올 때, 과잉에너지는 세포막 등 세포의 구성요소와 광합성 기구를 광산화시키는 등 많은 손상을 끼치며 그 결과 광합성율이 감소되고 결국 물질생산량이 저하되어 고광 조건에서 식물의 적응성을 감소시킨다.

이 연구는 내음성이 강한 수종인 죽절초를 대상으로 엽록소 함량, 광합성율, 기공전도도, 엽육 세포내 CO₂ 농도 그리고 수분이용효율 조사를 통하여 생육 최적광도가 어느 정도인지를 구명하기 위해 수행되었다.

II. 재료 및 방법

2.1. 공시재료 및 광도

난대산림연구소에 식재되어 있는 죽절초 묘목을 대상으로 화분에 이식하여 자연조건(full sunlight)에 비하여 각각 30%, 50%, 70%의 비음처리를 하였다. 죽절초는 2년생 묘목을 이용하였는데 비음처리를 위해 1년생 죽절초를 플라스틱 포트(15 cm×15 cm)에 이식하여 각각의 비음처리구에서 1년간 생육시켰다. 비음처리구는 시중에서 판매되는 비음망 3종류 를 사용하였고, 2005년 6월에 맑은 날을 택해 오후 1시부터 2시 사이에 매일 1회씩 7일간 광도계 (Minolta, JP/T-10)로 각 처리구의 광도를 측정하였다. 측정된 7일간의 평균광도는 제 1 비음처리구가 PPFD 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 제 2 비음처리구가 PPFD 250 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 제 3 비음처리구가 PPFD 400 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 이었고 전 광은 PPFD 1600 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 이었다.

2.2. 엽록소 함량

샘플링 한 잎을 80% 아세톤 용액에 넣어 추출한 후, spectrophotometer(UV/Visible Diode Array, Walden Precision Apparatus Ltd., UK)를 사용하여 파장 663

nm와 645 nm에서 측정하여 다음의 식으로 환산(Arnon, 1949) 하였다.

$$\begin{aligned} \text{Chlorophyll a} &= 12.7 A_{663} - 2.69 A_{645} \\ \text{Chlorophyll b} &= 22.9 A_{645} - 4.68 A_{663} \\ \text{Total Chlorophyll}(a + b) &= 20.29 A_{645} + 8.02 A_{663} \end{aligned} \quad (1)$$

2.3. 생리적 특성

각 수종의 광합성능력(Net photosynthesis rate; A_n), 기공증산속도(stomatal transpiration rate; E), 기공전도도(stomatal conductance; g_{H₂O}), 엽육 세포내 CO₂농도는 Licor-6400 Portable Photosynthesis System (Li-cor Inc., USA)을 이용하여 측정하였다. 이때 leaf chamber에 유입되는 공기의 유량은 500 $\mu\text{mol s}^{-1}$ 이며, Chamber 온도는 25°C, CO₂농도는 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, 습도는 60-70% RH로 조절하였다. 순광합성능력은 광도를 PPFD 0, 50, 100, 300, 500, 800, 1000, 1500, 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 변화를 주어 Light curve를 그려 각 지점의 광합성 특성을 비교하였다. 수분이용효율은 광합성능력/증산량(Ashraf et al., 2002)으로 계산하였다. 수분이용효율의 계산에 사용한 광합성능력과 증산량은 PPFD 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 광도에서 측정하였다

III. 결 과

자연조건에서 성장한 죽절초 묘목의 총 엽록소 함량(chl. a+b), 엽록소 a(chl. a), 엽록소 b(chl. b) 모두 비음 처리구에 비하여 현저히 낮은 함량을 나타냈다(Table 1). 비음처리에 비하여 높은 광도를 가지는 자연조건이 죽절초의 엽록소 함량을 감소시킨 것으로 보인다. 처리구 간에서는 비음처리 I 수준에서 총 엽록소 함량과 엽록소 a와 b의 함량이 다른 처리구에 비하여 비교적 높게 나타났다. 비음처리 II과 III 수준에서는, 비음처리 II일 때 비음처리 III에 비하여 엽록소 a와 엽록소 b의 차이가 거의 없었으며, 총 엽록소 함량의 차이도 적어 비음처리 II의 수준과 III의 수준차이는 크지 않았다. 비록, 비음처리 I일 때 엽록소 a의 경우 다른 처리구와 비교하여 그 함량의 차이가 작았지만, 엽록소 b와 총 엽록소의 함량은 다른 처리구에 비하여 비음처리 I이 뚜렷이 높은 값을 나타냄으로써, 비음처리 구간간의 광도의 차이가 엽록소 함량에 변화

Table 1. Chlorophyll(Chl) contents of *Chloranthus glaber* seedlings grown under different shadings of solar radiation. Values are means (\pm SD) of 4 replicates. ANOVA had been followed by T tests (LSD). A different letter indicates significant difference at $P \leq 0.05$

Shadings of sunlight (%)	Chl a ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{DW}$)	Chl b ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{DW}$)	Chl a+b ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{DW}$)	Chl a : b ratio
Treatment I (PPFD $100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	8.2a (1.9)	4.2a (1.5)	12.4a (0.4)	2.2a (1.0)
Treatment II (PPFD $250 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	5.7b (1.0)	1.9bc (0.3)	7.6c (1.2)	3.1a (0.0)
Treatment III (PPFD $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	7.0ab (0.3)	2.5b (0.2)	9.5b (0.4)	2.9a (0.1)
Full sunlight (PPFD $1600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	1.6c (0.0)	0.5c (0.0)	2.1d (0.1)	2.9a (0.2)

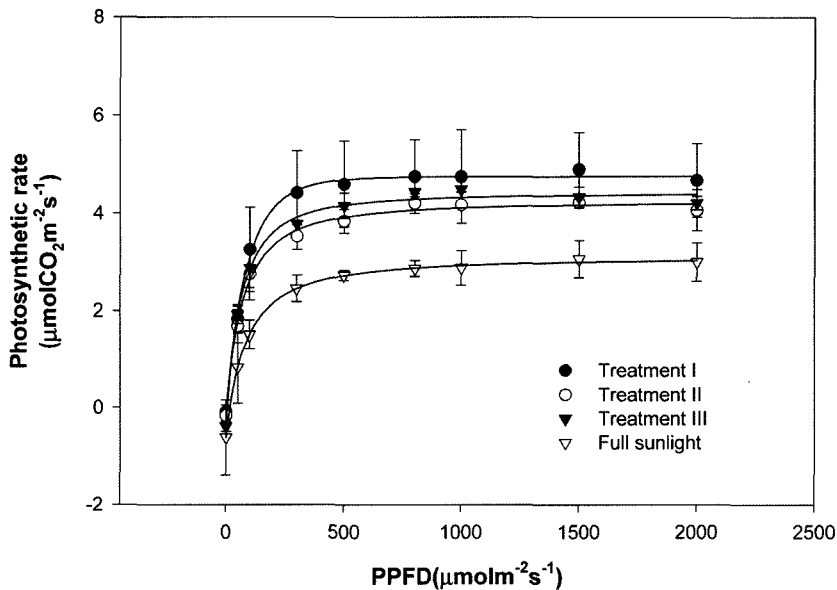


Fig. 1. Light response curve of photosynthesis in leaves of *Chloranthus glaber* seedlings grown under different shadings treatment I(●), II(○), III(▼) and the full sunlight (▽). Measurements were made at a chamber temperature of 25°C, ambient CO₂ pressures 400 μbar, flow rate of 500 μbar and 60-70% RH.

를 주었음을 알 수 있다. 그러나 엽록소 a와 b의 비율은 자연조건과 비음처리 구간별에 있어 서로간의 유의성이 없었다.

광도변화에 따른 광합성율의 변화를 보기 위한 Light curve에서, 자연조건과 비음처리구간의 차이가 뚜렷이 나타났다(Fig. 1). 비음처리 I에서 가장 높은 광합성율을 보였으며, 비음처리에 비하여 높은 광도를 가지는 자연조건은 가장 낮은 광합성율을 나타냈다.

특히, 광포화점 이전의 낮은 광도에서 광도가 증가함에 따른 광합성율의 변화가 자연조건에비하여 광도가 증가함에 따라 더 급격히 증가하는 것을 관찰할

수 있었다. 따라서 낮은 광도로 유지되는 비음처리구에 비하여 높은 자연조건에서의 광도조건이 광합성율을 저해하는 요인으로 작용한 것으로 보인다.

광도변화에 따른 기공전도도에서 기공전도도는 광도가 높아짐에 따라 완만하게 증가하는 경향이 나타났다(Fig. 2A). 또한, 광-광합성곡선과 마찬가지로(Fig. 1) 비음처리구가 자연조건에 비하여 높은 기공전도도가 나타남을 알 수 있었다.

광도 변화에 따른 엽록 세포내 CO₂ 농도는 광도가 증가하고 식물의 광합성율이 증가함에 따라 초기에 급격히 감소되었다가 이후 큰 변화 없이 비슷한 농도로

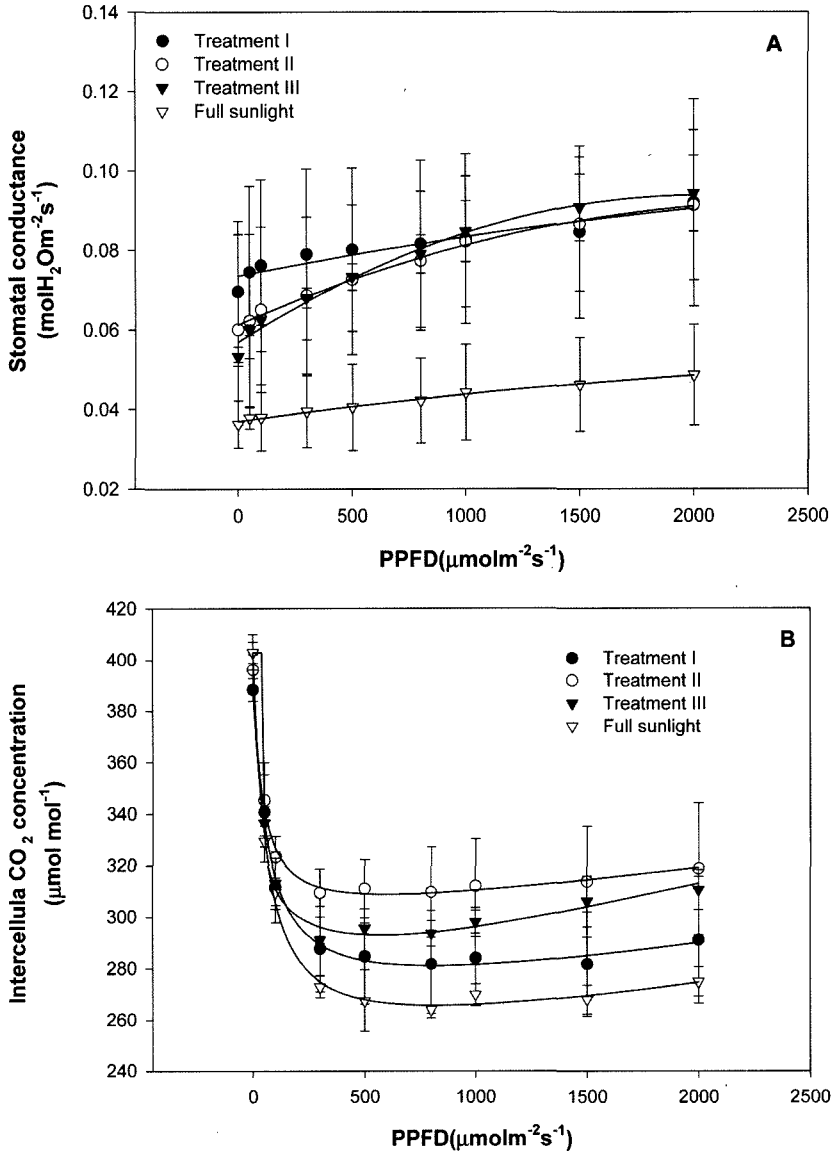


Fig. 2. Effects of various light intensity (PPFD) on stomata conductance(A) and intercellular CO₂ concentration (B) in leaves of *Chloranthus glaber* seedlings grown under different shadings treatment I (●), II(○), III(▼) and the full sunlight(▽). Measurements were made at a chamber temperature of 25°C, ambient CO₂ pressures 400 μbar, flow rate of 500μbar and 60-70% RH.

유지되었다(Fig. 2B). 엽육 세포내 CO₂ 농도는 모든 광도에서 자연조건이 가장 낮게 나타났으며, 비음 처리구간간 처리구 II>III>I 순으로 나타났다. PPFD 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 죽절초의 수분이용효율은 자연조건에서 가장 낮은 광합성율을 보였던 것과는(Fig. 1) 반대로 비음처리구에서 더 낮은 수분이용효율을 나타냈다(Fig. 3). 비음 처리구간간에는 II=III>I 순으로

광도가 높을수록 수분이용효율이 증가하는 경향이 나타났다.

IV. 고 찰

식물은 수관층 아래의 하층(understory)과 같은 낮은 광도조건에서 자라게 되면, 형태학적이거나 생리학적

특징이 변하게 된다(Valladares *et al.*, 2000). 이러한 식물들의 낮은 광도조건에서의 효율적인 광흡수는 광합성 특징의 순화에 의해 얻어질 수 있으며, 총 엽록소 함량이나 엽록소 a와 b의 비율도 광환경의 변화에 따라 달라질 수 있다(Terashima and Hikosaka 1995; Logan *et al.*, 1998; Gibson *et al.*, 2001).

본 실험결과 비음처리구와 대조구인 자연조건(full sunlight)에서의 엽록소 함량은 자연조건이 총 엽록소 함량, 엽록소 a, 엽록소 b 모두 비음 처리구에 비하여 현저히 낮은 함량을 나타냈다(Table 1). 일반적으로 식물에 비음처리를 하게 되면, 총 엽록소 함량은 높은 광도에서 자라는 것에 비하여 감소하지만, 엽록소 b의 함량은 증가하여 엽록소 a와 b의 비율이 감소하게 된다(Kim *et al.*, 2001; Verhoeven *et al.*, 2005). 그러나 이렇게 낮은 광도조건에서 순화된 식물이나, 내음성이 강한 식물은 높은 광도의 광환경 조건이 주어지게 되면 본 실험의 결과와 마찬가지로 낮은 총 엽록소 함량을 나타내는데(Hansen *et al.*, 2002; Valladares *et al.*, 2002), 태양에 노출된 수관층의 너도밤나무(*Fagus sylvatica*)의 잎들이 하층의 잎들에 비하여 단위면적당 낮은 총 엽록소 함량을 보였으며(Lichenthaler *et al.*, 1981), 비슷한 결과를 푸른 달개비(*Tradescantia albiflora*)에서도 볼 수 있다(Adamson *et al.*, 1991).

또한, 잎의 광합성율도 식물이 자라는 빛의 정도에 따라 강하게 영향을 받는다. 높은 광과 낮은 광 수준에서 자란 식물 잎의 광합성 특징 연구결과를 종합해 보면 양지와 음지의 환경조건에서 순화된 식물의 수준이 다른 것을 알 수 있는데, 일반적으로 높은 광도에서 자란 식물은 빛의 세기가 강한 곳에서 높은 광합성율을 나타내고 낮은 광도에서 자란 식물들은 빛의 세기가 상대적으로 낮은 곳에서 높은 광합성효율을 나타내며 또한 광합성능력 및 기공전도도 역시 높은 광도에서 자란 식물에 비하여 낮게 나타난다(Makino *et al.*, 1997; Muraoka *et al.*, 1997). 높은 광도의 조건이 주어졌을 때, 내음성이 강한 식물이 낮은 광합성율을 보이는 것은 낮은 광도에서 양질의 광을 포획하기 위한 것으로, 높은 광도에서 자란 식물에 비하여 형태적 특징이나, 광합성계의 특징 같은 생리적인 특징에 차이가 있다(Valladares *et al.*, 2002). 특히, 내음성 수종이나 그늘에 순화된 식물에 있어서 강한 광은 광저해(Photoinhibition)를 일으킬 수 있다(Valladares

and Percy, 1997; Kitao *et al.*, 2000). 여기에서 강한 광이란 광합성의 광포화점보다 높은 광도에서 광합성이 저하되는 광도를 뜻하는 것이 아니라, 자연환경의 일상적인 조건에서 광합성이 저해를 받는 광도를 말한다(Kim and Lee, 2001). 광에너지 흡수가 광합성 용량을 초과하게 되면 여기상태(excited state)의 엽록소 및 광합성 반응 중심(reaction center)이 많아지고, 이러한 과잉 여기 에너지는 세포막 등 세포의 구성요소와 광합성 기구를 산산화(photooxidation)시키는 등 많은 손상을 끼치게 된다. 이렇게 과도한 빛 에너지의 유입에 의해 광합성 기구가 가역적 또는 비가역적으로 손상을 입게 되는데 이것을 광저해라 한다. 이것으로 야기되는 산화스트레스로 특히 광계2의 피해가 나타나게 되는데(Hakala *et al.*, 2005; Lu *et al.*, 2003), 특히 광합성효율이 저하되는 주요 인자가 되어, 광억제가 일어나면 광합성이 저해될 수 있으며(Valladares *et al.*, 2002), 내음성이 강한 식물일수록 강한 광에서 낮은 성장률을 보인다(Kobe *et al.*, 1995). 본 실험에서 죽절초의 광도변화에 따른 광합성율이 비음처리구에 비하여 자연조건에서 현저히 감소하였고(Fig. 1), 마찬가지로 기공전도도 자연조건에서 성장한 죽절초가 비음처리구에 비하여 낮게 나타났다(Fig. 2A). 또한 엽육내 CO₂ 농도(Ci)도 자연조건에서 성장한 죽절초가 비음처리구에 비하여 낮게 나타남을 볼 수 있었다(Fig. 2B). 이러한 결과들은 고광에서의 광저해 현상으로 해석 될 수 있다. 한편, 자연조건(full sunlight)에서 감소하는 엽록소 함량(Table 1)은 광계2에 의한 빛의 흡수를 감소시키기 위한 광보호 작용으로 추측된다(Kyparissis *et al.*, 2000).

광저해 현상은 다른 환경 스트레스를 받았을 때, 더욱 증가하게 되는데 강한 광으로 인해 잎내의 온도가 높아지게 되고, 이로 인한 잎의 수분결핍을 일으켜 이것이 주요한 환경스트레스로 작용하여 광합성을 감소시킬 수 있다(Valladares and Percy, 1997). 기공전도도는 광합성과 밀접한 관련이 있으며(Andrew and Wiliam, 1998), 기공전도도는 광합성과 비슷하게 나타나는 것을 볼 수 있다(Muraoka *et al.*, 1997). 높은 엽온으로 인한 수분결핍과 수분증기압의 감소는 기공의 닫힘을 야기하여 엽육내 CO₂ 농도(Ci)와 광합성율의 감소와 연관될 수 있다(Fig. 1, Fig. 2B). *Arisaema heterophyllum*에 있어서, 건조할 때 기공 닫힘에 의해 광합성이 크게 제한 받는 것을 볼 수 있는데, 기공

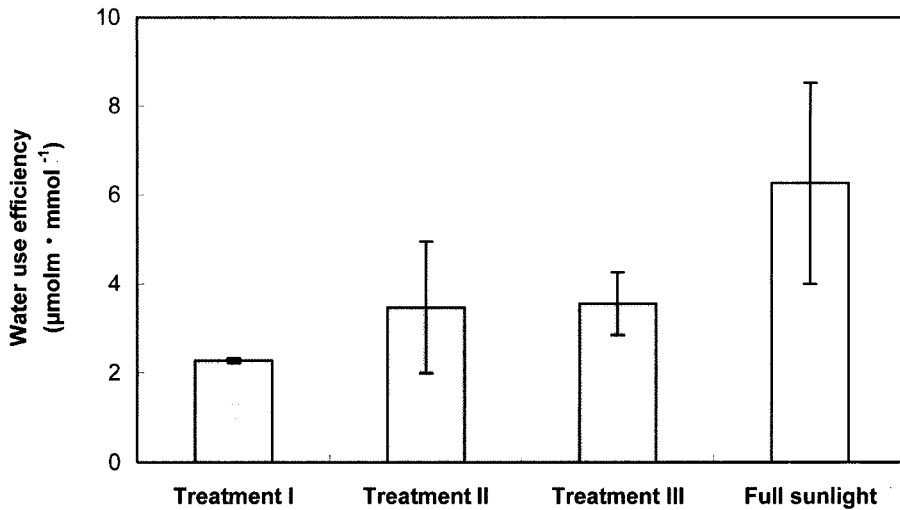


Fig. 3. Effects of PPFD 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ on water use efficiency in leaves of *Chloranthus glaber* seedlings grown under different shadings treatment I, II, III and the full sunlight. Measurements were made at a chamber temperature of 25°C, ambient CO₂ pressures 400 μbar , flow rate of 500 μbar and 60-70% RH.

달힘이 고풍에서 탄소동화를 하는데 있어서 가장 중요한 제한 인자로 작용하는 것을 알 수 있다(Muraoka et al., 1997).

PPFD 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 에서 수분이용효율은 비음 처리구 보다 자연조건에서 더 높은 값이 나타났다 (Fig. 3). 광도가 높을수록 수분이용효율이 증가하는 경향이 나타났는데, 이것은 광도가 높아질수록 감소하는 기공전도도와 관련이 깊다(Fig. 2A). 건조에 대한 식물의 반응은 전형적으로 기공의 일부를 닫음으로써 증산율을 낮추어 광합성에서 탄소를 얻는 것보다 수분 손실을 감소시켜 수분이용효율을 증대시킨다. 죽절초에서도 마찬가지로 수분결핍에 대한 수분손실을 줄이기 위한 작용에 치중하여 높은 수분이용효율을 나타내는 것으로 이해할 수 있다.

적 요

내음성이 강한 죽절초 유묘를 대상으로 죽절초의 생육환경 변화에 따른 반응을 보기 위하여 서로 다른 광조건의 비음처리 I, II, III 그리고 자연조건(full sunlight)을 구분하여 각 처리구별 죽절초의 생리적 반응을 비교하였다. 생리적 반응의 비교를 위한 측정요소로 엽록소 함량, 광합성율, 기공전도도, 엽육 세포내 CO₂농도를 조사하였다. 비음처리구간의 차이는 크게 나타나지 않았으나, 자연조건과 비음 처리구와의 차이

는 크게 나타났다. 자연조건(full sunlight)일 때, 죽절초는 비음 처리구에 비하여 낮은 엽록소 함량과 광합성율, 기공전도도를 나타냈으며, 엽육 세포내 CO₂농도와 수분이용효율이 높게 나타났다. 이것은 죽절초의 광합성기구에 광저해 현상이 일어나 광반응 기구에 피해를 준것으로 보여지며, 적은 양의 빛을 효율적으로 이용하기 위해 순화된 죽절초는 높은 광조건하에서 잘 적응하지 못하고, 높은 광이 스트레스로 작용함을 알 수 있다.

REFERENCES

- Adamson, H. Y., W. S. Chow, J. M. Anderson, M. Veski, and M. W. Sutherland, 1991: Photosynthetic acclimation of *Tradescantia albiflora* to growth irradiance: morphological, ultrastructural and growth responses. *Physiologia Plantarum* **82**, 353-359.
- Andrew, J. J., and J. D. William, 1998: The coupled response of stomatal conductance to photosynthesis and transpiration. *Journal of Experiment Botany* **49**, 399-406.
- Arnon, D. I., 1949: Copper enzymes in isolated chloroplasts, polyphenol-oxidase in *Betula vulgaris*. *Plant Physiology* **24**, 1-15.
- Ashraf, M., M. Arfan, M. Shahbaz, M. Ahmad, and A. Jamil, 2002: Gas exchange characteristics and water relations in some elite skra cultivars under water deficit. *Photosynthetica* **40**(4), 615-620.
- Gibson, K. D., A. J. Fischer, and T. C. Foin, 2001: Shading

- and the growth and photosynthetic responses of *Ammannia coninnnea*. *Weed research* **41**, 59-67.
- Hakala, M., I. Tuominen, M. Keranen, T. Tyystjärvi, and E. Tyystjärvi, 2005: Evidence for the role of the oxygen-evolving manganese complex in photoinhibition of photosystem. *Biochimica et Biophysica Acta* **1706**, 68-80.
- Hansen, U., B. Fiedler, and B. Rank, 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.
- Hikosaka, K., and I. Terashima, 1996: Nitrogen partitioning among photosynthetic components and its consequence in sun and shade plants. *Functional Ecology* **10**, 335-343.
- Kim, P. G., Y. S. Yi, D. J. Chung, S. Y. Woo, J. H. Sung, and E. J. Lee, 2001: Effects of light intensity of photosynthetic activity of shade tolerant and intolerant tree species. *Journal of Korean Forest Society* **90**(4), 476-487.
- Kim, P. G., and E. J. Lee, 2001: Ecophysiology of photosynthesis 2: Adaptation of photosynthetic Apparatus to changing environment. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology* **3**(3), 171-176.
- Kitao, M., T. T. Lei, T. Koike, H. Tobita, and Y. Maruyama, 2000: Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regims. *Plant, Cell and Environment* **23**, 81-89.
- Kobe, R. K., S. W. Pacala, J. A. Silander, and C. D. Canham, 1995: Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Applications* **5**, 517-532.
- Kyparissis, A., P. Drilias, and Y. Manetas, 2000: Seasonal fluctuations in photoprotective (xanthophylls cycle) and photoselective (chlorophylls) capacity in eight Mediterranean plant species belonging to two different growth forms. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**, 265-272.
- Lichtenthaler, H. K., C. Buschmann, M. Doll, H. J. Fietz, T. Bach, U. Kozel, D. Meier, and U. Rahmsdorf, 1981: Photosynthetic activity, chloroplast ultra structure and leaf characteristics of high light and low light plants and of sun and shade leaves. *Photosynthesis Research* **2**, 115-141.
- Logan, B. A., B. Demming-Adams, and W. W. Adams-, 1998: Antioxidants and xanthophylls cycle-dependent energy dissipation in *Cucurbita pepo* L. and *Vinca major* L. upon a sudden increase in growth PPFD in the field. *Journal of Experiment Botany* **49**, 1881-1888.
- Lu, Q., X. Wen, C. Lu, Q. Zhang, and T. Kuang, 2003: Photoinhibition and photoprotection in senescent leaves of field-grown wheat plants. *Plant Physiology and Biochemistry* **41**, 749-754.
- Makino, A., T. Sato, H. Nakano, and T. Mae, 1997: Leaf photosynthesis, plant growth and nitrogen allocation in rice under different irradiances. *Planta* **203**, 390-398.
- Muraoka, H., Y. Tang, H. Koizumi, and I. Washitani, 1997: Combined effects of light and water availability on photosynthesis and growth of *Arisaema heterophyllum* in the forest understory and an open site. *Oecologia* **112**, 26-34.
- Mulkey, S. S., and R. W. Pearcy, 1992: Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of tropical forest understory herb, *Alocasia -macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. *Functional Ecology* **6**, 719-729.
- Oliver, C. D., and B. C. Larson, 1996: *Forest Stand Dynamics*. John Wiley & Sons Inc., 22pp
- Rosenqvist, E., G. Wingsle, and E. Ögren, 1991: Photoinhibition of photosynthesis in intact willow leaves in response to moderate changes in light and temperature. *Physiologia Plantarum* **83**, 390-396.
- Terashima, I., and Hikosaka, K., 1995: Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* **18**, 1111-1128.
- Valladares, F., J. M. Chico, I. Aranda, L. Balaguer, P. Dizengremel, E. manrique, and E. dreyer, 2002: The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Tree* **16**, 395-403
- Valladares, F., and R. W. Pearcy, 1997: Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment* **20**, 25-36.
- Valladares, F., S. J. Wright, E. Lasso, K. Kitajima, and R.W. Pearcy, 2000: Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* **81**, 1925-1936.
- Verhoeven, A. S., A. Swanberg, M. Thao, and J. Whiteman, 2005: Seasonal changes in leaf antioxidant systems and xanthophylls cycle characteristics in *Taxus x media* growing in sun and shade environments. *Physiologia Plantarum* **123**, 482-434.