

# 窒素施肥量の相違が数種の落葉果樹葉のクロロフィル蛍光 に及ぼす影響

誌名	名城大学農学部学術報告
ISSN	09103376
著者	安藤, 美雪 新居, 直祐 克熱木, 伊力
巻/号	35号
掲載ページ	p. 29-36
発行年月	1999年3月

## 窒素施肥量の相違が数種の落葉果樹葉の クロロフィル蛍光に及ぼす影響

克熱木 伊 力・安 藤 美 雪・新 居 直 祐

### Changes in Chlorophyll Fluorescence in Leaves of Deciduous Fruit Trees after Application of Different Amounts of Nitrogen Fertilizer

Karim ALI, Miyuki ANDO and Naosuke NII

#### Summary

The effects of the application of different amounts of nitrogen fertilizer on the chlorophyll fluorescence were examined in mature sun-exposed leaves of several deciduous fruit trees, namely, apple (*Malus domestica*), peach (*Prunus persica*), persimmon (*Diospyros kaki*), and kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). The extent of photoinhibition was determined by monitoring the ratio of variable to maximum chlorophyll fluorescence ( $F_v/F_m$ ). Initial fluorescence ( $F_0$ ), maximum fluorescence ( $F_m$ ) and the ratio  $F_v/F_m$  ( $F_v = F_m - F_0$ ) have been shown to be useful indicators of photoinhibition in leaves that have been grown in full sunlight. The levels of leaf chlorophyll (per unit leaf area) in all four species increased with increases in the amount of nitrogen applied. In each species,  $F_v/F_m$  was affected by the application of nitrogen fertilizer. The ratio was consistently low in nitrogen-deficient leaves. The extent of the reduction in the ratio was greater in kiwifruit than in the other three species. Moreover, the ratio increased with increases in the chlorophyll content of leaves. However, the rate of increase in  $F_v/F_m$  decreased when the chlorophyll content exceeded  $40 \mu\text{g}/\text{cm}^2$  in persimmon, kiwifruit, and peach and when it exceeded  $50 \mu\text{g}/\text{cm}^2$  in apple. The relationship between  $F_v/F_m$  and chlorophyll content was parabolic. The maximum values of the ratio of  $F_v/F_m$  were higher in persimmon and peach leaves than in kiwifruit and apple leaves.  $F_0$  in nitrogen-deficient plants was generally higher in apple, peach, and kiwifruit than in persimmon. Moreover, in persimmon leaves, variations in the ratio of  $F_v/F_m$  in N-0 trees were larger than those in other trees.

**Key words ;** Deciduous fruit trees, chlorophyll content, chlorophyll fluorescence,  $F_v/F_m$ .

#### 結 言

葉の光合成速度は、これまで酸素発生量や炭酸ガスの吸収量から測定されてきた。最近、光合成回路の電子伝達系 II (PSII) の量子収量がクロロフィル蛍光に反映されることが解明され、クロロフィル蛍光の測定結果が多く種の植物で報告されてい

る<sup>4,6,9,32</sup>。Krause と Weis<sup>15</sup> は総説の中で、クロロフィル蛍光の測定値のうち  $F_v/F_m$  ( $F_v = F_m - F_0$ ,  $F_m$  は最大値,  $F_0$  は最小値) と光合成の最大量子収量との間に高い相関関係があることを述べている。また光抑制による光合成の量子収量の低下がクロロフィル蛍光値の  $F_v/F_m$  の値の低下と関連することから、成育条件の影響や環境ストレスによる  $F_v/$

Fm 値の変動が数多く検討されている<sup>33)</sup>。Fv/Fm 値と PSII の量子収量との間には直線関係はみられないという結果も報告されているが<sup>11,19)</sup>、多くの報告から Fv/Fm 値は PSII の量子収量の評価にとって優れた指標になる<sup>33)</sup>。

果樹葉についてのクロロフィル蛍光の測定結果についてもすでに多くの報告がみられるが<sup>10,11,12,17,18,35)</sup>、この測定法が非破壊的であり、容易に測定できるため最近いっそう注目されている。すなわち、熱帯果樹のマンゴーとリュウガンについて、クロロフィル蛍光を高温抵抗性との関係から検討した報告<sup>35)</sup>や酸果オウトウ樹を用いて、摘葉や連続照明処理による葉のクロロフィル蛍光の変動を比較した報告<sup>17,18)</sup>、キウイフルーツ葉において、日当たりの良いところで育てられた葉は日陰で育てられた葉より  $F_0$  が高く、Fm は低くなり、その結果、日当たりの良いところで育てられた葉の Fv と Fv/Fm は低くなるという報告などである<sup>12)</sup>。

窒素施肥とクロロフィル蛍光との関係についての報告がみられるが<sup>8,14)</sup>、熱帯植物において、多窒素区の葉内窒素含量とクロロフィル含量は少窒素区に比べて、2 倍以上に達し、クロロフィル蛍光の変化によって測定された光抑制は、太陽光を浴びた少窒素区葉で多窒素区葉に比べて 3% 減少したという報告がある<sup>20)</sup>。果樹についても窒素施肥量を多くすると葉内の窒素含量やクロロフィル含量が増大する<sup>1,24,26,27)</sup>。また葉内の窒素含量は光合成と密接に関連しており、植物の葉の光合成能力と葉内窒素含量との間には高い正の相関関係がみられる<sup>7,21)</sup>。これらのことから果樹葉についても、窒素施肥量の多少と葉のクロロフィル蛍光との関係を検討することは意義があるものと考えられる。

そこで、本報告では落葉果樹のうちリンゴ、モモ、カキ、キウイフルーツを用いて、窒素施肥量の相違によって葉のクロロフィル含量に変化を与えた場合のクロロフィル蛍光がどのように変動するかを調査した。

### 材料および方法

供試樹には、それぞれ 6 年生のリンゴ (つがる)、モモ (大久保)、カキ (富有)、キウイフルーツ (ハイワード) を用いた。それぞれ直径 30 cm、深さ 20 cm のポット (容量 12 L) に定植した。

窒素施肥区として、硝酸アンモニウムを 1 樹当たり 0 g (N-0 区)、1.5 g (N-1.5 区)、3 g (N-3 区)、

6 g (N-6 区)、9 g (N-9 区) ずつを 3 月中旬に施肥した。各処理区当たり 5 樹としたが、N-0 区のみ 10 樹とした。その他の肥料は各処理区とも 1 樹当たり硫酸カリウムを 0.75 g、硫酸マグネシウムを 0.50 g、リン酸二水素カルシウムを 0.70 g ずつ施肥した。

葉のクロロフィル蛍光の測定は 5 月中旬に行った。各処理区から、平均的な樹を 2~3 本ずつ選び、さらに各樹から新しょうの中央部の成育の良好な葉を 3~4 枚選んだ。クロロフィル蛍光の測定当日の午前 8 時にすべての測定樹を実験室に搬入した。測定葉は着生した状態でアルミホイルで覆い、30 分前後暗処理を行った。クロロフィル蛍光の測定には、葉の表側を用いて HEINZ WALZ 社製クロロフィル蛍光測定システム「PAM」を使用した<sup>29)</sup>。

測定データの  $F_0$ 、Fm から  $Fv = Fm - F_0$  を求め、クロロフィル蛍光値  $Fv/Fm$  を算出した (Fig. 1)。

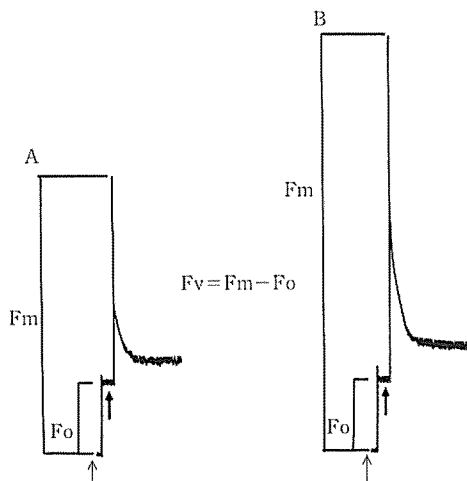


Fig. 1. Application of saturating pulse quenching analysis in a comparison of the fluorescence induction of N-0 leaves (A) and N-9 leaves (B) in persimmon trees using the PAM system. The arrows indicate when the pulsed measuring light was switched on/off (small arrows) and the saturating light pulse was applied to determine Fm (large arrows).

クロロフィル蛍光を測定後、測定に用いた葉のクロロフィル含量を定量した。クロロフィル含量はリーフパンチ (直径 8 mm) を用いて、各樹から 5 枚の葉片を打ち抜き、99.5% エタノールで抽出し、分光光度計で波長 649, 665 nm の吸光度を測定し、計

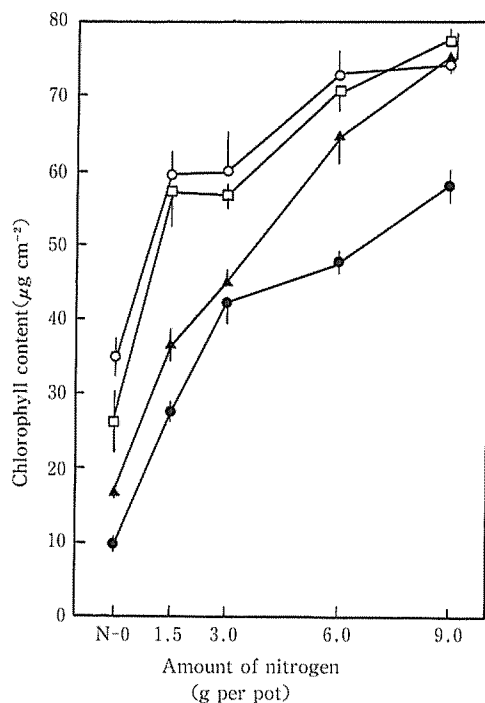


Fig. 2. Effects of the application of nitrogen on the chlorophyll content in apple (○), peach (□), persimmon (●), and kiwifruit (▲) leaves. Vertical bars indicate  $\pm$  SE at each nitrogen application level.

算式より葉内クロロフィル含量を求めた<sup>34)</sup>。

### 結果および考察

Fig. 2 に示したとおり、窒素施肥量の増加に対応して葉内のクロロフィル含量は増大した。単位面積当たりの最大クロロフィル含量はリンゴ、モモ、キウイフルーツの順で高くなり、カキで低く推移した。なお、N-9 区ではカキで低かったものの他の 3 種間での差はみられなかった。

Fig. 3 に窒素施肥量の相違による葉のクロロフィル蛍光値から Fv/Fm の変化を示した。Fv/Fm 値はモモとカキで高く推移した。リンゴ、モモ、カキでは窒素施肥量が N-0 区から N-3 区に増加するのに対応して急激に高まったが、それ以上の窒素施肥区では Fv/Fm 値に大きな変動はみられなかった。キウイフルーツの Fv/Fm 値は N-6 区まで上昇する傾向がみられた。このように 4 種とも、Fv/Fm 値は

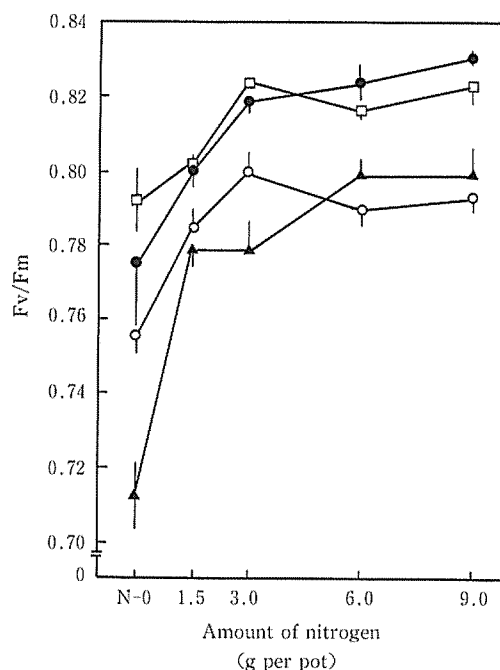


Fig. 3. Effects of the application of nitrogen on the chlorophyll fluorescence (ratio of Fv/Fm) in apple (○), peach (□), persimmon (●), and kiwifruit (▲) leaves. Vertical bars indicate  $\pm$  SE at each nitrogen application level.

N-0 区で極端に低くなる結果が得られた。

つぎに窒素施肥区と  $F_0$  と Fm の関係を見ると以下のとおりである (Fig. 4)。4 種の中で窒素施肥量にかかわらず、 $F_0$  はリンゴ、キウイフルーツで高い値で推移する傾向がみられた。Fm は、とくに N-0 区のカキ、キウイフルーツで著しく低かった。リンゴでは  $F_0$  は N-0 区で高く、その他の処理区間には相違がみられなかった。Fm は N-3 区でわずかに高い他は処理区間で大きな差はみられなかった。モモの  $F_0$  は N-0 区と N-1.5 区で高く、窒素施肥量が多くなるほど低下した。Fm は N-1.5 区と N-3 区で高い傾向がみられ、処理区間での差が窒素施肥量とは必ずしも対応しなかった。カキ葉の  $F_0$  は他の 3 種に比べて低く推移し、処理区間によって大きな差はみられなかった。Fm は N-0 区で極端に低く、N-1.5 区で急に高まり、窒素施肥量が多くなるほどわずかず高くなる傾向がみられた。キウイフルーツの  $F_0$  はリンゴと同様に高く、とくに、N-0 区、N-1.5 区、N-3 区で高く、N-6 区と N-9 区で低かった。Fm

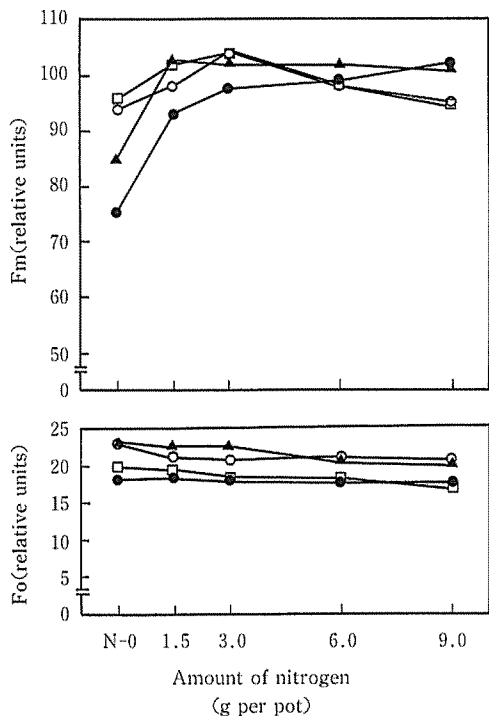


Fig. 4. Effects of the application of nitrogen on the chlorophyll fluorescence, Fm and  $F_o$ , in apple (○), peach (□), persimmon (●), and kiwifruit (▲) leaves.

はN-0区で低く、その他の処理区での差は小さかった。

供試したすべての樹について葉内のクロロフィル含量とクロロフィル蛍光値 ( $F_v/F_m$ ) の相関を Fig. 5 に示した。4種類とも葉内のクロロフィル含量の増加に伴い  $F_v/F_m$  は高くなった。リンゴでは  $F_v/F_m$  は全体的にバラツキが大きかったが、クロロフィル含量が  $50 \mu\text{g}/\text{cm}^2$  付近以上ではほぼ一定となった。モモでは  $F_v/F_m$  値はクロロフィル含量の増加とともにわずかに増加したが、クロロフィル含量が  $40 \mu\text{g}/\text{cm}^2$  付近からの上昇はみられなかった。カキではクロロフィル含量が  $10 \mu\text{g}/\text{cm}^2$  付近で  $F_v/F_m$  の変異が非常に大きかったが、クロロフィル含量の増加とともに  $F_v/F_m$  は高くなるとともに、変異は小さくなった。クロロフィル含量が  $40 \mu\text{g}/\text{cm}^2$  以上になると  $F_v/F_m$  の上昇はゆるやかになり、横ばい状態になった。キウイフルーツでは  $F_v/F_m$  はクロロフィル含量が  $40 \mu\text{g}/\text{cm}^2$  あたりまで増大し、それ以上のクロロフィル含量ではほぼ一定となった。

このように  $F_v/F_m$  の上昇は、クロロフィル含量がある程度以上に達するまでの初期の増加段階で著しく、クロロフィル含量がある程度以上に達した段階での  $F_v/F_m$  の上昇はみられないようであった。

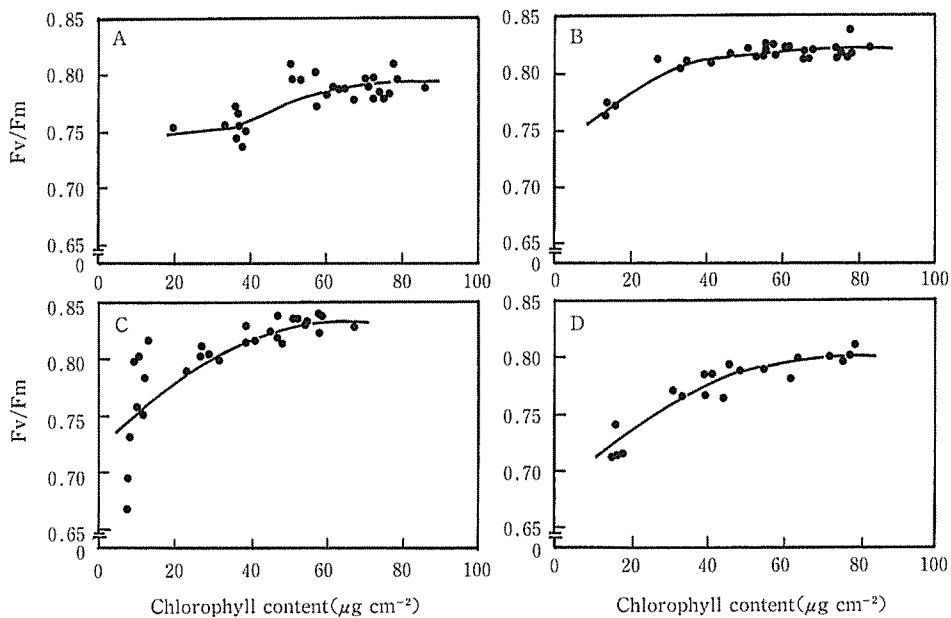


Fig. 5. Relationship between the chlorophyll content in leaves and the ratio of  $F_v/F_m$  in apple (A), peach (B), persimmon (C), and kiwifruit (D) leaves.

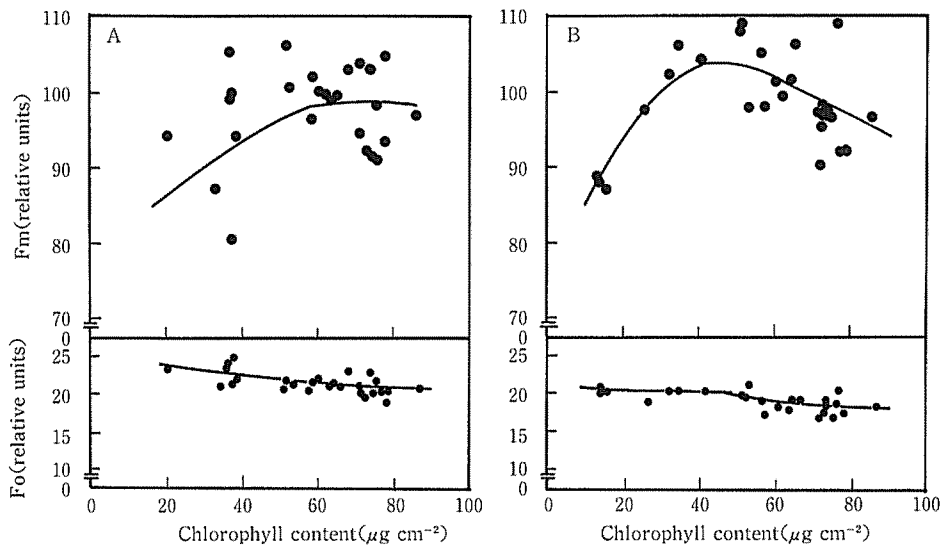


Fig. 6. Relationship between the chlorophyll content in leaves and the chlorophyll fluorescence,  $F_m$  and  $F_0$ , in apple (A) and peach (B) leaves.

このことはすでに Björkman と Demmig<sup>9)</sup> によって報告されている。

カキではクロロフィル含量が低い場合にクロロフィル蛍光値のバラツキが大きかった。低窒素処理区では、カキの葉色が緑色から黄色がかった斑点模様になっているため、クロロフィル蛍光の測定において光の当たる部位によって葉色が相違し、このことが測定値の変異の原因になっているのかも知れない。キウイフルーツ葉では、クロロフィル含量が少ない場合の  $F_v/F_m$  が他の3種に比べて著しく低かった。また、カキとモモではキウイフルーツとリンゴよりもクロロフィル蛍光の  $F_v/F_m$  の最大値が全体的に高い傾向がみられた。 $F_v/F_m$  には葉の厚さも関係するという指摘もあるが<sup>15)</sup>、今後、このような変化と葉の生理機能との関係について詳しく検討する必要がある。

葉内のクロロフィル含量と  $F_0$  と  $F_m$  の関係をみると (Fig. 6, Fig. 7), リンゴ, カキ, キウイフルーツとも変異は大きいもののクロロフィル含量の増加に伴って、 $F_0$  は低下し、 $F_m$  は高くなった。モモではクロロフィル含量の増加につれて  $F_0$  は低下したが、 $F_m$  はクロロフィル含量の増加とともに変異は大きくなった。 $F_0$  が高いことは光合成の光抑制が強いことを示しているが、葉内のクロロフィル含量の相違と関連して果樹の種によって  $F_0$ ,  $F_m$  値は大きく変化した。これらのことが葉の生理作用にどのような

意味をもつのかは今後の研究課題である。

クロロフィル蛍光における  $F_v/F_m$  値は、日変化が著しく、日中は低下することやシャ光下での  $F_v/F_m$  値は昼間の低下が少ないことなども知られている<sup>2,16,28,30)</sup>。したがって、今回の調査では測定日の早朝に供試樹を実験室に搬入して行ったが、窒素施肥量の多少による  $F_v/F_m$  の日変化を知ることも興味深い。果樹類では、一般に、窒素量の少ない N-0 区では、葉内に大量のデンプンが蓄積するが<sup>1,5,24,26,27)</sup>、 $F_0$  は高く、 $F_m$  は著しく低くなる結果、 $F_v/F_m$  値は極端に低かった。また、葉緑体にデンプンが蓄積するとチラコイド膜が葉緑体の周辺に薄く分布することになるが<sup>13,22-25,31)</sup>、このことと  $F_v/F_m$  値との関連も考えられる。熱帯植物では太陽光下において少窒素区葉の上表面の  $F_v/F_m$  は多窒素区葉よりも低く、多窒素区葉では少窒素区葉より光抑制を防止する機構が高まることが報告されている<sup>20)</sup>。本研究でも無窒素区よりも多窒素区の  $F_v/F_m$  が高い傾向がみられたが、多窒素区では光抑制の防止機構が働き、光合成能力が低下しないことが考えられる。

以上のように N-0 区では供試したすべての果樹種で  $F_v/F_m$  値が低かった。とくに、キウイフルーツで最も低く、ついでカキとリンゴが同じ程度であり、モモで最も高かった。このことはクロロフィル含量と必ずしも対応しておらず、種の特徴を示しているものと考えられる。Sestak と Siffel<sup>32)</sup> によって指

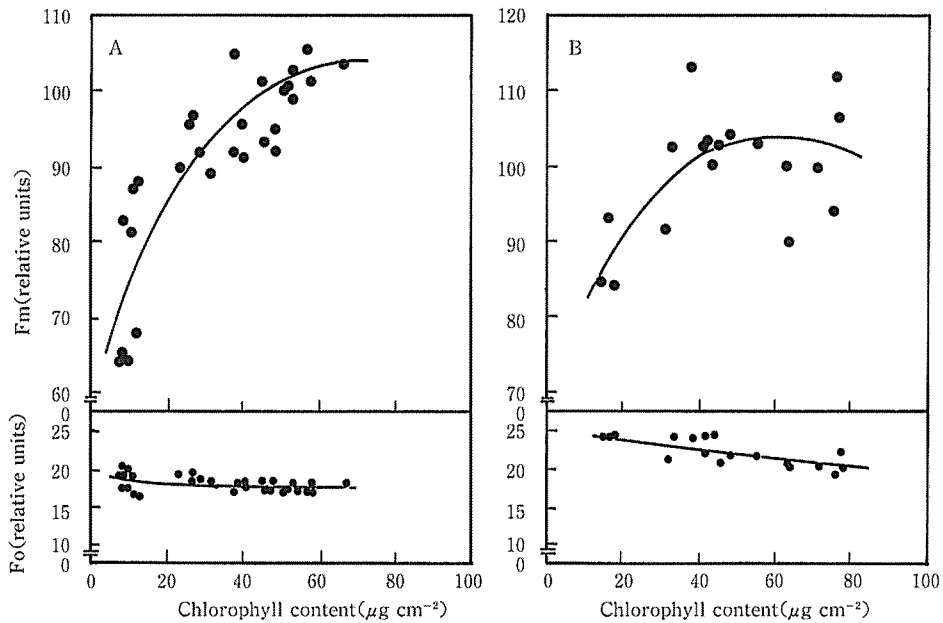


Fig. 7. Relationship between the chlorophyll content in leaves and the chlorophyll fluorescence,  $F_m$  and  $F_0$ , in persimmon (A) and kiwifruit (B) leaves.

摘されているように、光合成の量子収量を反映するクロロフィル蛍光はさまざまな内的、外的要因に対して敏感に反応し、外見的变化が現れる以前に、その反応の差異を検出することが可能である。

### 摘 要

リンゴ、モモ、カキ、キウイフルーツ樹を用いて、窒素施肥量の相違が葉のクロロフィル蛍光に及ぼす影響を調査した。供試した4種において窒素施肥量が増加するとともに葉のクロロフィル含量は増大し、クロロフィル蛍光値 ( $F_v/F_m$ ) も増大する傾向がみられた。リンゴ、モモ、カキでは、N-0区からN-3区にかけて著しく高まったが、それ以上の窒素施肥区では  $F_v/F_m$  の値に大きな変動はみられなかった。キウイフルーツ葉の  $F_v/F_m$  値はN-0区からN-6区まで上昇した。このように葉内のクロロフィル含量の増加に伴い  $F_v/F_m$  値は高くなったが、モモ、カキ、キウイフルーツではクロロフィル含量が  $40 \mu\text{g}/\text{cm}^2$  付近から、リンゴでは  $50 \mu\text{g}/\text{cm}^2$  付近から  $F_v/F_m$  値の上昇はほとんどみられなくなった。カキではクロロフィル含量が低い場合に、クロロフィル蛍光値に大きなバラツキがみられた。カキとモモはキウイフルーツとリンゴよりもクロロ

フィル蛍光値が全体的に高い傾向がみられた。

謝辞：本実験は文部省科学研究費(09660036)で行われた。また名城大学 High-Tech Research Center からの援助を受けた。心から感謝の意を表する。

### 引用文献

- 1) Ali, K., N. Nii, K. Yamaguchi and M. Nishimura (in press) Levels of nonstructural carbohydrate in leaves and roots and some characteristics of chloroplasts after application of different amounts of nitrogen fertilizer to peach seedlings. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 68.
- 2) Baker, N. R. (1991) A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol. Plant.* 81 : 563-570.
- 3) Björkman, O. and B. Demmig (1987) Photon yield of  $O_2$  evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170 : 489-504.
- 4) Bolhar-Nordenkamp, S. P. Long, N. R. Baker, G. Öquist, U. Schreiber and E. G. Lechner (1989) Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in

- the field : a review of current instrumentation. *Functional Ecology* 3 : 497-514.
- 5) De Jong, T. M., A. Tombesi and K. Ryugo (1984) Photosynthetic efficiency of kiwi (*Actinidia chinensis* Planch.) in response to nitrogen deficiency. *Photosynthetica*. 18 : 139-145.
  - 6) Demmig, B. and O. Björkman (1987) Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O<sub>2</sub> evolution in leaves of higher plants. *Planta* 171 : 171-184.
  - 7) Evans, J. R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia*. 78 : 9-19.
  - 8) Ferrar, P. J. and C. B. Osmond (1986) Nitrogen supply as a factor influencing photoinhibition and photosynthetic acclimation after transfer of shade-grown *Solanum dulcamara* to bright light. *Planta* 168 : 563-570.
  - 9) Gentry, B. J.-M. Briantais and N. R. Baker (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 990 : 87-92.
  - 10) Greer, D. H. (1995) Effect of canopy position on the susceptibility of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) leaves on vines in an orchard environment to photoinhibition throughout the growing season. *Aust. J. Plant. Physiol.* 22 : 299-309.
  - 11) Greer, D. H. and W. A. Laing (1989) Photoinhibition of photosynthesis in intact kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) leaves : effect of growth temperature on photoinhibition and recovery. *Planta* 180 : 32-39.
  - 12) Greer, D. H. and W. A. Laing (1992) Photoinhibition of photosynthesis in intact kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) leaves : changes in susceptibility to photoinhibition and recovery during the growth season. *Planta* 186 : 418-425.
  - 13) Gucci, R., P. D. Petracet and J. A. Flore (1991) The effect of fruit harvest on photosynthetic rate, starch content, and chloroplast ultrastructure in leaves of *Prunus avium* L. *Adv. Hort. Sci.* 5 : 19-22.
  - 14) Henley, W. J., G. Levavasseur, L. A. Franklin, C. B. Osmond and J. Ramus (1991) Photoacclimation and photoinhibition in *Ulva rotundata* as influenced by nitrogen availability. *Planta* 184 : 235-243.
  - 15) Krause, G. H. and E. Weis (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis : the basics. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 42 : 313-349.
  - 16) Krause, G. H., A. Virgo and K. Winter (1995) High susceptibility to photoinhibition of young leaves of tropical forest trees. *Planta* 197 : 583-591.
  - 17) Layen, D. R. and J. A. Flore (1993) Physiological responses of *Prunus cerasus* to whole-plant source manipulation. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence, water relations and carbohydrate concentrations. *Physiol. Plant.* 88 : 44-51.
  - 18) Layne, D. R. and J. A. Flore (1995) End-product inhibition of photosynthesis in *Prunus cerasus* L. response to whole-plant source-sink manipulation. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 120 : 583-599.
  - 19) Lovelock, C. E., M. Jebb and C. B. Osmond (1994) Photoinhibition and recovery in tropical plant species : response to disturbance. *Oecologia* 97 : 297-307.
  - 20) Ludlow, M. M., S. P. Samarakoon and J. R. Wilson (1988) Influence of light regime and leaf nitrogen concentration on 77K fluorescence in leaves of four tropical grasses : no evidence for photoinhibition. *Aust. J. Plant Physiol.* 15 : 669-76.
  - 21) 牧野 周・前 忠彦 (1994) C<sub>3</sub>型植物葉の最大光合成能力と葉身窒素. *化学と生物* 32 : 409-413.
  - 22) Nii, N. (1989) Fruiting effects on chloroplast structure and starch accumulation in apple leaves. *Sci. Rept., Fac. Agr., Meijo Univ.* 25 : 35-39.
  - 23) Nii, N. (1992) Fruiting effects on chloroplast ultrastructure, starch accumulation, and localization of chloroplast nucleoids in peach leaves on the girdled shoots. *Sci. Rept., Fac. Agr., Meijo Univ.* 28 : 41-48.
  - 24) Nii, N., M. Kato, Y. Hirano and T. Funaguma (1993) Starch accumulation and



- photosynthesis in leaves of young peach trees grown under different levels of nitrogen application. J. Japan. Soc. Hort. Sci. **62** : 547-554.
- 25) Nii, N., K. Yamaguchi and M. Nishimura (1995) Effect of fruiting on amylase activity and ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase content in peach leaves. J. Japan. Soc. Hort. Sci. **64** : 267-273.
- 26) Nii, N., K. Yamaguchi and M. Nishimura (1997a) Changes in carbohydrate and ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase contents in peach leaves after applications of different amounts of nitrogen fertilizer. J. Japan. Soc. Hort. Sci. **66** : 505-511.
- 27) Nii, N., E. Yokotani and N. Shinkai (1997b) Changes of nonstructural carbohydrate in leaves of apple trees grown after the application of different amounts of nitrogen. Sci. Rept., Fac. Agr., Meijo Univ. **33** : 15-22.
- 28) Ögren, E. (1988) Photoinhibition of photosynthesis in willow leaves under field conditions. *Planta* **175** : 229-236.
- 29) Ouzounidou, G., M. Moustakas and R. Lannoye (1995) Chlorophyll fluorescence and photoacoustic characteristics in relationship to changes in chlorophyll and  $\text{Ca}^{2+}$  content of a Cu-tolerant *Silene compacta* ecotype under Cu treatment. *Physiol. Plant.* **93** : 551-557.
- 30) Powles, S. B. (1984) Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **35** : 15-44.
- 31) Schaffer, B. and G. O. Gaye (1989) Effects of pruning on light interception, specific leaf density and leaf chlorophyll content of mango. *Scient. Hort.* **41** : 55-61.
- 32) Schreiber, U. and W. Bilger (1993) Progress in chlorophyll fluorescence research : major developments during the past years in retrospect. *Progress in Botany* **54** : 151-173. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- 33) Sestak, Z. and P. Siffel (1997) Leaf-age related differences in chlorophyll fluorescence. *Photosynthetica.* **33** : 347-369.
- 34) 牛島忠弘・古川昭雄・米山忠 (1981) 植物の生産過程測定法 p. 7. 共立出版.
- 35) Yamada, M., H. Fukumachi and T. Hidaka (1996) Photosynthesis in longan and mango as influenced by high temperature under high irradiance. J. Japan. Soc. Hort. Sci. **64** : 749-756.