

溫度對不同種源台灣赤楊之光合作用的影響

廖天賜¹ 翁仁憲² 李丁松³ 黃士元⁴

【摘要】為明瞭台灣赤楊能夠從台灣平地至海拔 3,000 m 廣泛分布之機制，探討溫度變化對其光合作用之影響。本試驗以三種海拔之台灣赤楊種源及樟樹，測定在短暫低溫（3°C）逆境處理後之光合速率，另以四種海拔之台灣赤楊種源及相思樹在春季及夏季，測定在不同溫度（15~35°C）下之光合速率。結果在短暫低溫（3°C）逆境處理後，比較其光合速率及葉綠素螢光 F_v / F_m 之變化，發現兩種測定法所得結果相近，即台灣赤楊三個種源之光合速率及 F_v / F_m 之降低比率（約 20%）均較樟樹之降低比率（約 50%）為低，顯示台灣赤楊對低溫較不敏感。在春、夏二季以不同溫度（15~35°C）下測得之光合速率，發現四個種源之光合作用最適溫度並無明顯差異，即維持 80% 以上光合速率之溫度，在台灣赤楊為 20~35°C 左右，相思樹為 25~35°C 間，在 15°C 時，台灣赤楊之光合速率較相思樹高出 20% 左右，呈現適溫較廣之特性。綜合上述之結果，可知台灣赤楊為一廣溫型植物。

【關鍵詞】光合速率，葉綠素螢光，低溫逆境

Effects of Temperature on Photosynthesis of *Alnus formosana* Provenances

Tien-Szu Liao¹ Jeng-Hsien Weng² Ten-Sun Lee³ Shy-Yuan Hwang⁴

【Abstract】To understand the mechanism of Taiwan alder (*Alnus formosana*) that extensively distributes from sea level to 3,000 meters, the study discussed the characteristics of photosynthesis affected by temperatures. Considering the reaction of temperature on photosynthesis, the study measured photosynthetic rates in temporary chilling stress (3°C) for three Taiwan alder provenances and Camphor tree (*Cinnamomum camphora*). Another measurement was taken at Spring and Summer seasons in different temperatures (15-35 °C) for four Taiwan alder provenances and Taiwan acacia (*Acacia confusa*). The results indicated that after giving tested provenances a temporary treatment of chilling stress (3°C), the changes of F_v/F_m for chlorophyll fluorescence and photosynthetic rate were with similar trend. Meanwhile, the decreased photosynthetic rate of Taiwan alder (about 20%) was lower than that of Camphor tree (about 50%). The result revealed that Taiwan alder was less sensitive to low temperature.

For Taiwan alder, there were no significant differences of the optimum temperature for photosynthesis

1. 國立中興大學森林學系副教授，通訊作者
Associate Professor, Department of Forestry, NCHU. Corresponding author.
2. 國立中興大學植物學系教授
Professor, Department of Botany, NCHU.
3. 國立嘉義大學森林學系講師
Instructor, Department of forestry, NCYU.
4. 農委會特有生物保育中心，助理研究員
Assistant research fellow, Endemic Species Research Institute, Council of Agriculture.

among four provenances, the temperature for maintaining over 80% of photosynthetic rate was about 20-35°C. As for Taiwan acacia, the temperature was 25-35°C. When temperature was at 15°C, the photosynthetic rate of Taiwan alder was 20% higher than that of Taiwan acacia. In comparison with Taiwan acacia, Taiwan alder had a wider range of growth temperature. The study concluded that Taiwan alder was a eurythermal plant.

【Key words】 Photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence, chilling stress.

一、前言

植物體之乾重有 90% 以上來自光合作用 (photosynthesis)，許多報告 (林安秋，1984；翁仁憲，1994b；Barton and Gleeson, 1996；Bravdo and Pallas, 1982；Fitter and Hay, 1981；Kishitani and Shibles, 1986；Usuda *et al.*, 1985；Weng, 1988；Weng and Ueng, 1997；Zelawski *et al.*, 1973) 指出，影響植物光合作用之因素除了外在環境因子、種 (species) 間之差異，還包括本身之遺傳性狀、營養狀態及形態等。

植物分布海拔之差異，表現在其主要生理活動之光合作用，則出現受溫度之影響，而有不同的適溫範圍 (Fryer and Ledig, 1972；Schwarz and Redmann, 1989；Weng and Ueng, 1997)，此種反應常藉直接測定 CO₂ 之固定速率或間接以測定葉綠素螢光 (chlorophyll fluorescence) 來表示。植物對吸收之輻射能只能利用一部分，其餘之能量則以螢光及熱的形式散失，葉綠素螢光是從葉綠體之光合系統之天線複合體 (photosystem antenna complex) 所放射，當光合系統之反應中心為活化狀態時，螢光量最小 (F₀)，反之，當電子傳遞之葉綠素蛋白質複合體 (chlorophyll-protein complex, 如Q_A) 完全還原時，即無電子傳遞持續時，其螢光量最大 (F_m)，因此光合系統之光化學反應潛在量 (即光量子收率，quantum yield, (P)，可以下式表示：

$$\phi P = (F_m - F_0) / F_m = F_v / F_m \dots \dots \dots (1)$$

式(1)中 F_v 為可變螢光放射量 (variable fluorescence emission)，為二個特定階段 (F_m、F₀) 之間螢光放射量之變化。一般而言，每種植物在某一環境下之 F_v / F_m 比值皆有一定之範圍 (Hall *et al.*, 1993；Krause, 1991；Schreiber *et al.*, 1986)。當光合速率改變時，可變螢光放射量亦隨之變化 (Hall *et al.*, 1993)。因此，以葉綠素螢光表示植物對太陽輻射能之利用效率，為近年來學者在植物面對逆境時的反應所樂於使用 (徐邦達，2001；Kappen *et al.*, 1998；Layne and Flore, 1993；Warren *et al.*, 1998)。

有鑑於此，本試驗以不同海拔來源的台灣赤楊為研究材料，佐以台灣常見之樟樹及相思樹為材料，比較其在不同溫度下之光合作用的反應，探討台灣赤楊在不同海拔環境之溫度變化下的適應機制。

二、材料與方法

(一) 低溫處理

本試驗係以 1993 年 11 月底分別採自鞍馬山海拔 2,000 m (Af-am2)、1,200 m (Af-am3) 及火炎山 150 m (Af-hs) 等三個種源 (provenance) 二年生左右之小苗為對象，再加上由中興大學校園內採種育苗之二年生樟樹苗木，同時培育於中興大學校園內之苗圃，培養於直徑 30 cm 之盆中，培養介質為砂質壤土，經過三個月之培育，苗木生長健壯後，供光合速率及葉綠素螢光測定，試驗於 1994 年 3 月 24 日至 3 月 29 日進行，試驗材料分別在接近

早春之氣溫 (20/15°C, 日/夜) 及低溫逆境 (15/3°C) 處理, 即同一組材料於第一天放入生長箱中以 20/15°C 及 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PPFD) 處理, 於第二天早上八點先測定葉綠素螢光, 接著再移入光合實驗室測定光合速率, 之後此組材料移入生長箱中以 15/3°C 之低溫處理, 翌日早上在生長箱中再經低溫 (3°C) 及高光 (800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (PPFD) 照射三個小時後, 於九點鐘測定葉綠素螢光, 再移入光合實驗室以前述相同之測定環境下, 測定其光合速率, 如此完成一循環測定, 總計四組材料, 即共測定四重複。

光合速率之測定係以完全展開之上位著生葉 2~4 片為對象, 以紅外線氣體分析儀 (Rosemount Model-880, California, USA) 配合可以控制光度、溫度及濕度之開放式同化箱系統 (open gas system) (Weng and Chen, 1987) 加上人工光源 (Toshiba, D-400, Tokyo, Japan) 同時測得 CO₂ 及 H₂O 之交換速率, 測定時溫度維持在 25±0.5°C, 相對濕度 80±2.5%, 光度為 1000±100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PPFD)。

葉綠素螢光係以植物效率分析儀 (Plant efficient analyzer, PEA) (Hansatech, UK) 測定與光合速率測定相同之完全展開上位著生葉, 每株苗木測定 4 片。

(二) 季節之效應

試驗用苗木於 1994 年 11 月底分別採自天巒池 (2,400 m)、鞍馬山 (2,000 m)、青山 (1,200 m) 及火炎山 (150 m) 等四個種源, 同時加入自中興大學校園採種育苗之低海拔相思樹 2 年生苗木為比較, 苗木之培育與前一年相同。在四月中及八月中利用前項所述相同之光合作用測定系統, 分別在 80±2.5% (RH) 及 1000±100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (PPFD) 條件下, 進行測定 15~35±0.5°C 溫度範圍內每隔 5°C 之光合速率, 測定時以每株苗木完全展開之上位葉 2~4 片為對象, 每一種源測定四株苗木。

三、結果

(一) 低溫逆境之影響

在 1994 年 3 月下旬所測得未經低溫逆境之光合速率, 從圖 1 可發現, 三個赤楊種源間並無顯著差異存在, 樟樹則較低, 表示台灣赤楊比樟樹有較高之光合成能力。至於短暫低溫逆境 (15/3°C) 處理後, 由圖 2 中發現中高海拔之鞍馬山 2 (Af-am2) 及鞍馬山 3 (Af-am3) 二個種源之光合速率降低約 20% 左右, 而低海拔之火炎山 (Af-hs) 種源及樟樹 (Cc) 則分別降低約 30% 及 50%, 可看出台灣赤楊種源間在短暫低溫逆境處理後, 其光合速率之變化與其分布之海拔有關。

再以同時測得之葉綠素螢光觀之, 由圖 3 可發現, 在未經低溫逆境處理時台灣赤楊三個種源之 F_v / F_m 比值無顯著差異, 且顯著大於樟樹者, 此結果與光合速率之結果相似。經低溫逆境處理後, 低海拔火炎山種源和高海拔二種源降低之 F_v / F_m 比值無顯著差異, 仍顯著高於樟樹降低後之 F_v / F_m 比值, F_v / F_m 比值降低之比率, 樟樹較台灣赤楊約多出 30%。

(二) 季節之效應

在 4 月 (春季) 所測得之光合速率對溫度之反應結果, 由圖 4 中得知, 鞍馬山 2、青山及火炎山等三個種源之光合作用最適溫度都在 25°C 左右, 唯發現天巒池種源之適溫有偏向較低溫之趨勢, 即其最適溫度在 20~25°C 間, 再以維持 80% 以上之光合速率的溫度範圍來比較, 天巒池種源為 15~30°C, 其他三個種源均為 20~30°C。從圖 4 中亦可看出相思樹之光合最適溫度在 25~30°C 之範圍, 明顯地高出台灣赤楊約 3~5°C。在 8 月 (夏季) 所測得之光合速率對溫度之反應, 從圖 5 可發現台灣赤楊四個種源之光合作用最適溫度均接近 30°C 左右, 各種源間均無顯著差異, 且與相思樹之光合作用最適溫度 30°C 相近。維持 80% 以上光合速率之溫度範圍台

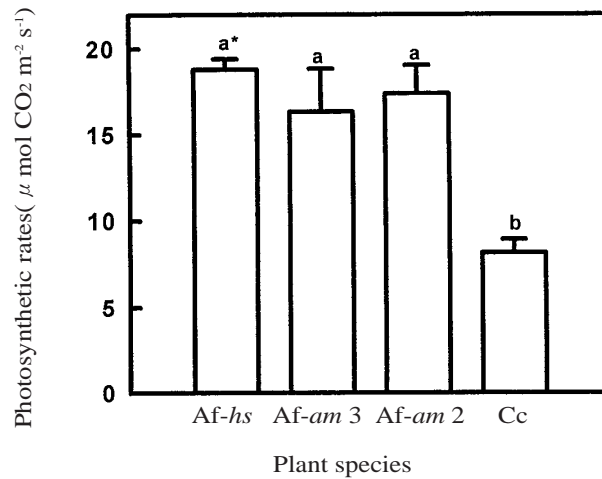


圖 1. 台灣赤楊三個海拔火炎山 (Af-hs**)、鞍馬山 3 (Af-am 3) 及鞍馬山 2 (Af-am 2) 種源及樟樹 (Cc) 苗木在未經低溫逆境處理之光合速率

* : 不同英文字母表示鄧肯氏多變域分析之差異顯著 ($P < 0.05$)，以下圖 2、3 同此。 ** : 以下圖 2、3 之種源代號同此。

Fig. 1. Photosynthetic rates of seedlings three provenances (Af-hs, Af-am 3 and Af-am 2) of *Alnus formosana* and *Cinnamomum camphora* (Cc) cultivated under air temperature.

* : The different letter indicates significant difference at $P < 0.05$ level by Duncan's test. There are the same in fig. 2 and 3.

** : The abbreviated symbols stand for each provenances material, and are the same in fig. 2 and 3.

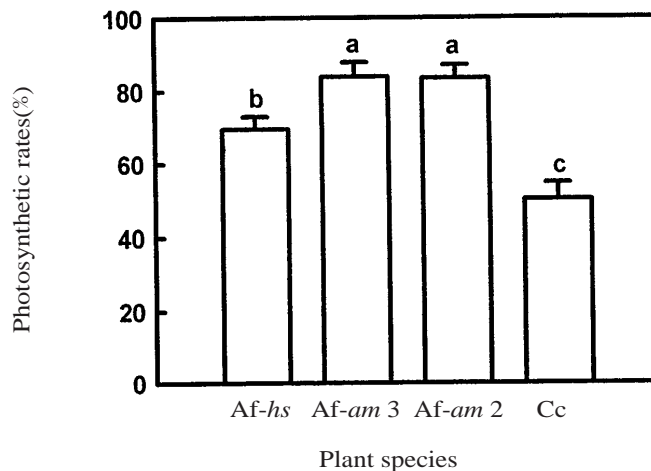


圖 2. 台灣赤楊三個海拔火炎山 (Af-hs)、鞍馬山 3 (Af-am3) 及鞍馬山 2 (Af-am2) 種源及樟樹 (Cc) 苗木經短暫低溫逆境處理後之光合速率

Fig. 2. Photosynthetic rates of seedlings of three provenances (Af-hs, Af-am 3 and Af-am 2) of *Alnus formosana* and *Cinnamomum camphora* (Cc) after temporal chilling stress.

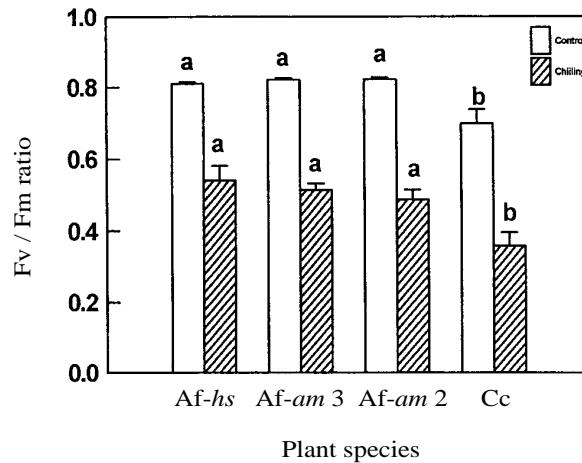


圖 3. 台灣赤楊三個海拔火炎山 (Af-hs)、鞍馬山 3 (Af-am 3) 及鞍馬山 2 (Af-am 2) 種源及樟樹苗木分別在常溫及短暫低溫逆境處理後之葉綠素螢光 Fv/Fm 比值之變化
Fig. 3. Variations of chlorophyll fluorescence Fv/Fm ratio of seedlings of three provenances (Af-hs, Af-am 3 and Af-am 2) of *Alnus formosana* and *Cinnamomum camphora*(Cc) treated by air and temporal chilling temperature, respectively.

灣赤楊四個種源均在 20~35°C。而相思樹則在 25~35°C。在 15°C 時，相思樹之光合速率只達最高光合速率的 40% 左右，台灣赤楊四個種源則達 60% 左右，相思樹明顯較台灣赤楊低 20%。

四、討論

(一) 低溫逆境之影響

光合作用是植物累積物質的主要途徑，90% 以上之乾物均由光合成作用所得，植物分布在不同環境，所受的主要環境因子有太陽輻射、溫度及水分等，在生態地位上，台灣赤楊被公認為先驅樹種，在生理反應上亦經證實無誤 (廖天賜、翁仁憲，2000)。不同緯度或海拔的差異，表現在植物的適應上，多位學者認為溫度是主要關鍵 (Berry and Bjorkman, 1980; Bowman and Turner, 1993; Fryer and Ledig, 1972; Goldstein *et al.*, 1985;

Grace, 1987; Hamerlynck and Knapp, 1996; Sheriff and Mattay, 1995; Warren *et al.*, 1998; Weng and Ueng, 1997)。本試驗模擬高山地區日夜溫差較大之溫度條件，以短暫低溫逆境處理，並測得其前後光合速率之變化，發現台灣赤楊中高海拔鞍馬山 2 及鞍馬山 3 等二個種源受到的影響較低，低海拔之火炎山種源則較前二者稍低 10%，而樟樹光合速率則降低達 50%。再由葉綠素螢光測得之結果顯示，台灣赤楊在短暫低溫逆境下，能量之利用效率並無種源間之差異，樟樹之葉綠素螢光亦降低約 50%，顯示樟樹為低海拔樹種對低溫敏感之特性，其光合速率之降低與能量的利用效率均直接受低溫逆境的影響。而火炎山種源受短暫低溫逆境而降低光合速率，則可能是低溫影響其氣孔開度，亦即受氣孔因子之限制。另一方面，植物在不同緯度或海拔之分布與其光合作用之最適溫度呈負相

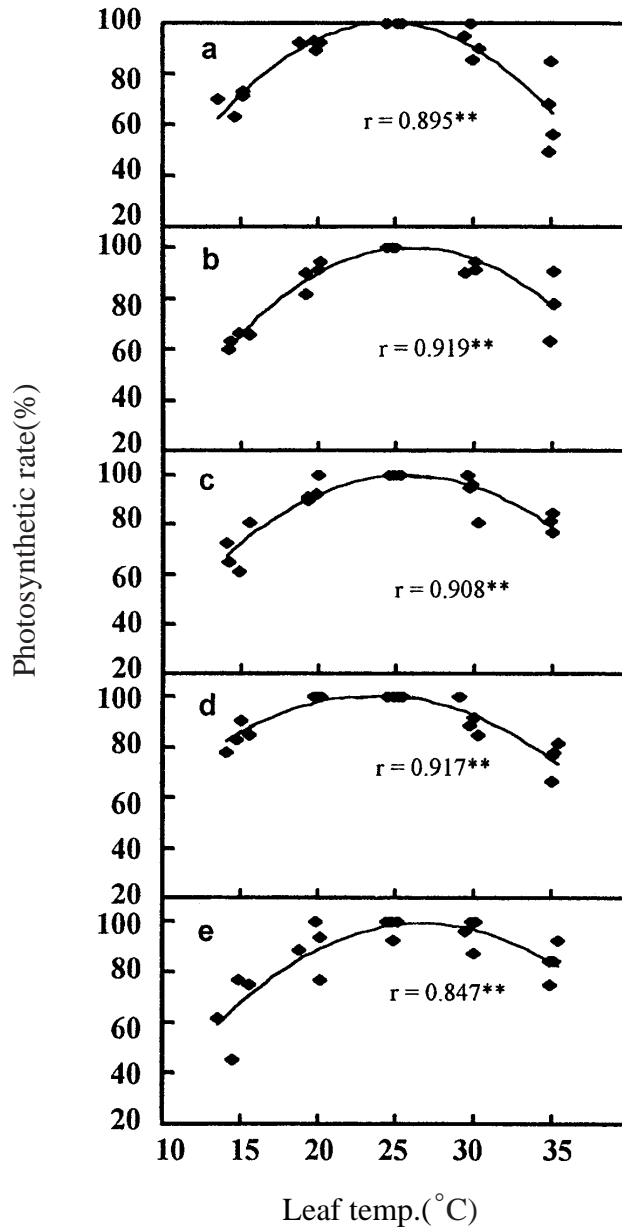


圖 4. 春季不同溫度對四個台灣赤楊種源及相思樹之光合速率反應

a. 火炎山 b. 青山 c. 鞍馬山 2 d. 天巒池 e. 相思樹

(** : $P < 0.01$, 以 25°C 時之光合速率為 100%, 溫度相近之每一個點, 表示一重複, 下圖 5 同此)

Fig. 4. Effects on photosynthetic rates by different temperatures to 4 provenances of *Alnus formosana* and *Acacia confusa* at Spring.

a. Huo-yen Mountain, b. Chinshan, c. An-Mar Mountain2, d. Tienluanchi and e. *Acacia confusa*, respectively. (** : $P < 0.001$, relative photosynthetic rate based on 25°C as 100%, every point at the same temperature means one replication. The same follows in fig. 5.)

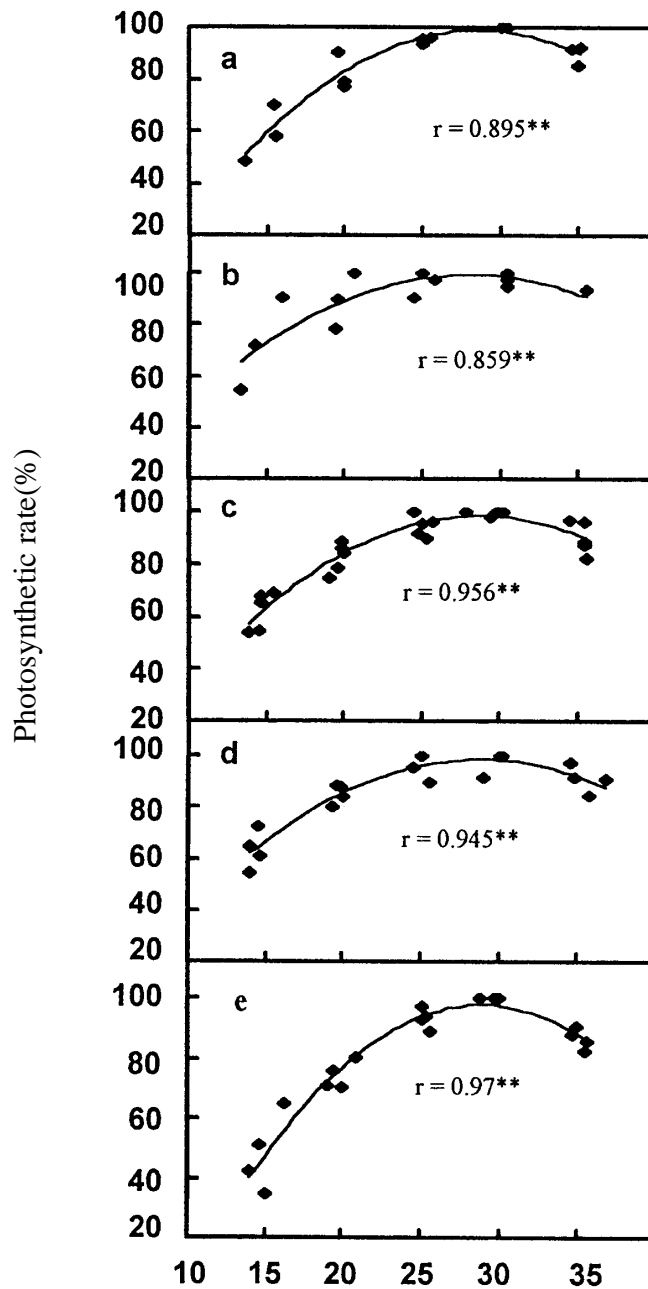


圖 5. 夏季不同溫度對四個台灣赤楊種源及相思樹之光合速率反應

a. 火炎山、b. 青山、c. 鞍馬山 2、d. 天巒池、e. 相思樹。

Fig. 5. Effects on photosynthetic rates by different temperatures to 4 provenances of *Alnus formosana* and *Acacia confusa* at Summer.

a. Huo-yen Mountain, b. Chinshan, c. An-Mar Mountain 2, d. Tienluanchi and e. *Acacia confusa*, respectively.

關 (Fryer and Ledig, 1972; Schwarz and Redmann, 1989; Weng and Ueng, 1997), 即緯度或海拔越高, 其光合作用最適溫度隨之降低, 但本試驗採用四個海拔種源間, 其春季之光合作用最適溫度並無顯著差異。在夏季測得之光合作用最適溫度亦無顯著差異, 此一結果與大多研究者的結果相反, 但與 Engel 等 (1986) 的結果相符, 顯示台灣赤楊對溫度具較廣泛的適應力。

(二) 季節之效應

由圖 4 可發現春季測得之結果, 天巒池種源顯然係受原生海拔之影響而有適應較低溫之習性, 但再經四個月後之測定, 所得結果卻與其他三個種源間不再有差異存在 (圖 5), 此結果表示高海拔的天巒池種源有馴化之現象, 此與台灣芒草之習性不同 (Weng and Ueng, 1997)。近年來生態生理之研究證明, 伴隨 CO₂ 交換而產生之蒸散作用對植物之高溫適應具積極之意義, 即在自然條件下, 氣溫通常隨日射量而上升, 此時, 如葉片水分充足, 葉片導度也會同時增加, 可促進 CO₂ 及 H₂O 之交換, 同時提高光合作用與蒸散作用 (transpiration), 在高溫之環境下, 旺盛的蒸散作用則可使葉片冷卻, 以維持其同化作用 (assimilation) 及減少呼吸消耗 (respiration consumption), 提高生產力 (翁仁憲, 1994a, 1995; Lu *et al.*, 1994; Taiz and Zeiger, 1998), 在正常的環境下台灣赤楊即具備此種特性, 而相思樹卻缺乏 (廖天賜、翁仁憲, 2000)。再由春夏二季之台灣赤楊與相思樹測得之結果相較, 光合作用之最適溫度, 在春季前者較後者低達 3~5°C, 但在夏季則二者之間的差異已不存在, 對低溫 (15°C) 之反應結果, 表現了相思樹對低溫之適應性較低, 即表現其為熱帶性樹種之習性 (柴田 治, 1996), 反觀台灣赤楊對生長環境溫度之變化, 各種源幾不受分布海拔之影響, 均表現對環境溫度之改變具有廣泛適應之能力, 即表現其為廣溫型 (eurythermal)

植物 (周昌弘, 1992) 之特性。綜合上述之結果, 可知台灣赤楊為一廣溫型植物。

五、引用文獻

- 林安秋 (1984) 作物之光合作用。台灣商務印書館。211頁。
- 周昌弘 (1992) 植物生態學。聯經出版事業公司。21-22頁。
- 徐邦達 (2001) 來自植物的葉綠素螢光：原理及測量。在：國立台灣大學園藝系舉辦光合作用研討會：葉綠素螢光反應與環境壓力。1-9頁。
- 翁仁憲 (1994a) 玻璃溫室微氣候對水耕蔬菜生育之影響。中華農業氣象 1:35-39。
- 翁仁憲 (1994b) 台灣芒草之光合作用特性。中國草地 1994:14-25。
- 翁仁憲 (1995) 玻璃溫室微氣候及根溫對水耕蔬菜葉溫之影響。中華農業氣象 2:15-21。
- 廖天賜、翁仁憲 (2000) 台灣常見數種作物、野草及林木之光合作用特性。林業研究季刊 22(3): 15-26。
- 柴田 治 (1996) 高地生物學。內田老鶴圃。340頁。
- Barton A.M. and S.K. Gleeson (1996) Ecophysiology of seedlings of oaks and red maple across a topographic gradient in eastern Kentucky. Forest Sci. 42(3):335-341.
- Berry, J. and Björkman (1980) Photosynthesis response and adaptation to temperature in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 31:491-543.
- Bowman, W.D. and L. Turner (1993) Photosynthetic sensitivity to temperature in populations of two C₄ Bouteloua (Poaceae) species native to different altitudes. Am. J. Bot. 80(4): 369-374.
- Bravdo, B. and J.E. Pallas, Jr. (1982)

- Photosynthesis, photorespiration and RuBP carboxylase/oxygenase activity in selected peanut genotypes. *Photosynthetica* 16:36-42.
- Engel L., H. Fock and C. Schnarenberger (1986) CO₂ and H₂O gas exchange of the high alpine *Oxyria digyna* (L.) Hill 1. Irradiance and temperature dependence. *Photosynthetica* 20(3):293-303.
- Fitter, A.H. and R.K.M. Hay (1981) Environmental physiology of plants. Academic Press, New York p.171-199.
- Fryer, J.H. and F.T. Ledig (1972) Microevolution of the photosynthetic temperature optimum in relation to elevational complex gradient. *Can. J. Bot.* 50:1231-1235.
- Goldstein, G., F. Rada and A. Azocar (1985) Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in Andean giant rosette species. *Oecologia* 68:147-152.
- Grace, J. (1987) Climatic tolerance and distribution of plants. In: *The physiological Ecology of Woody Plants*. Eds. T.T. Kozlowski, P.J. Kramer and S.G. Pallardy. Academic Press pp.657.
- Hall, D.O., J.M.O. Scurlock, H.R. Bolhar-Nordenkamp, R.C. Leegood and S.P. Long (1993) Photosynthesis and production in a changing environment. Chapman & Hall, London p.193-205.
- Hamerlynck, E. and A.K. Knapp (1996) Photosynthetic and stomatal responses to high temperature and light in two oaks at the western limit of their range. *Tree Physiol.* 16:557-565.
- Kappen, L., B. Schroeter, T.G. Green and R.D. Seppelt (1998) Chlorophyll a fluorescence and CO₂ exchange of *Umbilicaria aprina* under extreme light stress in the cold. *Oecologia* 113:325-331.
- Kishitani, S. and R. Shibbes (1986) Respiration rates of soybean cultivars. *Crop Sci.* 26:580-583.
- Krause, G.H. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42:313-349.
- Layne, D.R. and J.A. Flore (1993) Physiological responses of *Prunus cerasus* to whole-plant source manipulation. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence, water relations and carbohydrate concentrations. *Physiol. Plant.* 88:45-51.
- Lu, Z., J.W. Radin, E.L. Turcotte, R. Percy and E. Zeiger (1994) High yields in advanced lines of Pima cotton are associated with higher stomatal conductance, reduced leaf area and lower temperature. *Physiol. Plant.* 92:266-272.
- Schreiber, U., U. Schliwa and W. Bilger (1986) Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation. *Photosynth. Res.* 10:51-62.
- Schwarz, A.G. and R.E. Redmann (1989) Photosynthetic properties of C₄ grass (*Spartina gracilis* Trin.) from northern environment. *Photosynthetica* 23:449-459.
- Sheriff, D.W. and J.P. Mattay (1995) Simultaneous effects of foliar nitrogen, temperature, and humidity on gas exchange in *Pinus radiata*. *Aust. J. Plant Physiol.* 22:615-626.
- Taiz, L. and E. Zeiger (1998) *Plant physiology* (2nd ed.). Sinauer Associates, Inc., Massachusetts.
- Usuda, H., M.S.B. Ku and G.E. Edwards (1985)

-
- Influence of light intensity during growth on photosynthesis and activity of several key photosynthetic enzymes in a C₄ plant (*Zea mays*). *Physiol. Plant.* 63:65-7.
- Warren, C.R., M.J. Hovenden, N.J. Davidson and C.L. Beadle (1998) Cold hardening reduces photoinhibition of *Eucalyts nitens* and *E. pauciflora* at frost temperatures. *Oecologia* 113:350-359.
- Weng, J.H. and C.Y. Chen (1987) Differences between Indica and Japonica rice varieties in CO₂ exchange rates in response to leaf nitrogen and temperature. *Photosynthesis Res.* 14:171-178.
- Weng, J.H. (1988) Leaf photosynthesis of forage grasses in different seasons and temperature. *Bot. Bull. Academia Sinica* 29(3):163-170.
- Weng, J.H. and R.G. Ueng (1997) Effect of temperature on photosynthesis of *Miscanthus* clones collected from different elevations. *Photosynthetica* 34:307-311.
- Zelawski, W., R. Szaniawski, W. Dybczynski and A. Piechurowski (1973) Photosynthetic capacity of conifers in diffuse light of high illuminance. *Photosynthetica* 7(4):351-357.