

不同光量對文心蘭檸檬綠氣體交換與葉綠素螢光之影響

Effects of Gas Exchange and Chlorophyll Fluorescence on *Oncidesa Gower Ramsey* 'Honey Angel' under Different Irradiation

張嘉滿¹ 陳忠義² 沈家毅² 林荏沂² 賴佑翔² 王經文^{3*}

Chia-Man Chang¹ Chung-I Chen² Jia-Yi Shen² Chi-Yi Lin² Yu-Hsiang Lai²
And Ching-Wen Wang^{3*}

1. 行政院農業委員會臺南區農業改良場 712 臺南市新化區牧場 70 號
2. 國立中興大學森林學系 402 臺中市南區國光路 250 號
3. 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

¹ Assistant research fellow, Tainan District Agricultural Research and Extension Station, Council of Agriculture, Tainan, Taiwan.

² Department of Forestry, National Chung Hsing University.No.145, Xingda Rd.,South Dist.,Taichung City 40227, Taiwan.

³Assistant research fellow, Endemic Species Research Institute. No.1, Minsheng E. Rd., Jiji Township, Nantou County 55244, 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 (*Oncidesa Gower Ramsey* 'Honey Angel') 於不同光量梯度下之氣體交換及葉綠素螢光參數，結果顯示檸檬綠具有高水分利用效率，同時具有較高的光飽和點 (light saturation point, LSP) ($1,200-1,500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$)及光補償點 (light compensation point, LCP) ($45.07 \pm 8.99 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$)，以及較低的暗

呼吸速率 (dark respiration rate, Rd) ($1.04 \pm 0.12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)。在光化學效能方面，電子傳遞速率 (electron transport rate, ETR) 與淨光合速率 (net photosynthesis rate, Pn) 呈現顯著相關 ($P < 0.0001$)。而高光下 ($1,200\text{-}2000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)，非光化學消散能量 (non-photochemical quenching, NPQ) 比例佔全部能量之 61%，顯示檸檬綠不耐高光，而其光合系統能隨著光量上升而調升非光化學消散能力。藉由葉綠素螢光量測的技術，具方便、快速及非破壞性等優點，監測檸檬綠生態生理的狀態，有助於瞭解光合系統的特性，以期應用於現行栽培技術，提高產量及品質。

關鍵詞:文心蘭、氣體交換、光合作用、葉綠素螢光、非光化學消散

Abstract

The gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters of *Oncidesa Gower Ramsey* 'Honey Angel' were measured under different irradiation gradients. The results show that 'Honey Angel' had high water use efficiency and high light saturation point ($1,200\text{-}1,500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), light compensation point ($45.07 \pm 8.99 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), and low dark respiration rate ($1.04 \pm 0.12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), suggesting that is difficult to grasp the production micro-environmental conditions. In terms of photochemical efficiency, similar to the photosynthetic system functions of other C4 and C3 vascular bundles plants, ETR of 'Honey Angel' was positively and significantly correlated with photosynthetic rate ($P < 0.0001$) under high light ($1,200\text{-}2000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), the proportion of non-photochemical quenching energy accounted for 61% of the total energy, indicating that 'Honey Angel' was not resistant to high light, and its photosynthetic system could increase the non-photochemical quenching ability with the change of irradiation. Further studies on the photoprotection and photoinhibition mechanisms of 'Honey Angel' are needed to understand better ecological niche. The chlorophyll fluorescence measurement technology has the advantages of convenience, speed and non-destructiveness which can monitor the ecological and physiological state

of 'Honey Angel'. Understanding the characteristics of the photosynthetic system is expected, and apply to current cultivation techniques, and improve quantity and quality of 'Honey Angel'.

Key words: *Oncidesa Gower Ramsey*, gas exchange, photosynthesis, chlorophyll fluorescence, non-photochemical quenching

前言

蘭花是第二大開花植物科 (Willis, 2017)，分佈於世界各地。蘭科分為五個亞科 (*Apostasioideae*、*Cypripedioideae*、*Vanilloideae*、*Orchidoideae*、*Epidendroideae*)，為全球園藝和切花貿易中最著名的植物群之一 (De, 2020)。文心蘭 *Gower Ramsey* 為原產於中南美洲之複莖性著生蘭 (Garay, 1970)，因具有優良的切花特性及廣泛的環境適應性，目前已發展成為臺灣亮點蘭花產業之一，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)。

一般文心蘭栽培之適宜溫度約在 15~25°C 範圍內，當溫度在 10°C 以下時不易出現花莖，30°C 之上則開始伸長之花序將可能枯死，而其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)。在植物的栽培過程中，適合的光照是植物生長旺盛的關鍵，因光照強度對於光合作用能產生巨大影響，而光合作用的碳同化作用，是植物能量的來源，能進而影響植物生長發育 (Taiz *et al.*, 2014)。在文心蘭光合相關研究方面，Hew (1994) 等以熱帶蘭花文心蘭 *Goldiana* 品種 (*Oncidium* 'Goldiana') 為材料，研究其生長與光合作用能力之間的關係，指出文心蘭假球莖並沒有氣孔，而根據其葉綠素 a/b 的比值及 CO₂ 補償點判斷，文心蘭屬於 C₃ 型的陰性植物。植株第三片葉的光合作用速率，在新芽生長時期會有顯著的增加趨勢，而第二片葉則是在花序發育時，光合作用速率明顯地提高。王等 (2015) 量測四種文心蘭 (玉香、金香、白力士、光華) 光合特性，結果指出文心蘭在 photosynthetic photon flux density (PPFD) 600-1,200 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 即達到光飽和 (light saturation point, LSP)，當光量超過 1,200 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 時，部分品種出現光抑

制現象。另陳 (2007) 指出文心蘭(*Oncidesa Gower Ramsey*) 的光合特性，在中午時會有氣孔關閉，光合作用呈現下降現象。

研究文心蘭光合特性，能適切地掌握其生態棲位特性，提供其有利之生產環境，來提高生長品質，因此，本研究文心蘭切花品種‘檸檬綠’(*Oncidesa Gower Ramsey* ‘Honey Angel’) 為材料，量測其氣體交換與葉綠素螢光，藉此瞭解檸檬綠的基礎光合特性，有助於後續光保護及光抑制試驗設計，以期增進補強檸檬綠在光量微環境相關培育之基礎資料，應用於現行栽培技術，提高產量及品質。

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’(*Oncidesa Gower Ramsey* ‘Honey Angel’)，為2年生以上，具有開花能力的6吋(15cm)盆植株，2020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%，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，病蟲害管理視需要執行相關作業。

(二)試驗項目及方法

光合作用的試驗使用氣體交換及螢光光合作用分析儀(portable gas exchange fluorescence system, GFS3000FL, Walz, Germany)，其基礎參數設定為：氣體流速750 $\mu\text{mol s}^{-1}$ 、氣體混均器風扇速度7級、氣體交換同化箱溫度25°C、相對溼度75%，並用開放性系統透過緩衝瓶抽取外界CO₂(濃度約380-420 ppm)。

1.不同光量變化之淨光合作用量測

於2021年4-5月測量，隨機取樣文心蘭5株，選擇成熟開展上層葉三片，進行氣體交換之量測，將量測的數值平均，為5重複。依序設定光量0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800及2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，待每一光量的淨光合作用速率穩定後紀錄(王等 2020a)。

2.不同光量變化之葉綠素螢光參數量測

將前述處理之文心蘭，於設定 15 種光量變化下，進行葉綠素螢光參數量測，照光前先測量未照光前之螢光值，測定各項葉綠素螢光，並計算出下列參數（王等，2020a；Demmig-Adams *et al.*, 1996; Johnson & 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 PS II 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) = $\Phi_{PSII} \times 0.5 \times 0.84 \times PPFD$ ，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) $ETR/PG = ETR / (P_n + R_d)$ ，電子傳遞速率與總光合作用速率 (gross photosynthesis rate, PG) 之比值
- (11) $P = (F_m' - F_s) / F_m'$ ，光化學消散占吸收能量的比例
- (12) $D = 1 - F_v' / F_m' = (F_m' - F_o') / F_m$ ，為熱消散占吸收能量之比例
- (13) $E = 1 - P - D$ ，為過多能量占吸收能量之比例

3.統計分析

以套裝軟體 PASW Statistics 18 與 SigmaPlot 10.0 進行線性及二次回歸分析與繪圖。光量、氣體交換與葉綠素參數間以迴歸進行相關性分析。

結果

(一)不同光量變化之氣體交換

為了解檸檬綠的光合表現，本試驗設定 PPFD 為 0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 等 15 種光量，測量檸檬綠淨光合作用速率，結果如圖 1A 所示，可以發現檸檬綠在光量 1,200-1,500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時達到光飽和 (LSP)，當光量在 1,500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上時，光合作用略微下降，而氣孔導度

(圖 1B)亦呈現相同的趨勢。由圖 1C 可知檸檬綠的光合作用由氣孔因素來控制，兩者呈顯著線性正相關 ($p < 0.0001$)。

將前述 $0-100 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 光量的淨光合作用速率值做線性分析 (圖 1C)，可知檸檬綠的淨光合作用速率與光量變化成正比，達到顯著相關 ($P < 0.0001$)，由方程式 ($Y = 0.022X - 0.835, r^2 = 0.964^{**}$)，可得檸檬綠之暗呼吸速率 (Dark respiration rate, R_d) 為 $1.04 \pm 0.12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、光量子收率 (quantum yield, Q_y) 為 $0.03 \pm 0.003 \text{ CO}_2 / \text{photon}$ 、光補償點 (LCP) 為 $45.07 \pm 8.99 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 及最大淨光合作用速率 (Maximum net photosynthesis rate, A_{max}) 為 $12.10 \pm 0.51 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 如表 1。

(二)不同光量變化之葉綠素螢光

由圖 2 可知，檸檬綠的電子傳遞速率 (electron transport rate, ETR，圖 2A)會隨著光量提高而調節升高，於光量 $1,200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 達到最高，為 $64.14 \pm 2.02 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。NPQ 則於光量 $1,200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 達到飽和為 3.34 ± 0.03 (圖 2C)，而實際 PSII 效率之比例 ($\Delta F / F_m'$ & F_v / F_m ，圖 2B) 於光量 $800 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 以上，就維持於 50% 左右，顯示其光合效率已達到飽和，而電子傳遞速率與總光合作用速率之比值代表著，於光量 $200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 以下，在光合速率尚未達到最高前，會有多餘的電子必需消耗，否則會有過剩能量的危害。

為了解光化學效能 (ETR) 與光合速率 (P_n) 之關係，由圖 3 可知，ETR 與 P_n 關係為二次回歸曲線的關係 ($Y = 0.020X + 0.003X^2 - 0.959, r^2 = 0.959^{****}$)，達到顯著相關 ($P < 0.0001$)。顯示 ETR 的表現對於檸檬綠的 P_n 佔有相當大的正向影響。

為了解檸檬綠在不同光量的能量流動狀態。由圖 4 可知，在低光 ($0-200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 時，檸檬綠的 P 維持在 50-60% 間；但在光量 $400 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 時，D 已達 50%，特別在高光 $1,200-2,000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 時，檸檬綠之非光化學消散為主要能量流向，占全部能量之 60%，於此階段檸檬綠的過剩光能比例仍逐步提升為 25-32%，顯示檸檬綠的光合系統在 $1,500-2,000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 時，已有光抑制現象。

討論

植物光合作用之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

- 而檸檬綠光補償點為 $45.07 \pm 8.99 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，為陽性植物的特徵，而較低的 R_d ($1.04 \pm 0.12 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)，則呈現陰性植物的特徵 (郭和賴，2007)，顯示檸檬綠在光量變化的適應上可能為較廣的特性。

一般而言， P_n 與 ETR (或 ΦPSII) 會維持固定比例 (Sun *et al.*, 2007)，而 ETR 被廣泛用於評估光合活性和生產力 (Longstaff *et al.*, 2002; Carr and Björk, 2003; Lesser *et al.*, 2010)。由圖 1A 及圖 2A 可知，檸檬綠光合曲線 (light-photosynthesis curve) 與 ETR 曲線 (light-electron transport rate curve) 相似，進一步進行兩者二次曲線回歸分析 (圖 3)，可知兩者呈現顯著正相關 ($P < 0.0001$)，這與其他維管束 C4 和 C3 植物有相似的結果 (Cheng *et al.*, 2001; Pérez-Torres *et al.*, 2007; Ripley *et al.*, 2007; Wong *et al.*, 2014)。

在高光下，過量吸收的能量通常會導致光抑制和光合作用效率降低。當植物遇到高光量時，其固碳作用會受到限制，並有其他電子接收者替代 CO_2 來維持電子傳遞，此時光保護機制能防止 PSII 被高光量傷害並抵消過度光子吸收的有害影響 (D'Ambrosio *et al.*, 2006)。NPQ 是植物反映高光量損傷的重要光保護機制，可以以熱能形式消散多餘的能量，以避免過度吸收光子的有害影響 (Murchie & Niyogi, 2011; Esteban *et al.*, 2013)。NPQ 中葉黃素循環的增加是由 PSII 天線系統結構的變化引起的，也就是說，熱消散速率的變化會隨著光量的提高而調升 (La Porta *et al.*, 2005)。由圖 2C 可知檸檬綠 NPQ 隨著光量提高而調節升高，於光量 $1,200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時達到飽和，而實際 PSII 效率之比例 ($\Delta F/F_m'$ & F_v/F_m ，圖 2B) 於光量 $1,200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上，就維持於 50% 左右，顯示其光合效率已達到飽和，而淨光合作用 (圖 1A) 與 NPQ (圖 2C) 趨勢相似，表示隨著 P_n 的增加，相對的過剩光能也在增加，需以利用 NPQ 將其消散 (圖 4)。

維管束植物對於光量變化相當敏感，在其光合作用達到穩定前，需藉由非光化學消散來保護光合系統 (Han *et al.*, 1999; Allen & Percy, 2000; Bai *et al.*, 2008; Wong *et al.*, 2012)。圖 2D 可知，於光量 $200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以下有較高的 ETR/PG，顯示照光初期光合尚未飽和前，有多餘的電子必需消耗，需要其他代替 CO_2 之電子接受者，也就是光呼吸或葉黃素循環，來避免 PSII 受到光傷害，這是植物體因應過剩光能主要的光保護機制 (王等，2008；王經文等，2020a；王經文等，2020b；Leakey *et al.*, 2003)。由此可知檸檬綠的光合系統功能已具備相當的非光化學消散能力，惟仍需進一步研究其光保護及光抑制機制，才可明確了解其較佳的光量生態棲位，而可應用於栽培環境設計之參考，並對田間栽種管理有增益之

貢獻。

結論

經本試驗可知檸檬綠具有高水分利用效率，同時具有較高的 LSP ($1,200-1,500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 及 LCP ($45.07 \pm 8.99 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 的陽性植物特徵，以及較低的 Rd ($1.04 \pm 0.12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 的陰性植物特徵，這或許為其生產微環境條件較難掌握的原因。在光化學效能方面，與其他 C3 植物的光合系統相似，ETR 與光合速率呈現顯著相關，且具備相當的非光化學消散能力，惟仍後續進一步研究其光保護及光抑制機制，才可明確了解其較佳的光量生態棲位。藉由葉綠素螢光量測的技術，具方便、快速及非破壞性等優點，可藉此監測檸檬綠生態生理的狀態，有助於瞭解光合系統的特性，以增進補強檸檬綠在微環境相關栽培及管理之基礎資料，以期應用於現行栽培技術，提高產量及品質。

參考文獻

- 王經文、廖天賜、陳忠義、楊凱愉、林睿思、陳宜敏、許立勳。2008。木賊葉木麻黃苗木對水分逆境之反應。林業研究季刊 30(2)：31-44。
- 王經文、翁韶良、廖天賜、陳明男、陳忠義。2020a。水筆仔苗木於不同鹽度處理下光合誘導反應之探討。林業研究季刊 42(2)：91-10。
- 王經文、廖天賜、翁韶良、陳明男、陳忠義。2020b。紅海欖苗木於不同鹽度處理下光合作用光保護機制之探討，中華林學季刊 53(1)：33-54。
- 王燕君、張樂萍、譚志勇、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。
- 陳忠義、廖天賜。2007。構樹苗木對光度之生理反應。林業研究季刊 29(3)：15-26。
- 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。
- 郭耀綸、賴幸榆。2007。南仁山森林不同耐陰性樹苗光合作用性狀及其對光量的可塑性。國家公園學報 18(1)：11-21。
- 張允瓊、李峰。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。

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。

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.

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.

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.

Carr, H. and M. Björk. 2003. A methodological comparison of photosynthetic oxygen evolution and estimated electron transport rate in tropical *Ulva* (Chlorophyceae) species under different light and inorganic carbon conditions. Journal of Phycology 39(6): 1125-1131.

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. Journal of Experimental Botany 52(362): 1865-1872.

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.

- D'Ambrosio, N., C. Arena and A. V. D. Santo. 2006. Temperature response of photosynthesis, excitation energy dissipation and alternative electron sinks to carbon assimilation in *Beta vulgaris* L.. Environ Experim Bot 55(3): 248-257.
- 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.
- Eyland, D., J. van Wesemael, T. Lawson and S. Carpentier. 2021. The impact of slow stomatal kinetics on photosynthesis and water use efficiency under fluctuating light. Plant Physiol 114:41.
- Esteban, R., B. Fernández-Marín, A. Hernandez, E. T. Jiménez, A. León, S. García-Mauriño, C. D. Silva, J. R. Dolmus, C. M. Dolmus, M. J. Molina, N. N. Gutierrez, M. I. Loaisiga, P. Brito and J. I. García-Plazaola. 2013. Salt crystal deposition as a reversible mechanism to enhance photoprotection in black mangrove. Trees 27(1): 229-237.
- Garay, L. A. 1970. A reappraisal of the genus *Oncidium* S. W. Taxon. 19:443-467.
- Han, Q., E. Yamaguchi, N. Odaka and Y. Kakubari. 1999. Photosynthetic induction responses to variable light under field conditions in three species grown in the gap and understory of a *Fagus crenata* forest. Tree Physiology 19(10): 625-634.
- Hew, C. S. and J. W. H. Yong. 1994. Growth and photosynthesis of *Oncidium* 'Goldiana'. J. Hort. Sci. 69:809-819.
- La Porta, N., M. Bertamini, N. Nedunchezian, P. Raddi and K. Muthuchelian. 2005. Photoinhibition of photosynthesis in needles of two cypress (*Cupressus sempervirens*) clones. Tree Physiology 25(8), 1033-1039.
- Lea, P. J. and R. A. Azevedo. 2006. Nitrogen use efficiency. 1. Uptake of nitrogen from the soil. Ann. Appl. Biol. 149:243-247.
- Leakey, A. D. B., M. C. Press and J. D. Scholes. 2003. High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. Plant, Cell and Environment 26(10): 1681-1690.

- Lesser, M. P., M. Slattery, M. Stat, M. Ojimi, R. D. Gates and A. Grottoli. 2010. Photoacclimatization by the coral *Montastraea cavernosa* in the mesophotic zone: light, food, and genetics. *Ecology* 91(4): 990-1003.
- Longstaff, B. J., T. Kildea, J. W. Runcie, A. Cheshire, W. C. Dennison, C. Hurd, T. Kana, J. A. Raven and A. W. D. Larkum. 2002. An in situ study of photosynthetic oxygen exchange and electron transport rate in the marine macroalga *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *Photosynthesis Research* 74(3): 281-293.
- Murchie, E. H. and K. K. Niyogi. 2011. Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis. *Plant Physiology* 155(1), 86–92.
- Johnson, M. P. and A. V. Ruban. 2011. Restoration of rapidly reversible photoprotective energy dissipation in the absence of PsbS protein by enhanced Δ pH. *Journal of Biological Chemistry* 286(22): 19973-19981.
- Pérez-Torres, E., L. A. Bravo, L. J. Corcuera and G. N. Johnson. 2007. Is electron transport to oxygen an important mechanism in photoprotection? Contrasting responses from Antarctic vascular plants. *Physiologia Plantarum* 130(2): 185-194.
- Reef, R. and C.E. Lovelock. 2014. Regulation of water balance in mangroves. *Annals of Botany* 115(3): 327-331.
- 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*. *Journal of Experimental Botany* 58(6): 1351-1363.
- Sun, G., X. P. Zeng, X. J. Liu and P. Zhao. 2007. Effects of moderate high-temperature stress on photosynthesis in three saplings of the constructive tree species of subtropical forest. *Acta Ecologica Sinica* 27(4): 2393-1290
- Taiz, L., E. Zeiger, I. M. Møller and A. Murphy. 2014. Plant physiology and development. 6rd ed. Sinauer Associates, Sunderland. USA. pp. 234-236.
- Willis, K. J. 2017. State of the world's plants. Report. Royal Botanic Gardens, Kew.

- 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 CO₂ fixation in woody and fern species adapted to different light regimes. *Tree Physiology* 32(5): 535-544.
- Wong, S. L., C. W. Chen, M. Y. Huang and J. H. Weng. 2014. 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(4): 849-857.

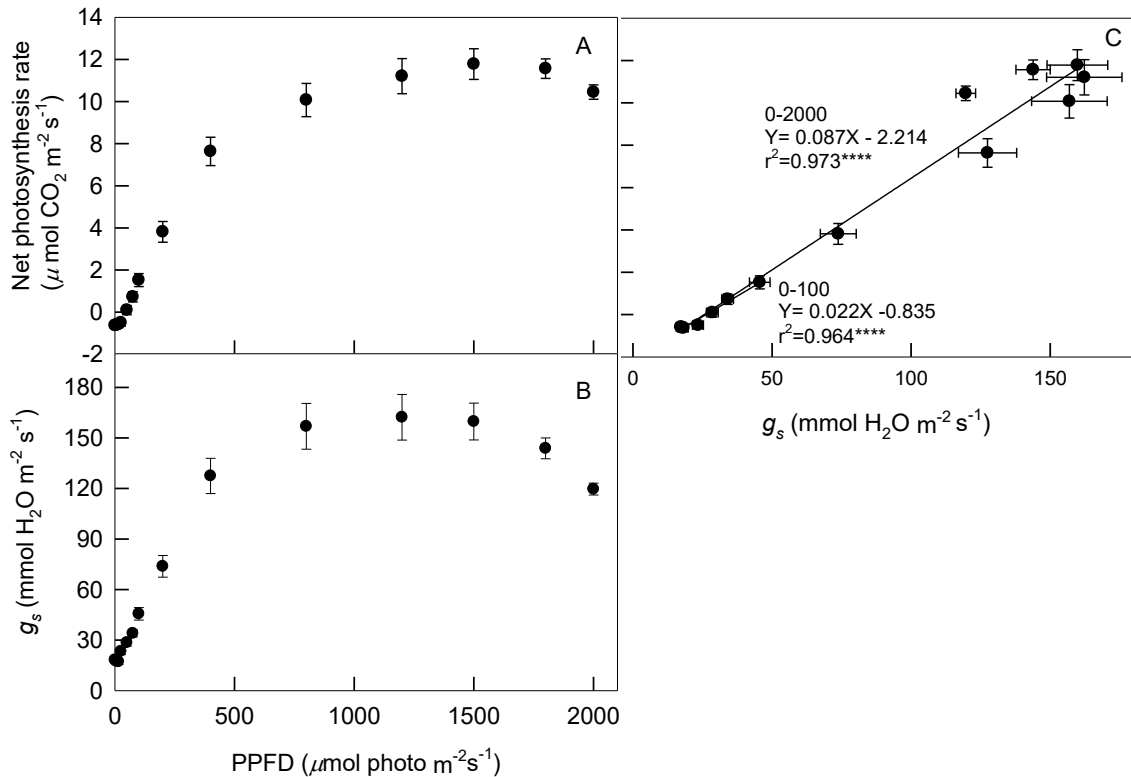


圖 1. 文心蘭 (*Oncidesa Gower Ramsey* 'Honey Angel') 於 0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 光量變化下之淨光合作用速率 (A) 與氣孔導度 (B) 及氣孔導度與淨光合作用速率之線性關係 (C)。A，B：Error bar = standard error， $n = 5$ 。C：****表示 $P < 0.0001$ ，Error bar = standard error，0-2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ， $n = 15$ 。0-100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ， $n = 8$ 。

Fig. 1. The net photosynthesis rate (Pn, panel A), stomatal conductance (Gs, panel B) and The relationship between Gs and Pn (panel C) of *Oncidesa Gower Ramsey* 'Honey Angel' plants were measured under 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75, 100, 200, 400, 800, 1,200, 1,500, 1,800 and 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. A, B: Error bar = standard error, $n = 5$. C: ****= $P < 0.0001$, Error bar = standard error, 0-2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $n = 15$. 0-100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $n = 8$.

表 1. 文心蘭 (*Oncidesa Gower Ramsey* 'Honey Angel') 之暗呼吸速率 (Rd)、光量子收率 (Qy)、光補償點 (LCP)、最大光合值 (Amax)

Table 1. Dark respiration rate (Rd), light quantum yield (Qy), light compensation point (LCP) and maximum photosynthesis rate (Amax) of *Oncidesa Gower Ramsey* 'Honey Angel'.

Photosynthetic parameters	
Rd($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1.04 $\pm$ 0.12
Qy (CO ₂ / photon)	0.03 $\pm$ 0.003
LCP($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	45.07 $\pm$ 8.99
Amax($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	12.10 $\pm$ 0.51

$\pm$: standard error. n = 5.

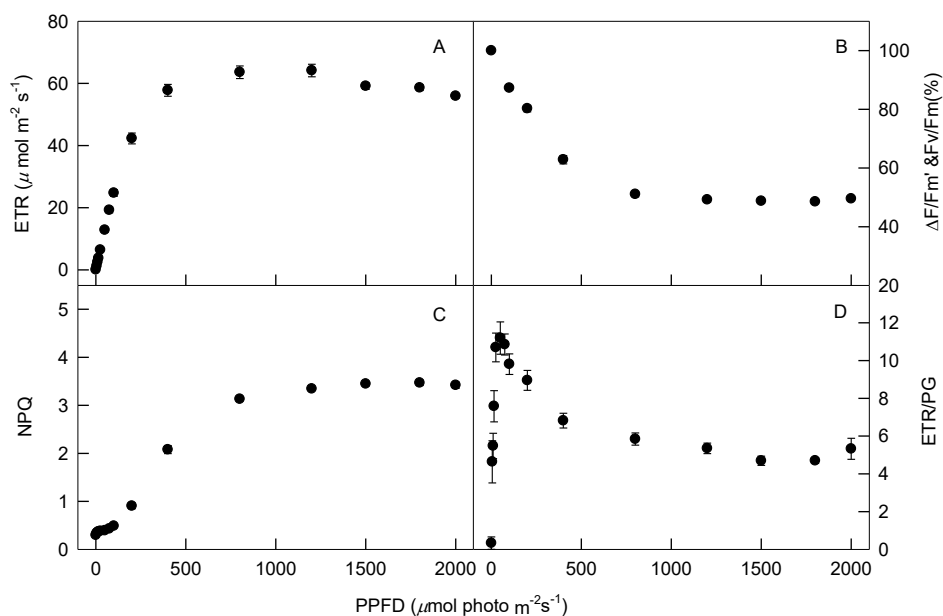


圖 2. 文心蘭 (*Oncidesa Gower Ramsey 'Honey Angel'*) 於 0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光量變化下之電子傳遞速率 (ETR, A)、實際 PSII 效率之比例 ($\Delta F/Fm' \& Fv/Fm$, B)、非光化學消散 (NPQ, C) 與 ETR/PG (D)。Error bar = standard error. n = 5。

Fig. 2. The values of ETR (panel A), $\Delta F/Fm' \& Fv/Fm$ (panel B), non-photochemical quenching (panel C), and ETR/PG (panel D) in *Oncidesa Gower Ramsey 'Honey Angel'* measured under 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75, 100, 200, 400, 800, 1200, 1500, 1800 and 2000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Error bar = standard error. n = 5.

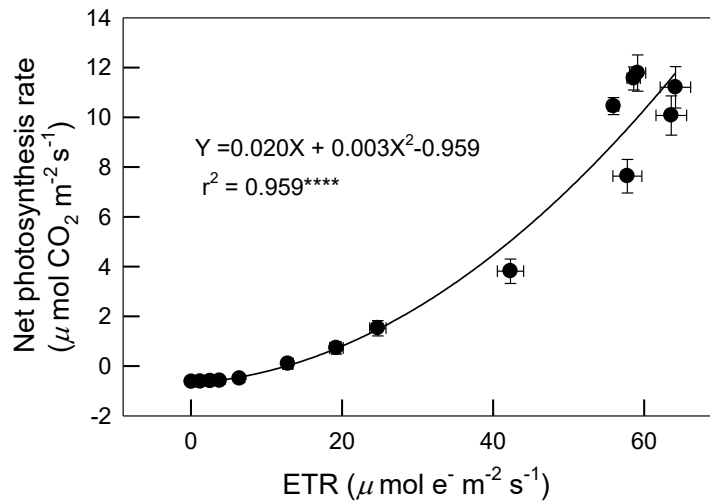


圖 3. 文心蘭 (Oncidesa Gower Ramsey 'Honey Angel') 於 0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光量變化下之電子傳遞速率 (ETR)與淨光合作用速率 (Pn)之曲線關係。Error bar = standard error。****表示 $P < 0.0001$ 。Error bar = standard error。n = 15。

Fig. 3. The relationship between ETR and net photosynthesis rate of *Oncidesa Gower Ramsey 'Honey Angel'* measured under 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75, 100, 200, 400, 800, 1200, 1500, 1800 and 2000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Error bar = standard error. **** = $P < 0.0001$. n = 15.

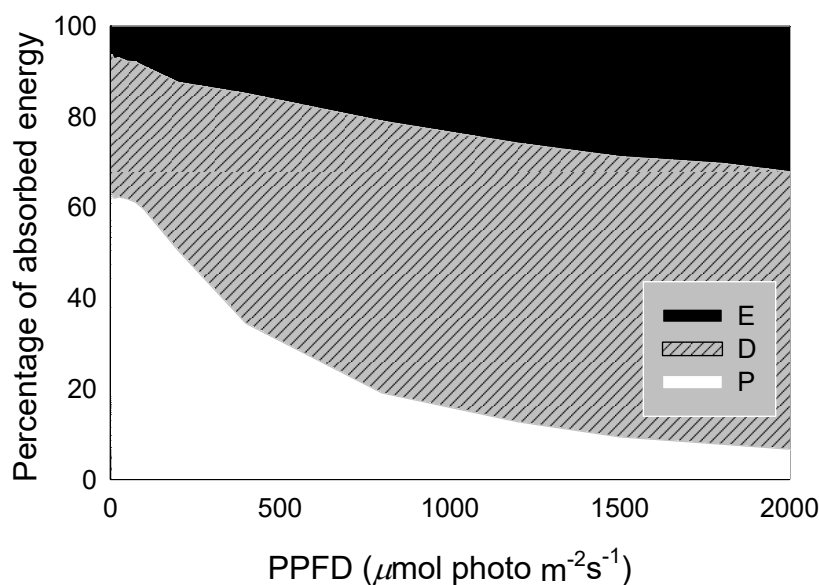


圖 4. 文心蘭 (*Oncidesa Gower Ramsey* 'Honey Angel') 於 0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光量下，光化學消散占吸收能量的比例(P%)、熱消散占吸收能量之比例(D%)與過剩能量占吸收能量之比例(E%)之變化。n = 5。

Fig. 4. The level of P (photochemical quenching), D (thermal quenching accounted for the proportion of absorbed energy) and E (excessive energy) in *Oncidesa Gower Ramsey* 'Honey Angel' were measured under 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75, 100, 200, 400, 800, 1200, 1500, 1800 and 2000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. n = 5.