

# 兩種文心蘭品種於光誘導期間之光保護 與光抑制現象

## Photoprotection and Photoinhibition During Light Induction in Two *Oncidium Gower Ramsey* Varieties

張嘉滿<sup>1</sup> 陳忠義<sup>2</sup> 沈家毅<sup>3</sup> 林荃沂<sup>3</sup> 賴佑翔<sup>3</sup> 王經文<sup>4\*</sup>

Chia-Man Chang<sup>1</sup>, Chung-I Chen<sup>2</sup>, Jia-Yi Shen<sup>3</sup>, Chi-Yi Lin<sup>3</sup>,  
Yu-Hsiang Lai<sup>3</sup>, Ching-Wen Wang<sup>4\*</sup>

<sup>1</sup> 行政院農業委員會臺南區農業改良場 712 台南市新化區牧場 70 號

<sup>2</sup> 國立屏東科技大學 912 屏東縣內埔鄉老埤村學府路 1 號

<sup>3</sup> 國立中興大學森林學系 402 台中市南區國光路 250 號

<sup>4</sup> 行政院農業委員會特有生物研究保育中心 552 南投縣集集鎮民生東路 1 號

<sup>1</sup> Tainan District Agricultural Research and Extension Station, Tainan 712, Taiwan

<sup>2</sup> Department of Forestry, National Pingtung University of Science and Technology,  
Pingtung 91201, Taiwan

<sup>3</sup> Department of Forestry, National Chung Hsing University, Taichung 40227, Taiwan

<sup>4</sup> Endemic Species Research Institute, Nantou 552, Taiwan

\*Corresponding author e-mail: kilorsoul@gmail.com

\* 通訊作者 e-mail: kilorsoul@gmail.com

## 摘要

本研究量測文心蘭‘檸檬綠’ (*Oncidium Gower Ramsey* ‘Honey Angel’) 及‘黃金之星’ (*Oncidium Gower Ramsey* ‘Golden Star’) 於 7 種固定光量下之葉綠素螢光參數，得知兩品種適合光量為  $500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以下的長時間 (1 hr) 照射，其暗回復快速及光抑制程度較低。人工光源的栽培技術，光量應介於  $300\text{-}500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，以避免嚴重光抑制損壞光合系統。兩品種均不耐高光環境 ( $1,000\text{-}2,000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )，而導致過多能量產生，促使 qE 降低，提高 qI，並增加光抑制比例。由於光抑制程度很容易在田間測得，應是一個田間可應用的生理監測指標。以上結果可提供文心蘭栽培管理、微環境營造及生理監測之參考。

**關鍵字：**文心蘭、葉綠素螢光、非光化學消散、光保護、光抑制

## Abstract

The chlorophyll fluorescence parameters of *Oncidesa Gower Ramsey* ‘Honey Angel’ and ‘Golden Star’ varieties under seven irradiation gradients were studied. The results show that two varieties were suitable for long-term (1 hr) irradiation under  $500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , indication of faster dark recovery and lower photoinhibition effect of photosystem. Thus, the light cultivate technology of the artificial light intensity should range from 300 to  $500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  to avoid severe light inhibit damage to the photosynthetic system. The two varieties were both intolerant to high light environments, ranging from  $1,000\text{-}2,000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . High light intensities led to excessive energy reduced qE, and increased qI and the photoinhibition ratio. Since the photoinhibition effect is easy to measure in the field, it should be an ideal physiological monitoring index that can be applied in the field. The above results can provide references for Gower Ramsey cultivation management, micro-environment creation, and physiological monitoring.

**Key words:** Gower Ramsey, chlorophyll fluorescence, non-photochemical quenching, photoprotection, photoinhibition

## 前言

蘭花因其花的大小、形狀、香味和顏色組合的多樣性而成為最受重視的觀賞植物之一，這吸引了消費者並賦予它們更高的全球商業價值。蘭科 *Orchidaceae* 分為五個亞科 (*Apostasioideae*、*Cypripedioideae*、*Vanilloideae*、*Orchidoideae*、*Epidendroideae*)，在全球園藝和切花貿易中為最著名的植物群之一 (De, 2020)，由於更長的保質期和開花特性，蘭花在室內美化或園林綠化項目中具有巨大的觀賞潛力。近幾十年來，蘭花栽培已發展成為一項重要的經濟活動，尤其是在國內和出口市場以及生產貿易中脫穎而出的文心蘭，其約有 30 年栽培歷史，以臺中市、屏東縣及雲林縣為主要產區，面積達 237 公頃 (詹等，2021)，自然盛花期為 5-6 月及 9-10 月，因花期頗為集中，加上切花品質的參差不一，使得調節切花產期及掌握切花品質為目前產業上急需突破的瓶頸 (張和李，2000)。

光是重要的環境信號，可誘導葉綠素合成 (Abreu et al., 2014)，光照光量的變化會引起不同植物物種之間不同的形態發生和光合作用反應。這種

光反應在現代植物栽培技術中具有重要的實際意義，因為有針對性地調整光強度 (light intensity, LI) 的可行性使人們能夠控制植物的生長、發育和營養質量 (Banks, 2017)，且生態生理學研究需要了解植物在不同環境條件下的光合速率和 LI 的廣泛範圍。蘭花會對 LI 的突然和持續波動做出反應，這會影響植物的生長和開花特性。而張等 (2021) 研究指出文心蘭品種‘檸檬綠’ (*Oncidium Gower Ramsey* ‘Honey Angel’) 在不同光量梯度量測光合時，‘檸檬綠’具光誘導的現象，在固定光量下需要 20-30 分鐘氣孔導度開放程度才會穩定，且光照時間亦對植物光合系統中的光保護及光抑制會產生影響 (王等，2020)，這些特性的表現會進一步影響到植物對微環境光量變化的適應性 (翁等，2014)。

非光化學消散 (Non-photochemical quenching, NPQ) 在光保護中有著重要作用，因為 NPQ 可以將多餘的能量以熱量方式來消散，以保護光合系統 (Müller et al., 2001; Murchie and Niyogi, 2011)。根據光照後的暗恢復，NPQ 可以細分為幾個部分，NPQ 最慢的反應成分是 qI (photoinhibitory

quenchin, 光抑制消散) (Müller et al., 2001), 這與光合系統 (photosystem, PS)II 反應中心的光抑制或緩慢可逆恢復有關。NPQ 的第二個組成部分是 qT (phosphorylation shift-dependent quenching, 依賴磷酸化轉變消散) (Quick and Stitt, 1989), 它顯示了光捕獲複合物 (light-harvesting complex, LHC) 在 PSII 和 PSI 之間的磷酸化轉變。NPQ 中最快和最重要的組成部分是 qE (Müller et al., 2001; Johnson and Ruban, 2011)。這與以下三項密切相關: 1. 類囊體膜質子梯度 ( $\Delta pH$ ) 的變化, 2. 參與葉黃素循環的色素總量, 以及 3. PSII 中亞基 PsbS 的存在 (Müller et al., 2001; Lavaud and Lepetit, 2013)。Nilkens 等人 (2010) 指出在亞基 PsbS 中的反應完成後, 玉米黃質 (Z) 與 PsbS 結合以消散  $H^+$ 。因此, qE 反應後的部分稱為 qZ, 類似於 Maxwell 和 Johnson (2000) 確定的較慢的 NPQ 反應。

詹等 (2021) 曾提出文心蘭智能補光及除芽技術, 達到提高切花品質及延後產期之目的, 來提高花農收益, 為明瞭文心蘭需光性及補光光量之效應, 本試驗針對兩品種之文心蘭在不

同光量梯度下, 進行葉綠素螢光的量測, 以了解文心蘭光保護及光抑制等光合特性, 為後續培育、利用與栽培技術更新, 提供有利資訊。

## 材料與方法

### (一) 試驗材料與處理

試驗材料為文心蘭切花品種‘檸檬綠’及‘黃金之星’ (*Oncidium Gower Ramsey* ‘Golden Star’), 為 2 年生以上, 具有開花能力的 6 吋 (15 cm) 盆植株, 2021 年於嘉義大林之露天遮蔭溫室 (23°35'51.7"N 120°30'13.7"E) 中進行試驗, 平均濕度為 75%, 遮蔭網為 70%, 白天平均光量約  $320 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 月平均日/夜溫度最高為 30.3/25.5°C, 最低為 21.8/16.5°C, 使用竹炭為栽培介質種植, 澆水頻率依天候與環境溫度而定, 病蟲害管理視溫室需要執行相關作業進行。

### (二) 試驗項目及方法

使用螢光分析儀 (MINI-PAM-II; Walz, Effeltrich, Germany), 於 2021 年 6-7 月測量, 隨機取樣兩品種文心蘭各 5 株, 選擇成熟開展葉片三片, 進行固定光源下的葉綠素螢光參數之量測, 量測 5 重複並將數值平均。先將

待測葉片進行 30 分鐘暗期適應後，依序設定光量 50 (L1)、100 (L2)、300 (L3)、500 (L4)、1,000 (L5)、1,500 (L6) 及 2,000 (L7)  $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，進行 60 分鐘葉綠素螢光參數量測，前 60 分鐘每 2 分鐘記錄 1 筆資料，再進行 30 分鐘暗期適應每 1 分鐘記錄 1 筆資料，同時紀錄暗適應 2 分鐘 (D2)、10 分鐘 (D10)、20 分鐘 (D20) 及 30 分鐘 (D30) 之數據，並記錄測定各項葉綠素螢光參數，計算出下列參數 (Demmig-Adams et al., 1996; Johnson and Ruban, 2011)：

- (1)  $F_o$  (minimum fluorescence)，代表天線系統的最小放射量。
- (2)  $F_m$  (maximum fluorescence)，其放出的最大螢光放射量，是代表天線系統及 PSII 反應中心放出的螢光總量。
- (3)  $F_v$  (variable fluorescence,  $F_v = F_m - F_o$ )，為暗適應後由 PSII 反應中心所放出之螢光放射量，可代表具活性之 PSII 反應中心的潛在量。
- (4)  $F_o'$  (minimum fluorescence in the light-adapted state)，照光下的最小螢光量。
- (5)  $F_s$  (the steady state fluorescence)，

光照下 PSII 經由電子傳遞鏈將電子傳至 PSI 達到穩定階段的螢光放射量。

- (6)  $F_m'$  (maximum fluorescence in the light-adapted state)，光照下 PSII 關閉時最大螢光放射量。
- (7) ETR (electron transport rate) =  $\Phi\text{PSII} \times 0.5 \times 0.84 \times \text{PPFD}$ ，電子傳遞速率。
- (8)  $\Delta F / F_m' = (F_v' / F_m') / (F_v / F_m)$ ，實際 PSII 效率之比例。
- (9) NPQ (non-photochemical quenching) =  $(F_m / F_m') - 1$ ，非光化學消散。
- (10)  $q_E = (F_mT - F_m') / F_m'$ ，NPQ 中最快反應的部分，T 為暗期時間 (2 分鐘)。
- (11)  $q_Z = (F_mT - F_m') / F_m'$ ，NPQ 中較慢反應的部分，T 為暗期時間 (4-30 分鐘)。
- (12)  $q_T = (F_mD30 - F_mT) / F_mT$ ，NPQ 中 (LHC) II 的磷酸化移動的部分，T 為暗期時間。
- (13)  $q_I = (F_mO - F_mD30) / F_mT$ ，NPQ 中光抑制的部分，T 為暗期時間。O 為未照光時。

### (三) 統計分析

以套裝軟體 PASW Statistics 18

與 SigmaPlot 10.0 進行葉綠素參數間線性、二次回歸分析與繪圖。使用 Tukey's HSD 分析 7 種光度下兩品種 ETR、NPQ、 $\Phi$ PSII 之間的差異。使用 TWO WAY ANOVA 分析兩品種與 7 種光度對於 ETR、NPQ、 $\Phi$ PSII、 $qE$ 、 $qE+qZ+qT$ 、 $qI$  和光抑制比例的交通效應。使用線性回歸分析  $\Phi$ PSII、 $qE$ 、 $qE+qZ+qT$ 、 $qT$  和光抑制之間的關係。

## 結果

### (一) 葉綠素螢光參數的光誘導變化

圖 1 顯示兩種文心蘭品種檸檬綠 (Honey Angel) 與黃金之星 (Golden Star) 之電子傳遞速率 (ETR)、非光化學消散 (NPQ) 和  $F_v/F_m$  & PSII 效能 ( $\Phi$ PSII) 光誘導時間過程變化。當從暗適應葉片突然暴露在 50 (L1)、100 (L2)、300 (L3)、500 (L4)、1000 (L5)、1500 (L6) 及 2000 (L7)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD 等 7 種光照下時，兩種文心蘭品種的 ETR (圖 1A、B) 在光誘導後 2 分鐘內迅速增加，低光 (L1-L4) 處理在 10 分鐘內可達到平衡，高光 (L5-L7) 處理則於 20 分鐘達到平

衡。光合誘導期間 NPQ 的變化，如圖 1C、D 所示，兩品種在光誘導期間，2 分鐘內迅速增加第 4 分鐘略為下降，其後較高光度處理呈線性增加，檸檬綠在 L1-L2 處理時，於 4 分鐘後 NPQ 可以維持較低水平；在 L3-L6 處理時，NPQ 於 4 分鐘後逐步增加至 50-60 分鐘時略為平緩；在高光 L7 處理時，NPQ 於 4 分鐘後迅速增加至光照結束。而黃金之星在 L1-L4 處理時，NPQ 模式與檸檬綠相似，惟於高光 L5-L7 時，NPQ 於 4 分鐘後迅速增加至光照結束，顯示高光對於黃金之星影響更大。在 PSII 效能方面，兩品種在 L1-L4 處理時，在光誘導期間 2 分鐘內迅速降低，隨後第 4 分鐘開始逐步上升，10 分鐘後達到平衡，顯示兩品種在低光的適應性，而檸檬綠 PSII 效能略高，惟在 L5-L7 處理時，兩品種 PSII 效能在光誘導期間 2 分鐘內迅速降低，就維持低水平至光照結束，顯示高光對於兩品種的影響。

### (二) 光保護及光抑制

而光誘導期間 60 分鐘結束後，在隨後的暗適應 30 分鐘內，兩種文心蘭品種對光的適應性，由圖 2 暗回復的實際 PSII 效率 ( $\Delta F/F'_m$ ) 與 PSII

的潛在量子效率 ( $F_v/F_m$ ) 可知，兩品種在 L1-L4 處理暗回復速率較快，在 D10-30 時已經到近 85%，在檸檬綠在 L5-L7 處理時暗回復速率較慢，在 D30 時僅回復到 46-70%，而黃金之星在 L5 處理於 D30 時仍可回復到 85%，在 L6-L7 處理於 D30 時可回復到 67-75%，顯示黃金之星光合系統回復能力較檸檬綠高。

因本試驗為品種及光度之兩因子試驗，故將各項葉綠素螢光參數進行複因子試驗 Two way ANOVA 分析 (表 1)。可知兩種文心蘭品種在 ETR 與  $\Phi PSII$  沒有顯著差異，於 NPQ 及其內含的光保護 ( $qE$ ,  $qZ+qT$ ,  $qE+qZ+qT$ ) 與光抑制 ( $qI$ ) 部分皆呈現顯著差異 ( $p \leq 0.05$ ,  $p \leq 0.01$ ,  $p \leq 0.001$ ,  $p \leq 0.0001$ )，在品種  $\times$  光度的交感效應上也呈現顯著差異 ( $p \leq 0.05$ ,  $p \leq 0.001$ ,  $p \leq 0.0001$ )，ETR 除外。而在光度因子則皆呈現顯著差異 ( $p \leq 0.0001$ )。

將 NPQ 分為光保護 ( $qE$ ,  $qE+qZ+qT$ ) 與光抑制 ( $qI$ ) 部分，並與  $\Phi PSII$  做相關性分析 (圖 3)，可知隨著  $\Phi PSII$  降低 (光度越強)，文心蘭不管哪個品種都相對提高光保護來應對，所以圖 3AB 都呈現顯著負相關

( $P < 0.0001$ )，且隨斜率的變化光保護程度以 ( $qE+qZ+qT$ ，圖 3B) 較 ( $qE$ ，圖 3A) 有效率，顯示光保護除了快速能量消散 ( $qE$ ) 外，( $qZ+qT$ ) 代表的葉黃素循環與 PSII 磷酸化現象也具有相當保護能力，同時也代表不同時期的光保護效果，而在  $\Phi PSII$  降低的同時，光抑制也會提高，所以  $qI$  與  $\Phi PSII$  也呈現顯著負相關 ( $p < 0.0001$ )。

而圖 4 為光保護 ( $qE$ 、 $qE+qZ+qT$ )、光抑制 ( $qI$ ) 與光抑制比例 (photoinhibition) 的關係，在檸檬綠方面 (圖 4A、B、C)，由圖 4A 可知在低光 L1-L4 處理時，當光抑制比例增加幅度不高時， $qE$  隨之應對調節，呈現顯著正相關 ( $p < 0.05$ )，但當光度提高至 L4-L7 時，光抑制比例大幅度提高時， $qE$  隨提高消散能力來降低光抑制，故呈現負相關 (無相關)，斜率也從 4.720 (L1-L4) 轉換成 -34.475 (L4-L7)。在圖 4B 可知當光保護中  $qZ+qT$  (葉黃素循環 + 反應中心磷酸化) 加入時，可讓檸檬綠低光適應範圍內提高至 L5，使其可以應對的光度達到  $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，增加的能量消散能力可從斜率的變化 -34.475 (L4-L7) 轉換至 -52.063 (L5-

L7) 可知。黃金之星方面 (圖 4D、E、F)，圖 4D 顯示黃金之星於 L1-L5 光抑制比例增加幅度相對 L5-L7 不高時， $qE$  隨之應對調節，呈現顯著正向線性關係 ( $p < 0.01$ )，但當光度提高至 L4-L7 時，光抑制比例大幅度提高時， $qE$  隨提高消散能力來降低光抑制，故呈現負向關係 (但無相關)，斜率也從 32.878 (L1-L4) 轉換成 -104.796 (L5-L7)，在高光時黃金之星  $qE$  顯示較具消散能力，在圖 4E 可知當光保護中  $qZ+qT$  加入時。在  $qI$  與光抑制比例的關係方面，可知無論何種光度下都呈現顯著正向線性關係 ( $p < 0.001$ )，顯示光保護  $qE$ 、 $qZ+qT$  (可調節) 與  $qI$  (不可調節) 的差異。

圖 5 為各 NPQ 比例組成，可知當光度越高  $qI$  越高，黃金之星在低光 L1-L4 時， $qI$  較檸檬綠低，但在高光 L5-L7 時， $qI$  較檸檬綠高，顯示黃金之星較不耐高光。

## 討論

### (一) 葉綠素螢光參數的光誘導變化

植物光合作用碳固定是需要由光來誘導，而植物光誘導現象會隨著其生態區位而有所不同 (Wong et al.,

2012)，如在樹冠和林下底層等棲地，葉片通常接收到變化量大的日照，而當光量突然地增加時，光合作用的誘導需要幾分鐘才能達到穩定性 (Allen and Pearcy, 2000; Wong et al., 2012)，在先前的試驗 (張等, 2021) 中，可知文心蘭品種‘檸檬綠’在光合曲線量測中，每種光度有 20-30 分的光誘導現象，這類較慢的氣孔開放，而不是較慢的光合生化作用，會導致水分利用效率提高 (Deans et al., 2019)。本次試驗未量測氣體交換，但圖 1A、B 的結果顯示在光合誘導的早期階段，2-10 分鐘內 ETR 增加速率比光合作用更快 (張等, 2021)，說明 ETR 的誘導比  $CO_2$  同化的更快 (Bai et al., 2008; Wong et al., 2012)，在這時期，吸收的光子可能多於光合作用中使用的光子。這種過量吸收的能量通常會導致光合系統效率降低 (Demmig-Adams et al., 1996; Kato et al. 2003; Adams et al., 2004)。

且當葉子由黑暗中暴露在光線下時，PSII 效率會隨著輻照度的增加而降低 (Weng et al., 2013; Acebron et al., 2021; Lin et al., 2021)。PSII 效率在強光下的降低主要是由於 NPQ 中的葉

黃素循環將多餘能量以熱量的形式消散 (Demmig-Adams and Adams, 1996; Jahns et al., 2009)。在葉黃素循環中，紫黃質 (V) 首先去環氧化成花黃素 (A)，然後再脫環氧化成玉米黃質 (Z) (Hager and Holocher, 1994; Demmig-Adams and Adams, 1996; Verhoeven et al., 1999)。而文心蘭在高光處理 (L5-L7) 下，兩品種的 NPQ 在 0-30 分鐘時迅速增加 (圖 1C、D)，尤其是‘黃金之星’增加幅度最大，顯示文心蘭不耐高光，對於低光環境 (L1-L4, 光量  $500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以下) 較能適應，能保持較高的 ETR (光合效能) 與較低的 NPQ (非光化學消散)，亦符合前人研究針對文心蘭生長期之光照強度，以遮蔭 50~70% 為宜 (Ackerman et al., 1985; Aldrich, 1991; Hew et al., 1994)，但表 1 可知兩種文心蘭品種在光化學效能相關參數上 (ETR 與 PSII) 沒有顯著差異，反而是在 NPQ 非光化學消散參數上有品種間差異，顯示對於能量消散的調適能力才是這兩品種最主要的差異。

## (二) 光保護及光抑制

由圖 2 可知在 L5-L7 的處理下，兩品種的實際 PSII 效率 ( $\Delta F/F'm$ ) 值

皆降低到 20% 以下 (未光照前的葉片 Fv/Fm 值為 100%)。在高光照下，PSII 效率降低的部分包括 PSII 的短期下調和光抑制 (Öquist et al., 1992; Müller et al., 2001; Adams et al., 2004)，前者 (PSII 的下調) 包括快速能量消散 (qE)，其在暗處理 20-30 分鐘內逐漸恢復，後者 (光抑制) 通常需要幾個小時甚至更長時間才能恢復 (Müller et al., 2001; Adams et al., 2004)，在暗恢復可知，‘檸檬綠’在高光處理後暗期 30 分鐘的 Fv/Fm 值恢復到 68.6-86.3% (圖 2B); ‘檸檬綠’則恢復到 46.2-70.8% (圖 2A)，顯示‘黃金之星’對於光傷害的恢復速度較慢，而高光下時的光抑制現象，對照陳 (2007) 及王等 (2015) 針對文心蘭光合特性量測試驗有相似的結果，惟兩品種對於低光處理 (L1-L4) 處理後暗期 30 分鐘的 Fv/Fm 值恢復到 80% 以上，顯示兩品種對於光量  $500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以下較有適應性。以未光照前的葉片 Fv/Fm 值為 100% 和暗處理後 30 分鐘的相對 Fv/Fm 值的比率，可反映光抑制程度 (Weng et al., 2011)，因此， $\Delta F/F'm$  可作為早期快速監測及預警指標，以即時發現文心蘭高光量的不

耐受性。

由於 NPQ 是保護光合系統的重要機制 (Müller et al., 2001; Murchie and Niyogi, 2011)，在光誘導過程中，NPQ 的變化與光合速率密切相關。NPQ 根據它們的形成和暗回復分為不同的組成部分 (Müller et al., 2001)。其中，qI 是由光抑制引起的，而不是光保護作用，qE 與光系統的能量消散和光保護作用有關。一般而言，當 PSII 吸收過多能量時，類囊體腔和基質之間的 pH 梯度會誘導 qE 機制與葉黃素循環，保護 PSII 免受光抑制 (Gilmore, 1997; Müller et al., 2001) qE 值越高，光保護機制強度越強。由圖 3 可知當  $\Phi_{PSII}$  降低 (光度越強) 時，文心蘭不管哪個品種都相對提高光保護來應對，且隨斜率的變化光保護程度以  $qE+qZ+qT$  (slope = -2.403 & -2.568) (圖 3B) 較  $qE$  (slope = -0.789 & -0.972) (圖 3A) 有效率，顯示光保護除了快速能量消散 (qE，圖 4A、D) 外， $qZ+qT$  代表的葉黃素循環與 PSII 磷酸化現象也具有相當保護能力 (圖 4B、E)，同時也代表不同光誘導時期的光保護效果，而隨著光度提高使  $\Phi_{PSII}$  降低的同時，光抑制也會提高 (圖 4C、F)，

顯示高光導致較高的過剩能量，所產的光抑制現象 (Demmig-Adams et al., 2006; Wong et al., 2014, 2016)。而圖 1 顯示，高光處理 (L5-L7) 雖然會大幅提高兩品種的 NPQ，但是提高的部分是光抑制的部分 (qI)，與光保護有關的 qE 反而降低 (圖 5)。<sup>1</sup> 黃金之星<sup>2</sup> 之 NPQ 增加幅度較<sup>3</sup> 檸檬綠<sup>4</sup> 為大，增加的原因在於 qI 的大幅提高，因此具有較高的過剩能量和較低的光保護作用，從而具有較高的光抑制作用 (Demmig-Adams et al., 2006; Wong et al., 2014b, 2016)。然而先前試驗可知<sup>5</sup> 檸檬綠<sup>6</sup> 的光飽和點 (light saturation point, LSP) 在 1,200-1,500  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (張等, 2021)，對比本次試驗光抑制現象可知維持光飽和點非文心蘭最適生長的光量。

綜上可知文心蘭兩品種在低光處理 (L1-L4) 時，暗回復快速且光抑制現象較低，顯示兩品種適合光量 500  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以下的長時間照射，再綜合其光合特性 (張等, 2021) 及下午氣孔關閉的特性 (陳, 2007)，可知在文心蘭的栽培管理，在人工光源的補光技術上 (詹等, 2021)，光量應介於 300-500  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，且在

增加碳累積而於日出前的提早人工補光方面，應可在這光量範圍內維持 1 小時的照射，以利增加碳累積及避免嚴重光抑制損壞光合系統。

### 結論

文心蘭兩品種光誘導試驗能反映其對光量環境之適應性：

(1) 兩品種光誘導的過程中，ETR 在 2-10 分鐘快速增加，光化學系統反應時間快，在時間差內，需要靠光保護來消散過多能量。

(2) 兩品種適合光量  $500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  以下的長時間 (1 hr) 照射，其暗回復快速及光抑制程度較低。

(3) 人工光源的補光技術，光量應介於  $300-500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，以避免嚴重光抑制損壞光合系統。

(4) 兩品種不耐高光環境 ( $1,000-2,000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )，高光導致過多能量產生，使 qE 降低，提高 qI，兩者都會增加光抑制比例，為可應用的生理監測指標。

### 參考文獻

王經文、廖天賜、陳忠義、翁韶良、陳明男、黃士元。2020。倒卵葉

水筆仔與紅海欖苗木於高鹽度和淹水處理下光合作用之探討。台灣生物多樣性研究 22(4): 331-352。

王燕君、張樂萍、潭志勇、王亞平。2015。四種文心蘭的光合作用特徵研究。現代農業科技第 16 期：166-167 頁。

陳筱薇。2007。環境因子對文心蘭光合作用之影響。國立台灣大學生物資源暨農學院園藝學系。碩士論文。125 頁。

張允瓊、李侖。2020。溫度及肥料濃度對文心蘭 (*Oncidium Gower Ramsey*) 假球莖生長及開花品質之影響。宜蘭技術學報 (4)：67-76 頁。

張嘉滿、陳忠義、沈家毅、林荏沂、賴佑翔、王經文。2021。不同光度下對文心蘭‘檸檬綠’氣體交換與葉綠素螢光之影響。台灣生物多樣性研究 23(4): 43-64。

翁韶良、陳忠偉、翁仁憲。2014。四種不同光適應性蕨類植物於光誘導期間之能量消散與光抑制。台灣生物多樣性研究 18 (3): 173-189。

- 詹庭筑、廖晨皓、蔡宛育、易美秀。  
2021。文心蘭智能補光技術研發  
與整合應用。臺中區農業專訊  
112期：4-8頁。
- Abreu, P. P., Souza, M. M., de Almeida,  
A. F., Santos, E. A., de Oliveira,  
J. C. F. and Figueiredo, A. L.  
2014. Photosynthetic responses of  
ornamental passion flower hybrids  
to varying light intensities. *Acta  
Physiol. Plant* 36:1993–2004.
- Acebron, K., Matsubara, S., Jedmowski,  
C., Emin, D., Muller, O. and  
Rascher, U. 2021. Diurnal dynamics  
of nonphotochemical quenching in  
*Arabidopsis npq* mutants assessed  
by solar-induced fluorescence and  
reflectance measurements in the  
field. *New Phytologist* 229: 2104–  
2119.
- Ackerman, J. D. and J. C. M. Oliver.  
1985. Reproductive biology of  
*Oncidium avrieqatum*: moon  
phases, pollination and fruit set.  
*Amer. Orchid Soc. Bull.* 54(3): 326-  
329.
- Adams, W. W., Zarter, C. R., Ebbert,  
V. and Demmig-Adams, B.  
2004. Photoprotective strategies  
of overwintering evergreens.  
*BioScience* 54:41–49.
- Aldrich, A. 1991. Equitant *Oncidium*  
culture—a practical approach.  
*Amer. Orchid Soc. Bull.* 60:314-  
315.
- Allen, M. T. and R. W. Pearcy.  
2000. Stomatal behavior and  
photosynthetic performance  
under dynamic light regimes in a  
seasonally dry tropical rain forest.  
*Oecologia* 122(4): 470-478.
- Banks, J. M. 2017. Continuous  
excitation chlorophyll fluorescence  
parameters: A review for  
practitioners. *Tree Physiol* (37):  
1128–1136.
- Bai, K. D., D. B. Liao., D. B. Jiang and  
K. F. Cao. 2008. Photosynthetic  
induction in leaves of co-occurring  
*Fagus lucida* and *Castanopsis  
lamontii* saplings grown in  
contrasting light environments.  
*Trees* 22(4): 449-462
- De, L. C. 2020. Morphological diversity

- in orchids. *International Journal of Botany Studies* (5): 229-238.
- Deans, R. M., T. J. Brodribb, F. A. Busch and G. D. Farquhar. 2019. Plant water-use strategy mediates stomatal effects on the light induction of photosynthesis. *New Phytol* 222(1): 382-395.
- Demmig-Adams, B. and W. W. Adams III. 1996. The role of the xanthophyll cycle carotenoids in protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science* 1: 21-26.
- Demmig-Adams, B., Adams, W. W., III, Barker, D. H., Logan, B. A., Bowling, D. R. and Verhoeven, A. S. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol. Plant.* 98: 253-264.
- Demmig-Adams, B., Ebbert, V., Mellman, D. L., Mueh, K. E., Schaffer, L., Funk, C., Zarter, C. R., Adamska, I., Jansson, S. and Adams, W. W. III. 2006. Modulation of PsbS and flexible vs. sustained energy dissipation by light environment in different species. *Physiol. Plantarum* 127: 670-680.
- Gilmore, A. M. 1997. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiologia Plantarum* 99:197-209.
- Hager, A. and Holocher, K. 1994. Localization of the xanthophyll-cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase within the thylakoid lumen and abolition of its mobility by a (light-dependent) pH decrease. *Planta* 192: 581-589.
- Hew, C. S. and Yong J. W. H. 1994. Growth and photosynthesis of *Oncidium* 'Goldiana'. *J. Hort. Sci.* 69: 809-819.
- Jahns, P., Latowski, D. and Strzalka, K. 2009. Mechanism and regulation of the violaxanthin cycle: The role of antenna proteins and membrane lipids. *Biochim. Biophys. Acta* 1787: 3-4.
- Johnson, M. P. and Ruban, A. V. 2011. Restoration of rapidly reversible

- photoprotective energy dissipation in the absence of PsbS protein by enhanced  $\Delta pH$ . *J Biol Chem* 286: 19973–19981.
- Kato, M. C., Hikosaka, K., Hirotsu, N., Makino, A. and Hirose, T. 2003. The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms determines the rate of photoinactivation in photosystem II. *Plant Cell Physiol* 44: 318–325.
- Lavaud, J. and Lepetit, B. 2013. An explanation for the inter-species variability of the photoprotective non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in diatoms. *Biochim Biophys Acta* 1827: 294–302.
- Lin, H. H., Lin, K. H., Jiang, J. Y., Wang, C. W., Chen, C. I., Huang, M. Y. and Weng, J. H. 2021. Comparisons between yellow and green leaves of sweet potato cultivars in chlorophyll fluorescence during various temperature regimes under high light intensities. *Scientia Horticulturae* 88: 110335.
- Maxwell, K. and Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *J Exp Bot* 51: 659–668.
- Müller, P., Li, X. P. and Niyogi, K. K. 2001. Non-photochemical quenching: A response to excess light energy. *Plant Physiol* 125: 1558–1566.
- Murchie, E. H. and Niyogi, K. K. 2011. Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis. *Plant Physiol* 155: 86–92.
- Öquist, G., Anderson, J.M., McCaffery, S. and Chow, W. S. 1992. Mechanistic differences in photoinhibition of sun and shade plants. *Planta* 188: 422–31.
- Quick, W. P. and Stitt, M. 1989. An examination of factors contributing to non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in barley leaves. *Biochim Biophys Acta* 977: 287–296.
- Verhoeven, A. S., Adams III, W. W. and Demmig-Adams, B. 1999. The

- xanthophyll cycle and acclimation of *Pinus ponderosa* and *Malva neglecta* to winter stress. *Oecologia* 118: 277–287.
- Weng, J. H., Chen, L. F., Jiang, C.Y., Shih, F. C. and Chen, H. Y. 2011. A comparison between yellow-green and green cultivars of four vegetable species in pigments, ascorbate, photosynthesis, energy dissipation, and photoinhibition. *Photosynthetica*. 49: 361–370.
- Weng, J. H., Wong, S. L., Lin, R. J. and Jhaung, L. H. 2013. Quantitative effects of temperature and light intensity on PSII efficiency of mango leaves under artificial and natural conditions. *Journal of Forest Research* 18: 371-378.
- Wong, S. L., C. W. Chen, H. W. Huang and J. H. Weng. 2012. Using combined measurements for comparison of light induction of stomatal conductance, electron transport rate and CO<sub>2</sub> fixation in woody and fern species adapted to different light regimes. *Tree Physiology* 32(5): 535-544.
- Wong, S. L, Huang, M. Y., Chen, C. W. and Weng, J. H. 2014. Light induction of nonphotochemical quenching, CO<sub>2</sub> fixation, and photoinhibition in woody and fern species adapted to different light regimes. *Photosynthetica* 52: 272–280.
- Wong, S. L, Chen, C. W. and Weng, J. H. 2016. Energy quenching and photoinhibition during light induction in four fern species. *TW J. Biodivers* 18:173–189.

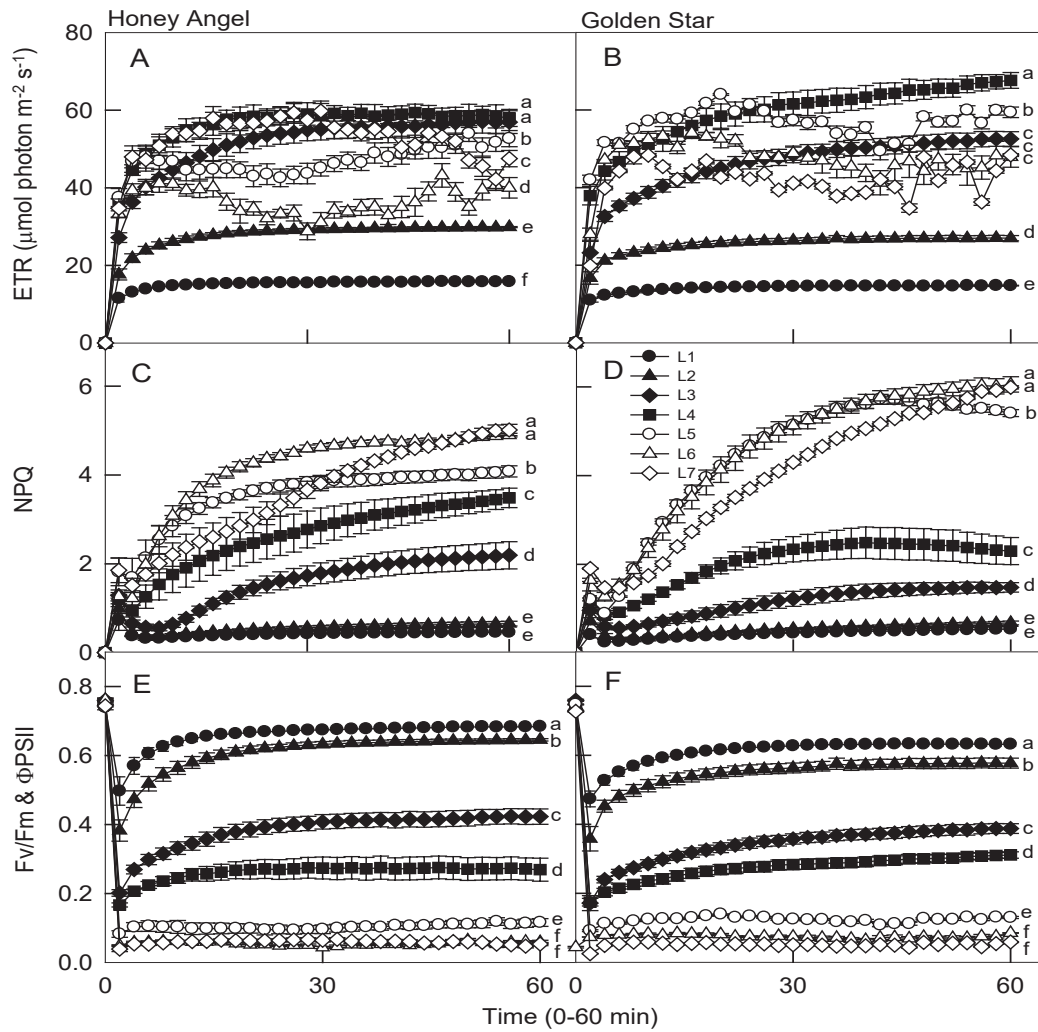


圖 1. 文心蘭切花品種‘檸檬綠’ (*Oncidium Gower Ramsey* ‘Honey Angel’) 及‘黃金之星’ (Golden star) 在 25 °C 和光照 50 (L1)、100 (L2)、300 (L3)、500 (L4)、1000 (L5)、1500 (L6) 和 2000 (L7)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD 下照射 60 分鐘內進行測量之葉綠素螢光參數，圖 A、B 為電子傳輸速率 (electron transport rate, ETR)，圖 C、D 為非光化學消散 (non-photochemical quenching, NPQ) 與圖 E、F 為 Fv/Fm 和 PSII 效率 ( $\Phi\text{PSII}$ )。每個點代表 5 片葉子的平均值。Error bar = standard error。不同的字母表示在七種光照下 Tukey’s HSD 分析的顯著差異 ( $P < 0.05$ )。

**Fig.1.** Time-course variations in electron transport rate (ETR, panels A and B), non-photochemical quenching (NPQ, panels C and D), and Fv/Fm & PSII efficiency ( $\Phi\text{PSII}$ , panels E and F) for ‘Honey Angel’ and ‘Golden Star,’ respectively. Measurements were made at 25 °C under 50 (L1), 100 (L2), 300 (L3), 500 (L4), 1,000 (L5), 1500 (L6) and 2000 (L7)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD. Each data point represents the mean of five leaves. Data are mean  $\pm$  standard error (SE). Different letters indicate significant differences in the Tukey’s HSD analyses at seven illuminations ( $P < 0.05$ ).

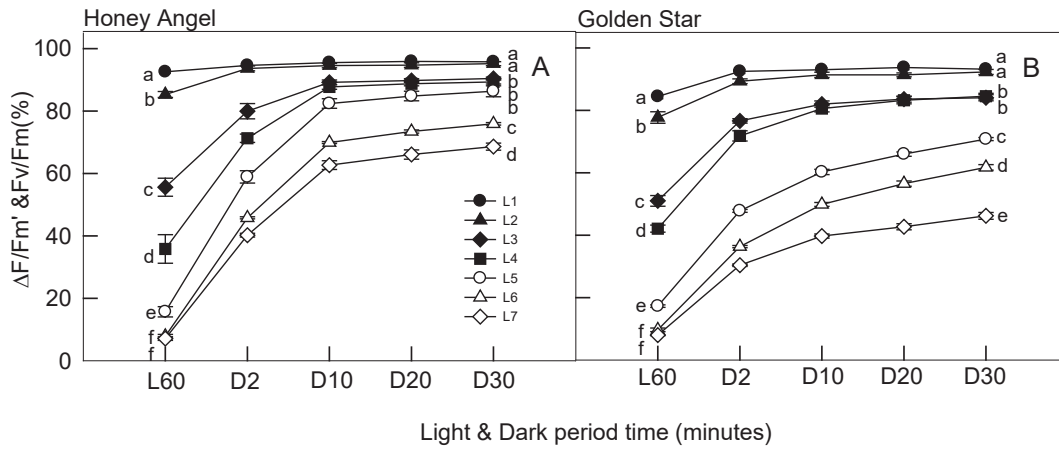


圖 2. 文心蘭切花品種‘檸檬綠’ (*Oncidium Gower Ramsey* ‘Honey Angel’, 圖 A) 及‘黃金之星’ (Golden star, 圖 B) 在 25 °C 和光照 50 (L1)、100 (L2)、300 (L3)、500 (L4)、1000 (L5)、1500 (L6) 和 2000 (L7)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD 下照射 60 分後，進行暗適應 30 分鐘時所測量之葉綠素螢光參數，實際 PSII 效率 ( $\Delta F/F'm$ ) 和 PSII 潛在量子效率 ( $Fv/Fm$ ) (光照前相同葉子的  $Fv/Fm$  值為 100%)。每個點代表 5 片葉子的平均值。Error bar = standard error。不同的字母表示在七種光照下 Tukey’s HSD 分析的顯著差異 ( $P < 0.05$ )。

**Fig.2.** Time-course variations in relative value of actual PSII efficiency ( $\Delta F/F'm$ ) and potential quantum efficiency of PSII ( $Fv/Fm$ ) for *Oncidium Gower Ramsey* ‘Honey Angel’ (panel A) and ‘Golden Star’ (panel B). Among them,  $Fv/Fm$  value of the same leaves before illumination was treated as 100%. Each data point represents the mean of five leaves. Data are mean  $\pm$  SE. Different letters indicate significant differences in the Tukey’s HSD analyses at seven illuminations ( $P < 0.05$ ).

表1. 文心蘭切花品種‘檸檬綠’ (*Oncidium* Gower Ramsey ‘Honey Angel’, A)及‘黃金之星’ (Golden star, B) 在 25 °C 和 光照 50 (L1)、100 (L2)、300 (L3)、500 (L4)、1000 (L5)、1500 (L6) 和 2000 (L7)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD 下照射 60 分與暗適應 30 分鐘後，進行品種 (V) 及光強度 (L) 對各項葉綠素螢光參數 (ETR、NPQ、 $\Phi\text{PSII}$ 、photoinhibition、qE、qZ+qT、qE+qZ+qT 與 qI) 的複因子試驗 (主效應及交感效應) 之 TWO-ANOVA 分析。

**Table 1.** Analysis of variance of the effects of variety (V) and light intensity (L), and their interactions (V×L) on ETR, NPQ,  $\Phi\text{PSII}$ , photoinhibition, qE, qZ+qT, qE+qZ+qT, and qI of per plant. Measurements were made at 25 °C under 50 (L1), 100 (L2), 300 (L3), 500 (L4), 1,000 (L5), 1500 (L6), and 2000 (L7)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD.

Parameter	Main effect			
	variety (V)		light intensity (L)	
	F and p value with significance			
	F	p	F	p
ETR	2.20	0.144 <sup>NS</sup>	62.34	0.0000****
NPQ	8.51	0.005**	407.60	0.0000****
$\Phi\text{PSII}$	2.79	0.100 <sup>NS</sup>	760.44	0.0000****
photoinhibition	447.80	0.0000****	448.89	0.0000****
qE	15.22	0.0002***	71.54	0.0000****
qZ+qT	5.70	0.020*	132.94	0.0000****
qE+qZ+qT	14.62	0.0003***	133.74	0.0000****
qI	43.95	0.0000****	406.81	0.0000****
Trait	Interaction effect			
	V x L			
	F and p value with significance			
	F	p		
ETR	1.74	0.128 <sup>NS</sup>		
NPQ	20.01	0.0000****		
$\Phi\text{PSII}$	4.94	0.0004***		
photoinhibition	33.99	0.0000****		
qE	17.25	0.0000****		
qZ+qT	2.77	0.020*		
qE+qZ+qT	6.83	0.0000****		
qI	23.65	0.0000****		

\*  $p \leq 0.05$ , \*\*  $p \leq 0.01$ , \*\*\*  $p \leq 0.001$ , \*\*\*\*  $p \leq 0.0001$ , NS, Non-significant difference; n = 35 and 10 plants (replicates) for variety and LI, respectively, and n= 70 for all interaction effects (V x L).

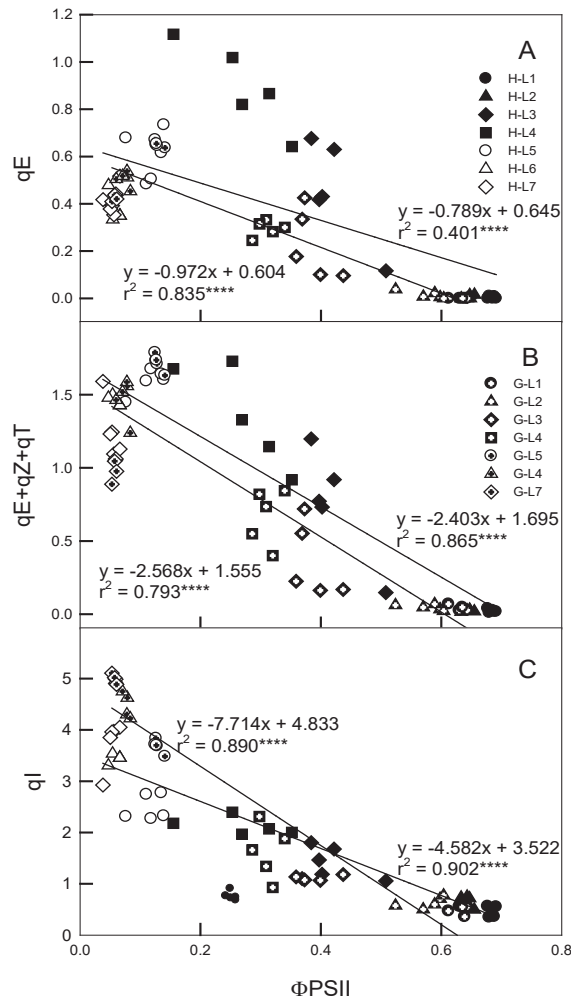


圖 3. 文心蘭切花品種‘檸檬綠’ (*Oncidium Gower Ramsey* ‘Honey Angel’, 實心與空心) 及‘黃金之星’ (Golden star, 加號) 在 25 °C 和 光照 50 (L1)、100 (L2)、300 (L3)、500 (L4)、1000 (L5)、1500 (L6) 和 2000 (L7)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD 下照射 60 分鐘後，進行暗適應 30 分鐘時所測量之葉綠素螢光參數，PSII 效率 ( $\Phi\text{PSII}$ ) 與 NPQ 最快的能量消散 (energy-dependent quenching, qE, 圖 A)、光保護消散 (photoprotection quenching, qE + qZ + qT, 圖 B) 及光抑制消散 (photoinhibitory quenching, qI, 圖 C) 之相關性。\*\*\*\* 表示  $P < 0.0001$ 。

**Fig.3.** The relationships between PSII efficiency ( $\Phi\text{PSII}$ ) and photoinhibition to energy-dependent quenching (qE, panel A), photoprotection quenching (qE + qZ + qT, panel B), and photoinhibitory quenching (qI, panel C) for *Oncidium Gower Ramsey*, ‘Honey Angel’ (with solid and open symbols) and ‘Golden Star’ (with cross symbol). Measurements were made at 25 °C under 50 (L1), 100 (L2), 300 (L3), 500 (L4), 1000 (L5), 1500 (L6), and 2000 (L7)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD in 60 minutes. \*\*\*\* =  $P < 0.0001$ .

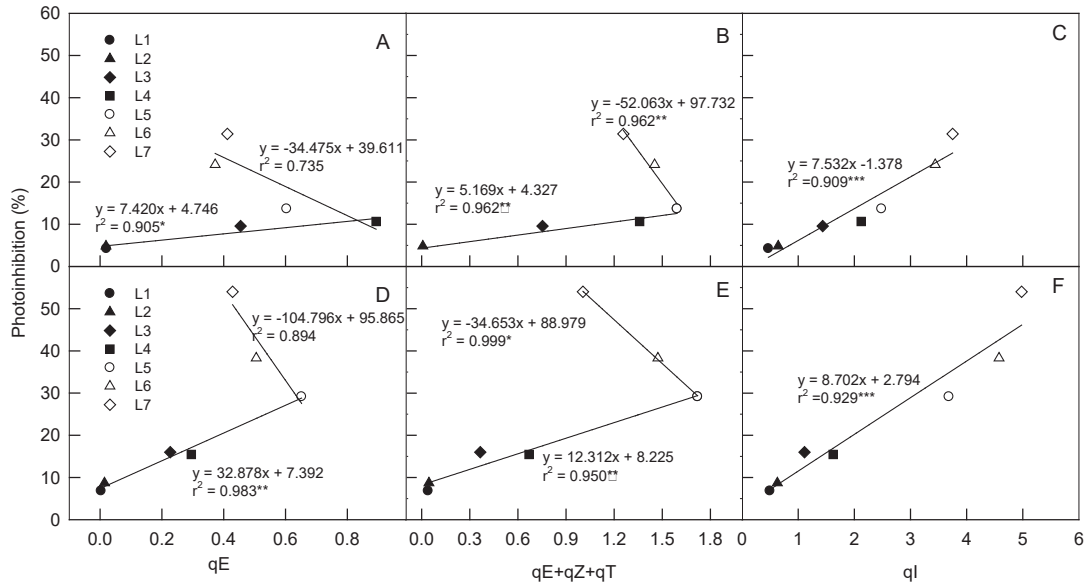


圖 4. 文心蘭切花品種 ‘檸檬綠’ (*Oncidium* Gower Ramsey ‘Honey Angel’, 圖 A、B、C) 及 ‘黃金之星’ (Golden star, 圖 D、E、F) 在 25 °C 和光照 50 (L1)、100 (L2)、300 (L3)、500 (L4)、1000 (L5)、1500 (L6) 和 2000 (L7)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD 下照射 60 分鐘後，進行暗適應 30 分鐘時所測量之葉綠素螢光參數，光抑制比例 (%) 與 NPQ 最快的能量消散 (energy-dependent quenching, qE, 圖 A、D)、光保護消散 (photoprotection quenching, qE + qZ + qT, 圖 B、E) 及光抑制消散 (photoinhibitory quenching, qI, 圖 C、F) 之相關性。\* 表示  $P < 0.05$ 。\*\* 表示  $P < 0.01$ 。\*\*\* 表示  $P < 0.001$ 。\*\*\*\* 表示  $P < 0.0001$ 。

**Fig. 4.** The relationships between photoinhibition (%) and energy-dependent quenching (qE), panels A, D), photoprotection quenching (qE + qZ + qT, panels B, E), and photoinhibitory quenching, qI, panels C, F) for *Oncidium* Gower Ramsey ‘Honey Angel’ (panels A~C) and ‘Golden Star’ (panels D~F). Measurements were made at 25 °C under 50 (L1), 100 (L2), 300 (L3), 500 (L4), 1000 (L5), 1500 (L6), and 2000 (L7)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD in 60 minutes. Each data point represents the mean of five leaves. \* =  $P < 0.05$ , \*\* =  $P < 0.01$ . \*\*\* =  $P < 0.001$ .

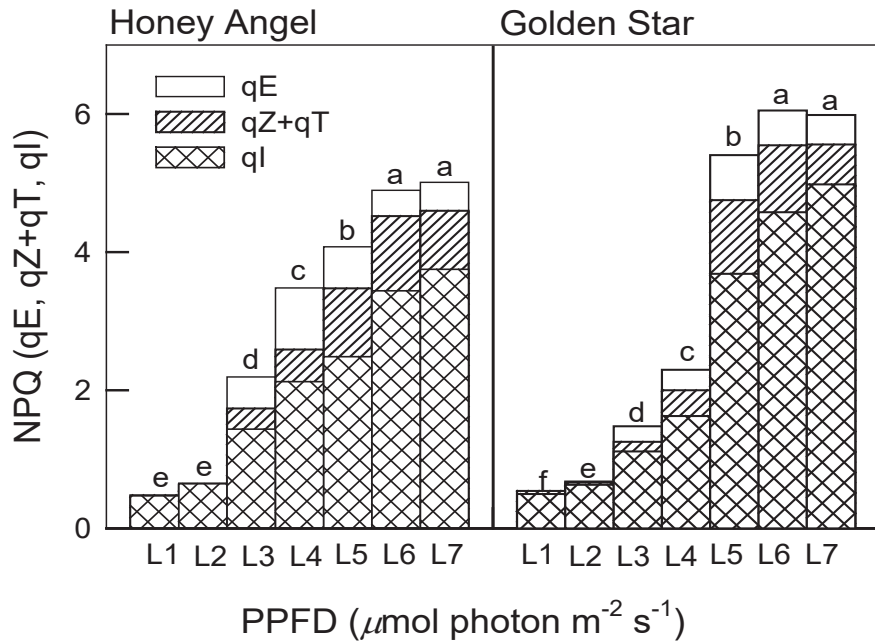


圖 5. 文心蘭切花品種‘檸檬綠’ (*Oncidium* Gower Ramsey ‘Honey Angel’, 圖 A) 及‘黃金之星’ (Golden star, 圖 B) 在 25 °C 和光照 50 (L1)、100 (L2)、300 (L3)、500 (L4)、1,000 (L5)、1500 (L6) 和 2000 (L7)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD 下照射 60 分後，進行暗適應 30 分鐘時所測量之葉綠素螢光參數，NPQ 中最快的能量消散 (energy-dependent quenching, qE)、較慢的能量消散 (photoprotection quenching, qZ+qT) 與光抑制消散 (photoinhibitory quenching, qI) 之組成。不同的字母表示在七種光照下 Tukey’s HSD 分析的顯著差異 ( $P < 0.05$ )。

**Fig. 5.** The composition of NPQ in qE, qZ+qT, and qI for *Oncidium* Gower Ramsey, Honey Angel (panel A) and Golden Star (panel B). Measurements were made at 25 °C under 50 (L1), 100 (L2), 300 (L3), 500 (L4), 1000 (L5), 1500 (L6) and 2000 (L7)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD in 60 minutes and after dark period 30 minutes. Each data point represents the mean of 5 leaves. Different letters indicate significant differences in the Tukey’s HSD analyses at seven illuminations ( $P < 0.05$ ).