

葉綠素螢光在植物生態生理學研究之應用

Applications of Chlorophyll Fluorescence in Plant Eco-physiological Research

王經文¹ 黃盟元² 陳忠偉³ 陳忠義⁴ 翁韶良^{1*} 翁仁憲^{2*}

Ching-Wen Wang¹, Meng-Yuan Huang², Chung-Wei Chen³, Chung-I Chen⁴, Shau-Lian Wong^{1*}, Jen-Hsien Weng^{2*}

¹ 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

² 國立中興大學生命科學系 402 台中市南區國光路 250 號

³ 行政院農業委員會茶業改良場魚池分場 555 南投縣魚池鄉中山路 270 巷 13 號

⁴ 國立屏東科技大學森林學系 912 屏東縣內埔鄉學府路 1 號

¹ Assistant research fellow, Endemic Species Research Institute. No.1, Minsheng E. Rd., Jiji Township, Nantou County 55244, Taiwan.

² Assistant research fellow, Tea Research and Extension Station, No. 13, Ln. 270, Zhongshan Rd., Yuchi Township, Nantou County 555009, Taiwan.

³ Department of Life Sciences and Innovation and Development Center of Sustainable Agriculture, National Chung Hsing University, Taichung, 40227, Taiwan.

⁴ Department of Forestry, National Pingtung University of Science and Technology, Pingtung 91201, Taiwan.

* 通訊作者 : shaulian@tesri.gov.tw; jhweng@mail.cmu.edu.tw

*Corresponding author : shaulian@tesri.gov.tw; jhweng@mail.cmu.edu.tw

摘要

葉綠素螢光可作為光合作用研究之有用探針，能反映光合作用的光能吸收、消散及傳遞等訊息，並與光合系統 II 效率、電子傳遞速率、質子梯度、ATP 合成及二氧化碳固定等「生理現象」相關。是植物逆境生理及生態生理學研究上的重要指標，可應用於農業生產、棲地復育及生態監測等方面。近年來，在葉綠素螢光測定之試驗設計，以及螢光參數的進階應用上，均有長足進步，使其在植物生態生理之應用更加廣泛。葉綠素螢光測定技術具有測定簡單、快速、準確性高、非破壞性及儀器輕巧等優點，可在野外現場大量測定，提供各項光生理參數。惟葉綠素螢光牽涉到複雜的生理機制，因此，做好試驗設計及拿捏測定時機是為成功關鍵。

關鍵詞：葉綠素螢光、光合系統 II 效率、電子傳遞速率、非光化學消散、光保護、光抑制

Abstract

Chlorophyll fluorescence is a useful tool for photosynthesis research. It can reflect the light reaction process of photosynthesis, such as absorption, quenching and transfer, efficiency of photosystem II, electron transport rate, proton gradient, ATP synthesis, and CO₂ fixation. Therefore, chlorophyll fluorescence can provide several important indicators for stress- and eco-physiological researches of plants in the fields of agricultural production, habitat construction, and ecological monitoring. In recent years, great progress has been made in experimental design and advanced applications of chlorophyll fluorescence parameters, making it more widely used in the plant eco-physiology field. The chlorophyll fluorescence measurement has the advantages of being simple, fast, reliable, non-destructive, and as a light instrument; it also provides various photo-physiological parameters in large quantities in the field. However, chlorophyll fluorescence involves many complicated physiological mechanisms. Therefore, the experimental design of a

research and the timing to determine these parameters are very important.

Key words: Chlorophyll fluorescence, PSII efficiency, electron transport rate, non-photochemical quenching, photoprotection, photoinhibition

縮寫表

Fv/Fm, Potential quantum efficiency of PSII, 光合系統 II 最大光化學潛能

$\Delta F/F_m'$, Actual quantum efficiency of PSII, 光合系統 II 實際效率

ETR, Electron transport rate, 電子傳遞速率

NPQ, Non-photochemical quenching, 非光化學消散

qE, Energy-dependent quenching, 依賴葉黃素循環之熱消散 (較快的部分)

qZ, Xanthophyll cycle-dependent energy quenching, 依賴葉黃素循環之熱消散 (較慢的部分)

qT, phosphorylation shift-dependent quenching, 依賴磷酸化轉變消散

qI, Photoinhibitory quenching, PSII 的傷害所造成的光抑制

公式表

- (1) F_0 (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, $F_v = F_m - F_0$), 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_0' (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) = $\Phi_{PSII} \times 0.5 \times 0.84 \times PPFD$ ，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) $qE = (F_mT - F_m') / F_m'$ ，NPQ 中最快反應的部分，T 為暗期時間 (2 分鐘)。

(11) $qZ = (F_mT - F_m') / F_m'$ ，NPQ 中較慢反應的部分，T 為暗期時間 (4-30 分鐘)。

(12) $qT = (F_mD30 - F_mT) / F_mT$ ，NPQ 中 (LHC) II 的磷酸化移動的部分，T 為暗期時間。

(13) $qI = (F_mO - F_mD30) / F_mT$ ，NPQ 中光抑制的部分，O 為未照光時，T 為暗期時間。

一、前言

植物生態生理學就乃是：探討植物對環境反應及適應之生理機制的科學。綠色植物藉由光合作用，利用太陽能將無機物同化 (assimilation) 成有機物。同化能力會影響植物之生產力，對經濟植物及整個生態系均有深遠的影響，同化能力會受到自然環境條件及植物本身之生態生理特性之影響。植物之光合特性通常會因其生活型態、生長環境以及演替類型而異 (Wong et al. 2016)。研究不同物種之光合作用和環境間之關係是植物生態生

理研究，及稀有物種經營管理之重要手法。

台灣的面積雖然不大，卻擁有複雜的生物棲地，如平地到海拔近 4,000 m 之高山，溫度每升高 100 m，氣溫約降低 0.5 °C。年降雨量也可從澎湖之 1,000 mm 至山區之 3,000 mm 以上，加上坡度及坡向之影響更形複雜。各種植物為了適應不同的環境，在形態及生理上亦有不同的表現，因此擁有相當高歧異度的植物相。這樣的環境是探討植物生態生理的良好場所，但是欲得知在野外自然條件下，植物

於不同環境因子下之光合特性，傳統上必須使用複雜且操作繁瑣之儀器，親臨現場接觸植物才能準確獲得，所以對現場測定而言，相當不容易進行。若能利用較簡單的方法，將對植物生態生理之研究有莫大之助益，近年發展之葉綠素螢光測定已可解決很多問題。由於葉綠素螢光之測定具有儀器輕巧，測定簡單、省時、方便、準確性高及非破壞性等優點，並可作為長時間追蹤 (Weng et al. 2005)，以了解植物長期的生理反應，可以取代氣體交換測定過程繁瑣、儀器昂貴及移動較不便的缺點，可在野外現場獲得大量資料，更有利於生態生理研究或生態監測 (Weng 2006; Wong et al. 2012a)。

二、葉綠素螢光之生理意義

植物在進行光合作用時，葉綠素會吸收光能，其所吸收之光能除了用作光合作用 (光化學消散, photochemical quenching) 之外，多餘的能量會以熱或螢光的方式消散 (非光化學消散,

non-photochemical quenching)，若無法消散時，過剩光能會使光系統活性降低，影響光合效率及葉綠素螢光，即是所謂光抑制 (photoinhibition) (Demmig-Adams and Adams 1992; Demmig-Adams et al. 1996; Maxwell and Johnson 2000; Müller et al. 2001)。在不同條件下，以上三種能量 (光合作用、非光化學消散、過剩光能) 會互相消長，故測定葉綠素螢光可獲得植物之光合效率及光能消長之許多訊息 (Demmig-Adams et al. 1996; Maxwell and Johnson 2000; Müller et al. 2001)。而且葉綠素螢光之測定簡便迅速，只需數秒即可測得一筆資料，又可在野外現場做作非破壞性連續測定，故成為植物生理及生態生理研究之重要手法 (Maxwell and Johnson 2000)。

三、重要葉綠素螢光參數之介紹及應用例

葉綠素螢光參數很多 (Demmig-Adams et al. 1996; Roháček and Barták 1999; Maxwell and Johnson 2000)，在此只介紹幾種較重要者。

(一)、**Fv/Fm: PSII** 的最大光化學潛能，判定植物受逆境危害程度之重要指標

Fv/Fm 值乃葉片經 20-30 分鐘，或隔夜之暗適應後，所測得葉綠素螢光之可變 (Fv) 與最大 (Fm) 量螢光比值，其中 Fv 為最大螢光值 (Fm) 減去基礎螢光值 (Fo) 所得。Fv/Fm 可代表光系統 II (PSII) 的最大光化學潛能，為判定植物受逆境危害程度之重要指標 (Roháček and Barták 1999; Maxwell and Johnson 2000)。如低溫會使酵素活性降低，缺水會促使氣孔關閉阻礙 CO₂ 進入葉片，此二者都會使光合作用之暗反應能力下降，如又遇到強光時，植物所吸收之光能容易過剩，會導致光合效率的下降 (Da'Matta et al. 1997; Kao et al. 1998; Warren et al. 1998; Liu et al. 2020)。其他環境條件如高溫也會使植物所吸收之光能容易過剩，而抑制光合作用 (Thomas and Turner 2001; Colom et al. 2003; Slavka et al. 2019)。測定葉片之 Fv/Fm 值即可偵出 PSII 受影響之程度，相關文獻不勝枚舉，但是要清楚黑暗中及照光

下 PSII 效率之變化情形，才能做好實驗設計及拿捏測定時機。

圖 1 乃以甘露醇 (mannitol) 所造成不同程度滲透壓之水分逆境處理後，榕樹 (*Ficus microcarpa*) 葉片在未照光前、強光照射期間及之後的黑暗處理期間，其 PSII 之光化學效率，包括在暗處測得之最大光化學潛能 (Fv/Fm)，及在光線照射下，PSII 之實際光化學效率 ($\Delta F/Fm'$) 之變化情形 (Weng et al. 2011)。如圖所示，榕樹切斷葉片經不同程度的水分逆境處理 15 小時後 (圖 1 之 Time 0 hr)，只要不照光，其 Fv/Fm 仍能維持在正常值 (≈ 0.8) 附近。但是一開始照光後，其 $\Delta F/Fm'$ 即迅速降低。在關燈後之 20 分鐘內，受逆境影響程度較低者，其 Fv/Fm 會迅速回升，之後則緩慢回升。過夜後，未處理之 Fv/Fm 可回復到正常值，受逆境影響程度越大者，則無論在關燈後 20 分鐘，或過夜後，切斷葉片 Fv/Fm 之回復程度均越差。

開始照光後之幾分鐘內， $\Delta F/Fm'$ 會迅速降低。原因乃葉片在強光下，其所吸收之光能無法全用於

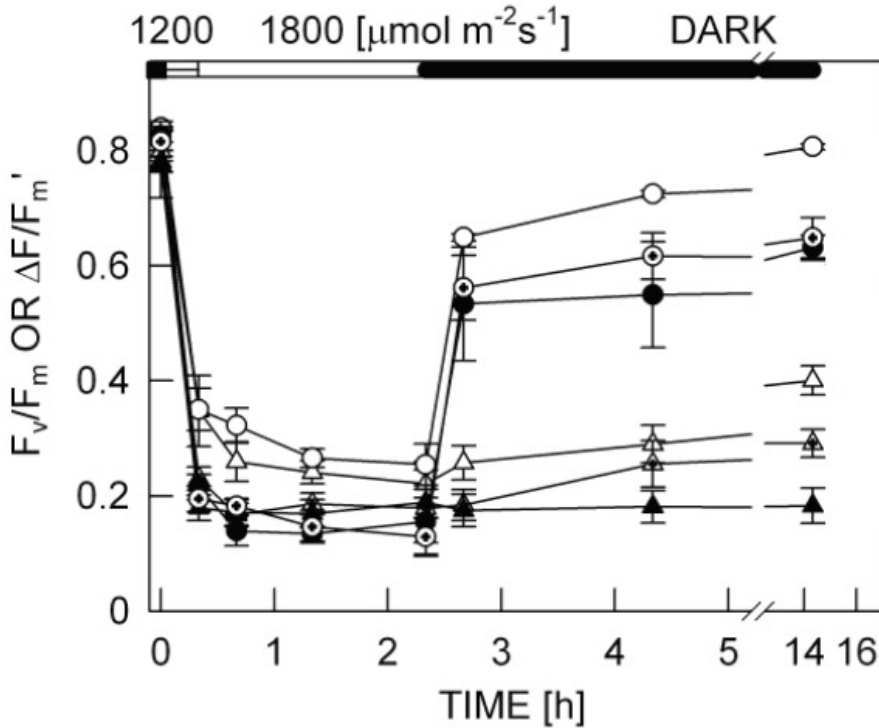


圖 1. 榕樹 (*Ficus microcarpa*) 之著生 (圓形) 及切斷 (三角) 葉片，經不同程度之缺水處理 (空心：0 M mannitol，內十字記號：0.5 M mannitol，實心記號：1.0 M mannitol) 後；在未照光前，強光 (1,200 及 1,800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD) 照射期間，及之後的黑暗處理期間，其 PSII 之光化學效率 [F_v/F_m (暗期) 及 $\Delta F/F_m'$ (明期)] 之變化情形 (Weng et al. 2011)。

Fig. 1. PSII efficiency (F_v/F_m and $\Delta F/F_m'$) of osmotic-stressed and control *Ficus microcarpa* leaves under the time course of illumination at 1,200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD for 20 min, followed by 1,800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD for 120 min, and then at darkness for 12 h. Values are means \pm SE; \circ and \triangle : no osmotic stress; \oplus and \triangleoplus : 0.5 M mannitol; \bullet and \blacktriangle : 1.0 M mannitol; circle and triangle symbols: attached and detached leaves, respectively (Weng et al. 2011).

光合作用上，葉綠體會啟動非光化學消散 (NPQ)，將過剩光能以熱之形式釋出，使 PSII 效率下降，避免光系統受到傷害，是一種保護作用 (Demmig-Adams and Adams 1996; Li et al. 2000; Adams et al. 2004)。因光保護引起之 PSII 效能下降可在關燈後迅速回復，屬於 PSII 效率的向下調節 (down regulation)。照光一段時間後， $\Delta F/F_m'$ 緩慢降低之原因為過剩光能傷害了 PSII，使其 $\Delta F/F_m'$ 在 30 分鐘的暗處理，甚至過夜後仍無法回復，是為光抑制 (Verhoeven et al. 1999; Werner et al. 2002)。

1. 暗適應 20-30 分鐘所測得之 F_v/F_m 值包含了短期 + 長期光抑制

如圖 1 所示，照光後的葉片經 20-30 分鐘暗適應後，即使是未處理之葉片，其 F_v/F_m 仍未能回到正常水準 (≈ 0.8)，需經過夜暗處理後才能完全回復。逆境導致之 PSII 效能 (F_v/F_m) 下降，能在隔夜回復之部分稱為短期光抑制 (temporary or dynamic photoinhibition)，隔夜不能回復之部分稱

為長期光抑制 (chronic photoinhibition) (Werner et al. 2002)。目前多數文獻都只測定暗適應 20-30 分鐘之 F_v/F_m 值，但從圖 1 可看出，不同缺水處理之間，其短期光抑制與長期光抑制之間還是有很多差異，必要時可將處理過的材料在暗處過夜，於次日黎明再次測其 F_v/F_m ，分別探討短期及長期光抑制。

2. 黎明 F_v/F_m 之測定例

如上段所述，葉片於逆境處理後在暗處過夜，在次日黎明照光前測其 F_v/F_m 值，若其值較逆境處理前為低，則表示其 PSII 遭受傷害，不能在夜間修復，或者逆境導致因光保護 (累積大量玉米黃素 zeaxanthin 及花質素 antheraxanthin) 引起之 PSII 效能下降未能回復 (Verhoeven et al. 1999; Adams et al. 2004)，屬長期光抑制。為探討高山冬季低溫對植物光合作用之影響，自 1999 至 2001 連續三年於南投縣信義鄉塔塔加現場 (23°29'N, 120°53'E, 2,650 m) 測定臺灣雲杉 (*Picea morrissonicola*) 光合能力及黎明 F_v/F_m 值之季節變化。結果 (圖 2, Weng et al.

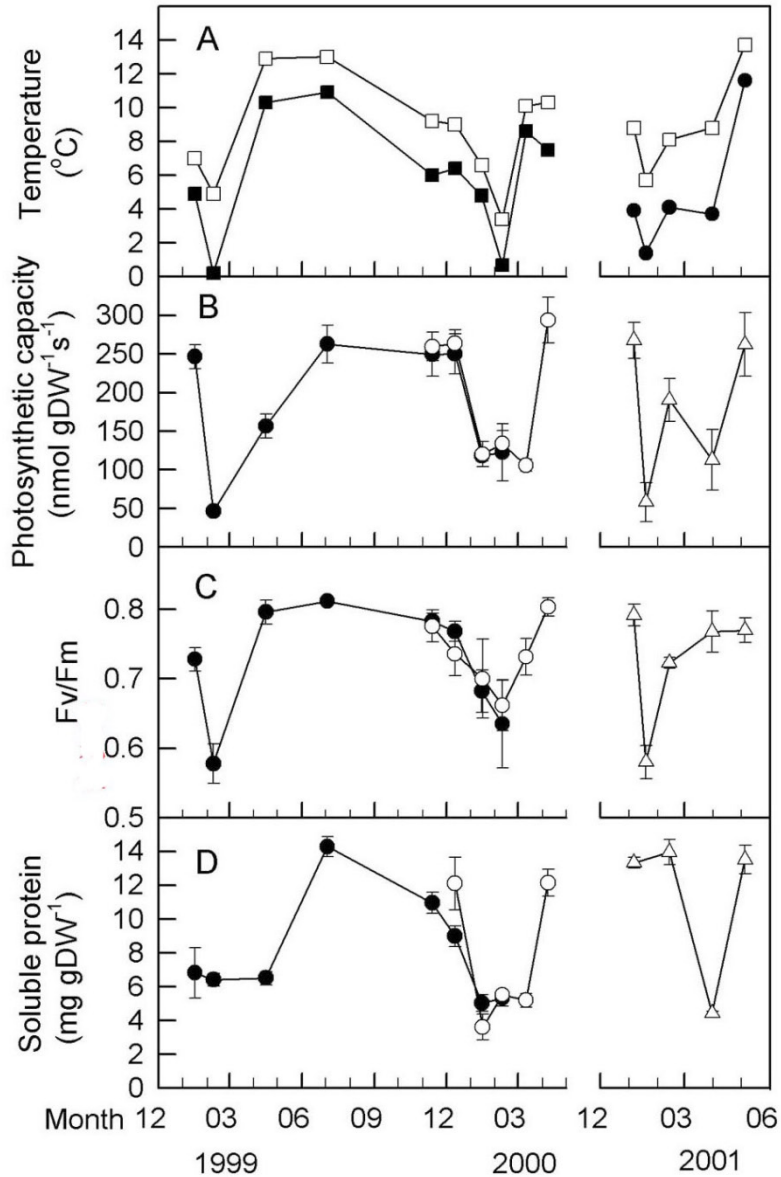


圖 2. 塔塔加現場 (23°29' N, 120°53' E, 2600 m) 測定日之均溫 (□) 及最低溫 (■) (A)、雲杉之光合能力 (B)、葉綠素螢光 (C) 和針葉可溶性蛋白之變化 (D) (Weng et al. 2005)。

Fig. 2. Mean (□) and minimum (■) daily temperatures of each measuring day (panel A), seasonal variations in photosynthetic capacity (panel B), chlorophyll fluorescence (Fv/Fm) (panel C), and soluble protein of needles (panel D) of Taiwan spruce measured at the Tatchia forest site (23°29'N, 120°53'E, 2600 m). ●, ○ and Δ : needles emerged in the spring of 1998, 1999, and 2000, respectively. Vertical bars indicate the standard errors (n = 3–4) (Weng et al. 2005).

2005) 顯示，除了 3-4 月份新葉生長季節外，從晚春經秋冬至次年初春，氣溫、 F_v/F_m 與光合能力之變化相當一致。至於 3-4 月份新葉生長季節 CO_2 固定能力偏低，究其因乃是新葉生長之需，針葉中之可溶性蛋白質被挪用，濃度降低所致 (圖 2D)。此外，在同地 1999-2003 年，以台灣二葉松 (*Pinus taiwanensis*) 為對象所測得之結果亦有相同之趨勢，在低溫下台灣二葉松的光合作用變化與環境溫度的季節性變化一致 (Weng et al. 2009)。這些結果顯示，儀器輕巧，且容易測定之葉綠

素螢光，可取代光合作用儀器笨重且操作繁瑣之氣體交換資料，對長期生態研究及監測有莫大助益。

3. 在野外測定時 F_v/F_m 容易低估及其解決之道

如圖 3 所示，當溫度超過臨界點 ($40.31^\circ C$) 時，量測油菜 (*Brassica napus*)、芥藍菜 (*B. oleracea*)、萵苣 (*Lactuca sativa*)、豌豆 (*Pisum sativum*)、玫瑰 (*Rosa rugosa*)、櫻桃 (*Prunus campanulata*)、臺灣野梨 (*Pyrus koehnei*) 及台灣赤楊 (*Alnus for-*

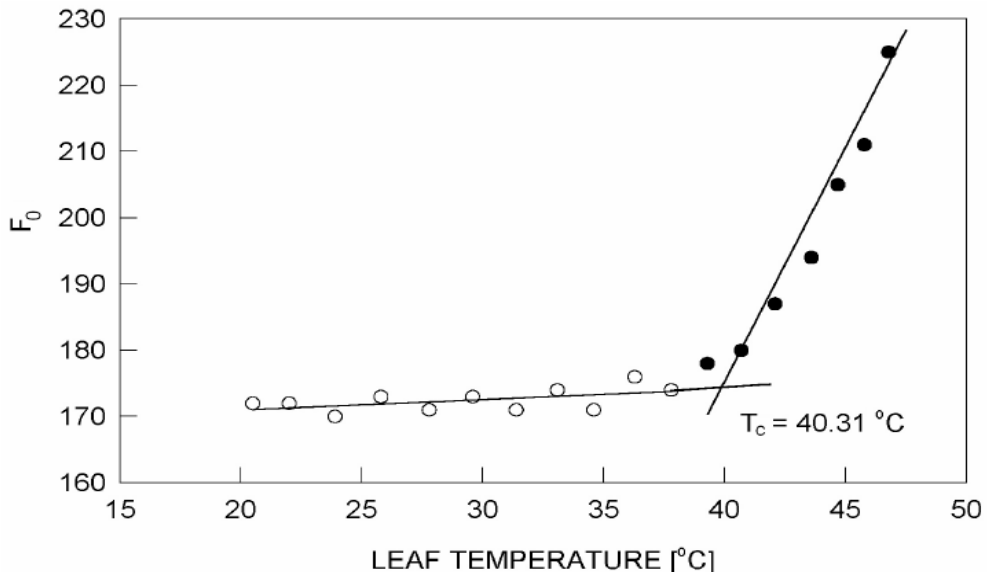


圖 3. 溫度超過臨界點 (T_c) 時，葉片之 F_o 會急遽增加。(Weng and Lai 2005)

Fig. 3. When the temperature exceeds the critical point (T_c), the F_o of the leaves will increase sharply (Weng and Lai 2005)

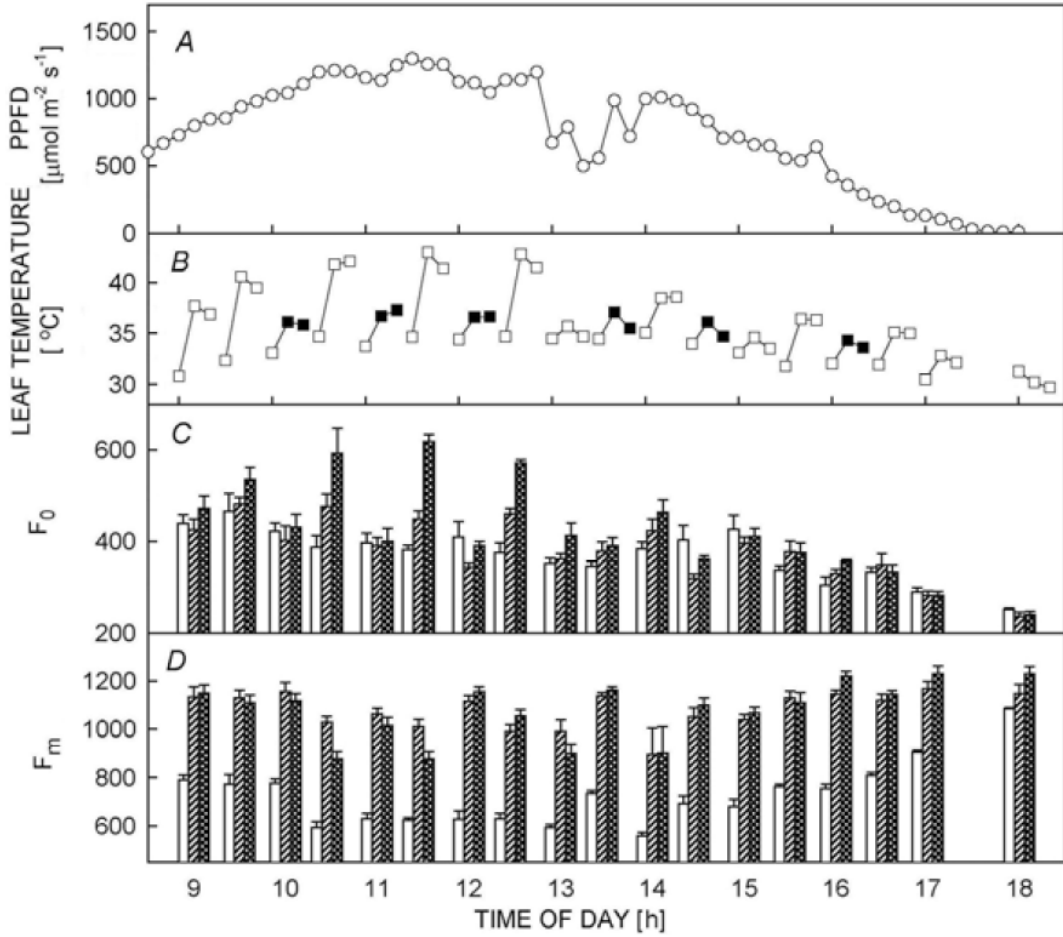


圖 4. 日射量 (PPFD)、夾上葉夾之葉溫 (□: 日光照射下, ■: 遮陰), 最大 (F_m) 及基礎螢光值 (F_0) 之日變化。空心、左斜及網柱分別代表夾上葉夾後立即、夾上 10 分鐘及 20 分鐘之測定值 (Weng 2006)。

Fig. 4. Diurnal variation of photosynthetic photon flux density (PPFD) of solar radiation (panel A); leaf temperature (□: under irradiation, ■: leaf clips were shaded with Styrofoam plate, panel B), and minimal and maximal chlorophyll fluorescence (F_0 and F_m , panel C and D) taken immediately after (open bars), 10 min (diagonal-marked bars) and 20 min (crossed bars) after the leaves were darkened with leaf clips (Weng 2006).

mosana) 等 8 種植物葉片之 F_o 會急遽增加，而導致 F_v/F_m 值 ($F_v = F_m - F_o$) 降低。在野外測定 F_v/F_m 時，通常會以葉夾 (leaf clip) 夾住葉片，進行暗處理。Weng (2006) 發現，若葉夾曬到強烈陽光時 (圖 4, 1030、1130 及 1230 hr)，夾內溫度會上升，導致 F_o 急遽增加，使 F_v/F_m 值低估。為了避免此低估現象，建議避免太陽直射到葉夾 (圖 4, 1000、1100 及 1200 hr 以保麗龍板遮陰)。或者以葉夾夾住葉片之瞬間所測得之 F_o 值代替夾住葉片一段時間 (20-30 min) 後所測得之 F_o 值。因為如圖 4 所示，在葉夾內溫度尚未達到影響 F_o 值之前 (0900 hr 及 1630-1800 hr)，葉夾剛夾住葉片時所測得之 F_o 值，與夾住葉片 10 分鐘及 20 分鐘後所測得之 F_o 值並無顯著差異 (Weng 2006)。

4. 無逆境時， F_m 值會隨葉綠素而增加，而 F_v/F_m 則變化不大，約 0.8

如圖 5 所示，針對不同葉色之介藍 (*B. oleracea* L.) 進行葉綠素含量與最大螢光值 (F_m) 量測，顯示葉綠素含量愈高的品種其 F_m 有愈高的趨勢，

因為 F_m 代表葉綠素光能最大吸收能力 (黃, 2000)，惟其 F_v/F_m 的比例仍會維持 0.8 左右，顯示 F_v/F_m 為相當穩定的光合生理指標。

(二)、 $\Delta F/F_m'$ 及 **ETR**: 光照下 PSII 之實際光化學效率及經電子傳遞鏈輸出之電子流量

$\Delta F/F_m'$ 為在光線照射下，PSII 之實際光化學效率，而 ETR (electron transport rate, 電子傳遞速率) 則是由 $\Delta F/F_m'$ 乘以所吸收之光能 (光強度 \times 吸收率) 而得，表示 PSII 吸收光能後，實際能經電子傳遞鏈輸出之電子流量 (Krall and Edwards 1992; Maxwell and Johnson 2000)。

1. **ETR** 可直接推估葉片在光照下即時之光合速率

因為光合作用之二氧化碳固定是 PSII 電子的一個主要接收者，因此 ETR 與光合速率互有關聯 (Krall and Edwards 1992; Wong et al. 2012b)。同時在許多場合，ETR 和二氧化碳固定之光反應曲線相似 (Franco and Lüttge 2002; Coopman et al. 2008)。

然而在 C_3 型植物，因二氧化碳

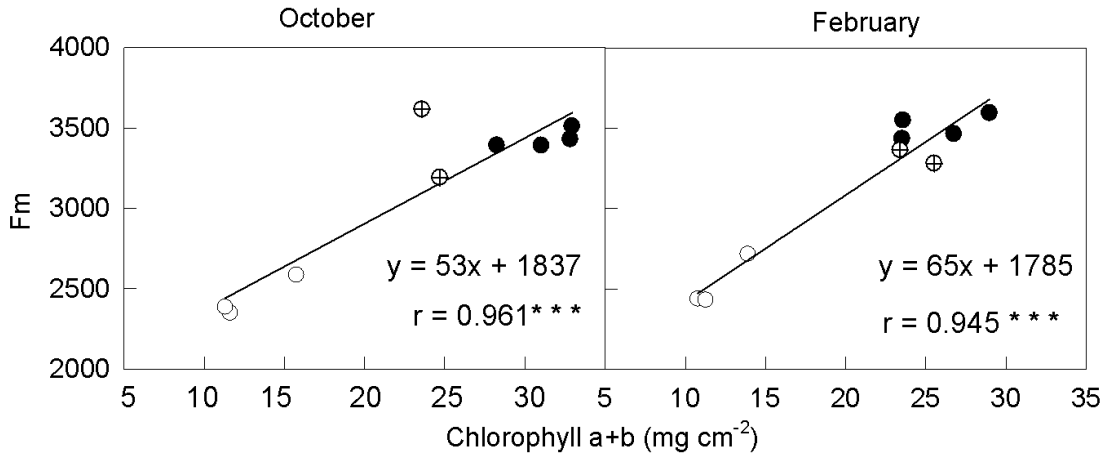


圖 5. 不同葉色 (○: 黃綠, ⊕: 綠, ●: 深綠) 之芥藍 (*Brassica oleracea* L.) 品種, 其最大螢光值 (Fm) 與葉綠素含量之關係 (黃, 2000)。

Fig. 5. The relationship between the maximum fluorescence value (Fm) and chlorophyll content of *Brassica oleracea* L. with different leaf colors (○: yellow-green, ⊕: green, ●: dark-green) (Huang, 2000).

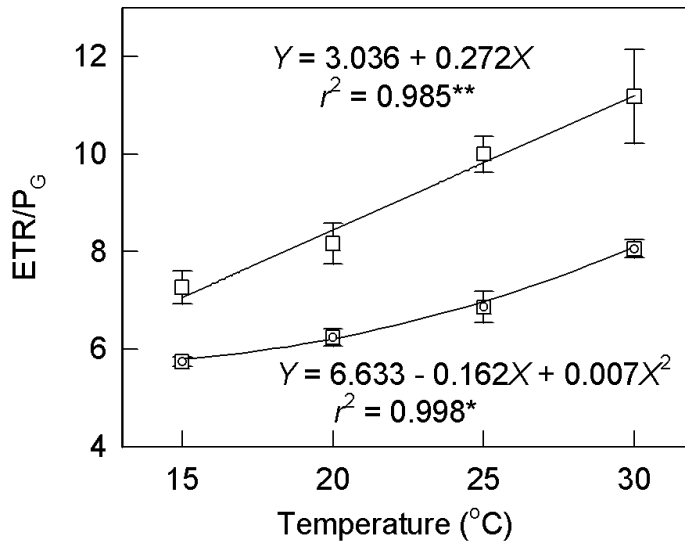


圖 6. 台灣赤楊 (⊠) 及石葦 (□), 在各測定溫度下, ETR/P_G (電子傳遞速率 / 光合速率) 比之變化情形。每個點代表 4 – 6 片葉在 100、200、400、800、1,200 及 2,000 μmol m⁻² s⁻¹ PPFD 所測得之平均值 (Wong et al. 2012a)。

Fig. 6. The relationship between ratio of ETR/P_G and leaf temperature of *Alnus formosana* (⊠) and *Pyrrhosia lingus* (□). Each point represents the mean value of four to six leaves measured at 100, 200, 400, 800; 1,200; and 2,000 μmol m⁻² s⁻¹ photon flux density. Data are means ± SD. *: P<0.05, **: P<0.01 (Wong et al. 2012a).

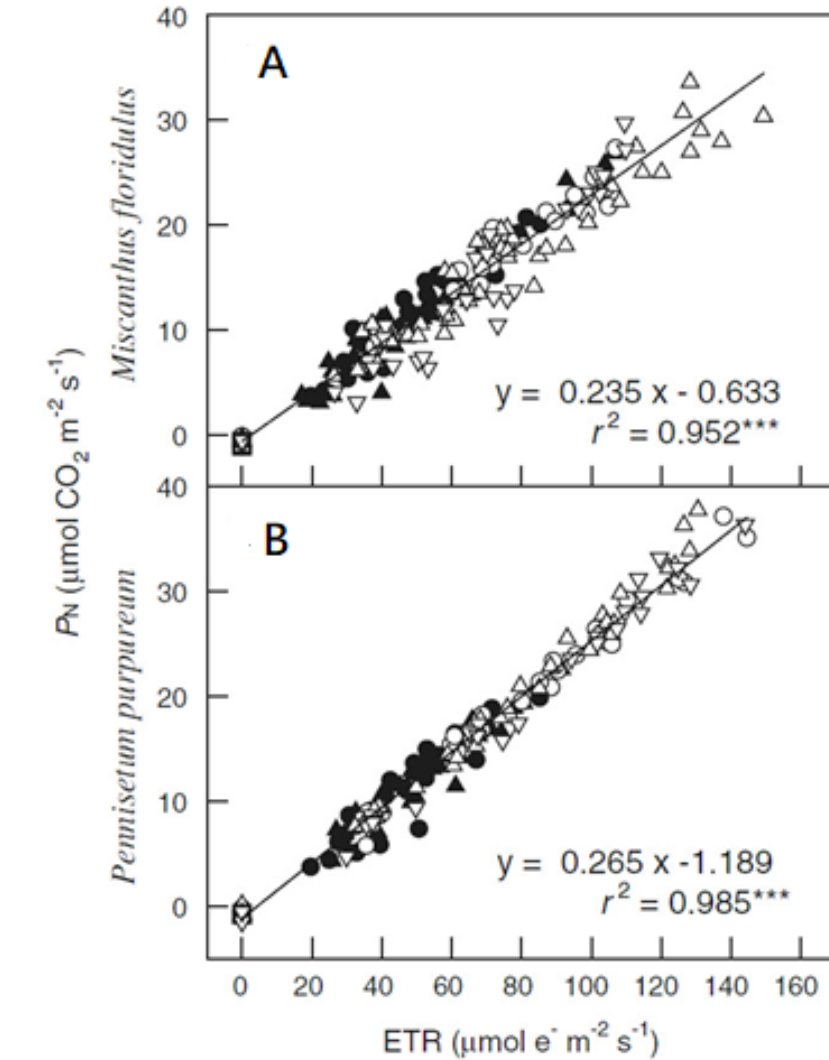


圖 7. 在不同溫度及溼度 (●、▲、○、△：分別代表在 15°C、20°C、25°C、30°C 及 60% RH; ▽：30°C 及 40% RH) 條件下，五節芒 (*Miscanthus floridulus*) 及狼尾草 *Pennisetum purpureum*) 葉片之光合速率 (PN) 與電子傳遞速率 (ETR) 之關係 Wong et al. 2014a)。

Fig. 7. The correlation of electron transport rate (ETR) with net photosynthetic rate (P_N) for *Miscanthus floridulus* (panel A) and *Pennisetum purpureum* (panel B) under different temperatures and humidities (●, ▲, ○, △: respectively represent 15 °C, 20 °C, 25 °C, 30 °C and 60% RH; ▽: 30 °C and 40% RH) conditions. ***: $P < 0.001$ (Wong et al. 2014a).

固定與光呼吸同為 PSII 電子的主要接收者，因此，ETR 與光合速率之比例通常會隨二氧化碳分壓之下降 (Krall and Edwards 1992)、或溫度 (Oberhuber and Edwards 1993; Wong et al. 2012a) 及氧氣分壓 (Ripley et al. 2007) 升高而增加。因為這些情況均會導致光呼吸增加而使光合速率下降。因此，僅在無光呼吸或溫度、二氧化碳、氧氣濃度接近之情況下，C₃ 植物之 ETR 和光合速率間才具有顯著相關 (Cheng et al. 2001; Pérez-Torres et al. 2007; Ripley et al. 2007)。

雖然如此，我們發現只要加以溫度校正，就能以 ETR 推估 C₃ 型植物的光合速率。因為在野外條件下，二氧化碳、氧氣濃度之變化通常不會太大，容易變化的只有溫度一項。如圖 6 所示，在不同光度下所測得之 ETR 與葉片光合速率的比值 (ETR/ P_G)，均會隨溫度增加而呈直線或曲線上升 (但會隨物種而異)，能以 1 次式或 2 次式表示之 (石葦 P_G= ETR/(3.036 + 0.272•T, P<0.01)，赤楊 P_G= ETR/(6.633 - 0.162•T + 0.007•T², P < 0.05，

T 為葉片溫度，圖 6)。在實用上便可在不同溫度及光度條件下，以容易測得之 ETR 及溫度，利用 ETR/ P_G 與溫度的關係，推估即時的光合速率。我們以此二迴歸方程式推估台灣赤楊與石葦在 15 – 30°C，及 0 – 2000 μmol m⁻² s⁻¹ PPFD 之 P_G 值，發現推估值與實測值之間呈極顯著之正相關 (r² 各為 0.916 及 0.964，P<0.001) (Wong et al. 2012a)。

至於 C₄ 型植物五節芒 (*Miscanthus floridulus*) 及狼尾草 *Pennisetum purpureum*) 等，因無光呼吸，不會因為溫度升高造成產光合下降，所以在各溫度下，其 ETR 與光合速率間之關係均呈現隨不同溫度及溼度增加而呈直線上升，因而比 C₃ 型植物更容易直接以 ETR 推估光合速率，而不須溫度校正 (圖 7，Wong et al. 2014a)。

2. ETR 的快速光曲線：可在 2 分鐘之內推估葉片在各光照下的光合效率

光合作用之光反應曲線 (light-response curve of photosynthesis) 可顯示葉片在各種光強度下之光合效率，是

重要的生態生理特性，可用來探討植物的生產性及光適應性。在傳統上，光反應曲線是以紅外線光合測定儀測得，在每種光度下，至少需花費 8-16 分鐘的測定時間 (Wong et al. 2012a)。如圖 8 所示，測定石葦 (*Pyrrosia lingu*) 與臺灣原始觀音座蓮 (*Archangiopteris somai*) 葉片在 7 種 (0、100、200、400、800、1,200、2,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD) 光度下之光合速率，總時間約需 1.5-2 小時。若是以快速光曲線法 (rapid light curve method) 來測定，則每種光度只需 10 秒 (Huang et al. 2021a)。以圖 8 右為例，測完 7 種光度只須 70 秒。Huang et al. (2021a) 以 5 種不同耐陰性及水分適應性不同的木本植物及 4 種不同耐陰性之蕨類植物為材料，以傳統紅外線光合測定儀，及葉綠素螢光測定儀測定同一片葉片的光合速率及 ETR_R 。結果如圖 8 所示，在水分充足之情況下，兩者的變化趨勢很相似。70 秒就能測出的快速光曲線，也能夠顯示陰性植物的特性：低光合速率、低光飽和點。此點非常重要，可以迅速偵知陰性植物的

生產性及光適應性。

值得注意的是，若是要以 ETR_R 推估光合速率，前項已述及在 C_3 型植物需考慮光呼吸之影響，在自然情況下，溫度是最大的光呼吸影響因子，故圖 8 是同在 25°C 下所做的比較。此外，如圖 8 的比較也須在不缺水的情況下， ETR_R 與光合速率才會有相同趨勢。圖 9 就顯示，當台灣赤楊缺水時，光合速率之下降程度就會比 ETR_R 大很多。其原因是因為光合速率會受到氣孔關閉之影響，而測 ETR_R 時，每種光度只照射 10 秒，受到氣孔的影響很少。

既然圖 9 顯示當台灣赤楊缺水時，光合速率會受到氣孔關閉之影響，而 ETR_R 受到氣孔的影響較少。所以在邏輯上就可以將 ETR_R 加上氣孔的影響因素 (g_s = 氣孔導度)，再與光合速率比較。結果如圖 10 所示，光合速率與 ($ETR_R \times g_s$) 之間呈極顯著的曲線正相關 ($r = 0.962$, $P < 0.001$)。由於 ETR_R 及 g_s 都能快速測得，可用來推估光合速率，非常有利於生態生理研究。不但是 C_3 型植物，我們還探討了 C_4 型

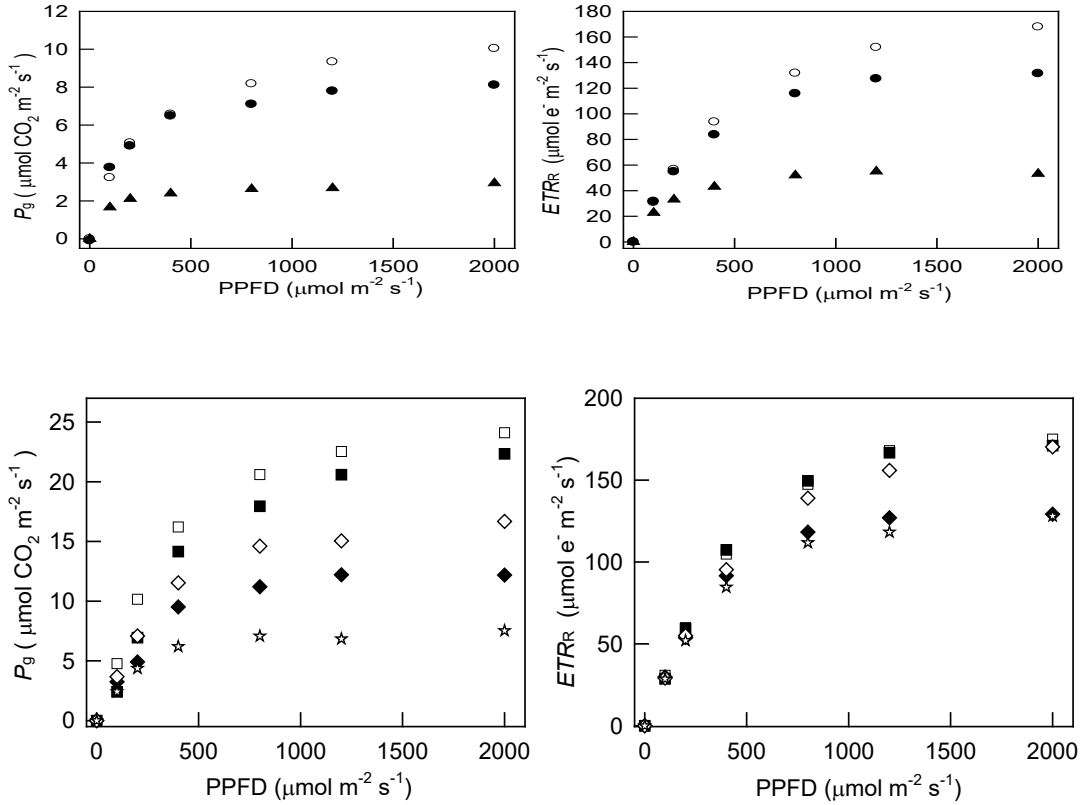


圖 8. 水份充足時，在不同光度 (PPFD, 光合有效光子密度) 下， P_g (粗光合速率) 與 ETR_R (以快速光曲線法所測得之電子傳遞速率) 之比較。○及●：分別代表在全光及 90% 遮光下栽培之石葦 (*Pyrrosia lingus*, 適於輕度遮陰)，▲：90% 遮光下栽培之台灣原始觀音座蓮 (*Archangiopteris somai*, 適於重度遮陰)。(依 Huang et al. 2021a 數據作圖)。

Fig. 8. Light-response curves of gross photosynthetic rate (P_g) and ETR_R for *Pyrrosia lingus* and *Archangiopteris somai* under different PPFD. ETR_R is electron transport rate obtained from rapid light response. ○ and ●: *Pyrrosia lingus* (light shade-tolerant plant adapted to slight shade) cultivated under full sunlight and 90% shading, respectively. ▲: *Archangiopteris somai* (adapted to heavy shade) cultivated under 90% shading. (Data from Huang et al. 2021a.)

圖 9. 在不同光度 (PPFD, 光合有效光子密度) 下，台灣赤楊 (*Alnus formosana*) 之 P_g (粗光合速率) 與 ETR_R (以快速光曲線法所測得之電子傳遞速率) 之比較。方形記號代表不缺水，菱形記號代表中度缺水，星形記號代表重度缺水。(依 Huang et al. 2021a 數據作圖)

Fig. 9. Light-response curves of gross photosynthetic rate (P_g) and ETR_R for *Alnus formosana* under different PPFD. ETR_R is electron transport rate obtained from rapid light response. Squares, diamonds, and stars indicate measurement under well-watered, and mild and severe drought conditions, respectively. (Data from Huang et al. 2021a.)

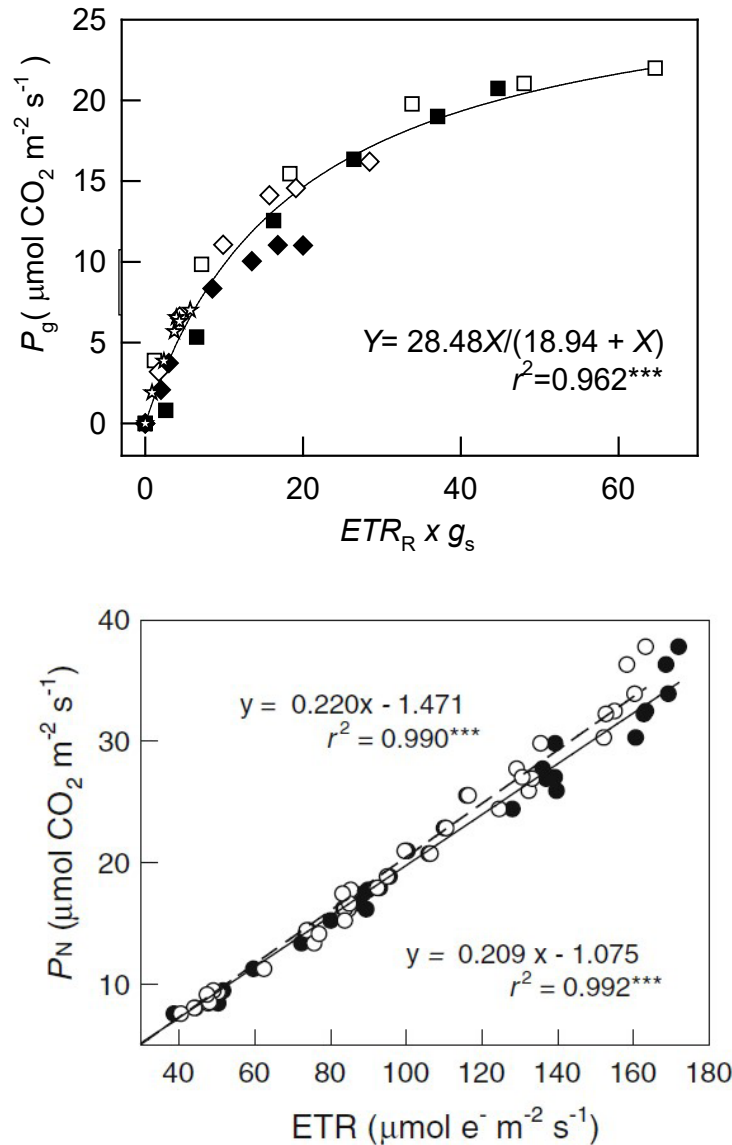


圖 10. 台灣赤楊 (*Alnus formosana*) 之 P_g (粗光合速率) 與 $ETR_R \times g_s$ (g_s = 氣孔導度) 之關係。方形記號代表不缺水，菱形記號代表中度缺水，星形記號代表重度缺水 (Huang et al. 2022a)。

Fig. 10. Relationship between gross photosynthetic rate (P_g) and $ETR_R \times g_s$ for *Alnus formosana*. Squares, diamonds, and stars indicate measurement under well-watered, and mild and severe drought conditions, respectively (Huang et al. 2022a).

圖 11. 狼尾草 (*Pennisetum purpureum*) 以兩種方法所得之 ETR 與光合速率之關係。實心記號及實線：以 $\alpha = 0.84$ 計算 ETR。空心記號及虛線：以實測 α (0.80–0.89) 來計算 ETR (Wong et al. 2014a)。

Fig. 11. The association of electron transport rate (ETR) and net photosynthetic rate (P_N) for *Pennisetum purpureum*. Closed symbol and solid line vs. open symbol and dotted line: $\alpha = 0.84$ and 0.80–0.89 respectively, used for calculating ETR. ***: $P < 0.001$ (Wong et al. 2014a).

光合速率與 ($ETR_R \times g_s$) 間之關係，也顯示出相同的結果。值得注意的是，因 C_4 型無光呼吸，所以在各溫度下，其 ETR_R 與光合速率間之關係均相同，不須溫度校正 (Huang et al. 2022a)。

3. 如何計算 ETR

ETR 是由 $\Delta F/F_m'$ 乘以所吸收之光能 (光強度 \times 吸收率) 而得，其公式為：

$$ETR = \Delta F / F_m' \times PPFD \times \alpha \times f$$

(Maxwell and Johnson 2000)

PPFD 為光合有效光子密度， α 為葉片對光線的吸收率，由於入射到葉片表面的光能平均有 84% 被葉片吸收 (Björkman and Demmig 1987)，故一般將 α 設為 0.84。 f 為光能在兩個光系統間的分配系數， C_3 型植物為 0.5 (Maxwell and Johnson, 2000)， C_4 型植物為 0.4 (Yin and Struik 2012)。由於葉綠素含量會影響葉片的光線吸收率，即使是同一物種，其葉綠素含量也會因季節、光度及營養條件而異。不免令人起疑，使用平均值 0.84 是否會影響 ETR 之準確度？針對此點，我們以圖 7 的狼尾草 (葉綠素含量 0.18–0.55 $g\ m^{-2}$) 為對象，分別以 $\alpha = 0.84$ ，及實測

吸收率 (0.80–0.89) 來計算 ETR，所得之 ETR 分別以實心及空心記號示於圖 11。可看出，兩種方法所得之 ETR 與光合速率之關係非常相近 ($r = 0.990$; $r = 0.992$, $P < 0.001$)。此結果顯示，即使葉綠素含量相差了 3 倍，計算 ETR 時， α 仍可設為 0.84。

(三)、NPQ: 包含了光保護及光抑制

在許多逆境下，光合效能常會受到抑制，使得明反應所吸收之光能超過暗反應所需，而產生過剩光能，此過剩光能若無法排除時，則會傷害光系統，產生光抑制。其中，以葉黃素循環為主的非光化學消散 (non-photochemical quenching, NPQ) 能將過剩光能以熱之形式釋出，是扮演光保護的一個重要角色 (Demmig-Adams and Adams 1996; Müller et al. 2001; Adams et al. 2004)。但是多數文獻所示之 NPQ 實際上包含了幾個成分，而未加以區分。NPQ 至少包括了 2 個重要組成份，1. qE: 依賴葉黃素循環之熱消散 (heat dissipation)，將過剩光能以熱的形式放出，以保護 PSII，為光保護

之主要機制。 qE 之啟動與停止均甚快速，約在光照改變後之數分鐘內即可完成。2. qI : 多為光照對 PSII 的傷害所造成的光抑制，而非光保護，因此其發生及回復所需之時間均較長 (Müller et al. 2001; Morosinotto et al. 2003)。由於 qE 與 qI 兩者之形成機制，以及能解釋之生態生理現象完全不同，只單純使用 NPQ，勢必無法瞭解 PSII 之光保護及光抑制特性。

1. 不同光適應能力之蕨類植物，其 PSII 之光保護及光抑制特性

為瞭解不同光適應能力之蕨類植物，在不同強度光照下之光保護及光抑制特性，以 4 種蕨類，其棲地光度從高至低分別為，石葦 (*Pyrrosia lingua*，適於輕度遮陰)、山蘇花 (*Asplenium antiquum*)、細柄雙蓋蕨 (*Diplazium donianum*) 及台灣原始觀音座蓮 (*Archangiopteris somai*，適於重度遮陰) 為材料進行探討。

如圖 12 所示，4 種材料在 50-2,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD 之光照強度下 30 分鐘後，其光合速率及 qE 、 qI 三者之變化情形會依物種之生態習性而

異。圖 12A-D 顯示，越適應高光環境者，其光合速率有越高的趨勢。而 qE 隨光度增加而上升之方式則是：可生存於輕度遮陰之石葦，其 qE 會隨光度增強而呈近於直線之方式上升，而半陰性之山蘇花與細柄雙蓋蕨則以漸近線之方式上升 (圖 12E-G)。在弱 - 中光度 (300-1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD) 下，比較石葦、山蘇花與細柄雙蓋蕨之 qE 時，發現其高低順序與為細柄雙蓋蕨 > 山蘇花 > 石葦，此順序與其棲地光度及光合能力之高低順序相反。而此 3 種蕨類，其 qI 均隨光度增加而直線上升，而且上升斜率都相同 (slope = 0.001，圖 12I-K)。此結果顯示，雖然此 3 種蕨類植物，其適合之棲地光強度、光合能力及 qE 三者並不相同，但其 qI 對光度之反應則相似。此現象似可解釋為：石葦棲地之光環度較強，靠較高的光合能力來消耗葉片所接受之光能。而山蘇花及細柄雙蓋蕨大多生長於有斑光之林下，平常葉片能捕獲之光能較低，故其光合能力不若石葦。但一旦遭遇較強的斑光時，就能啟動較高效能的 qE ，以消散過多的光

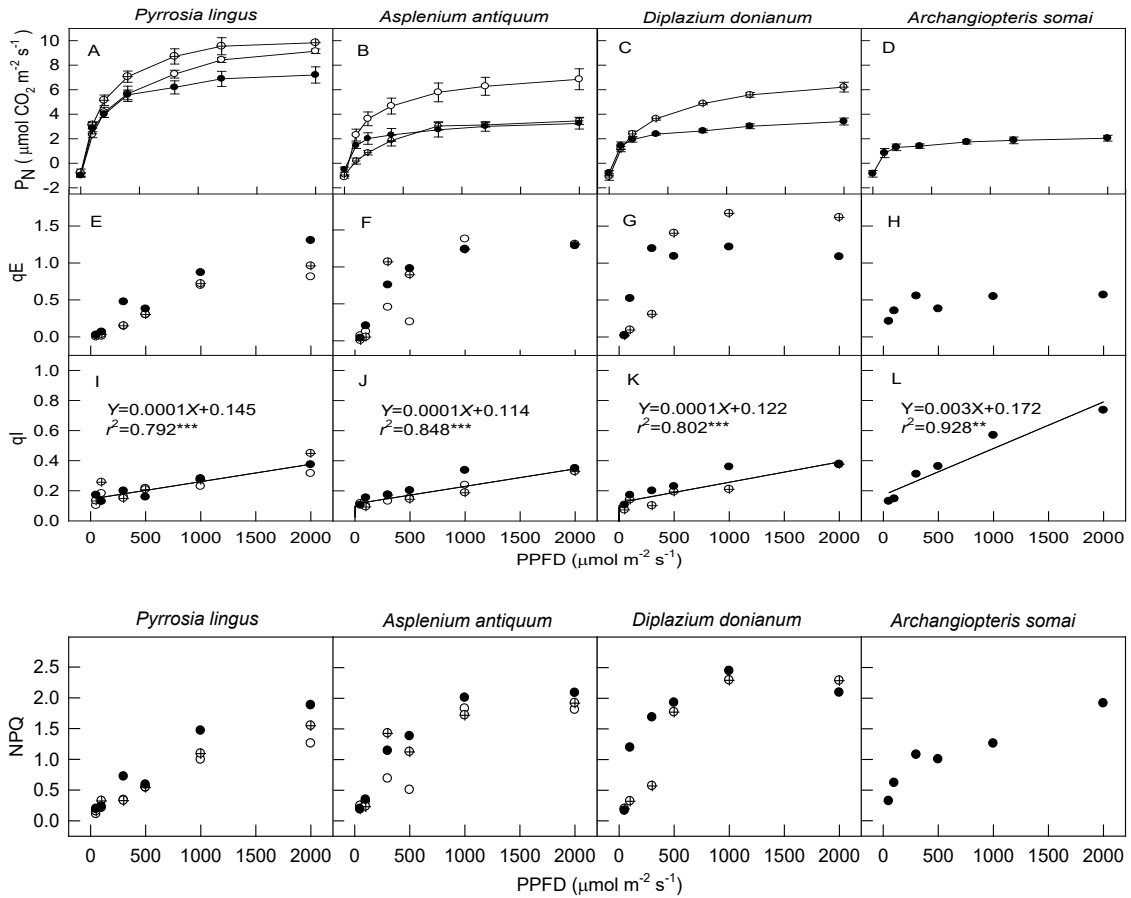


圖 12. 生長於 100% (○)、50% (⊕) 及 10% 日照 (●) 下之石葦 (*Pyrrrosia lingus*)、山蘇花 (*Asplenium antiquum*)、細柄雙蓋蕨 (*Diplazium donianum*) 及台灣原始觀音座蓮 (*Archangiopteris somai*) 在 50、100、300、500、1,000、及 2,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD 等光度下照射 30 分鐘後之光合速率 (P_n)、 qE 及 qI 值。(資料取自 Wong et al. 2012a, 2016)。

Fig. 12. Light-response curves of P_n , qE and qI for *Pyrrrosia lingus* (panels A, E, and I), *Asplenium antiquum* (panels A, E, and I), *Diplazium donianum* (panels A, E, and I), and *Archangiopteris somai* (panels D, H, and L) under 50, 100, 300, 500, 1,000, and 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ photosynthetic photon flux density for 30 min. Materials were cultivated under 100% (○), 50% (⊕), and 10% (●) of sunlight for at least six months. **, *** and ns: $P < 0.01$, $P < 0.001$ and not significant. (Data from Wong et al. 2012a, 2016.)

圖 13. 生長於 100% (○)、50% (⊕) 及 10% 日照 (●) 下之石葦 (*Pyrrrosia lingus*)、山蘇花 (*Asplenium antiquum*)、細柄雙蓋蕨 (*Diplazium donianum*) 及台灣原始觀音座蓮 (*Archangiopteris somai*) 在 50、100、300、500、1 000、及 2 000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD 等光度下照射 30 分鐘後之 NPQ 值。(資料取自 Wong et al., 2016)。

Fig. 13. Light-response curves of NPQ for *Pyrrrosia lingus*, *Asplenium antiquum*, *Diplazium donianum*, and *Archangiopteris somai* under 50, 100, 300, 500, 1,000, and 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ photosynthetic photon flux density for 30 min. Materials were cultivated under 100% (○), 50% (⊕), and 10% (●) sunlight for at least six months. (Data from Wong et al. 2016.)

能，避免光系統遭受強光的破壞。而極陰性之台灣原始觀音座蓮，其棲地光度極低，且幾無斑光，葉片能捕捉到的光能不多，所以光合能力及 qE 均很低 (圖 12D, H)，故一旦遇到強光時，其 qI 就急速上升 (圖 12L)，表示發生較嚴重之光抑制。

圖 13 顯示，如果只測定各種光度下照射 30 分鐘後之 NPQ 值，極陰性的台灣原始觀音座蓮之 NPQ 變化大致與適於輕度遮陰之石葦相同，此結果難以解釋耐陰性能力，但區分 qE 與 qI 後，就可獲得良好的解釋： qE 光保護效果與 qI 光抑制程度 (圖 12)。

2. 以照光後 1-2 分鐘之 NPQ 推估植物之光適應性

由於 qE 之啟動與停止均甚快速，約在光照改變後之數分鐘內即可完成，而 qI 則需時較久。利用此特性就可在照光初期，迅速測得植物之光保護能力。圖 14 顯示，在 $2,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD 光度照射下，各供試物種之 NPQ 在兩分鐘內均見迅速上升，其後則上升速率變緩，但情形各不相同。適合在高光環境下生長的先驅樹種一

台灣赤楊，其 NPQ 在照光 8 分鐘後即達最高點，至照光結束 (30 分鐘) 為止，都不再增加。而兩種蕨類之 NPQ 到照光結束為止都在繼續上升。在開始照光之 1-2 分鐘內所引發之 NPQ 對保護光系統有重要的作用 (Müller et al. 2001; Murchie and Niyogi 2011)。圖 14 亦顯示，越是適應於高光環境下之物種，在開始照光之 1-2 分鐘內所引發之 NPQ 有越高之趨勢，反而是在開始照光 30 分鐘所引發之 NPQ，其物種間差異較小。如圖 14 所示，關燈後 30 分鐘之 NPQ 仍未降至 0 (回復至照光前的狀態)，表示有光抑制的現象。故照光後 30 分鐘後的 NPQ 混雜了光保護 (qE) 及光抑制 (qI) 兩種組成份，難以解釋其代表之意義。但比較在開始照光後 2 分鐘及關燈後 30 分鐘之 NPQ，發現兩者大致呈負相關，表示光保護越佳 (開始照光之 1-2 分鐘內所引發之 NPQ 越高) 者，其光抑制有越低 (關燈後 30 分鐘之 NPQ 越低) 的趨勢。

為了進一步探討光抑制程度與開始照光後 1-2 分鐘 NPQ 之關係，以

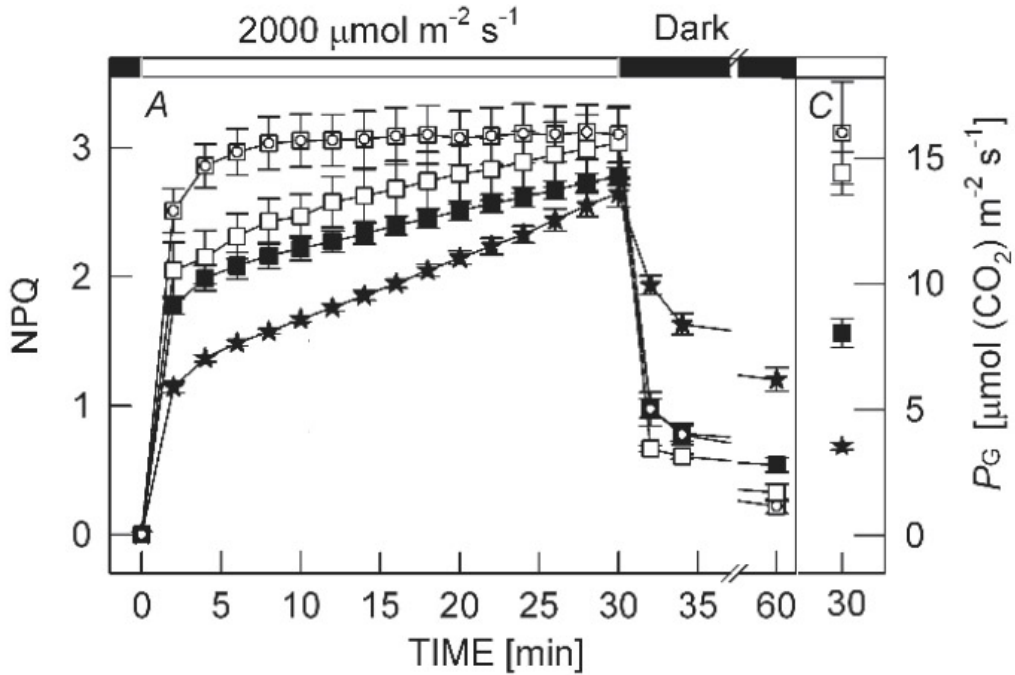


圖 14. 台灣赤楊 (⊙), 石葦 (□) 及台灣原始觀音座蓮 (★) 葉片，在照光後 30 分鐘之粗光合速率 (P_G)，及在未照光前， $2000 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPFD 強光照射 30 分鐘，及之後的黑暗處理期間，其 PSII 非光化學消散 (NPQ) 之變化情形 (空心記號：培育於全光環境，實心記號：培育於 10% 光環境 (Wong et al. 2014b))。

Fig. 14. Time course of illumination and darkness, and variation in nonphotochemical quenching (NPQ, panel A), and gross photosynthetic rate (P_G) at 30 min after the start of light induction (panel B) in *Alnus formosana* (⊙), *Pyrrhosia lingus* (□), and *Archangiopteris somai* (★) cultivated under 100% (open symbols) and/or 10% (closed symbols) of sunlight. Variables were measured under $2,000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ photosynthetic photon flux density at 25°C and ambient CO_2 concentration. Data are means \pm SE ($n = 4-6$) (Wong et al. 2014b).

1 種闊葉先驅樹種 - 台灣赤楊 (*Alnus formosana*)、2 種闊葉林下灌木 - 朱砂根 (*Ardisia crenata*) 和鐵雨傘 (*Ardisia cornudentata*)，以及前述 4 種不同光適應能力之蕨類為材料進行探討。圖 15 顯示，在 $2000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPFD 光度照射下，開始照光後 1 及 2 分鐘之

NPQ (NPQ1min 及 NPQ2min) 越高者，其在照光 30 分鐘後再暗處理 30 分鐘後所測得之 F_v/F_m 值有越高 (表示光抑制越輕微) 之趨勢。顯示照光後 1-2 分鐘之 NPQ 能推估植物之光適應性。依傳統以照光 30 分鐘，再暗適應 30 分鐘後所測之 F_v/F_m 下降程度 (光抑

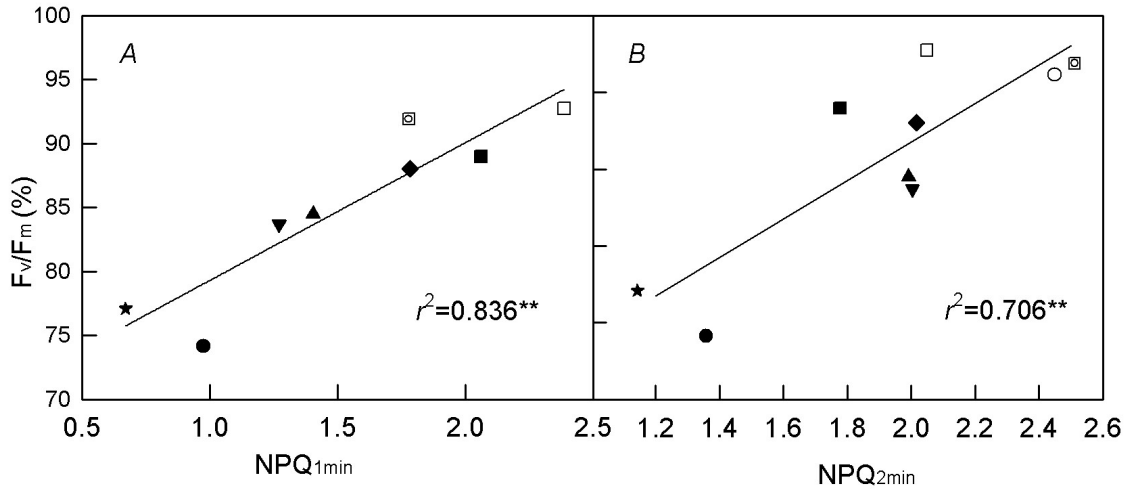


圖 15. 1 種闊葉先驅樹種 - 台灣赤楊 (☐)、2 種闊葉林下灌木 - 朱砂根 (▼) 和鐵雨傘 (▲)，以及 4 種不同光適應能力之蕨類 [石葦 (□)、山蘇花 (○)、細柄雙蓋蕨 (◆) 及台灣原始觀音座蓮 (★)] 葉片，經 $2000 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPFD 強光照射 30 分鐘後，其光抑制程度 (Fv/Fm%，照光前之 Fv/Fm 設為 100%) 與其開始照光後 1 及 2 分鐘之 PSII 非光化學消散 (NPQ_{1min} 及 NPQ_{2min}) 之關係 (Wong et al. 2014b)。

Fig. 15. Relation between nonphotochemical quenching (NPQ) values and relative value of potential quantum efficiency of PSII (Fv/Fm%, Fv/Fm of the same leaves before illumination set to 100%), in leaves exposed to $2,000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPFD for 30 min in three woody species [*Alnus formosana* (☐), *Ardisia crenata* (▼), and *Ardisia cornudentata* (▲)] and four fern species [*Pyrrrosia lingus* (□), *Asplenium antiquum* (○), *Diplazium donianum* (◆), and *Archangiopteris somai* (★)] cultivated under 100% (open symbols) and 10% (closed symbols) sunlight. NPQ_{1min} (panel A) and NPQ_{2min} (panel B) were measured when leaves were exposed to $2000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPFD for 1 min and 2 min, respectively (Wong et al. 2014b).

制程度)，來推估植物之光適應性需時 60 分鐘，若以 NPQ 推估則只需 1-2 分鐘，大幅提高檢測效率。

3. NPQ 與 PSII 光化學效能

圖 16 顯示，葉片照光時，其 NPQ 會迅速上升，導致光化學效率 (F_v'/F_m') 迅速下降。上升及下降程度會隨光度增加，及溫度下降而加大。其原因乃高光及低溫會導致過剩光能增加，NPQ 能將過剩光能以熱之形式釋出，降低光化學效率以避免能量過剩，傷害光系統。關燈後，NPQ 會逐漸下降，光化學效率則回升。

NPQ 有幾個組成分，其中能隨光照變化迅速反應的部分為 q_E ，最慢的部分為 q_I ，分別約需數分鐘及數十分鐘以上 (Müller et al. 2001)。居中者為 q_T 與 q_Z ，分別於光照改變後 10 分鐘以內，以及 10–15 分鐘形成與消失 (Müller et al. 2001; Nilkens et al. 2010)。其中， q_E 及 q_Z 與葉黃素循環 (xanthophyll cycle) 有關，屬於光保護。 q_T 與天線複合體 (LHC) II 的磷酸化轉變有關 (Quick and Stitt 1989)， q_I 則為光照對 PSII 的傷害所造成的機能低下

(光抑制)。圖 17 顯示，在中午的自然光度下，甘藷葉片的光系統 II 機能會隨光度 (PPFD) 之增加而降低，其降低程度以黃葉最大，紫葉最小，綠葉居中。

圖 17 顯示了兩種光系統 II 機能，其中 $\Delta F/F_m'$ 是在中午的自然光照下測得，由於自日出至中午已照光數小時，故其 $\Delta F/F_m'$ 的下降與 q_E 、 q_Z+q_T 及 q_I 三者有相關。而 F_v/F_m 是經 20 分鐘暗處理之後所測得，其 q_E 及 q_Z+q_T 均已消失，只剩 q_I ，屬於光抑制的部分。而 $\Delta F/F_m'$ 與 F_v/F_m 的差值則是 $q_E+q_Z+q_T$ ，主屬光保護的部分。故圖 17 可看出不同葉色的甘藷品種，其光保護及光抑制的差異情形。亦即光抑制程度是黃葉 > 綠葉 > 紫葉 (斜率愈大光抑制程度愈高)，在低光照下的光保護程度也是黃葉 > 綠葉 > 紫葉，但是高光照之下則是紫葉 = 綠葉 > 黃葉。

圖 18 顯示，水筆仔在高鹽處理會大幅提高其 NPQ，但是提高的部分並非光保護的部分 (q_E and q_Z+q_T)，而是光抑制的部分 (q_I)。紅海欖在高鹽

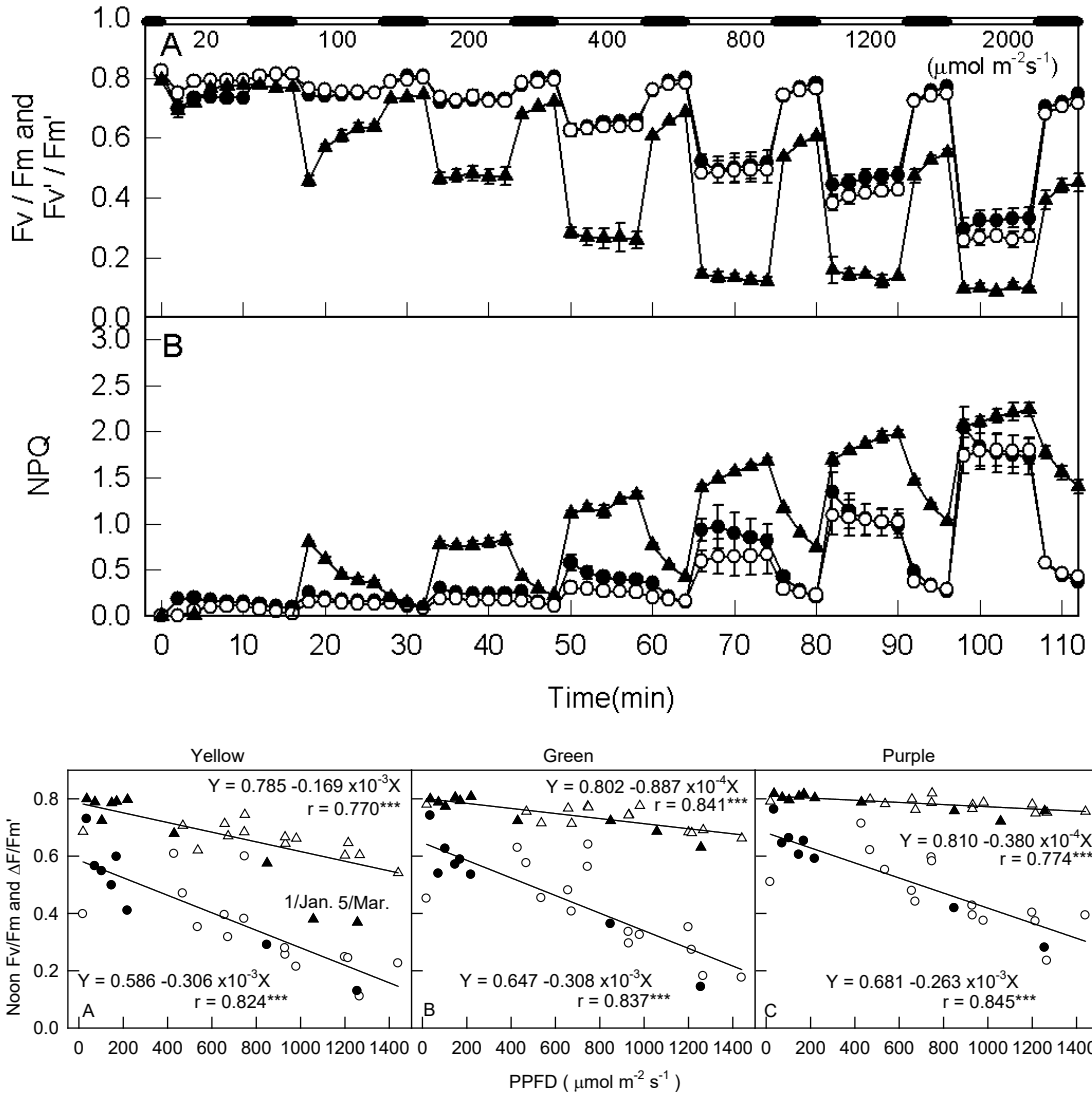


圖 16. 甘藷在不同溫度 (● : 35°C ; ○ : 25°C ; ▲ : 10°C) 與不同光度 (20、100、200、400、800、1200、2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 明暗處理下，其 NPQ、 F_v/F_m 與 F_v'/F_m' 之變化情形。■ : 黑暗 ; □ : 光照。(莊，2007)

Fig. 16. Variations of F_v/F_m and F_v'/F_m' (panel A) and NPQ (panel B) of sweet potato at different temperatures (●: 35°C; ○: 25°C; ▲: 10°C) and light and dark treatments under different light intensities (20, 100, 200, 400, 800, 1200, 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). ■: Darkness; □: Light. (Jhuang 2007)

圖 17. 不同葉色的甘藷在中午的自然光度下，其 F_v/F_m (三角記號) 與 $\Delta F/F_m'$ (圓記號) 之變化情形。黑色記號表示中午氣溫低於 20°C (Huang et al. 2022b)。

Fig. 17. The changes of F_v/F_m (triangle-symbol) and $\Delta F/F_m'$ (circle) of sweet potatoes with different leaf colors under natural light at noon. The closed symbols mean that the temperature at noon was below 20°C (Huang et al. 2022b).

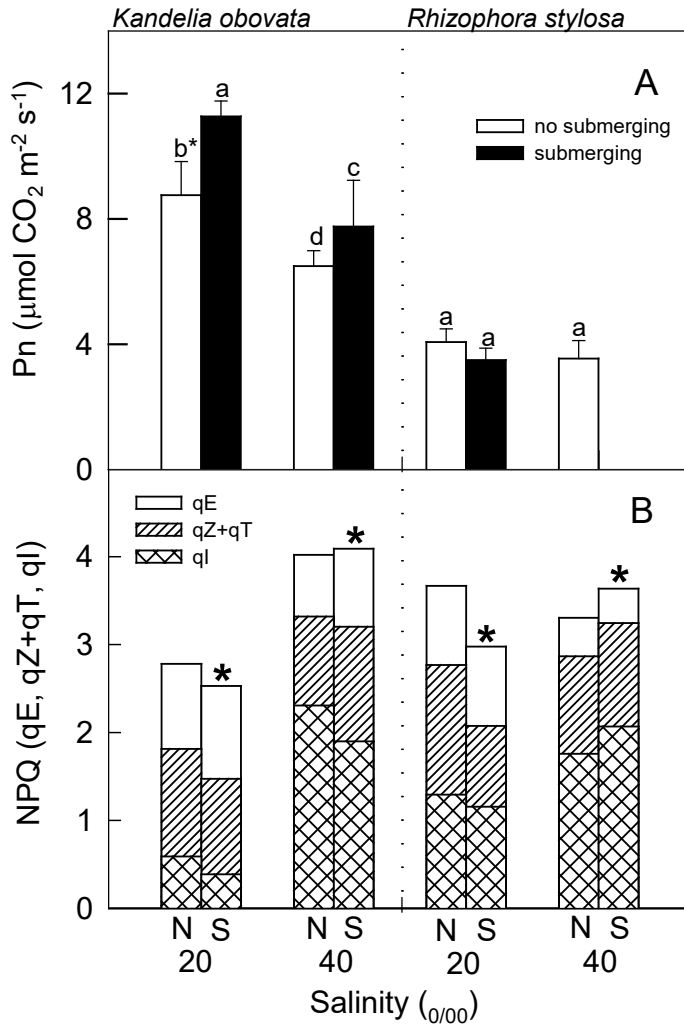


圖 18. 水筆仔 (*Kandelia obovata*) 與紅海欖 (*Rhizophora stylosa*) 於 20‰和 40‰鹽度培養條件下，經未浸沒和浸沒處理後在 25 °C 和 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPFD 下 90 分鐘之光合速率 (A) 和黑暗期 30 分鐘後進行 NPQ 組成 (qE、qZ+qT 和 qI) 的測量 (B)。每個點代表 5 片葉子的平均值。Error bar = standard error。不同的字母表示在八種處理下 Tukey’s HSD 分析的顯著差異 ($P < 0.05$)。*：測量值的 NPQ 在未浸沒和浸沒之間的 T 檢驗存在顯著差異 ($P < 0.05$) (Wang et al. 2021)。

Fig. 18. The photosynthesis and the composition of NPQ (qE, qZ+qT and qI) for *K. obovata* and *Rhizophora stylosa* cultivated under 20‰ and 40‰ salinity with no submerging (N) and submerging (S) treatments. Measurements were made at 25 °C and 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PPFD in 90 minutes (A) and after dark period 30 minutes (B). 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 eight treatments ($P < 0.05$). * : Significant differences in T-tests between no submerging and submerging for NPQ of measured value ($P < 0.05$) (Wang et al. 2021).

處理對 NPQ 之影響較水筆仔為小，但也會大幅提高其 qI。因此，光合越低者，其 qI/NPQ 有越高之趨勢，而在相同光合下比較時，亦發現兩物種在 40‰ 鹽度處理下之 qI/NPQ 較 20‰ 鹽度處理為高。表示低光合及高鹽度處理下，NPQ 增加部分以 qI 所占比例較高。

四、結語

當環境因子(光度、水分、溫度、鹽度...等)改變，或遭受汙染時，植物會調節其生理作用或發生傷害。其在光合作用之改變可由葉綠素螢光偵測而得知，因葉綠素螢光具有儀器輕巧，測定簡單、方便、省時、準確性高及非破壞性等優點，可在在野外現場大量測定，迅速提供植物逆境生理學及生態生理學研究上之相關資訊，並可應用於農業生產推估、棲地復育及生態長期監測上。

五、引用文獻

黃博富。2000。不同葉色芥藍菜品種之光合作用特性及硝酸態氮含量。

國立中興大學植物學研究所。碩士論文：pp. 45-46。

莊禮豪。2007。不同光度和溫度下植物葉綠素螢光特性。國立中興大學生命科學研究所。碩士論文：pp. 85。

Adams, W. W., C. R. Zarter, V. Ebbert, and B. Demmig-Adams. 2004. Photoprotective strategies of overwintering evergreens. *BioScience* 54: 41-49.

Björkman, O. and B. Demmig. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489-504.

Cheng, L., L. H. Fuchigami, and P. J. Breen. 2001. The relationship between photosystem II efficiency and quantum yield for CO₂ assimilation is not affected by nitrogen content in apple leaves. *J. Exp. Bot.* 52:1865-1872.

Colom, M. R., E. Pini Prato, and R. Giannini. 2003. Chlorophyll fluores-

- cence and photosynthetic response to light in 1-year-old needles during spring and early summer in *Pinus leucodermis*. *Trees* 17: 207–210.
- Coopman, R. E., M. Reyes-Díaz, V. F. Briceño, L. J. Corcuera, H. M. Cabrera, and L. A. Bravo. 2008. Changes during early development in photosynthetic light acclimation capacity explain the shade to sun transition in *Nothofagus nitida*. *Tree Physiol.* 28:1561–1571.
- Da’Matta, F. M., M. Maestri, P. R. Mosquim, and R. S. Barros. 1997. Photosynthesis in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*) as affected by winter and summer conditions. *Plant Sci.* 128: 43–50.
- Demmig-Adams, B. and W. W. Adams III. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology* 43:599 – 626.
- Demmig-Adams, B. and W. W. Adams III. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends Plant Sci.* 1:21–26.
- Demmig-Adams, B., W. W. Adams III, D. H. Barker, B. A. Logan, D. R. Bowling, and A. S. Verhoeven. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol. Plant.* 98:253–264.
- Franco, A. and U. Lüttge. 2002. Midday depression in savanna trees: Coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia* 131:356–365.
- Huang, M. Y., S. L. Wong, and J. H. Weng. 2021a. Rapid light-response curve of chlorophyll fluorescence in terrestrial plants: relationship to CO₂ exchange among five woody and four fern species adapted to different light and water regimes.

- Plants 10: 445.
- Huang, M. Y., C. W. Chen, C. W. Wang, S. L. Wong, and J. H. Weng. 2022a. Useful rapid light-response curve of electron transport rate for estimations of photosynthetic capacity in C₄ species. *Theoretical and Experimental Plant Physiology* Accepted.
- Jiang, C.Y., C.W. Wang, C.I. Chen, C. W. Chen, S. L. Wong, M.Y. Huang, and J.H. Weng. 2022b. Photosystem II efficiency in response to the diurnal and seasonal variations of photon flux density and air temperature for green, yellow and purple leaves of sweet potato. *Botany* In submission.
- Kao, W. Y., T. T. Tsai, and W. H. Chen. 1998. Response of photosynthetic gas exchange and chlorophyll a fluorescence of *Miscanthus floridulus* (Labill) Warb. to temperature and irradiance. *J. Plant Physiol.* 152: 407–412.
- Krall, J.P. and G. E. Edwards. 1992. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiol. Plant.* 86:180–187.
- Li, X. P., O. Björkman, C. Shih, A. R. Grossman, M. Rosenquist, S. Jansson, and K. K. Niyogi. 2000. A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting. *Nature* 403:391–395.
- Liu, X., B. An, N. Gu, C. Guo, X. Sun, and H. Wang. 2020. Response of leaf photosynthetic characteristics of *Syringa oblata* and *Syringa reticulata* var. *mandshurica* to chilling stress. *Journal of Forestry Research* 31: 521–530.
- Maxwell, K. and G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence- a practical guide. *J. Exp. Bot.* 51:659–668.
- Morosinotto, T., S. Caffarri, L. Dall’Osto, and R. Bassi. 2003. Mechanistic aspects of the xanthophyll dynamics in higher plant thylakoids. *Physiol. Plant.* 119:347–354.

- Murchie, E. H. and K. K. Niyogi. 2011. Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis. *Plant Physiol* 155: 86–92.
- Müller, P., X. P. Li, and K. K. Niyogi. 2001. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology* 125: 1558 – 1566.
- Oberhuber, W. and G. E. Edwards. 1993. Temperature dependence of the linkage of quantum yield of photosystem II to CO₂ fixation in C₄ and C₃ plants. *Plant Physiol.* 101:507–512.
- Nilkens, M., E. Kress, P. Lambrev, Y. Miloslavina, M. Müller, A. R. Holzwarth, and P. Jahns. 2010. Identification of a slowly inducible zeaxanthin-dependent component of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence generated under steady-state conditions in *Arabidopsis*. *Biochimica et Biophysica Acta* 1797: 466–475.
- Pérez-Torres, E., L. A. Bravo, L. J. Cuera, and G. N. Johnson. 2007. Is electron transport to oxygen an important mechanism in photoprotection? Contrasting responses from Antarctic vascular plants. *Physiol. Plant.* 130:185–194.
- Ripley, B. S., M. E. Gilbert, D. G. Ibrahim, and C. P. Osborne. 2007. Drought constraints on C₄ photosynthesis: Stomatal and metabolic limitations in C₃ and C₄ subspecies of *Alloteropsis semialata*. *J. Exp. Bot.* 58:1351–1363.
- Roháček, K. and M. Barták. 1999. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: Basic concepts, useful parameters, and some applications. *Photosynthetica* 37:339–363.
- Slavka, K., T. Elena, P. Valentina. 2019. Morphological, physiological and productivity response in garden pea genotypes during high temperature stress. *Genetika* 51: 417–428.
- Thomas, D.S., Turner, D.W. 2001. Ba-

- nana (*Musa* sp.) leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in response to soil drought, shading and lamina folding. –*Sci. Hort.* 90: 93–108.
- Verhoeven, A. S., W. W. Adams III, and B. Demmig-Adams. 1999. The xanthophyll cycle and acclimation of *Pinus ponderosa* and *Malva neglecta* to winter stress. *Oecologia* 118: 277–287.
- Wang, C.W., S.L. Wong, T.S. Liao, J.H. Weng, M.N. Chen, M.Y. Huang, and C.I. Chen. 2021. Photosynthesis in response to salinity and submergence in two Rhizophoraceae mangroves adapted to different tidal elevations. *Tree physiology*, tpab167.
- Warren, C. R., M. J. Hovenden, N. J. Davidson, and C. L. Beadle. 1998. Cold hardening reduces photoinhibition of *Eucalyptus nitens* and *E. pauciflora* at frost temperature. *Oecologia* 113: 350–359.
- Weng, J. H. 2006. Underestimate of PS2 efficiency in the field due to high leaf temperature resulting from leaf clipping and its amendment. *Photosynthetica* 44: 467–470.
- Weng, J. H. and M. F. Lai. 2005. Estimating heat tolerance among plant species by two chlorophyll fluorescence parameters. *Photosynthetica* 43: 439–444.
- Weng, J. H., T. S. Liao, K. H. Sun, C. C. Chung, C. P. Lin, and C. H. Chu. 2005. Seasonal variation in photosynthesis of *Picea morrissonicola* grown in sub-alpine of subtropical Taiwan. *Tree Physiol.* 25: 973–979.
- Weng, J. H., T. S. Liao, M. Y., Hwang, C. C. Chung, C. P. Lin, and C. H. Chu. 2006. Seasonal variation in photosystem II efficiency and photochemical reflectance index of evergreen trees and perennial Gramineae growing at low and high elevations of sub-tropical Taiwan. *Tree Physiol.* 26:1097–1104.

- Weng, J. H., K. M. Lai, T. S. Liao, M. Y. Hwang, and Y. N. Chen. 2009. Relationships of photosynthetic capacity to PSII efficiency and to photochemical reflectance index of *Pinus taiwanensis* through different seasons at high and low elevations of sub-tropical Taiwan. *Trees* 23:347–356.
- Weng, J. H., C. T. C. Chien, C. W. Chen, and X. M. Lai. 2011. Effects of osmotic and high light stresses on PSII efficiency of attached and detached leaves of three tree species adapted to different water regimes. *Photosynthetica* 49: 555–563
- Werner, C., O. Correia, and W. Beyschlag. 2002. Characteristic patterns of chronic and dynamic photoinhibition of different functional groups in a Mediterranean ecosystem. *Functional Plant Biology* 29: 999–1011
- Wong, S.H., C.W. Chen, H.W. Huang, and J.H. Weng. 2012a. Using combined measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence to investigate the photosynthetic light responses of plant species adapted to different light regimes. *Photosynthetica* 50: 206–214.
- Wong, S.H., C.W. Chen, H.W. Huang, and J.H. Weng. 2012b. Using combined measurements for comparison of light induction of stomatal conductance, electron transport rate and CO₂ fixation in woody and fern species adapted to different light regimes. *Tree Physiol.* 32: 535–544.
- Wong, S. L., C. W. Chen, M. Y. Huang, and J. H. Weng. 2014a. Relationship between photosynthetic CO₂ uptake rate and electron transport rate in two C₄ perennial grasses under different nitrogen fertilization, light and temperature conditions. *Acta Physiologiae Plantarum* 36: 849–857.
- Wong, S. L., M. Y. Huang, C. W. Chen, and J. H. Weng. 2014b. Light

induction of nonphotochemical quenching, CO₂ fixation and photoinhibition in woody and fern species adapted to different light regimes. *Photosynthetica* 52: 272–280.

Wong, S. L., C. W. Chen, and J. H. Weng. 2016. Energy quenching and photoinhibition during light induction in four fern species. *TW J. Biodivers* 18: 173–189.

Yin X., Z. Sun, P. C. Struik, P. E. L. van der Putten, W. van Ieperen, and J. Harbinson 2011. Using a biochemical C₄ photosynthesis model and combined gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements to estimate bundle-sheath conductance of maize leaves differing in age and nitrogen content. *Plant Cell Environ* 34: 2183–2199.

「台灣生物多樣性研究」稿約

壹、一般說明

- 一、《台灣生物多樣性研究》為行政院農業委員會特有生物研究保育中心出版之學術期刊，歡迎國內外學者發表有關生物多樣性或自然保育之學術論文與有關物種出現資料之資料論文，但未曾曾在其他刊物發表之原創研究及資料為限。
- 二、本刊為網路期刊，隨時接受投稿，並於每年 1 月、4 月、7 月及 10 月在中心網站 (https://www.tesri.gov.tw/A15_2/content/31503) 刊登發行。
- 三、撰稿中、英文均可，來稿以完整微軟 WORD 格式文稿電子檔傳送至「台灣生物多樣性研究」期刊編輯委員會電子信箱(email: tjbd@tesri.gov.tw)。
- 四、經本刊接受刊登之稿件，投稿著作所有列名作者皆同意授權本刊單位以非專屬授權之方式再授權，並得為重製、公開傳輸、授權用戶下載、列印等行為。為符合資料庫之需求，並得進行格式之變更。
- 五、稿件無稿酬，但經刊登之文稿將提供 PDF 檔給作者，不另贈送抽印本。
- 六、來稿由本刊送請相關學者專家審查、簽注意見或修改，如需修改者再送請作者自行補充修正，作者應於收稿 2 週內完成修正，如於收稿 2 個月後仍未將修正稿件寄回者，視同放棄投稿。稿件付印前作者應負責校對。
- 七、通訊作者需在期刊出版前簽署文稿版權轉移同意書給期刊編輯室。

貳、文稿章節順序

一、學術論文部份

依照 1.題目，2.作者姓名、服務單位、地址，3.通訊作者之 e-mail，4.摘要，5.關鍵詞，6.緒言，7.材料與方法，8.結果與討論(可分列)，9.結論(可省略)，10.謝誌(可省略)，11.引用文獻等順序撰寫；其中 1 至 5 項請中英文並列，本文為中文撰寫者，依先中文後英文順序；本文為英文撰寫者，則先英文後中文。

文章若屬於研究短報(Note)者可不分章節。

二、資料論文部份

依照 1. 題目，2. 作者姓名、服務單位、地址，3. 通訊作者之 e-mail，4. 摘要，5. 關鍵詞，6. 物種出現資料之資料集(Dataset)與詮釋資料(Metadata)連結網址，請依據國際共通之達爾文核心集(Darwin Core, DwC)及生態詮釋資料語言(Ecological Metadata Language, EML)格式，儲存於廣用並長存之網路公開空間，如全球生物多樣性資訊機構(GBIF)。

有關資料集，作者應確保其正確性及所有權，並使讀者可讀與清楚瞭解，如有任何異常值或缺少值，應特別標示；有關詮釋資料，至少須包括 1. 資料集概述，2. 資料範圍(含分類、空間、時間等)，3. 採樣方法，4. 智慧財產權聲明，為鼓勵可由使用者自由分享、修改之開放資

料特性，作者應同意完全授權供使用，請參考相關授權資訊，例如：資料集之智慧財產權授權依 Open Data Commons Public Domain Dedication and License (PDDL-By) v1.0 (<http://www.opendatacommons.org/licenses/pddl/1.0/>) 之規定、詮釋資料之智慧財產權授權依 Open Data Commons Attribution License(ODC-By) v1.0 (<https://opendatacommons.org/licenses/by/1.0/>) 之規定。

- 三、另附標題頁(cover page)，註明簡題(short running title)及作者或聯絡人之姓名、電話、傳真、住址、e-mail 位址。

參、文稿結構

- 一、題目以 30 字為限。
- 二、作者中英文姓名之右上角以縮小數字標示服務單位註記。作者的英文姓名需列全名，名在前姓在後；複姓複名者，二字間用“-”相連；作者若為兩人，姓名間以“and”連接；若為三人或以上，除最後一人與其前一人間以“and”連接外，其餘之間以半形逗號連接。
- 三、中英文摘要以 500 字為限，摘要內容應以結果及結論為主，目的及方法可簡潔敘述或省略。避免使用條列式的摘要。
- 四、中英文關鍵詞以 5 個為限。

肆、文稿書寫應注意事項

- 一、文稿須以 Microsoft Word 可讀取之軟體編輯，以 A4 (30cm×21cm)白紙單面雙空行(double spaces)列印，文稿之天、地、左、右須留白 3 公分，於每真正下方註記頁碼。
- 二、本文敘述，應用數字編號時，其層次：
中文用：一、(一)、1、(1)、...
英文用：I、(I)、1、(1)、A、a、(a)...
- 三、中英文單位請用公制之符號，例如：kg、mg、ml、ppm、pH、cm 等，數值請以阿拉伯數字表示之，年代一律採用西元。
- 四、插圖請用白紙(或繪圖紙)以黑墨水精繪，亦可採電腦製圖，惟須以雷射印表機列印；照片限原始攝影採光面相紙沖印者，幻燈片限用原片；未按規定之插圖致圖片模糊無法製版者不予受理。
- 五、圖片之標題在下方，表格標題在上方，標題需中英文並列，圖的說明應中英文對照另頁繕打，不可附在繪圖及相片上面。本文中圖表順序以圖 1，圖 2，表 1，表 2...，Fig. 1, Fig. 2, Table 1, Table 2, ...等表示。
- 六、圖表內容請用英文，表格不加縱線。圖、表均以 A4 大小列印，定稿後圖、表請送原稿。
- 七、引用文獻以確經引用者為限，文中提到之文獻，請列出姓氏、年代。
- 八、引用文獻書寫方式：先列中、日、韓文，次列西文，其書寫方法按作者、年份、題目、發表刊物名稱(全名，不採用縮寫)、卷期及頁號順序。

- 例：1.中、日文期刊：柳楨、徐國士。1971。台灣稀有及有絕滅危機之動植物種類。中華林學季刊 4(4): 89-96。
- 2.中、日文書籍：徐國士。1980。台灣稀有及有絕滅危機之植物。台灣省教育廳。
- 3.中、日文彙編書籍：徐國士。1987。台灣的稀有植物。周昌弘、彭鏡毅、趙淑妙撰(編)。台灣植物資源與保育 139-157 頁。中華民國自然生態保育協會。
- 4.英文期刊：Clough, B. 1998. Mangrove forest productivity and biomass accumulation in Hinchinbrook Channel, Australia. *Mangroves and Salt Marshes* 2: 191-198.
- 5.英文期刊：Pimm, S. L. and J. L. Gittleman. 1992. Biodiversity : Where is it ? *Science* 255: 940.
- 6.英文期刊：Baker, C. S., F. Cipriano and S. R. Palumbi. 1996. Molecular genetic identification for whale and dolphin products from commercial markets in Korea and Japan. *Molecular Ecology* 5: 671-685.
- 7.英文書籍：Soule, M. E. and B. A. Wilco. 1980. *Conservation biology: An evolutionary-ecological, approach*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- 8.英文彙編書籍：Jinchu, H. and W. Fuwen. 1990. Development and progress of breeding and rearing giant pandas in captivity within China. pp. 322-325. *In*: H. Jinchu (ed.). *Research and progress in biology of the giant panda*. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Sichuan, People's Republic of China.

Notice to Contributors

I. General Guides:

1. The Taiwan Journal of Biodiversity is an online journal (January, April, July and October, http://tesri.tesri.gov.tw/list_protect.php) by the Endemic Species Research Institute, Council of Agriculture. The journal is an academic publication that welcomes the submission of manuscripts of various biological disciplines, including data paper, in the field of biodiversity. The manuscripts are limited to original work and species occurrence data previously unpublished in any other journal.
2. The journal accepts manuscripts written in either Chinese or English. Submission of manuscripts in Microsoft WORD format to be done via email: tjbd@tesri.gov.tw
3. Manuscript submitted will be sent to at least two referees in the field of its specialty for peer review and comments. Revised manuscripts will be reexamined by the Editorial Board. Author(s) are responsible for proof correction of the printer's copy to ensure accuracy.
4. Corresponding author is required to sign a Copyright Transfer Agreement for the paper accepted for publication to the journal publisher, the Endemic Species Research Institute.

II. Manuscript Preparation:

1. Research paper: Manuscript should be written in a sequence of 1) Title, 2) Authors' full name 3) Author(s) affiliations(s) and address(es), 4) Abstract, 5) Key words, 6) Introduction, 7) Materials and methods, 8) Results, 9) Discussion, 10) Conclusions, 11) Acknowledgements, 12) Literature Cited. Of them 1 to 5 should be written in dual languages, Chinese and English.
2. Data paper: Manuscript should be written in a sequence of 1) Title, 2) Authors full name, 3) Author(s) affiliations(s) and address(es), 4) Abstract, 5) Key words, 6) URL of the website where the dataset and metadata are available. The dataset and metadata should be built in the international standard formats of Darwin Core (DwC) and Ecological Metadata Language (EML). For species occurrence open data repositories, Global Biodiversity Information Facility (GBIF) is suggested. Author(s) must confirm the correctness and authenticity of the data prior to submission. The data should be readable and its meaning obvious for the data user(s). Importantly, if anomalies, outliers, and/or missing values are included in the data, a distinct number or symbol should be used to clearly identify those values. Metadata should be written at least in 1) Dataset content, 2) Coverage (including Taxonomic, Spatial and Temporal aspects), 3) Methods, 4) Intellectual property rights disclaimer. To promote the free dissemination of biodiversity open data, author(s) should not assert any proprietary rights to the dataset and metadata. For example,

This {DATA(BASE)} is made available under the Open Data Commons Public Domain Dedication and License v1.0. (<http://www.opendatacommons.org/licenses/pddl/1.0/>)

This {DATA(BASE)- NAME} is made available under the Open Data Commons Attribution License v1.0. (<https://opendatacommons.org/licenses/by/1.0/>)
3. Cover page should contain title of manuscript, author name(s), author's (s') affiliation(s),

corresponding author's name, telephone number, fax number and e-mail address, and a short running title.

4. Title should be less than 30 words. Capitalize the first letter of each word except articles, conjunctions and prepositions.
5. Author's name should be first name first followed by surname. For multiple authors, use a comma to separate the names but the last two names by "and."
6. Running title should be less than 50 letters including spaces.
7. Abstract must be a single paragraph not exceeding 500 words.
8. Key words should be no more than 5 words.

III. Manuscript Format:

1. Manuscript must be typed using standard software (Microsoft Word) with top, bottom, left and right. Mark page numbers on the bottom.
2. Manuscript should be typed in a uniform character size. There is no need to differentiate paragraph, title, subtitle or contents by using large or small characters.
3. Measurements should use International System of Units (kg, mg, km, m, cm.... etc.). All numerals or quantities should be expressed in Arabic numbers. Years in the text should use A.D. universally.
4. Figures and tables in the text should be sequenced by Arabic numbers (e.g. Fig.1 and Table 1). Both graphs and photos use same "Fig." designation.
5. Common name of an animal or plant that appears in title and first appears in abstract and text should be accompanied with scientific name. All scientific names in manuscript should be in italics.
6. When citing a reference in text, use surname and year, e.g. (Clough 1998) for single author; use "and" to link authors, e.g. (Pimm and Gittleman 1992) for double authors; and use "et al." e.g. (Baker et al. 1996) for multiple authors. When citing multiple references, separate them with semi-colons in chronological order.
7. Use the following system for arranging references in literature cited.

For journals:

Clough, B. 1998. Mangrove forest productivity and biomass accumulation in Hinchinbrook Channel, Australia. *Mangroves and Salt Marshes* 2: 191-198.

Pimm, S. L. and J. L. Gittleman. 1992. Biodiversity: Where is it? *Science* 255: 910-940.

Baker, C. S., F. Cipriano and S. R. Palumbi. 1996. Molecular genetic identification of whale and dolphin products from commercial markets in Korea and Japan. *Molecular Ecology* 5: 671-685.

For books and symposiums:

Soule, M. E. and B. A. Wilco. 1980. *Conservation biology: An evolutionary-ecological approach*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Jinchu, H. and W. Fuwen. 1990. Development and progress of breeding and rearing giant pandas in captivity within China. pp. 322-325. In: H. Jinchu (ed). *Research and progress in biology of the giant panda*. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Sichuan, China.

8. Table should be typed on a separate sheet and be headed by a title of dual languages (Chinese and English). It consists of only horizontal lines and typed with English terms (if possible) and Arabic numerals. If foot notes are required, mark with superscripts 1, 2, *, #, etc.
9. Figure should be drawn with black ink on a separate white tracing paper with a figure legend of the dual languages below. Computer graph made from laser printer is acceptable.
10. Photograph should be a glossy black and white shot with sufficient resolution to be clearly legible after reduction. When multiple photos are employed, the author should arrange them in plates. Micrographs should include bars indicating scales of magnification. Photos should be pasted on white A4 paper loosely with the figure legend below.

行政院農業委員會特有生物研究保育中心 編印
Published by Endemic Species Research Institute,
Council of Agriculture, Taiwan, R. O. C.

ISSN 2076697-1



9 772076 697002

GPN:2009900002