



國立臺灣大學生物資源暨農學院園藝暨景觀學系

碩士論文

Department of Horticulture and Landscape Architecture

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

光質對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響

Effects of Light Quality on Composition of Volatile Organic
Compounds of *Citrus depressa* Leaves

李秉霖

Bing-Lin Li

指導教授：林書妍 博士

Advisor: Shu-Yen Lin Ph.D.

中華民國 112 年 8 月

August 2023

致謝



首先，很感謝指導老師——林書妍老師的悉心指導，在修業期間協助擬定試驗方向、修築試驗設計，一直到最後的論文撰寫的階段，精要地提點數據呈現與敘事邏輯的問題點，除此之外，也致力於營造團結與和氣的團隊氛圍，帶領整個研究室拓展新視野，使我在短短的兩年內能體驗到許多新事物。在口試階段時非常感謝擔任口試委員的張資正副教授與陳柏安研究員撥空協助論文編修，在數據呈現、敘事脈絡與討論提供諸多建議，使論文的論述與表達更臻於完善。另外也很感謝生農學院共儀中心提供分析儀器，以及林佩吟博士協助儀器的故障排除，使分析得以順利進行。

在常綠果樹及特用作物研究室的這兩年期間，很感謝志嘉、俊祥、Akane、瑾安和昱蓁的陪伴、分享生活體驗、研究心得與討論試驗成果等試驗上的協助與啟發。還有大三時就已手把手教會我許多實驗操作的美美，與待人親切又活潑的美玲姐，和你們相處總是能逗樂我，讓我暫忘研究與生活上的壓力。感謝侑橋學長在柑橘栽培管理上的指教，讓我的試驗材料得以順利生長。感謝帶著我四處尋覓美食的東翰學長，使我更快熟悉實驗操作與數據整理。也很感謝共儀好夥伴的心柔學姊無私地分享整理數據的方法，使我能更有效率地彙整龐雜的資料。以及樂於分享研究觀察與體悟的昀珊與沐真學姊，羽球好夥伴的靖媛、丁容、雨樺和子欣學姊，還有每次見面或遠距連線都能暢所欲言的慷堯、敬謀、品睿、璽鈞、舒鈞、冠汝和孟哲，每次與你們的互動無非是我在研究期間落入情緒低谷時的救命索，提供的觀點往往也是我突破研究瓶頸期的契機。

回憶當初，興大附農園藝科的荊樹英科主任、陳盈璇老師與江亭頤老師帶領著我走入園藝領域，讓我能技藝競賽一展長才，來到台大進修園藝專業。在進入大學和研究所後，每次久違的相聚都帶給我莫大的支持和鼓勵，讓我能在這段略顯顛簸的求學之旅能不忘熱愛園藝的初衷。

最後的最後，感謝我的父親、母親、哥哥與妹妹在背後全力支持著我，讓我能心無旁騖地完成每個階段的學業，追尋著自己的理想與所愛的事物。

在這段人生歷程中受到許多人的幫助，你們所給予的種種協助、支持與鼓勵無法一語道盡，我的感恩之情難以言表。謹以此論文獻給一切出現在我生命裡的你們，以及我最愛的家人們。

李秉霖 謹致於 國立台灣大學 園藝暨景觀學系研究所 常綠果樹及特用作物研究室

中華民國一百十二年八月八日

摘要

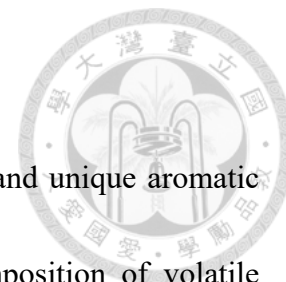
台灣香檬因有豐富的機能性成分和獨特的香氣特色而深具開發潛力，同時葉片揮發性化合物組成表現為辨別柑橘種源的重要依據，但揮發性化合物組成的表現受諸多環境因子影響，環境因子影響柑橘植物葉片揮發性化合物的相關研究較少，因此本研究針對光質的影響進行一系列的試驗。以一年生台灣香檬盆苗為材料，先以近紅外光($730\pm 10\text{ nm}$)、紅光($660\pm 10\text{ nm}$)、綠光($520\pm 10\text{ nm}$)和藍光($450\pm 10\text{ nm}$)等四種光質之發光二極體(light-emitting diode, LED)為光源，以 $150\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光強度，每日照射 12 h，持續照射 7 日，於照光處理期間持續取樣並分析柑橘葉片 VOCs 的表現變化。結果顯示，近紅外光處理 5 日可提高葉片中的 3-hexenal、(*E*)-2-hexenal 的組成比例；而紅光、藍光與綠光處理則無明顯效應。進一步以 $200\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 混合白光為基礎光源，另分別補充 $150\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的近紅外光、紅光、藍光，在相同光週期條件連續照光 9 日。補充紅光處理 3 日使葉片中芳樟醇(linalool)、 α -松油醇(α -terpineol)、萜品-4-醇(terpene-4-ol)與反式-檜烯水合物(*trans*-sabinene hydrate)等單萜類含氧化合物(oxygenated monoterpenes)的相對含量與組成比例增加，但該類成分表現於補充紅光至第 9 日時則逐漸減少。補充藍光處理 3 日後，單萜類含氧化合物的組成比例略微降低，但增加葉片中的辛醛(octanal)、癸醛(decanal)等飽和醛類(saturated aldehyde)的相對含量。補充近紅外光處理 3 日後，僅單萜類碳氫化合物(monoterpene carbohydrates)與倍半萜類碳氫化合物(sesquiterpene carbohydrates)的相對含量略為降低。研究結果顯示照光 3 日後，各光質處理皆改變了單萜類含氧化合物的組成比例，但光質處理並不會引發新的揮發性化合物種類。台灣香檬葉片主要揮發性化合物如 γ -松油烯(γ -terpinene)和石竹烯(caryophyllene)仍為主要的 VOCs 組成。提高藍光補光強度至 $300\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 時，單萜類含氧化合物的組成比例顯著降低；提高紅光補光強度至 $300\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 並未提高單萜類含氧化合物的組成比例，且提高的紅光補光強度會降低光系統 II 的最大量子產量(maximum quantum yield of PSII, F_v/F_m)與造成電子傳遞速率(electron



transport rate, ETR)的衰弱。本研究亦發現葉片單萜類含氧化合物的相對含量與葉綠素螢光參數中的光系統 II 的最大量子產量(maximum quantum yield of PSII, F_v/F_m)或光適應後最大螢光值(maximal fluorescence yield, F'_m)之間存在高度正相關，揭露葉片表達萜類化合物與葉片光合生理表現的關聯。研究一系列的結果逐步說明短期的光質效應在台灣香檬葉片揮發性化合物中的影響模式。這些研究成果有助於釐清光質與柑橘葉片揮發性化合物表現的關聯，提供短期光質處理調控柑橘葉片揮發性化合物之學理基礎。

關鍵字：シイクワサー(日)、環境因子、短期光質處理、頂空-固相微萃取、芳樟醇、葉綠素螢光

Abstract



Citrus depressa Hayata, with its rich functional components and unique aromatic characteristics, holds significant development potential. The composition of volatile organic compounds (VOCs) in citrus leaves serves as a crucial basis for identifying inter- and intraspecies of *Citrus* plant. However, limited research exists on the influence of environmental factors on the composition of leaf VOCs in *Citrus* plants. This study investigated the effects of light quality on *Citrus depressa*. One-year-old potted seedlings of *Citrus depressa* were exposed to four light qualities: near-infrared light (730 ± 10 nm), red light (660 ± 10 nm), green light (520 ± 10 nm), and blue light (450 ± 10 nm) emitted by light-emitting diodes (LEDs) at an intensity of $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, with a daily 12-hour photoperiod for seven consecutive days. Leaf samples were collected in the end of light period to analyze the changes in VOC expression. Results showed an increase in the composition ratios of 3-hexenal and (*E*)-2-hexenal after fifth day of near-infrared light treatment, while no significant effects were observed with other light treatments. Subsequent experiments were conducted using a mixed white light source at a base intensity of $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, supplemented with near-infrared light, red light, or blue light at an additional intensity of $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. The plants were subjected to the same photoperiod for nine consecutive days. After three days of red light supplementation, the relative content and composition ratios of oxygenated monoterpenes, including linalool,

α -terpineol, terpene-4-ol, and *trans*-sabinene hydrate, increased in the leaves, but an inhibitory effect was observed after supplemental red light exposure until the ninth day.

The composition ratios of oxygenated monoterpenes slightly decreased with blue light supplementation on the third day, while the relative content of saturated aldehydes such as octanal and decanal increased in the leaves. After three days of near-infrared light supplementation, only the relative content of monoterpene and sesquiterpene carbohydrates slightly decreased. The results revealed that all light qualities altered the composition ratios of oxygenated monoterpenes after three days of light treatment.

However, the effect of light quality treatments did not induce the production of new volatile compound. The main VOCs in *Citrus depressa* leaves, including γ -terpinene and caryophyllene, remained the dominant components. Increasing the supplementary blue light intensity to $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ significantly decreased the composition ratios of oxygenated monoterpenes, while increasing the supplementary red light intensity to $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ did not enhance the composition ratios of oxygenated monoterpenes and led to a decline in the maximum quantum yield of PSII (F_v/F_m) and electron transport rate (ETR) of the photosystem II. Furthermore, a significant positive correlation was observed between the relative content of oxygenated monoterpenes and chlorophyll fluorescence parameters, such as F_v/F_m or maximal fluorescence yield (F'_m), highlighting the relationship between the expression of terpenoid compounds and leaf photosynthetic

performance. The findings of this study provide insights into the short-term effects of light quality on the expression of volatile compounds in *Citrus depressa* leaves. They contribute to a better understanding of the relationship between light quality and the expression of leaf VOCs in citrus plants, offering a theoretical foundation for the short-term light quality regulation of leaf volatile compounds in *Citrus* plants.

Keywords: Shikuwasa, environmental factors, short-term light quality treatments, Solid-phase microextraction, linalool, chlorophyll fluorescence

目錄



致謝.....	i
摘要.....	ii
Abstract	iv
目錄.....	vii
圖目錄.....	x
表目錄.....	xi
第一章、前言	1
第二章、前人研究.....	3
2.1 台灣香檬的發展潛力	3
2.2 柑橘葉片的揮發性化合物	4
2.2.1 柑橘葉片中揮發性化合物的生成	4
2.2.2 柑橘葉片揮發性化合物的應用	6
2.3 影響葉片揮發性化合物組成的因子	8
2.3.1 內在因子.....	8
2.3.2 外在因子.....	9
2.4 光質調控植物揮發性化合物的表現	10
2.4.1 紅光.....	11
2.4.2 藍光.....	11
2.4.3 近紅外光.....	12
2.4.4 綠光.....	13
2.5 萜類化合物與葉綠素螢光的表現	13
2.6 研究動機	15



第三章、材料與方法	16
3.1 台灣香檬植株	16
3.2 人工光源與環境設置	16
3.3 試驗設計	16
3.3.1 試驗一、單光質試驗	16
3.3.2 試驗二、補充光質試驗	17
3.3.3 試驗三、補充光質強度差異試驗	18
3.4 分析與測量方法	18
3.4.1 葉片揮發性化合物分析	18
3.4.2 葉綠素指數與葉綠素螢光測量	19
3.4.3 數據處理與統計分析	20
第四章、結果	22
4.1 台灣香檬之葉片揮發性化合物組成	22
4.2 試驗一、單光質處理對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響	23
4.3 試驗二、補充光質處理對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響	24
4.3.1 補充光質第一次試驗	24
4.3.2 補充光質第二次試驗	26
4.4 試驗三、光質強度差異對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響	29
4.4.1 處理結束時台灣香檬葉片揮發性化合物之表現差異	29
4.4.2 光質效應的延續性	30
4.4.3 葉綠素指數與葉綠素螢光	30
第五章、討論	32
5.1 近紅外光對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響	32

5.2 紅光對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響	33
5.3 藍光對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響	34
5.4 提高補充光質強度的效應	36
5.5 台灣香檬葉片中對光質變化效應較顯著的揮發性化合物	36
第六章、結論	38
圖	39
表	51
參考文獻	66
附錄	80



圖目錄

圖 1. 單光質處理對台灣香檬葉片 (A) 3-己烯醛、(B) 反式-2-己烯醛、(C) 辛醛、(D) 癸醛、(E) 反式-3-己烯醇以及 (F) 總醛類化合物相對含量之影響	39
圖 2. 台灣香檬於單光質處理期間之葉片葉綠素指數變化	40
圖 3. 補充光質處理對台灣香檬葉片(A) γ -松油烯、(B) 檸檬烯、(C) α -蒎品油烯、(D) β -蒎烯、(E) β -月桂烯以及 (F) 單蒎類碳氫化合物總相對含量之影響台灣香檬於單光質處理期間之葉片葉綠素指數變化	41
圖 4. 補充光質處理對台灣香檬葉片 (A) 芳樟醇、(B) α -松油醇、(C) 蒎品-4-醇、(D) 反式檜烯水合物以及 (E) 單蒎類含氧化合物總相對含量之影響	42
圖 5. 補充光質處理對台灣香檬葉片 (A) 石竹烯、(B) 雙環乙烯蒎烯、(C) 葎草烯、(D) 乙烯蒎烯 D、(E) 香橙烯以及 (F) 倍半蒎類碳氫化合物總相對含量之影響	43
圖 6. 補充光質處理對台灣香檬葉片 (A) 3-己烯醛、(B) 反式-2-己烯醛、(C) 辛醛、(D) 癸醛、(E) 反式-3-己烯醇以及 (F) 總醛類化合物相對含量之影響	44
圖 7. 第二次補充光質處理對台灣香檬葉片 (A) 芳樟醇、(B) α -松油醇、(C) 蒎品-4-醇、(D) 反式檜烯水合物以及 (E) 單蒎類含氧化合物總相對含量之影響	45
圖 8. 第二次補充光質處理對台灣香檬葉片 (A) 辛醛與 (B) 癸醛相對含量之影響	46
圖 9. 台灣香檬葉片之 (A) 葉綠素指數、(B) 光化學淬滅 (C)-(D) 非光化學淬滅、(E) 光合系統 II 最大光化學效率、(F) 暗適應後最大螢光、(G) 暗適應後最小螢光與 (H) 電子傳遞速率於第二次補充光質試驗期間之變化	47
圖 10. 台灣香檬葉片芳樟醇相對含量於 (A) 補充紅光處理前、(B) 補充紅光處理第 3 日以及光質處理後於 (C) 黑暗處理第 3 日與 (D) 第 6 日之表現	48
圖 11. 台灣香檬葉片芳樟醇相對含量於 (A) 補充藍光處理前、(B) 補充藍光處理第 3 日以及光質處理後於 (C) 黑暗處理第 3 日與 (D) 第 6 日之表現	49
圖 12. 台灣香檬葉片之 (A) 葉綠素指數、(B) 光化學淬滅 (C)-(D) 非光化學淬滅、(E) 光合系統 II 最大光化學效率、(F) 暗適應後最大螢光、(G) 暗適應後最小螢光與 (H) 電子傳遞速率於補充光質強度差異試驗期間之變化	50

表目錄

表 1. 台灣香檬於各光質試驗處理前之葉片揮發性化合物組成比例(%)	51
表 2. 台灣香檬葉片揮發性化合物類別於單光質處理期間之組成比例(%)變化 ...	53
表 3. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於單光質處理期間之組成比例(%)變化 ...	54
表 4. 台灣香檬葉片揮發性化合物類別於補充光質處理期間之組成比例(%)變化 ...	56
表 5. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於補充光質處理期間之組成比例(%)變化 ...	57
表 6. 台灣香檬葉片揮發性化合物類別於第二次補充光質處理期間之組成比例(%) 變化	58
表 7. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於第二次補充光質處理期間之組成比例(%) 變化	59
表 8. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於第二次補充光質處理後於自然光期間之 組成比例(%)變化	60
表 9. 台灣香檬葉片揮發性化合物類別於補充光質強度差異處理期間之組成比例 (%)變化	61
表 10. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於補充光質強度差異處理期間之組成比例 (%)變化	62
表 11. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於補充光質強度差異處理後於暗室期間之 組成比例(%)變化	63
表 12. 台灣香檬葉片於補充紅光處理第 3 日之單萜類含氧化合物與葉綠素螢光參 數之皮爾森相關係數	64
表 13. 台灣香檬葉片於補充藍光處理第 3 日之單萜類含氧化合物與葉綠素螢光參 數之皮爾森相關係數	65



第一章、前言

柑橘(*Citrus* spp.)是具有經濟重要性的果樹作物，全球的柑橘類水果總生產量於 2021 年已達 16,180 萬公噸，為各類果樹之最(FAO, 2021)。柑橘具有多元應用的價值，其鮮果與加工製品已是生活中不可或缺的一部分；此外，果皮與葉片中所蘊含的精油更是製造香料和香水製造重要的來源。截至 2021 年，國內柑橘栽培總面積已達 25,054 公頃，產量約 465,871 公噸，產值達 156.5 億新台幣，為台灣果樹產值佔比最高(15.4%)的品項(行政院農業委員會農業資料統計)。臺灣早期的柑橘產業以柳橙、極柑與桶柑為主要栽培對象，至今朝向種類多樣化的生產導向為主(黃等, 2013)。

台灣香檬(*Citrus depressa* Hayata)為台灣原生柑橘，亦稱為扁實檸檬，分布於台灣、日本沖繩與九州等地(劉, 1962; Chang and Hartley, 1993)，沖繩當地稱之為 Shikuwasa，為扁平橘之意(林與陳, 2006)。台灣香檬的葉片與果實具有濃郁的特殊香氣，近年來在台灣屏東與南投地區已有一定規模的商業栽培，以果汁加工品為主要應用(吳, 2018；邱, 2011)。

柑橘葉片的揮發性化合物組成為柑橘屬種間與種內分類的重要參考指標，台灣香檬葉片揮發性化合物的組成比例表現，更能與相關基因的基因表現量相互呼應，可充分反應遺傳層次的差異表現(廖, 2020；Lamine et al., 2018；Lin et al., 2022)。儘管如此，揮發性化合物的生合成受到許多因素地調控，如環境中的溫度、光或逆境均會直接或間接地影響到揮發性化合物的組成(Rajčević et al., 2019)。

諸多環境因子中，光的形式如光強度(light intensity)、光週期(light duration)或光質(light quality)等，在草本植物中已被證實為影響葉片生合成揮發性化合物的重要因子(Amaki, 2016；Ichimura et al., 2009；Lin et al., 2022；Noguchi and Tohidi et al., 2020；Ueda et al., 2021)；光質的組成差異亦會直接調控萜類合成酶的基因表現量，提高葉片中特定萜類的含量(Fu et al., 2015)。

目前光質效應對木本植物揮發性化合物組成影響的相關資料闕如，而柑橘葉



片揮發性化合物的表現為物種分類、精油品質與檢測病蟲害時重要的指標，因此為釐清光質的組成差異是否影響柑橘葉片中的揮發性化合物組成表現，本研究將以台灣香檬為試驗材料，以不同形式的光譜波段與光強度作為光源進行短期處理，分析揮發性化合物在光質處理時序的變化，藉以初步建立光質效應對台灣香檬葉片揮發性化合物組成的影響與變化趨勢。

第二章、前人研究



2.1 台灣香檬的發展潛力

台灣香檬(*Citrus depressa* Hayata)為常綠性小果柑橘，日文稱為シイクワサー一(shikuwasa)，意為扁平橘，扁球狀的果實直徑約 4.5 公分，綠熟果實即可採收作為果汁原料，完熟果實之外果皮呈黃橙色，果汁味酸為其特色(林等, 2006; 劉, 1962; Chang et al., 1993)。台灣的台灣香檬產業目前在屏東已有三百餘公頃的栽培面積(吳, 2018)，也有業者選拔無子品系的台灣香檬，並於 2018 年取得品種權(行政院農業委員會, 2018)。在過去，台灣香檬在台灣當地被製作成陳皮，具有緩解腹痛、腹瀉或嘔吐等藥效(Yang et al., 1987)。除此之外，台灣香檬的果實富含川陳皮素(nobiletin)與橘皮素(tangeretin)等多甲氧基黃酮(polymethoxyflavone, PMF)類的機能性成分(Kawaii et al., 1999)，這類成分對抑制癌細胞生長(Huang et al., 2022)、預防酒精性肝損傷(Lee et al., 2019)或類風濕性關節炎(Lin et al., 2003)有顯著成效，因此其鮮果或加工製品常以具保健性的食品作推廣與行銷(黃等, 2013; 山本, 2009)。

台灣香檬果實的精油成分主要由檸檬烯(limonene)(57.36-59.78%)與 γ -松油烯(γ -terpinene)(24.88-25.14%)組成，而芳樟醇(linalool)是台灣香檬果肉香氣的重要來源，因此台灣香檬的果實及果汁的香氣表現中，主要由 limonene 為提供薄荷柑橘的香氣基調，並混合 γ -terpinene 的草蠟味(grassy-waxy)和 linalool 的花果香。由於多數柑橘果實的精油組成中以 limonene (60-90%)為主要構成，使得台灣香檬果實的香氣表現於各類柑橘果品中獨具特色(Ahmad et al., 2006; Asikin et al., 2014; Asikin et al., 2018)。

台灣香檬葉片的揮發性化合物亦是以 linalool、 γ -terpinene 和 limonene 為主要組成(Kamiyama, 1970; Lin et al., 2022)。Lin 等(2022)分析臺灣不同地方種質(germplasms)的台灣香檬葉片揮發性化合物組成，其可分為兩種氣味型(aromatic type)，第一種由奧萬大族群(OWD)與花蓮族群(HLN)所組成，該種氣味型於各季節均表現高比例之芳樟醇(linalool)，且其 β -ocimene 比例亦高於第二種氣味型；第二

種氣味型則以沖繩族群(OKN)與早期嫁接之未知接穗來源種質(GS)為主，其揮發性化合物之特色乃具有較高含量之 γ -松油烯(γ -terpinene)。而季節的變化、環境因子的改變(如溫度、光、與或旱季)，都可能造成葉片的氣味變化(廖, 2020；Lin et al., 2022)。豐富的種源能為柑橘育種提供更多樣的遺傳種質(黃等, 2013)，台灣本土的台灣香檬在族群遺傳表現與葉片氣味的表現差異，亦體現台灣地區的台灣香檬具有種內多樣性與地區特色(廖, 2020；Lin et al., 2022)。

2.2 柑橘葉片的揮發性化合物

揮發性有機化合物(volatile organic compounds, VOCs)是具有低沸點和高蒸氣壓的低分子量(最高 500 Da)化合物，因此很容易在標準溫度和壓力下以氣相形式散逸於空氣中(Cheung et al., 2015；Kesselmeier and Staudt, 1999；Skogerson et al., 2011)。植物在生長過程中植物在適應環境改變、遭逢生物或非生物性逆境的脅迫，進而產生許多次級代謝物，其中包括天然的揮發性有機化合物，例如：萜類、脂肪酸衍生物等(Bennett and Wallsgrove, 1994；Harborne, 1999)。

2.2.1 柑橘葉片中揮發性化合物的生成

萜類(terpenes)或類萜(terpenoids)化合物為組成柑橘葉片揮發性化合物的主要成分(Lota et al., 2001)，其種類依據五個碳原子所構成的異戊二烯(isoprene, C_5H_8)倍數變化的規律，可分為五碳的異戊二烯(hemiterpene/isoprene, C_5H_8)，構成柑橘葉片揮發性化合物的單萜類(monoterpene, $C_{10}H_{16}$)與倍半萜類(sesquiterpene, $C_{15}H_{24}$)。若在萜類的碳氫骨架修飾不同官能基或氧化甲基(oxidized methyl)時，此類含氧碳氫化合物(oxygen-containing hydrocarbons)稱為類萜(terpenoids)，例如柑橘葉片或果皮的芳樟醇(linalool)、香葉醇(geraniol)等單萜類含氧化合物(oxygenated monoterpene)均屬類萜的範疇(De González et al., 2002；Koul et al., 2008；Lota et al., 2001；Perveen and Al-Taweel, 2018)。

揮發性萜類的生合成途徑可分為兩種，包括(1)甲基赤蘚糖醇磷酸鹽途徑(methylerythritol phosphate pathway, MEP pathway)以及(2)甲羥戊酸途徑(mevalonate pathway, MVA pathway)兩種途徑。此兩合成途徑的特點分述如下：

(1) MEP 途徑主要於該途徑主要於質體(plastid)內進行，為合成異戊二烯與單萜類化合物的重要途徑。其前驅物為五碳的異戊二烯焦磷酸(isopentenyl pyrophosphate, IPP)或二甲烯丙基焦磷酸(dimethyl allyl pyrophosphate, DMAPP)。DMAPP 可被異戊二烯合成酶(isoprene synthase)代謝為異戊二烯(isoprene)；IPP 或 DMAPP 經香葉基焦磷酸合成酶(geranyl diphosphate synthase, GPPS)縮合作用形成十碳的香葉基焦磷酸(geranyl diphosphate, GPP)，並透過單萜類合成酶(monoterpene synthase, TPS)將 GPP 以一系列的重排或環化合成單萜類化合物，如香檜烯(sabinene)、 γ -松油烯(γ -terpinene)、檸檬烯(limonene)或 linalool 等均為柑橘葉片重要的單萜類化合物(Degenhardt et al., 2009 ; Kamiyama, 1970 ; Lota et al., 2001 ; McGarvey and Croteau, 1995)。

(2) MVA 途徑於細胞質(cytoplasm)內進行，用於合成倍半萜類；IPP 或 DMAPP 經法尼基焦磷酸合成酶(farnesyl pyrophosphate synthase, FPPS)作用形成十五碳的法尼基焦磷酸(farnesyl pyrophosphate, FPP)，再經由倍半萜類合成酶(sesquiterpene synthase)作用產生倍半萜類化合物，例如 β -石竹烯(β -caryophyllene)為柑橘葉片中經常可檢測到的倍半萜類化合物(Degenhardt et al., 2009 ; Kamiyama, 1970 ; Lota et al., 2001 ; McGarvey et al., 1995)。

另一類常見於柑橘葉片的揮發性化合物為短碳鏈(C_6 - C_{10})的醛類化合物(aldehydes)，包含不飽和醛類(unsaturated aldehydes)與飽和醛類(saturated aldehydes)。不飽和醛類是一群由脂肪酸(fatty acid)氧化裂解而來的衍生物，而可進一步氧化為醇類(alcohols)和酯類(esters)，此類成分又稱為綠葉揮發物(green leaf volatiles,

GLVs)(Matsui, 2006)。綠葉揮發物並非構成柑橘葉片揮發性化合物的主要成分，但具有植物與植物間訊號傳遞或防禦食草昆蟲(herbivores)的重要功能(Karban et al., 2006 ; Shiojiri et al., 2006)。

植物合成綠葉揮發物主要透過脂氧化酶(lipoxygenase, LOX)與氫過氧化物裂解酶(hydroperoxide lyase, HPL)的作用，將葉片膜脂(membrane lipids)的 α -亞麻油酸(α -linolenic acid)和亞麻油酸(linoleic acid)等多元不飽和脂肪酸(polyunsaturated fatty acid, PUFAs)氧化與裂解後，形成六碳的順式-3-己烯醛((Z)-3-hexenal)，順式-3-己烯醛經過異構化(isomerization)可形成反式-2-己烯醛((E)-2-hexenal)，這些不飽和醛類(unsaturated aldehydes)為柑橘葉片中常見的醛類化合物(Hatanaka, 1993 ; Kamiyama, 1970)。而後，己烯醛經過異構化或藉由醇去氫酶(alcohol dehydrogenase, ADHs)的轉化形成己烯醇，例如台灣香檸檬葉片中的 3-己烯醇(3-hexen-1-ol)或順式-2-己烯醇((Z)-2-hexenol)(廖, 2020 ; Kamiyama, 1970)；己烯醇可再進一步被乙醯輔酶 A 轉移酶(acetyl-CoA transferase)催化形成酯類化合物(Matsui, 2006)。而當柑橘逢高光、高溫、淹水等逆境後造成的氧化壓力，或是遭逢機械性損傷和蟲咬時，將會促進葉片表達綠葉揮發物(Asai et al., 2016 ; Vieira et al., 2016)。

飽和醛類(saturated aldehydes)源自植物遭遇臭氧、高溫、高光或食草昆蟲危害之後對植物組織形成的氧化逆境中，脂質與活性氧(reactive oxygen species, ROS)的直接反應所形成，例如己醛(hexenal)、辛醛(octanal)或癸醛(decenal)等，其中癸醛(decenal)為柑橘葉片較為常見的飽和醛類，也是柑橘果皮香氣的重要貢獻者(Cao and Hewitt, 1994 ; Killiny and Jones, 2017 ; Lota et al., 2001 ; Wildt et al., 2003)。

2.2.2 柑橘葉片揮發性化合物的應用

葉片精油組成可作為鑑別柑橘種間的依據，是柑橘屬種間比較與分類的重要指標(Kesterson et al., 1964 ; Pieringer et al., 1964)。柑橘葉片的揮發性化合物對於種內(intraspecies)的品種(cultivar)或種質(germplasm)間的區辨亦有其重要性，如甜橙



(*C. sinensis*)(Kammoun et al., 2021)、克里邁丁紅橘(*C. clementina*)(Gad et al., 2023)與台灣香檬(*C. depressa*)(Lin et al., 2022)。以台灣常見且型態相似的小果柑橘為例，台灣香檬和近似種間的四季橘(*C. macrocarpa*)與酸橘(*C. sunki*)可藉由葉片揮發性化合物的化學型(chemotype)表現區分三者的差異(廖, 2020)。葉片揮發性化合物組成的表現亦可響應萜類合成酶基因表現於種質間的差異(Lin et al., 2022)。

柑橘葉片的揮發性化合物不僅是輔助分類的重要指標，更可作為病蟲害危害之替代性檢測標的。由真菌、原核生物(細菌和軟體動物)、寄生植物、病毒與類病毒、線蟲和原生動物所引起的傳染性病害會改變植物的揮發性有機化合物排放量(Jansen et al., 2011)。如番茄植株感染菸草鑲嵌病毒(Tobacco mosaic virus, TMV)後，也會促進葉片排放揮發性有機化合物(Deng et al., 2004)。透過分析植物體排放的揮發性化合物的表現，並針對被病原感染後寄主植物所排放的揮發性化合物，可用以診斷寄主罹病後的健康狀況(Goff and Klee, 2006)。以柑橘而言，分析柑橘類的揮發性有機化合物組成表現，已成功應用於檢測柑橘植株是否感染感染柑橘萎縮病毒(Citrus tristeza virus, CTV)或柑橘黃龍病(*Candidatus Liberibacter asiaticus*, CLas)等對柑橘栽培產業影響深遠的病害，且具有檢測感染初期罹病株的能力(Aksenov et al., 2014; Gottwald et al., 2020)。顯示在柑橘類果樹的病害診斷方面，除了核酸或免疫法的生化檢測之外，其葉片的揮發性化合物組成差異亦可作為替代性檢測之標的。

綜上所述，柑橘葉片的揮發性化合物源自多種代謝途徑的表達所構成，遺傳的特性讓柑橘葉片的揮發性化合物能作為物種分類、病害診斷的重要指標，並可藉由葉片揮發性化合物的組成表現知悉植體當下的狀態。然而，環境效應、病蟲害均會影響葉片揮發性化合物組成的表現，而其影響葉片揮發性化合物組成的因子，將於下一章節詳細介紹之。



2.3 影響葉片揮發性化合物組成的因子

2.3.1 內在因子

植物吸收養分的狀態會影響植物組織的生長與發育，同時也會影響葉片揮發性化合物的表現。當臍橙(*Citrus sinensis* cv. Newhall, navel orange)葉片缺硼(boron)時，會導致細胞壁纖維素直徑減少，使細胞壁的結構強度減弱，並促進葉片釋放香葉醇(geraniol)、檸檬烯(limonene)與水楊酸甲酯(methyl salicylate, MeSA)等對柑橘木虱(*Diaphorina citri*, citrus psyllid)具有誘引性的揮發性化合物，使柑橘植株更易受到柑橘木虱危害，增加黃龍病罹病風險(Dong et al., 2023)。

柑橘的葉片中的腺體(glands)隨著發育與成熟，而逐漸累積揮發性化合物至分泌腔(secretory cavity)內，因成分的轉變而提高葉片揮發性油(volatile oil)的電子密度(electron dense)(Thomson et al., 1976)。Yamasaki 等學者(2007)以綠色螢光蛋白標記粗檸檬(*Citrus jambhiri*)葉肉組織的單萜類合成酶 mRNA(*RlemTPS1*, *RlemTPS2*)，顯示單萜類合成酶的基因在分泌腔周圍的分泌細胞的細胞質中大量表達，且以發育中的分泌腔有更豐富的基因表達量。晚嶠西亞橙(*C. sinensis* cv. 'Valencia')的葉片隨著成熟度提高，葉片中的 nerolidol 與倍半萜類合成酶的基因表達量於成熟階段後期下調(Ribeiro et al., 2021)。苦橙(*C. aurantium*)的葉片為精油提煉的重要來源，幼葉的分泌腔相較於成熟葉片分泌更多精油滴(essential oil droplets)，而葉片的精油組成亦受到成熟度影響，從幼年或發育中期的葉片所提煉的精油組成主要為 sabinene、 β -ocimene，但成熟葉片中則以 sabinene 和 δ -3-carene 為精油的主要構成(Mejri et al., 2022)。Killiny 等(2017)指出甜橙的幼葉釋放倍半萜類與單萜類化合物，然而，倍半萜類化合物的釋放量於葉片成熟後急劇減少，僅以單萜類化合物為主要釋放的成分。柑橘的葉片隨著成熟過程逐漸累積揮發性化合物、成熟葉片的相關基因表現與幼葉有明顯的差異，且葉片於發育過程中，相關基因的表現或是揮發性化合物的組成變化處於相對活躍的狀態。



2.3.2 外在因子

當柑橘植株適逢季節交替、環境因子或生長階段時的轉變時，將會改變葉片揮發性化合物的組成表現(廖, 2020；Abd Elghani et al., 2023)，而溫度(Ellouze et al., 2012)、光(Hansen and Seufert, 2003)、水分(Vieira et al., 2016)均是季節變化的重要因素，以下將分闡述已被探討可影響柑橘葉片揮發性化合物表現的非生物性與生物性因子。

a. 非生物性因子的影響

甜橙(*C. sinensis*)隨著環境溫度與光強度提高，葉片釋放 β -石竹烯的速率倍率地提高，顯示 β -石竹烯排放對溫度與光強度的依賴性(temperature and light intensity dependent)(Hansen and Seufert, 1999；Hansen and Seufert, 2003)。Lourkisti 等(2020)選擇十六年生的柑橘雜交子代嫁接苗，分別於最冷月的最低均溫日與最熱月的最高均溫日，分析包含親本的 9 種接穗葉片之葉綠素螢光參數與葉片揮發性化合物，結果顯示，葉片的揮發性化合物組成在最冷月的低溫日與最熱月的高溫日並無太大差異，葉片揮發性化合物組成差異主要展現於品種(各雜交個體)之間。

柑橘類的根系無法承受長時間的無氧狀態，因此對淹水相對敏感(García-Sánchez et al., 2007)。當檸檬植株逢缺水逆境時，因為缺水造成細胞膜的不穩定性，而促進葉片釋放大量的反式-2-己烯醛(*trans*-2-hexenal)(Vieira et al., 2016)。

b. 生物性因子的影響

病蟲害對葉片揮發性化合物的影響往往與誘導植物體的防禦反應相關，其中包括水楊酸(salicylic acid, SA)與茉莉酸(jasmonic acid, JA)途徑的激發。當柑橘受到機械性損傷、JA 或 SA 誘導防禦反應時，檸檬(*Citrus limon*)葉片將會提高 β -pinene 與 D-limonene 的相對含量；濟洲蜜柑(*C. kinokuni*)響應防禦反應的誘導時則會促進 linalool 與 γ -terpinene 的相對含量，然而柚子(*C. grandis*)經防禦反應的誘導處理時

則會抑制葉片揮發性化合物的表現，上述例子顯示柑橘植株受病蟲害造成的應激反應期間，葉片揮發性化合物因物種間的差異而有不同表現(Asai et al., 2016)。

Hijaz 等(2013)比較健康的晚嶠西亞甜橙(*C. sinensis* var. 'Valencia')或接種黃龍病的病原菌(*Candidatus Liberibacter asiaticus*, CLas)數個月後，於不同葉片部位採樣並分析葉片的氣味差異表現，以各揮發性化合物繪製主成分分析(principal components analysis, PCA)的結果顯示，健康植株與感染 CLas 之氣味表現各自獨立分群，且感染 CLas 後的柑橘葉片之單萜類化合物相對含量顯著高於健康植株，此結果揭露感染 CLas 之葉片氣味會產生系統性的變化，並提高特定揮發性化合物的相對含量。然而，當甜橙植株進入花季時，其葉片揮發性化合物釋放量提高，將會使儀器檢測 CLas 的正陽性率(true positive)下降，影響其於檢測感染黃龍病與否的準確率。顯示應用揮發性化合物作為黃龍病罹病植株之替代性檢測方法仍受植體生長階段影響(Aksenov et al., 2014)。

2.4 光質調控植物揮發性化合物的表現

光的形式可分為光強度(light intensity)、光週期(light duration)與光質(light quality)，光強度的變化將會改變特定揮發性化合物的排放速率(Zuo et al., 2017)；光質的差異表現調控植物型態發育與生理變化，影響揮發性化合物的生合成與排放(Cerrudo et al., 2014；Kegge et al., 2013)；光週期參與植物調控揮發性化合物排放的節律，影響植物抵禦病蟲害的能力(Graus et al., 2004)。光質的組成更會直接影響葉片揮發性化合物的生合成與表現(Nishioka et al., 2008；Tohidi et al., 2020)。

植物行光合作用的光譜波長範圍約位於 400-700 nm，此段與可見光的光譜波段相似的波長範圍稱為光合有效輻射(photosynthetically active radiation, PAR)(McCree, 1971)。植物藉由葉片上不同的光受體(photoreceptors)接收環境中各種光質波段範圍的光線，例如光敏素(phytochrome)、隱花色素(cryptochrome)與 UVR-8(UV-B photoreceptor UVR8)，光敏素主要的光譜吸收範圍為紅光波段中的 655-665

nm 與近紅外光 725-735 nm，隱花色素則在 400-500 nm 的藍光波段有三個主要的吸收峰 (Kendrick and Kronenberg, 2012)。光質調控葉片揮發性化合物表現的相關研究中，多數著重於栽培光源的調控，亦有部分研究以短期處理探討光質對葉片揮發性化合物生合成的影響(Fu et al., 2015；Peer and Langenheim, 1998)，因此，本小節將依光質供應之形式，探討光質對葉片揮發性化合物組成之影響。

2.4.1 紅光

自然光的光譜波段中，紅光為植物行光合作用、生理表現與組織發育時重要的光質組成。紅光對植物的生理影響中，以紅光作為栽培光源可促進細胞分裂和擴張，進一步促進葉面積增加、促進胚軸延長等效應(Ding et al., 2023；Dou et al., 2017；Wu et al., 2007)，且具有調控 MEP 途徑相關酵素基因表現的效果，促進萜類化合物的生合成(Zhang et al., 2021)。

Fu 等(2015)將金萱茶(*Camellia sinensis* var. Jinxuan)的葉片分別以紅光(660 nm)與藍光(450 nm)發光二極體(light-emitting diode, LED)連續照射 3 日，紅光會上調萜類合成酶(terpene synthases, TPSs)的基因表現量，並提升茶葉芳樟醇(linalool)與香葉醇(geraniol)等揮發性化合物之相對含量。野薄荷以 $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的紅光、綠光或藍光為栽培光源，以明/暗期為 16/8 小時種植 28 日後，紅光處理顯著提高 L-薄荷酮(L-menthone)與 L-檸檬烯(L-limonene)的含量(Nishioka et al., 2008)。

2.4.2 藍光

相較於紅光對植物生理的表現，以藍光作為栽培光源則會抑制植物組織延展、造成植株矮化或減少葉面積(Ding et al., 2023；Poudel et al., 2008)，但可促進葉片生成葉綠素、提高葉綠素 a/b 的比值、提高葉片單位面積的氣孔數量、調節氣孔開放、促進葉片累積澱粉以及提升抗氧化酵素基因表現與抗氧化物質的能力(Wang et al., 2009)。

前人研究顯示，百里香(*Thymus* sp.)葉片精油的主要成分為百里酚(thymol)，當百里香於藍光條件栽培 2 個月後，將會提高百里酚於葉片精油的組成比例，並使克爾曼百里香(*T. carmanicus*)的葉片精油組成比例更趨近於麥格百里香(*T. migricus*)(Tohidi et al., 2020)。除此之外，於墨西哥薄荷(Noguchi et al., 2016)、羅勒(Ichimura et al., 2009)和金萱茶(Fu et al., 2015)的研究案例中，藍光可促進葉片累積 linalool，且亦有證據顯示藍光相較於紅光能更大幅度地提高 linalool 合成酶相關基因的相對表現量(Fu et al., 2015)。

2.4.3 近紅外光

當近紅外光照射至葉表時，主要以反射與穿透為主，但對植物型態發育和開花調節有深遠的影響(Demotes-Mainard et al., 2016 ; Kasperbauer, 1987)。植物於較高比例的近紅外光會產生遮蔽反應(shading response)，並促進植物組織的延展，誘發葉片釋放乙烯，但會抑制茉莉酸生合成途徑(Kasperbauer, 1987 ; Kegge et al., 2013)。

植物感受近紅外光亦會影響葉片揮發性化合物的表現，Kegge 等學者(2015)發現大麥(*Hordeum vulgare*)以明/暗期為 16/8 小時之光週期，在補充近紅外光 5 日後，將會抑制揮發性化合物的總釋放量，但會促進葉片釋放 linalool 及其氧化物或 myrcene 等特定成分的釋放量提升，顯示提高近紅外光比例可能參與部分揮發性化合物之生合成。Peer 等(1998)將數種化學型(chemotype)的道格拉斯風輪菜(*Satureja douglasii*)於暗平衡 1 日後，分別以 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 紅光、 $13 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 近紅外光照射 5 分鐘，或先以紅光處理再以近紅外光，以黑暗為對照組，於 12 小時後以正戊烷(pentane)萃取成熟葉片的揮發性化合物，相較於對照組與紅光處理，多數化學型的道格拉斯風輪菜經近紅外光短暫處理後，其葉片單萜類化合物濃度與產量受近紅外光處理而顯著減少。



2.4.4 綠光

綠光的波長介於 500-600 nm，相較於紅光與藍光，綠光在葉片中具有更高的穿透力，並促進深層葉肉組織的光合作用(Sun et al., 1998 ; Terashima et al., 2009)。與揮發性化合物相關的研究顯示，綠光可促進甜羅勒(*Ocimum basilicum*)葉片累積脂肪酸途徑衍生物(Wojciechowska et al., 2015)；野薄荷(*Mentha arvensis*)於綠光栽培後能顯著提高葉片胡薄荷酮(d-pulegone)的含量(Nishioka et al., 2008)。

綜上所述，植物於不同光譜波段的光質處理後均會造成葉片揮發性化合物表現的差異，如紅光、藍光與綠光會促進葉片累積特定的揮發性化合物，近紅外光則會抑制葉片揮發性化合物的表現。然而，光質在物種之間的影響不盡相同，也顯示出光質調控植物體揮發性化合物生合成於物種間的特異性。

2.5 萜類化合物與葉綠素螢光的表現

植物合成萜類的原料來自光合作用的碳源，並運移至大量合成萜類的部位提供合成萜類的原料(Niinemets et al., 2002)。萜類的排放調控主要藉由光化學驅動的反應進行，萜類化合物具有調節植物對高溫、高光和氧化應激的耐受性，具有保護光系統的功能(Loreto et al., 1996 ; Delfine et al., 2000 ; Bertamini et al., 2021)。

葉綠素螢光(Chlorophyll fluorescence)是評估植物光合作用中光能利用和能量分配狀態的指標，為探討植物於環境變化或遭遇逆境的重要生理指標(Muller et al., 2001)。葉綠素螢光的參數包含非光化學淬滅(non-photochemical quenching, qN)與光化學淬滅(photochemical quenching, qP)，非光化學淬滅則代表了過量的光能以熱能形式散逸的參數，如 qN 或 NPQ(劉, 2012 ; Maxwell and Johnson, 2000 ; Roháček and Barták, 1999)。光化學淬滅即指光能用於光化學使用的部分，相關參數包含 qP、光系統 II 的最大量子產量(maximum quantum yield of PSII, F_v/F_m)與光合系統 II 量子產量(Quantum yield of PSII, Φ_{PSII})。 F_v/F_m 常用於檢測植物逢逆境與光抑制作用(photoinhibition)與否的參數(Maxwell et al., 2000)， F_v/F_m 的計算公式如下：



$$F_v/F_m = \frac{F_m - F_o}{F_m}$$

藉由量測植物於暗適應狀態的最大螢光值(maximum fluorescence, F_m)和最小螢光值(minimum fluorescence, F_o)，經換算後可以得到 F_v/F_m 。在正常的生理表現與環境條件下，植物葉片的 F_v/F_m 值通常介於 0.8 至 0.83 之間(Krause and Weis, 1991; Johnson et al., 1993)。當植物遭遇環境壓力或逆境時， F_v/F_m 值會下降，其變化反映出光合系統 II 的受損程度和利用效率的衰弱(Lourkisti et al., 2020; Urban et al., 2017)。

光合系統 II 量子產量(Quantum yield of PSII, Φ_{PSII})，為葉綠素吸收光能並轉換為化學能的比例， Φ_{PSII} 可進一步計算光合系統 II 之電子傳遞速率(electron transport rate, ETR)(Maxwell et al., 2000)，其計算公式如下：

$$ETR = \Phi_{PSII} \times PPFD \times 0.5 \times 0.84$$

在 ETR 計算公式中，PPFD 為光合作用光子通量密度(photosynthetic photon flux density, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)，乃光強度(light intensity)的單位，0.5 為假設 PSI 與 PSII 的電子傳遞為線性且速率相等的條件下均等分配於兩光合系統之常數，0.84 為葉片吸收可見光範圍(400-700 nm)的吸光係數。葉片的 ETR 的表現會隨著光強度、溫度的提高而增加，但是短期的逆境會使 ETR 降低(Maxwell et al., 2000; Peguero-Pina et al., 2009)。

植物葉片生合成萜類化合物的能力與葉綠素螢光參數的變化之間存在關聯，無論是在葉片不具備儲存揮發性油結構的冬青櫟(*Quercus ilex*)、胭脂紅櫟(*Q. coccifera*)、或是具有儲存揮發性油結構的迷迭香(*Rosmarinus officinalis*)，都可以觀察到單萜類化合物或倍半萜類化合物的排放速率，顯著地與光合系統 II 的電子傳遞鏈(ETR)或量子產量(Φ_{PSII})表現呈高度的正相關(Niinemets et al., 2002; Ormeño et al., 2009)。

葉綠素螢光的分析是一種非破壞性的測量方法，已被充分地使用於檢測植物光合系統的活性和能量分配，而其除了能知悉植物於不同環境的生理狀態或作為逆境指標，亦與植物揮發性化合物之間有一定程度的相互作用。



2.6 研究動機

柑橘葉片揮發性化合物的表現除了可作為輔助分析與鑑定柑橘親緣關係的因子，亦是諸多萜類化合物的重要來源。萜類化合物的生合成，是源自光合作用能力產物與環境效應並結合其他因素參與協調後的產物(Niinemets et al., 2002 ; Rajčević et al., 2019)。

柑橘葉片揮發性化合物的組成受到物種本質上的遺傳性質、基因型而有不同表現，又或是生長過程的環境狀態或逆境改變了揮發性化合物的組成，也可能受到萃取方法而有不同表現。環境因子中，舉凡溫度(Hansen et al., 1999 ; Lourkisti et al., 2020)、光強度(Hansen et al., 2003)或水分逆境(Vieira et al., 2016)對柑橘葉片揮發性組成與表現的影響已被揭露。

從前人研究可知，柑橘與多數植物均會受到環境的變動而造成植株葉片揮發性化合物表現的改變，現階段與光質相關的研究大多著重於對植物生長表現與特定機能性成分的促進與否，而其是否影響揮發性化合物的相關研究則相對稀少。光質對葉片揮發性化合物的影響，在已有的研究中，由諸多草本植物已證實光質參與了調控揮發性化合物生合成的角色，且因不同物種間而有差異(Kasperbauer, 1987 ; Kegge et al., 2015 ; Nishioka et al., 2008 ; Tohidi et al., 2020)，短期光質處理對木本植物葉片內的揮發性化合物表現的影響僅有 Fu 等(2015)利用紅光、藍光照射茶葉後，分析葉片氣味表現與相關基因表現量之研究成果。

台灣香檬的果實與葉片富有濃郁且特殊的香氣，果汁強烈的風味與富含機能性成分為其特色，而使台灣香檬在市場上獨具一格。基於光質效應對於柑橘屬植物的揮發性化合物影響有待更多探討與驗證，因此，本研究以台灣香檬為例，藉由調控近紅外光、紅光、藍光或綠光等光質的短期光質處理，比較台灣香檬植株於環境光質改變時對其葉片揮發性化合物組成的變化與差異，並結合葉片葉綠素螢光分析，期冀能從中探尋光質對柑橘葉片揮發性化合物組成以及生理表現的影響。

第三章、材料與方法



3.1 台灣香檬植株

採用台灣香檬盆苗作為供試植株，於 2021 年 12 月自彰化縣正茂果苗園購買一年生嫁接苗，每棵植株分別移入口徑 1 尺之美植袋，介質以泥炭土(Kekkilå Professional OPM 420 W)混合根基旺(根基旺綠化園藝公司)以體積比 1：1 調配而成，並拌入每立方公尺含 3 公斤之新好康多 1 號(BD01-3 180 天型；N：P₂O₅：K₂O = 14：11：13)。植株栽培於國立台灣大學園藝所特用作物及常綠果樹研究室之塑膠遮雨棚下，於每兩個月以每盆 5 g 的比例補充新好康多 1 號，或於抽梢期間每週澆灌稀釋 1000 倍的花寶 2 號(速效肥 N：P₂O₅：K₂O = 20：20：20.5) 1-2 次作為追肥。

3.2 人工光源與環境設置

使用 LED 光盤(Hipoint, Taiwan)作為光質處理之人工光源，光盤設置近紅外光(730±10 nm)、紅光(660±10 nm)、綠光(520±10 nm)和藍光(450±10 nm)四種發光二極體(light-emitting diode, LED)。於試驗前以 HR-550 光譜儀(Hipoint, Taiwan)檢測光質處理植株冠層高度之光質組成與光強度，以此為依據調整處理光質強度。試驗均設置於室內通風環境，試驗期間的環境溫度為 25±0.7℃，環境溼度為 80±5%。

3.3 試驗設計

3.3.1 試驗一、單光質試驗

於 2022 年 4 月 28 日至 5 月 7 日進行單光質試驗，於處理前，選擇無病蟲害或生理障礙之植株，各植株分別標記萌芽後 75-80 日的成熟枝條，作為供試處理與取樣葉位。植株分別以近紅外光、紅光、綠光和藍光等四種光質之 LED 作為光源，以光強度為 150±10 μmol·m⁻²·s⁻¹，12 h/12 h 之明期/暗期連續處理 7 日；每處理 3 株為 3 重複，每重複各標定 3 枚葉片，作為不同採樣天數中葉綠素指數

(SPAD value)的測量單位；葉片揮發性化合物分析之葉片樣本分別於光質處理前、光質處理第 1、3、5、7 日之照光明期結束時，於每重複植株上的標定枝條隨機摘取 3 枚葉片，並將葉片立即放入 -50°C 以待後續進行揮發性化合物分析(附錄 1-A)。

3.3.2 試驗二、補充光質試驗

將光源四種光質等比例混合為白光(光強度設定為 $200\pm 10\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)作為光源基礎，並於此光源外分別添加其他光質。本試驗共進行兩次，首次試驗於 2022 年 7 月 29 日至 8 月 8 日進行，植株以基礎白光光源經經明期/暗期(12 h/12 h)之照射平衡一日後，於照光明期處理時，分別額外補充 $150\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之近紅外光、紅光和藍光等三種光質，另以基礎白光做為對照組。照光處理 9 日，每處理 4 株為 4 重複，每重複各標定 3 枚葉片用於不同分析天數中量測葉綠素指數之量測單位。補充光質試驗的葉片採樣以 3 日為間隔，分別於補充光質處理前、補充光質處理期間第 3、6、9 日的照光明期結束時，自每重複植株上分別摘取 3 枚葉片，並將葉片立即存放於 -50°C 以待後續進行揮發性化合物分析(附錄 1-B)。

本試驗於 2023 年 2 月 28 日至 3 月 9 日進行第二次試驗，本次試驗同樣以 LED 白光為基礎光源，進行 9 日之補充紅光與藍光處理，處理強度與光週期同前次試驗，並改以室外自然光照組作為對照組。自然光照組於處理期間以 HOBO MX2202(ONSET®, US)量測光強度，12 日的處理期間之平均光強度為 $4662\pm 379\text{ lux}$ 。植株於照光處理期間的第 3、6、9 日的明期結束時取樣，樣品立即放入 -50°C 保存，並於後進行揮發性化合物分析。為探討處理後光質效應表現的持續性，本試驗在照光處理後移至自然光環境中，並繼續於移至自然光後的第 3 和第 6 日的明期結束時取樣，樣品立即放入 -50°C 保存，待後續分析葉片揮發性化合物。本次試驗中，額外量測葉片葉綠素螢光(chlorophyll fluorescence)，調查光質處理期間葉片生理狀態之變化(附錄 1-C)。



3.3.3 試驗三、補充光質強度差異試驗

本試驗於 2023 年 5 月 20 日至 5 月 26 日進行，測試紅光與藍光於不同補光強度之效應異同。將植株先以混合之 LED 白光為基礎光源，光強度為 $200 \pm 10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，光週期設定為 12 h/12 h 的明期/暗期。植株先以此光源條件平衡一日，而後於明期階段分別補充 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 或 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之兩種光強度的紅光或藍光，於處理 3 日後關閉光源，並於此無光條件的相同環境中靜置 6 日；另於相同處理環境設一組植株為全試驗期間不照光處理作為對照組。每光質處理組、無光之黑暗對照組各設置 2 株植株，每植株分別標定 3 枚葉片作為葉綠素指數和葉綠素螢光的量測單位，並於補充光質處理前、補充光質處理第 1 日與第 3 日、光質處理後於暗期期間的第 3 與第 6 日進行測量。

揮發性化合物的採樣時機於植株光質處理前、處理後第 3 日，處理結束關閉光源的黑暗期第 3 日與 6 日取樣，每處理之 2 株參試植株隨機採 9 枚葉片，並逢機以每 3 枚葉片作為 1 重複，共計 3 重複。採樣之葉片立即存放於 -50°C ，以待後續揮發性化合物分析(附錄 1-D)。

3.4 分析與測量方法

3.4.1 葉片揮發性化合物分析

a. 揮發性化合物之萃取

以頂空-固相微萃取(headspace-solid phase microextraction, HS-SPME)法進行揮發性化合物的萃取，其萃取、樣品製備與分析方法調整自(廖, 2020)。待測物製備依避開葉片主脈與次級脈為準則，以打孔機取直徑 6 mm 之葉圓片，每一重複植株由三片葉共取得 3 枚，並將其放入 40 mL 密封樣品瓶中；於分析前，每樣品瓶內加入 2 μL 之 5 ppm 正十三烷(tridecane)作為內標準品(internal standard, IS)。瓶口密封後樣品瓶放置於乾浴器(EL-02, Major Science)內，以 40°C 平衡 5 分鐘，之後於相同溫度下以 Supelco® SPME 搭載 50/30 μm DVB/Carboxen/PDMS 之吸附

纖維於頂空吸附 10 分鐘，完成葉片揮發性化合物的萃取步驟。



b. 分析條件

氣相層析質譜儀分析以 Aglient-6890 氣相層析儀串連 Agilent-5975 質譜儀，搭載 HP-5MS UI 管柱(管柱長 28.5 m，內徑 0.25 mm，膜厚 0.25 μm)，載流氣體為 99.9999%氮氣，以固定氣壓 6 psi、不分流模式進行分析。GC 升溫條件之起始溫度以 40°C維持 2 分鐘，第一階段以 15°C/min 升溫至 100°C，第二階段以 2°C/min 升溫至 110°C，第三階段以 15°C/min 升溫至 220°C，最後以 270°C維持 2 分鐘。MS 端掃描範圍為 45-300 m/z，游離電壓為 70 eV。所得之質譜圖透過美國國家標準暨技術研究院(National Institute of Standards and Technology, NIST 14)之資料庫與核對前人研究之保留係數，進行各化合物之定性。為進一步確定葉片揮發性化合物組成分，另將含葉圓片的樣品瓶加入 2 μL 之 40 ppm n-alkane(C_{8-20})標準品，用於計算各化合物的保留係數(retention index, RI)。並參考 Adams, 2001、Blázquez 與 Carbó(2015)、Hazzit 等(2006)、Luciardi 等(2016)和 Maggi 等(2009)的各類化合物進行 RI 相互比對(附錄 2)。

3.4.2 葉綠素指數與葉綠素螢光測量

葉綠素指數於每次取樣後進行測量，各參試植株各標定 3 枝條，於上各標定 1 枚葉片(每株共 3 枚葉片)作為固定測量葉片，以葉綠素計 SPAD 502(Konica minolta sensing, INC., Japan)量測每一枚葉片左右兩側之葉肉細胞並避開葉脈。

葉綠素螢光分析於第二次補充光質試驗和補充光質強度差異試驗中加入測量項目，葉片取樣後於植株光期結束後 2 小時(20:00-23:00)進行量測，以葉綠素指數標定之 3 枚葉片作為固定測量單位，量測每一枚葉片左右兩側之葉肉細胞並避開葉脈之葉綠素螢光。葉綠素螢光由 Junior Pam(Effeltrich, Germany)測量葉片暗適應後的 F_0 和 F_m ，隨後以系統預設之 Act.+Yield 模式提供 1 分鐘 Acting light，再釋



出 Saturating pulse 測得光適應後之 F'_0 和 F'_m 。

3.4.3 數據處理與統計分析

a. 組成比例(Composition ratio, %)

本研究由葉片測得之揮發性化合物的表現以各化合物佔總體的組成比例(%)表達，光質處理天數間的組成比例將以表格形式呈現，其計算方式如下：

$$\text{Composition ratio(\%)} = \frac{\text{Peak area of target compound}}{\text{Peak area of all identified compounds}}$$

b. 相對含量(Relative content, $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$)

由於部分揮發性化合物成分所佔的比例相對較低，在組成比例中易受到主要成分的變化影響，因此以內標準品計算化合物於葉片鮮重中的相對含量(Lin et al., 2022)，其計算公式如下：

$$\begin{aligned} \text{Relative content (ng}\cdot\text{g FW)} &= \frac{\text{Compound peak area}}{\text{Internal standard (IS) peak area}} \\ &\times \frac{\text{IS concentration (ppm)}\times\text{IS volumn (}\mu\text{L)}}{\text{sample fresh weight (g}\cdot\text{FW)}} \end{aligned}$$

相對含量之表現以 R 語言繪製柱狀圖(bar-plot)表示各處理間的相對含量變化。

c 葉片之生理參數

葉綠素指數與葉綠素螢光參數換算平均值與標準差後，以 R 語言繪製折線圖(line plot)，表達光質處理期間或光質處理後各參數的變化。並藉由皮爾森相關性分析(person correlation analysis)計算兩種光強度之補充紅光或補充藍光處理 3 日後葉片揮發性化合物相對含量與生理參數之相關係數(correlation coefficient, r)。

d. 統計分析

本研究之數據統計分析以各取樣時間點劃分，於揮發性化合物之組成比例、相對含量，以及葉綠素指數與葉綠素螢光等參數資料，皆以 R 語言(v.4.2.3)(www.r-project.org)進行處理間均值之變方分析(analysis of variance, ANOVA)，若差異達顯著水準($p < 0.05$)以最小顯著性差異法(Fisher least significant difference, LSD)檢定各光質處理間均值差異($p < 0.05$)。

第四章、結果

4.1 台灣香檬之葉片揮發性化合物組成

於台灣香檬於各光質處理試驗前，於植株葉片共檢測出 40 至 41 種穩定表現的揮發性化合物(表 1)，且於單光質試驗(single light experiment, Single)兩次補充光質試驗(1st/2nd supplementary light experiment, Supp/Supp-2nd)期間，並未檢測出新的成分。台灣香檬葉片中的揮發性化合物，可依成分類別(class)區分為 4 種醛類化合物(aldehyde, ALD)與 1 種醇類化合物(alcohol, ALC)、15 種萜類碳氫化合物(monoterpene carbohydrate, MC)、4 種單萜類含氧化合物(oxygenated monoterpene, OM)以及 17 種倍半萜類碳氫化合物(sesquiterpene carbohydrate, SC)(表 1)。

結果顯示，單萜類碳氫化合物為構成台灣香檬葉片的主要揮發性化合物類別，其組成比例(%)(composition ratio)約佔 50.49%-60.44%，主要成分為 γ -terpinene，於各試驗處理前之組成比例介於 26.47%至 34.95%，在補充光質強度差異試驗中並未檢測出反式 β -羅勒烯(*trans*- β -ocimene)(表 1)。台灣香檬的次要揮發性類別為單萜類含氧化合物，其組成比例介於 14.80%-29.49%，主要成分的 linalool 之組成比例於不同試驗期間有較大的變異範圍(13.23%-25.87%)(表 1)。倍半萜類碳氫化合物則佔 11.86%-19.95%，以石竹烯(caryophyllene)為主要代表，其比例介於 5.73-7.61%，其次為比例介於 2.29-4.25%的雙環大根老鸛草烯(bicyclogermacrene)，但其餘的組成比例均小於 1%。醛類化合物的組成比例介於 2.57%-4.22%，脂肪酸途徑衍生物之醇類僅以反式-3-己烯醇(*E*)-3-Hexen-1-ol)為代表，比例介於 0.39%-0.59%，但於補充光質強度差異試驗(supplementary light intensity experiment, Supp-int)中則以順式-2-己烯醇(*Z*)-2-hexen-1-ol)為代表(表 1)。

後續試驗結果將著重於比較台灣香檬葉片中 40-41 種揮發性化合物之組成比例與相對含量於光質處理後之相似或相異之處，並探討各光質處理後的時序變化，了解光質效應對台灣香檬葉片揮發性化合物組成表現與變化趨勢之異同。

4.2 試驗一、單光質處理對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響

不同光質對揮發性化合物的影響，經近紅外光、紅光、綠光與藍光進行 7 日處理。結果顯示在光質處理 1 至 5 日的期間，台灣香檬葉片中的各類揮發性化合物的組成比例(composition ratio, %)均無顯著差異(表 2、表 3)。然而，當光質處理至第 7 日時，醛類化合物(aldehyde, ALD)受到近紅外光處理的影響，其組成比例從處理前的 $1.24 \pm 0.38\%$ 增加至 $7.46 \pm 1.19\%$ ，顯著地高於綠光($2.43 \pm 1.01\%$)和藍光處理($3.45 \pm 0.08\%$)者，並略高於紅光處理($4.61\% \pm 2.49\%$)者(表 2)。此外，在光質處理第 7 日時，分析結果觀察到不飽和醛類的 3-hexenal 與(*E*)-2-hexenal 的組成比例均顯著地高於綠光與藍光處理組，而脂肪酸途徑衍生物之醇類化合物(*E*)-3-Hexen-1-ol 的組成比例於處理第 7 日時已小於 0.01%(表 2、表 3)。

台灣香檬葉片中醛類化合物的相對含量(relative content, ng g^{-1} FW)表現中，可觀察到近紅外光處理於第 5 日時，(*E*)-2-hexenal 的相對含量已顯著高於其他處理組，並於光質處理第 7 日時，(*E*)-2-hexenal 與 3-hexenal 的相對含量顯著高於其他光質處理組，且此兩種不飽和醛類的相對含量隨著近紅外光處理時長而逐漸提高，而(*E*)-3-Hexen-1-ol 於處理第 7 日時的相對含量已顯著低於其他光質處理者(圖 1)。相較之下，其他飽和醛類化合物的辛醛(octanal)與癸醛(decenal)則未受到近紅外光處理而提升其相對含量(圖 1)，顯示台灣香檬於近紅外光造成醛類化合物的組成比例(表 2)提高的原因，源自不飽和醛類化合物的累積所致，且其變化趨勢自近紅外光處理第 5 日後，即隨著處理時序而逐漸提升。而在葉綠素指數(SPAD value)的表現中，處理間的葉片葉綠素指數差異於各處理時序均未達顯著水準(圖 2)。

在本次單光質處理試驗中，僅近紅外光處理誘導台灣香檬葉片的不飽和醛類化合物的表現較為顯著(表 2、表 3、圖 1)，且於試驗結束後移回處理前的苗圃繼續觀察，近紅外光處理的植株約在一週後出現全株葉片黃化與脫落的現象。除此之外，紅光、藍光與綠光處理的 7 日期間並未造成台灣香檬葉片揮發性化合物組成的改變。因此在後續的試驗採用補充光質的形式進行，除了兼顧提供植株基本光合作用

的基礎白光($200\pm 10\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)，並額外以不同光質($150\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)作為處理光源，探討近紅外光、紅光或藍光對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響。



4.3 試驗二、補充光質處理對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響

4.3.1 補充光質第一次試驗

本次試驗以白光做為對照組及基礎光源，處理組另額外補充近紅外光、紅光與藍光的形式進行 9 日的短期光質處理。在 9 日的補充光質處理期間，台灣香檬葉片中以 γ -terpinene 為主要構成的單萜類碳氫化合物相對含量的表現中，並未因光質處理而有顯著差異(圖 6)，但可以觀察到在組成比例的表現中，以補充紅光處理第 9 日的單萜類碳氫化合物組成比例($61.66\pm 2.17\%$)顯著高於補充近紅外光處理組($50.35\pm 4.98\%$)、補充藍光處理組($51.91\pm 4.37\%$)與白光對照組($51.91\pm 6.25\%$)(表 4)。而於光質處理第 9 日時，單萜類碳氫化合物的主要成分表現中， γ -terpinene、D-limonene 與 *p*-cymene 等組成比例均以補充紅光處理顯著地高於白光對照組和補充近紅外光處理者(表 5)。

相較於單萜類碳氫化合物的表現，單萜類含氧化化合物的相對含量則受到補充光質的處理而顯著地改變。在光質處理第 3 日時，單萜類含氧化化合物相對含量的表現於補充近紅外光、補充藍光處理組均與對照組無顯著差異，並且其相對含量較處理前略為減少(圖 4)，但補充紅光處理組的 linalool、 α -terpineol、terpinen-4-ol 和 *trans*-sabinene hydrate 等單萜類含氧化化合物的相對含量則維持處理前的表現，並可發現補充紅光處理 3 日時的 *trans*-sabinene hydrate 的相對含量為各處理間顯著最高者(圖 4)。然而，隨著光質處理的時序延長至第 9 日時，linalool、 α -terpineol、terpinen-4-ol 和 *trans*-sabinene hydrate 的相對含量均於補充紅光第 9 日時顯著地或略低於補充近紅外光、補充藍光處理組和白光對照組者(圖 4)。整體而言，單萜類含氧化化合物的組成比例於各光質處理時序間的表現(表 5)也與其相對含量的表現(圖 4)趨勢相似。



鮮葉中組成的倍半萜類碳氫化合物包括 caryophyllene、bicyclogermacrene、humulene、D-germacrene 和 aromanderndrene 等，其相對含量並未因光質處理而有差異性的表現，但該類成分的相對含量於補充光質處理第 3 日時均略低於處理前的表現，並以補充近紅外光者表現為各光質處理最低者(圖 5)，且該趨勢持續至處理第 9 日。因此以 caryophyllene 和 bicyclogermacrene 為主要構成的倍半萜類碳氫化合物，其組成比例於光質處理後至處理終日始終顯著地或略低於未額外補充光源的白光對照組(表 4、表 5)。

組成比例相對微量的醛類化合物和醇類化合物的表現亦受到光質處理而有所變化(圖 6、表 4)。如補充藍光第 3 日時，decanal 之相對含量顯著高於補充紅光、近紅外光處理組與白光對照組(圖 6-D)，使得其組成比例於補充藍光 3 日時提高至 0.08%，為各光質處理和各時序間表現最高者(表 5)。而補充紅光處理與近紅外光處理第 3 日時，decanal 的相對含量則顯著低於對照組與補充藍光處理組，其趨勢持續至處理終日(圖 6-D)。醇類化合物的(*E*)-3-hexen-1-ol 之相對含量和組成比例則以補充藍光 9 日顯著高於其他處理組和白光對照組於相同處理時長的表現(圖 6、表 5)。然而，本次補充光質試驗中於補充近紅外光處理的期間，不飽和醛類化合物的 3-hexenal 和(*E*)-2-hexenal 的相對含量並未隨著處理時長而逐漸提升(圖 6)，與單光質試驗中，以近紅外光處理 7 日顯著地提高葉片中不飽和醛類相對含量的結果相異(圖 1)。

綜觀補充光質處理期間台灣香檬葉片的揮發性化合物組成表現，3 日的補充光質處理即會改變台灣香檬葉片揮發性化合物的組成(表 4、表 5)。例如補充近紅外光 3 日時，多數單萜類碳氫化合物與倍半萜類碳氫化合物的相對含量為各處理表現最低者(圖 3、圖 5)，因此提高了單萜類含氧化化合物的組成比例(表 4、表 5)；補充光質處理第 3 日時，補充紅光處理具有較高單萜類含氧化化合物的組成比例與相對含量(表 4、表 5、圖 4)；補充藍光 3 日則會使單萜類含氧化化合物的相對含量減少，使單萜類含氧化化合物的組成比例為各光質處理第 3 日時表現最低者(圖 4、

表 4、表 5)，但補充藍光處理 3 日的 decanal 相對含量顯著高於其他處理(圖 6)。本試驗中亦發現以額外補充光源提高整體光強度時，所有補充光質處理第 3 日即會降低倍半萜類碳氫化合物於相對含量和組成比例的表現(表 4、表 5、圖 5)。

隨著補充光質處理時長的遞進，台灣香檬葉片中的單萜類含氧化合物(圖 5)與飽和醛類(圖 6)的相對含量於補充紅光處理至第 6 日至第 9 日時逐漸遞減，使補充紅光處理第 9 日的揮發性化合物組成比例以單萜類碳氫化合物為主要構成，如主要成分的 γ -terpinene 之組成比例顯著高於補充近紅外光、藍光處理與白光對照組(表 4、表 5)；但補充藍光處理至第 9 日時，單萜類含氧化合物的相對含量表現逐漸回升至處理前的水準(圖 5)，飽和醛類和醇類化合物的相對含量與組成比例於補充藍光處理第 9 日時，為各處理表現最高者(圖 6、表 4、表 5)。且在光質處理第 9 日時，補充近紅外光處理和補充藍光的多數揮發性化合物組成比例已和白光對照組的表現無顯著差異(表 4、表 5)。

整體而言，本試驗結果發現台灣香檬植株以額外補充近紅外光、紅光或藍光的形式處理期間，其葉片揮發性化合物組成的明顯受到補充光質的差異而有不同表現，並主要反映於單萜類含氧化合物的相對含量變化(圖 4)，致使葉片揮發性化合物的組成比例經光質處理後產生差異，且補充紅光和補充藍光處理在單萜類含氧化合物的變化趨勢呈現兩極的表現。

4.3.2 補充光質第二次試驗

第二次試驗中針對補充藍光或補充紅光處理進行試驗，並以戶外自然光源作為對照組，藉以釐清紅光與藍光對台灣香檬葉片單萜類含氧化合物組成的影響是否具有再現性，以及了解結束光質處理後，光質效應於揮發性化合物表現的延續性。

a. 補充紅光、藍光處理期間揮發性化合物組成之表現

本次試驗結果顯示，光質處理造成台灣香檬葉片揮發性化合物組成變化的成

分仍是以單萜類含氧化合物為主(圖 7)。台灣香檬植株於補充紅光與藍光處理第 3 日時，單萜類含氧化合物的表現與第一次補充光質試驗處理第 3 日的表現相似。補充紅光處理前的單萜類含氧化合物之組成比例為 $11.22 \pm 1.05\%$ ，於補充紅光處理第 3 日提升至 $18.46 \pm 8.06\%$ ，略高於自然光對照組($13.16 \pm 4.27\%$)與補充藍光處理 3 日者($9.25 \pm 3.38\%$)(表 6)，單萜類含氧化合物中的 linalool、*trans*-sabinene hydrate、terpinen-4-ol 與 α -terpineol 的組成比例(表 7)與相對含量(圖 7)於補充紅光第 3 日亦有提升的趨勢，但差異均未達顯著水準。

補充光質處理第 6 日時，各補充光質處理間無顯著差異表現的揮發性化合物，但補充紅光之單萜類含氧化合物的組成比例(21.44%)高於補充藍光處理(13.56%)與自然光對照組(12.50%)(表 6、表 7)，且可發現其相對含量逐漸提高之趨勢(圖 7)，其趨勢與第一次的補充光質試驗中，補充紅光處理間未見單萜類含氧化合物的表現差異之結果略有不同(表 4、圖 4)。

補充光質處理第 9 日時，單萜類含氧化合物之組成比例以補充紅光處理減少幅度最多，單萜類碳氫化合物之組成比例於自然光、補充紅光與補充藍光處理之比例分別為 $60.89 \pm 4.44\%$ 、 $66.44 \pm 6.17\%$ 與 $54.51 \pm 11.58\%$ (表 6)，而 linalool 的組成比例則分別為 17.82% 、 9% 與 23.38% (表 7)，亦可觀察到 linalool、 α -terpineol、terpinene-4-ol 與總單萜類含氧化合物之相對含量於補充紅光處理第 9 日的表現低於補充藍光處理與自然光對照組(圖 7)。而在第二次補充藍光處理亦觀察到對 decanal 與 octanal 的促進效應，於補充藍光處理第 9 日時，octanal 之相對含量顯著高於補充紅光處理與戶外對照組(圖 8)。

綜上所述，本次試驗的補充紅光和藍光處理對台灣香檬葉片單萜類含氧化合物的影響與趨勢，與第一次補充光質試驗的結果相似(表 5、圖 4)，補充紅光處理之單萜類含氧化合物隨處理時序略為提升後而減少(圖 7)，而補充藍光處理則呈先抑後揚的趨勢(圖 7)。

當台灣香檬植株結束 9 日的補充光質處理並移回自然光對照組的環境後，於

補充光質處理結束第 3 日(A3)與第 6 日(A6)時，台灣香檬葉片各類揮發性化合物的組成比例皆與對照組無顯著差異(表 6、表 8)，並可觀測到在補充紅光與藍光處理結束第 3 日時，linalool、 α -terpineol、terpine-4-ol 與 *trans*-sabinene hydrate 之相對含量均高於光質處理第 9 日時的表現，但皆與自然光對照組的表現無顯著差異(圖 7)。

b. 葉綠素指數與葉綠素螢光參數之變化

台灣香檬於補充光質處理期間，各處理之葉綠素指數於光質處理前後始終無明顯改變(圖 9-A)。葉片的葉綠素螢光的表現中，可觀察到光化學淬滅(photochemical quenching, qP)於補充紅光和藍光第 3 日時即逐漸提高，並於補充光質處理第 6 日時顯著高於自然光對照組，該趨勢維持至處理第 9 日(圖 9-B)；非光化學淬滅(non-photochemical quenching, NPQ)的 NQP 與 qN 則隨著補充藍光處理第 3 日至第 9 日的期間緩慢提高，並於在補充紅光與藍光處理第 9 日時達到最高(圖 9-C、圖 9-D)。但當植株移回自然光對照組 3 日後(A3)，補充紅光與藍光處理的 qP、NPQ 與 qN 迅速下降，而後於補充光質結束第 6 日(A6)與第 9 日(A9)時均已恢復至自然光對照組的水準(圖 9-B、圖 9-C、圖 9-D)。

另外，在補充紅光與藍光於 9 日處理期間，在光質處理 3 日時，台灣香檬葉片的光合系統 II 的最大量子產量(maximum quantum yield of PSII, F_v/F_m)於補充紅光處理(0.774 ± 0.019)和補充藍光處理(0.792 ± 0.006)均顯著小於自然光對照組(0.813 ± 0.004)(圖 9-E)。而在補充光質處理第 6 日至第 9 日期間，以補充紅光處理第 9 日之 F_v/F_m 值(0.768 ± 0.018)顯著小於自然光對照組(0.808 ± 0.004)，並且略低於補充藍光處理之 0.788 ± 0.009 (圖 9-E)。但當植株於處理結束後在自然光 3 日時，補充紅光與補充藍光處理之 F_v/F_m 值即回升至自然光對照組之水準(圖 9-E)。

在補充紅光處理期間，台灣香檬葉片暗適應後之最大螢光值(maximal fluorescence yield, F_m)均小於補充藍光處理組與自然光對照組，並於處理第 6 日時

顯著低於補充藍光處理與自然光對照組(圖 9-F)；其餘葉綠素螢光參數的暗適應後之最小螢光值(minimum chlorophyll fluorescence yield, F_0)和電子傳遞速率(electron transport rate, ETR)則在補充光質處理期間均與自然光對照組均無顯著差異(圖 9-G、圖 9-H)。

4.4 試驗三、光質強度差異對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響

4.4.1 處理結束時台灣香檬葉片揮發性化合物之表現差異

為進一步了解補充紅光或藍光之光強度差異對葉片中單萜類含氧化化合物的表現的影響，因此延續補充 $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的紅光(以下簡稱 150-R)或藍光處理(以下簡稱 150-B)，另外設置補充 $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 紅光(以下簡稱 300-R)或藍光(以下簡稱 300-B)的處理條件。並於處理後關閉光源，觀察光質效應於台灣香檬葉片單萜類含氧化合物組成表現之延續性。

本次試驗於補充光質處理第 3 日時，單萜類含氧化化合物的組成比例以 150-R 與 150-B 處理第 3 日者顯著最高，分別為 $41.60\pm 6.39\%$ 和 $36.40\pm 3.34\%$ ，並顯著高於 300-B 處理組($16.88\pm 4.34\%$)與黑暗對照組($14.15\pm 1.39\%$)，而 300-R 的單萜類含氧化合物組成比例為 $31.57\pm 3.40\%$ ，顯著低於 150-R 處理組者，但與 150-B 處理組者無顯著差異(表 9)。

當補充紅光的光強度提高至 $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 並處理 3 日後，雖然亦有提升葉片中 linalool 相對含量的效果，但其相對含量則略低於以 $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的補充紅光處理者，顯示補充紅光促進葉片累積 linalool 的表現並未隨著補充光強度提高而提升(圖 10-A、圖 10-B)。關閉光源後，150-R、300-R 之 linalool 相對含量已與黑暗對照組無顯著差異(圖 10-C、圖 10-D)。補充藍光的強度自 $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 提高至 $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 並處理 3 日後，略為抑制了 linalool 的表現(圖 11-A、圖 11-B)，並於關閉光源後的 6 日黑暗處理期間，150-B 和 300-B 之 linalool 相對含量已與黑暗對照組無顯著差異(圖 11-C、圖 11-D)。



4.4.2 光質效應的延續性

當台灣香檬植株以 3 日的補充紅、藍光質處理結束時，植株經過 3 日的暗處理後(A3)，可觀察到葉片中多數揮發性化合物的表現已大致相似，如單萜類碳氮化合物在各處理間的組成比例介於 $43.28 \pm 8.28\%$ 至 $53.33 \pm 5.12\%$ (表 9、表 11)，主要成分之 γ -terpinene 的組成比例介於 23.90% 至 27.14% ，並於各光質處理和黑暗對照組間無顯著差異。然而，在各光質處理後 3 日的暗處理期間，單萜類含氧化化合物的組成比例仍是以 150-R 處理之 $34.09 \pm 1.12\%$ 、150-B 處理之 $38.76 \pm 8.43\%$ 與 300-R 處理之 $33.28 \pm 5.27\%$ 顯著高於 300-B 處理 ($27.83 \pm 7.45\%$) 與黑暗對照組 ($20.62 \pm 3.53\%$) (表 9)，單萜類含氧化化合物中的 linalool、terpinen-4-ol 之組成比例亦有相似趨勢(表 11)。

觀察台灣香檬葉片中各類成分的相對含量變化趨勢時，可以發現在 150-R、150-B 和 300-R 處理第 3 天的樣本中，單萜類含氧化化合物的相對含量表現最高，並於處理後的黑暗處理期間(A3、A6)逐漸減少(圖 10、圖 11)。而 300-B 處理第 3 日時，單萜類含氧化化合物的相對含量則較處理前明顯減少並一直維持到處理終日(A6)(圖 11)。

脂肪酸途徑衍生物的醇類化合物 2-hexen-1-ol，在黑暗對照組的第三日已經無法偵測到(表 9、表 10)，而其餘光質處理亦在光質處理結束後的黑暗處理第 3 日時亦無法偵測到該化合物(表 9、表 11)。

4.4.3. 葉綠素指數與葉綠素螢光

在本次試驗中，300-R 處理第 1 日即可觀測到 F_v/F_m 值顯著地降低至 0.724，並持續至補充光質處理第 3 日(0.719)，而後於黑暗處理期間(A3、A6)，300-R 處理的 F_v/F_m 值維持在 0.762-0.763 之間(圖 12-E)。300-B 處理第 3 日的 F_v/F_m 值則自處理前的 0.818 降低至 0.752，僅次於 300-R 處理第 3 日的表現。而 150-R 和 150-B 處理第 3 日的 F_v/F_m 值分別為 0.787 與 0.772，以 150-B 處理顯著低於黑暗對照

組(圖 12-E)。 F_v/F_m 值的減少亦與補充光質試驗中的原因相似，即葉片之 F_m 於光質處理後降低所致(圖 12-F)。然而在處理第 1 日時，可觀察到葉片 F_o 值以 300-R 提升幅度顯著高於其餘處理與黑暗對照組(圖 12-G)。 qP 、 NPQ 與 qN 於處理期間的變化趨勢較為相似，且皆以 300-R 處理第 3 日時表現最高(圖 12-B、圖 12-C、圖 12-D)。 ETR 的表現於處理間雖未有顯著差異，但可觀察到 300-R 處理之 ETR 於光質處理後的黑暗處理階段(A3、A6)逐漸減少(圖 12-H)。

以皮爾森相關性分析(Pearson correlation analysis)計算台灣香檬分別於補充紅光(150-R 與 300-R)或藍光處理(150-B 與 300-B)第 3 日時，各類單萜類含氧化合物相對含量與葉綠素螢光參數之相關係數(correlation coefficients, r)(表 12、表 13)。結果顯示，在補充紅光處理中，單萜類含氧化合物相對含量與葉綠素螢光具有顯著正相關的參數分別為光適應後葉片最大螢光值(maximum fluorescence, f_m')與 F_v/F_m (表 12)。 f_m' 與 linalool、*trans*-sabinene hydrate 和 terpinen-4-ol 的相關係數依序為 0.95(p -value= 0.0031**)、0.91(p -value= 0.0131*)與 0.86(p -value= 0.0274*)(表 12)。 F_v/F_m 與 linalool 和 *trans*-sabinene hydrate 的相關係數分別為 0.85 (p -value = 0.033*)與 0.93 (p -value= 0.0074**)(表 12)。但是在補充藍光處理中僅有 *trans*-sabinene hydrate 的相對含量與 F_v/F_m 呈顯著正相關(r = 0.82, p -value= 0.046*)(表 13)。唯一與葉綠素螢光參數呈顯著負相關的成分為 α -terpineol，其與光化學淬滅(photochemical quenching, qP)的相關係數為-0.86 (p -value= 0.0287*)(表 12)。

整體而言，本次試驗在補充紅光與補充藍光的表現均與試驗二、補充光質試驗中，光質處理 3 日的表現類似，均以單萜類含氧化合物為受光質處理而改變的揮發性化合物。然而，單萜類含氧化合物的表現並不會隨著補充紅光的光強度提高而更促進之；提高藍光強度對減少單萜類含氧化合物的組成比例與相對含量的表現更為明確。紅、藍光對單萜類含氧化合物的效應，亦在處理後停止光照的黑暗處理第 3 日即趨於平緩，且單萜類含氧化合物的相對含量表現與部分葉綠素螢光參數具有顯著正相關的關係。

第五章、討論

5.1 近紅外光對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響

當以單光質作為台灣香檬植株的唯一光源時，僅以近紅外光對台灣香檬葉片的揮發性化合物組成比例具有較顯著的影響(圖 1、表 2、表 3)，但亦造成植株生理上的負面影響，植物生長過程往往同時接收不同光譜波段的光質，這些光質對植物均有重要的生理意義。因此，當探討光質對植物生理的影響時，若僅以特定光質作為光源可能無法有效釐清該光質於植物生理上的真正作用。例如，植物於純紅光栽培時，因缺乏近紅外光造成光敏素過度活化，造成光敏素的調節失衡，缺乏藍光使氣孔調節失調，導致使光合作用能力衰退，以及光合氮利用效率降低等因素，此種造成植株生長勢衰弱的現象稱之為 red-light syndrome(Hoenecke et al., 1992 ; Landi et al., 2020 ; Trouwborst et al., 2016)。

在單光質試驗中，以近紅外光處理 5 至 7 日時，可促使台灣香檬植株葉片中大量表達 3-Hexenal 和(*E*)-2-hexenal 等不飽和醛類化合物(圖 1、表 3)。3-hexenal 和(*E*)-2-hexenal 為植物防禦反應中的重要揮發性化合物，可影響葉片表現此類化合物的因素包括機械性損傷、蟲咬、淹水逆境等，均會促進綠葉揮發物的表達(Hatanaka, 1993 ; Vieira et al., 2016)。

研究結果顯示近紅外光會促進台灣香檬表達不飽和醛類化合物的效應，此效應於其他研究也有被觀察到類似的表現，例如藍莓果實以近紅外光處理 8 小時後，顯著提高藍莓果實己烯醛(hexenal)的釋放量(Colquhoun et al., 2013)。Qu 等(2023)將(*E*)-2-hexenal 施用於番茄植株，發現(*E*)-2-hexenal 於處理 4 日期間造成葉片的葉綠體自噬(chlorophagy)並使葉片黃化枯萎，而當提高施用(*E*)-2-hexenal 的濃度時，將會更明顯地造成果實離層與植株枯萎的表現，此學者的研究結果顯示(*E*)-2-hexenal 具有誘發植物體進入衰老階段的訊號功能。本研究在以純近紅外光處理 7 日的期間，台灣香檬葉片的葉綠素讀值雖未觀察到明顯的變動(圖 2)，但是經由近紅外光處理試驗結束的植株，改放於自然光的栽培環境中，發現於數日內發生多數葉片黃

化脫落的現象，或許因為本試驗中以近紅外光促進台灣香檬葉片累積(*E*)-2-hexenal、3-hexenal 等成分有所關聯，但仍需待進一步釐清。

在補充光質試驗期間，台灣香檬以近紅外光處理 3 日後，以單萜類碳氫化合物與倍半萜類碳氫化合物的相對含量的減少幅度為各處理最高者 (圖 3、圖 4)。Chenge-Espinosa 等(2018)指出，光敏色素相互作用因子(phytochrome-interacting factors, PIF)為負向調控合成單萜類的甲基赤蘚糖醇磷酸鹽途徑(methylerythritol phosphate, MEP)途徑的轉錄因子，當光敏素 PhyB 的活性提高時會促使 PIF 被降解，因此當植物感應較高比例的近紅外光時，會抑制植物中光敏素 PhyB 的活性，導致 PIF 轉錄因子的活性提高，並抑制 MEP 途徑的相關酵素之基因表現(Leivar and Monte, 2014)。有學者發現大麥植株以較高比例的近紅外光處理 5 日後，補充近紅外光則略為抑制整體揮發性化合物的釋放(Kegge et al., 2015)。綜合上述學者於其他植物上的發現，推測本試驗所觀察到台灣香檬植株在補充近紅外光處理期間抑制葉片中萜類化合物相對含量表現，其原因可能源自台灣香檬植株於補充紅外光處理後，使光敏素活化態比例減少並負向調控 MEP 途徑的表現。

5.2 紅光對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響

在單光質試驗中，以單一紅光質處理台灣香檬植株並未改變葉片揮發性化合物的組成表現(表 2、表 3)。但若以在補充光質的方式處理紅光，則可發現補充紅光處理 3 日時，可提高葉片中的 linalool、 α -terpineol、terpene-4-ol 與 *trans*-sabinene hydrate 等單萜類含氧化合物之組成比例和相對含量(表 5、圖 4)。然而，當補充紅光處理至第 9 日時，補充紅光處理卻顯著減少單萜類含氧化合物的相對含量，進一步改變葉片整體揮發性化合物的組成表現(圖 9)。顯示短期(3 日)的補充紅光處理會促進台灣香檬累積單萜類含氧化合物，但是當處理時日延長時，對單萜類含氧化合物的累積則會有負面效應。

有關紅光處理對植物葉片揮發性化合物的影響之相關研究中，Fu 等(2015)指

出，紅光可促進金萱茶葉片的 linalool 合成酶基因的相對表現量，並促使茶葉累積 linalool；然而，當紅光處理延長至 14 日時，其單萜化合物表現已與黑暗處理無顯著差異。此學者在金萱茶葉片上的發現，與本研究以補充紅光處理 9 日造成台灣香檬單萜類含氧化合物相對含量減少的現象類似，推測該現象可能源自葉片於較高比例的紅光處理多日後，葉片於光適應後的光質效應減弱，並體現於揮發性化合物的表現上。

補充光質處理中，相較於補充藍光處理，補充紅光處理往往造成葉片光合系統 II 最大光能產量效率(F_v/F_m)更大幅度的衰減(圖 9-E、圖 12-E)，在提高補充光強度至 $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 後 3 日，對 F_v/F_m 值降低的幅度更為顯著，亦觀察到最小螢光放射量(F_o)的提高與電子傳遞速率(ETR)的衰弱(圖 12-E)。除此之外，linalool、*trans*-sabinene hydrate 等單萜類含氧化合物相對含量亦與 F_v/F_m 的表現有高度的正相關(表 12)。前人研究顯示，紅光具有抑制光合系統 II(PSII) 至 PSI 的電子傳遞能力，因此會造成光能過剩而使光系統產生光抑制的現象(Miao et al., 2016)， F_v/F_m 的表現反映了光合作用系統的最大效率，為葉片逢光抑制(photoinhibition)與否的重要指標(Krause et al., 1991；Maxwell et al., 2000)。單萜類化合物的排放速率與光合系統 II 的電子傳遞鏈(ETR)或量子產量(Φ_{PSII})表現呈高度的正相關，表示該類成分的生合成可能受到抑制(Niinemets et al., 2002；Ormeño et al., 2009)。因此，本研究中延長補充紅光處理至第 9 日造成單萜類含氧化合物含量的衰減，除了光適應的可能性，提高紅光強度抑制光合系統 II 的效能亦可能是其中一項因素。

5.3 藍光對台灣香檬葉片揮發性化合物組成之影響

於單光質試驗中，並未發現藍光處理對台灣香檬葉片揮發性化合物有明確的影響(表 2、表 3)。補充光質試驗中，以藍光形式對葉片揮發性化合物的影響，與補充紅光的趨勢相反，在補充藍光處理 3 日時略為抑制單萜類含氧化合物的表現(表 4、表 6、圖 3、圖 7)。藍光為誘導葉片氣孔開啟的訊號，而氣孔導度(stomatal

conductance, g_s)與水溶性揮發性化合物釋放速率密切相關，因此相較於水溶性低的單萜類碳氫化合物如 α -pinene 等，相對易溶於水的 linalool 等單萜類含氧化合物更可能受到植株初期照射藍光，藍光促進葉片氣孔開放的影響而增加其排放量 (Harley et al., 2014; Shimazaki et al., 2007)。以致於在本研究中，補充藍光第 3 日處理之葉片揮發性化合物所測得之 linalool、 α -terpineol 等單萜類含氧化合物成分均較處理前減少。然而此部分仍須觀測植株於光質處理期間所排放的揮發性化合物始得釐清之。

藍光具有促進茶(Fu et al., 2015)、墨西哥薄荷(Noguchi et al., 2016)與羅勒(Ichimura et al., 2009)等物種的葉片累積 linalool 的效果，且藍光亦可調控 linalool 合成酶相關基因表現(Fu et al., 2015)。因此，本研究中以補充藍光處理台灣香檬 6 至 9 日時，台灣香檬葉片單萜類含氧化合物的相對含量逐漸恢復至處理前的表現(圖 4、圖 7)，除了可能為台灣香檬植株於光適應後的表現恢復為處理前的水準，亦可能在揮發性化合物的排放與生合成的平衡中，因為補充藍光處理而使生合成的表現受到促進，也因此第二次補充光質試驗中可觀測到補充藍光第 9 日於單萜類含氧化合物的相對含量表現明顯高於戶外對照組(圖 7)。

除此之外，補充光質試驗的結果，顯示補充藍光處理具有累積葉片飽和醛類(octanal 與 decanal)的表現(圖 6、圖 8)。當以補充紅光或減少藍光強度栽培香菜(*Coriandrum sativum*)時，植株葉片主要成份的(E)-2-癸醛((E)-2-decanal)含量均顯著減少(Lin et al., 2022)；Liao 等學者(2013)發現柑橘果實以藍光照射 3 日後，顯著提高辛醛(octanal)的含量，且辛醛具有抑制青黴菌(*Penicillium italicum*)、綠黴菌(*P. digitatum*)和蒂腐病原菌(*Phomopsis citri*)的效果(Liao et al., 2013)。推測本研究中，顯示藍光對台灣香檬葉片中飽和醛類的促進效應可能與藍光誘導植物體的防禦反應有所關聯，此關聯之印證可待後續進一步的試驗以更加佐證之。



5.4 提高補充光質強度的效應

柑橘植株在正常的生理表現與環境狀態中，多數柑橘作物光合作用的光飽和點(light saturation point)介於 $400\text{-}600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Iwasaki and Oogaki, 1985 ; Kriedemann, 1968)。補充光質強度差異試驗結果，以 $300\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光強度處理時，可能已達到台灣香檬葉片光合作用之光飽和點，除了造成葉片 F_v/F_m 顯著減少(圖 12-E)，並可觀察到 ETR 逐漸減弱(圖 12-H)，推測葉片中光合作用系統 II 的反應中心受到損害(Guo et al., 2006 ; Heber et al., 2001)。

當植物面臨高溫或高光逆境時，葉片單萜類化合物可能與細胞中的活性氧類(reactive oxygen species, ROS)直接反應，形成單萜類含氧化合物提高排放量(Zuo et al., 2017)。因此，linalool 等單萜類含氧化合物的相對含量(圖 10、圖 11)與組成比例(表 10)均以 $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 處理 3 日者略高於 $300\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 處理 3 日者，可能源自台灣香檬植株於接收更多的光能後，葉片釋放更多 linalool 等單萜類含氧化合物，而導致葉片的 linalool 相對含量因此降低。

5.5 台灣香檬葉片中對光質變化效應較顯著的揮發性化合物

於單光質試驗中可觀察到台灣香檬葉片 3-hexen-1-ol 的相對含量於近紅外光處理第 7 日顯著減少(圖 1)；在補充光質強度差異試驗中，台灣香檬植株之黑暗對照組處理第 3 日，以及光質處理後再於黑暗處理第 3 日時，葉片已無法檢測出 2-hexen-1-ol(表 9)，顯示台灣香檬葉片於無光環境中，可能抑制該類成分表現。前人研究指出，植物葉片中的脂肪酸途徑衍生物之揮發性醛類與醇類為植物防禦機制重要的揮發性化合物，當茶葉於有光的條件項處理下會有較高的表現，而無光照則會使該類成分的表達受到抑制(Liao et al., 2021)。

台灣香檬的單萜類碳氫化合物與倍半萜類碳氫化合物並未受到光質處理而有明顯的變化趨勢，但於補充光質試驗中可以發現倍半萜類碳氫化合物的組成比例於白光對照組表現較高，但於其他補充光質處理組則於處理第 3 日時已明顯減少，

此等趨勢在處理第 9 日仍持續存在(圖 5)。此現象類似甜橙葉片於環境光強度或溫度提高時，將會促進葉片釋放 β -石竹烯(Hansen et al., 1999 ; Hansen et al., 2003)。基於此原因，推測補充光質後導致多數倍半萜類碳氫化合物的相對含量減少，可能與補充光質提高光度促進萜類排放相關。

柑橘的葉片在發育至成熟的過程中，葉片將會逐漸累積揮發性化合物，且萜類合成酶相關基因的表現於葉片成熟時下調(Ribeiro et al., 2021 ; Thomson et al., 1976 ; Yamasaki et al., 2007)。由於本研究均以成熟葉片作為處理材料，因次在試驗中並未觀測到主要成分之 γ -terpinene 等單萜類碳氫化合物的成分於光質處理期間的表現差異，可能源自於該類成分的表現在成熟葉時已有一定程度的累積所致。

由於台灣香檬種內鑑別的指標化合物包含 γ -terpinene、linalool 與 *p*-cymene 等成分(廖, 2020 ; Lin et al., 2022)。本研究發現短期光質處理並不會影響單萜類碳氫化合物的表現；然而，linalool 在 3 日的短期光質處理即會明顯地改變，並進一步影響整體揮發性化合物的組成比例。因此，若以氧化態化合物作為柑橘分類指標的依據，其穩定性可能仍需更多研究加以證明。

第六章、結論

本研究探討光質對木本果樹葉片揮發性化合物效應與可能變化模式，經過單光質與補充不同光質的研究成果顯示，光質效應主要體現於氧化態揮發性化合物的變動，造成整體揮發性化合物組成比例的變化。補充紅光處理 3 日後，台灣香檬葉片中主要成分的芳樟醇(linalool)呈現累積的現象，然而隨著紅光處理持續至第 9 日，單萜類含氧化合物(oxygenated monoterpenes)的表現逐漸受到抑制；此外，補充藍光刺激則促使葉片累積辛醛(octanal)和癸醛(decanal)等飽和醛類化合物(saturated aldehydes)；此外，近紅外光處理則促進 3-hexenal、(E)-2-hexenal 等成分的表達。這些結果皆說明短期光質處理對台灣香檬葉片揮發性化合物的明確效應。

台灣香檬植株在感應環境光質的變化時，僅需 3 日的光質處理後即會顯著地改變其葉片揮發性化合物的組成比例。然而，光質處理並不會改變已有的揮發性化合物種類，包括主要揮發性化合物的 γ -terpinene 和 caryophyllene 等成分，其他單萜類和倍半萜類化合物的表現上也沒有受到光質處理而有明確的變化。

台灣香檬在補充紅光處理 3 日時，葉片單萜類含氧化合物的相對含量與葉綠素螢光參數中的光系統 II 的最大量子產量(maximum quantum yield of PSII, F_v/F_m)或光適應後最大螢光值(maximal fluorescence yield, F'_m)之間存在高度正相關，揭露葉片表達萜類化合物與葉片光合生理表現的關聯。

在台灣的柑橘產業中，台灣香檬以蘊含豐富的功能性成分和獨特香氣的特色脫穎而出，且該產業仍有著許多發展空間，包括特色香氣的種源建立與機能性成分的利用，而葉片揮發性化合物的表現對於辨別柑橘種源至關重要。本研究揭示了光質效應在台灣香檬葉片揮發性化合物中的影響模式，且光質效應在不同階段的操作中具有再現性，並於 3 天內的短期處理就可以看到光質處理的效應。這些研究成果能提供作為探討環境因子中光質對柑橘葉片揮發性化合物影響程度的理解，並提供未來進一步開展相關研究的前瞻性與方向。

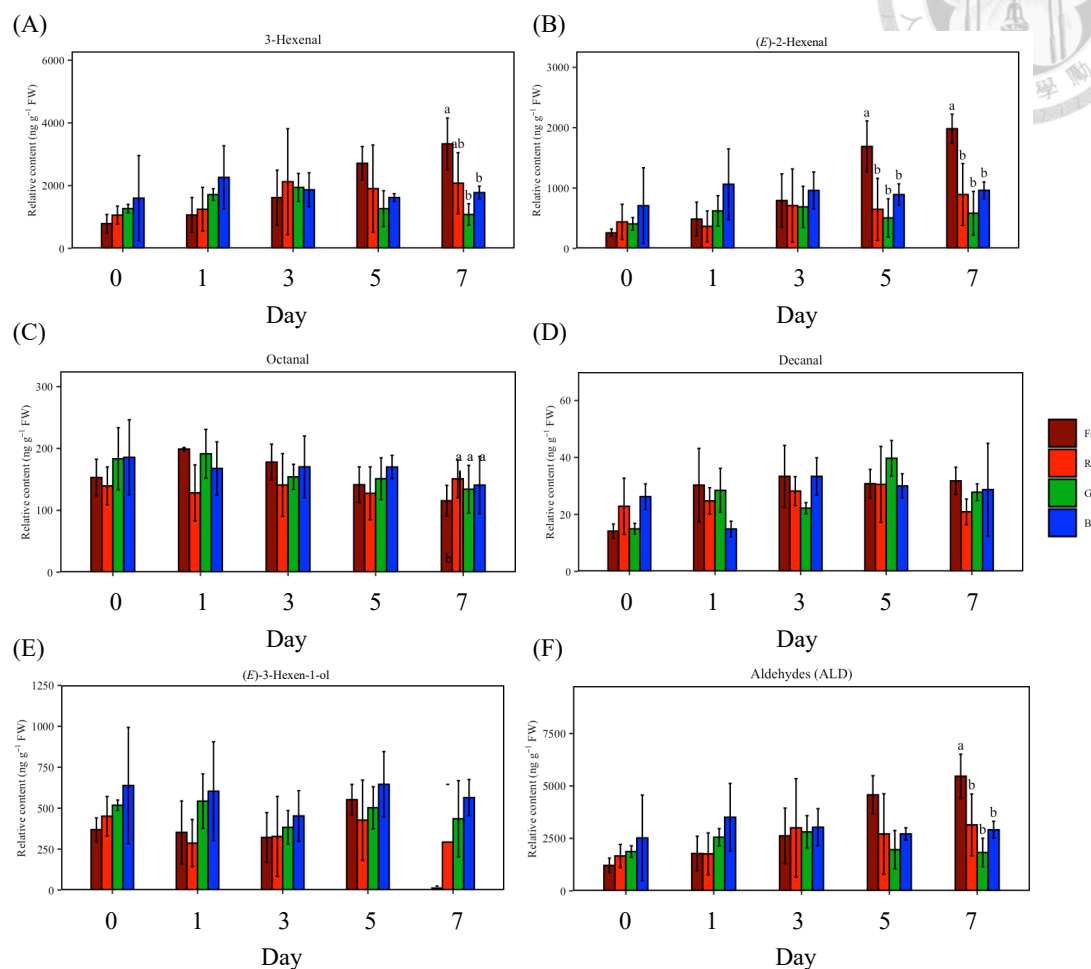


圖1. 單光質處理對台灣香檬葉片 (A) 3-己烯醛、(B) 反式-2-己烯醛、(C) 辛醛、(D) 癸醛、(E) 反式-3-己烯醇以及 (F) 總醛類化合物相對含量之影響

Fig. 1. Effects of single light quality treatment on the relative contents of (A) 3-hexenal, (B) (E)-2-hexenal, (C) octanal, (D) decanal, (E) (E)-3-hexen-1-ol, and (F) total aldehyde. Different letters indicate statistically significant differences between lights according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) at day 0, 1, 3, 5 and 7, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the figure ($n = 3$).

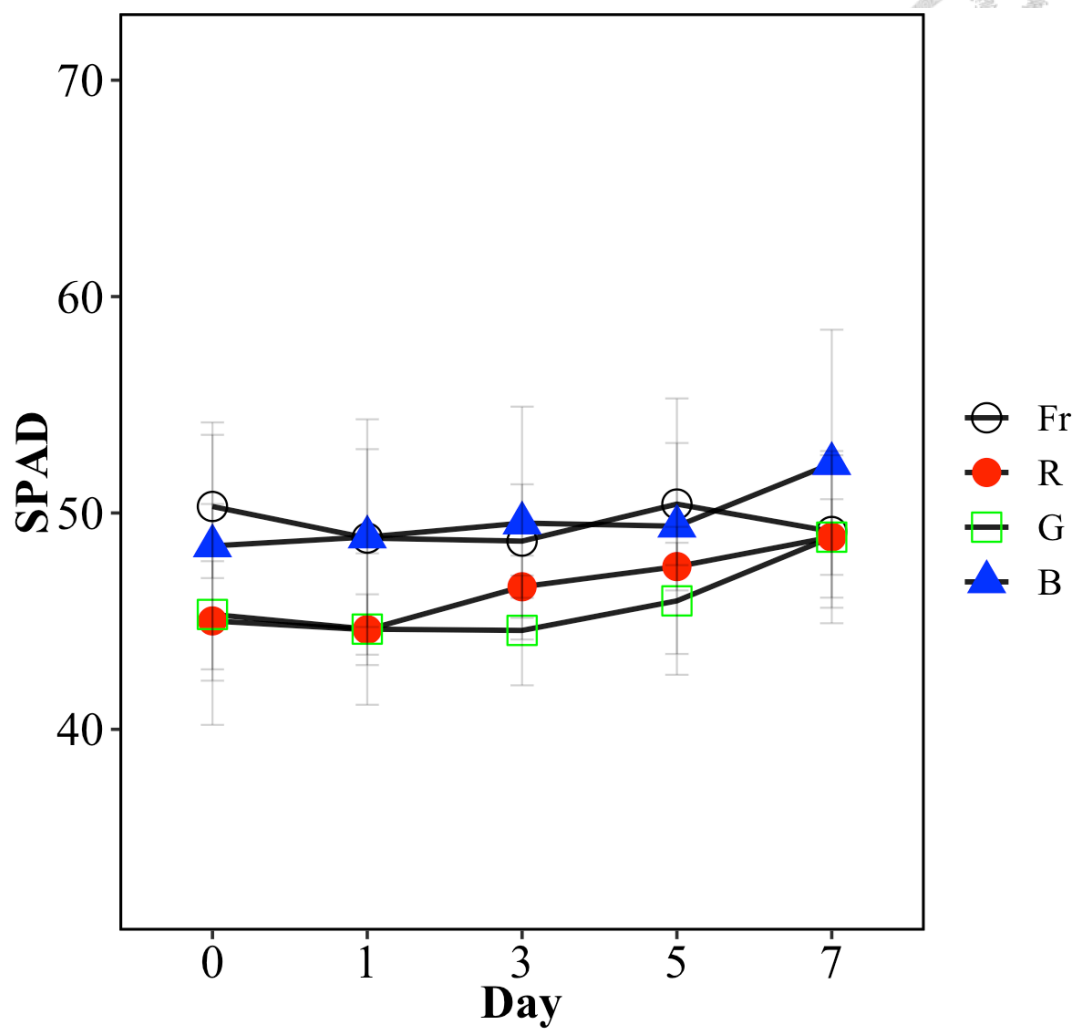


圖2. 台灣香檬於單光質處理期間之葉片葉綠素指數變化

Fig. 2. SPAD value of *Citrus depressa* leaves during single light treatment (n= 3).

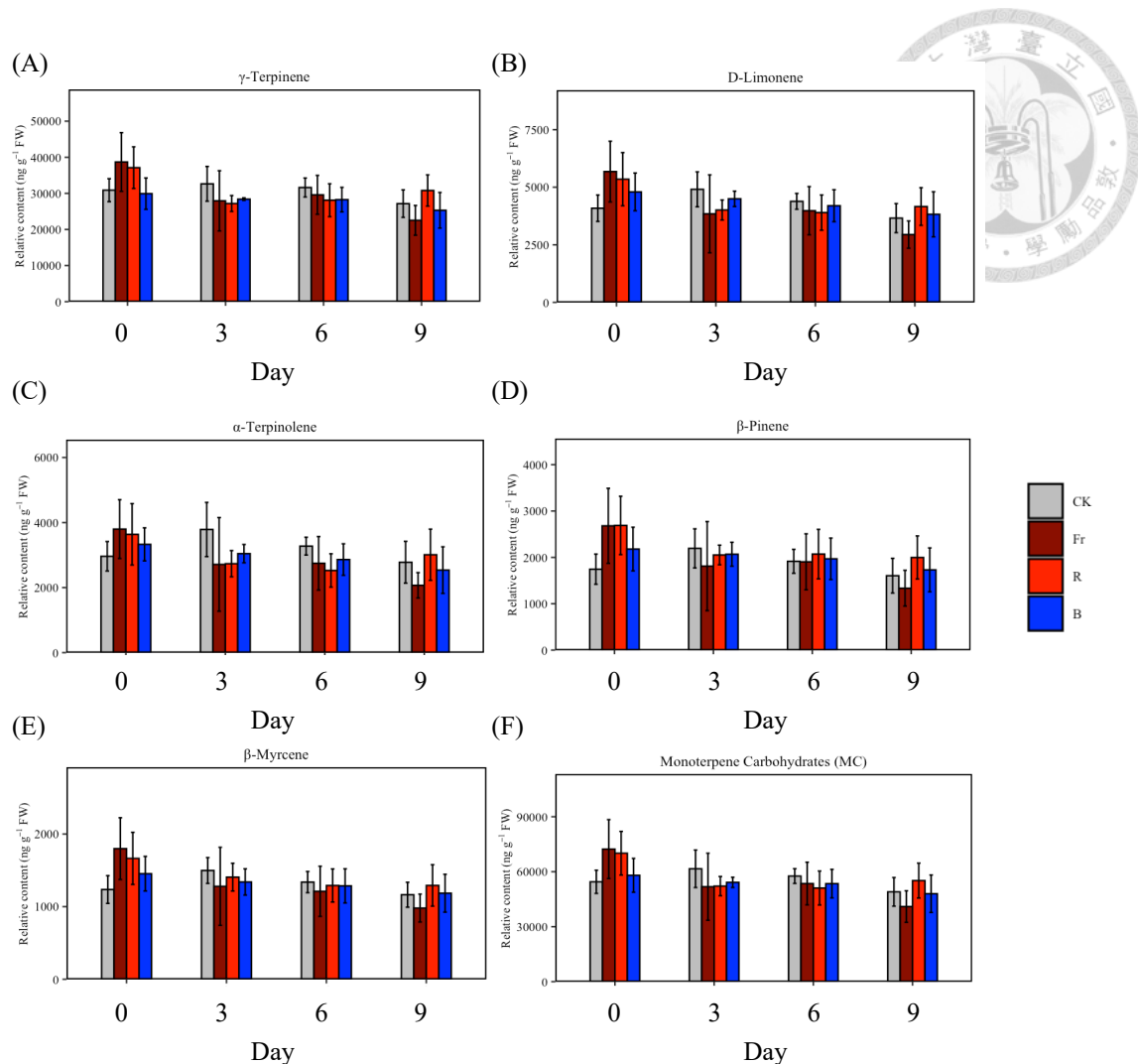


圖3. 補充光質處理對台灣香檬葉片(A) γ -松油烯、(B) 檸檬烯、(C) α -萜品油烯、(D) β -蒎烯、(E) β -月桂烯以及 (F) 單萜類碳氫化合物總相對含量之影響台灣香檬於單光質處理期間之葉片葉綠素指數變化

Fig. 3. Effects of supplemental light quality treatment on the relative contents of (A) γ -terpinene, (B) D-limonene, (C) α -terpinolene, (D) β -pinene, (E) β -myrcene, and (F) total monoterpene carbohydrates. Different letters indicate statistically significant differences between lights according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) at day 0, 3, 6 and 9, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the figure ($n = 4$).

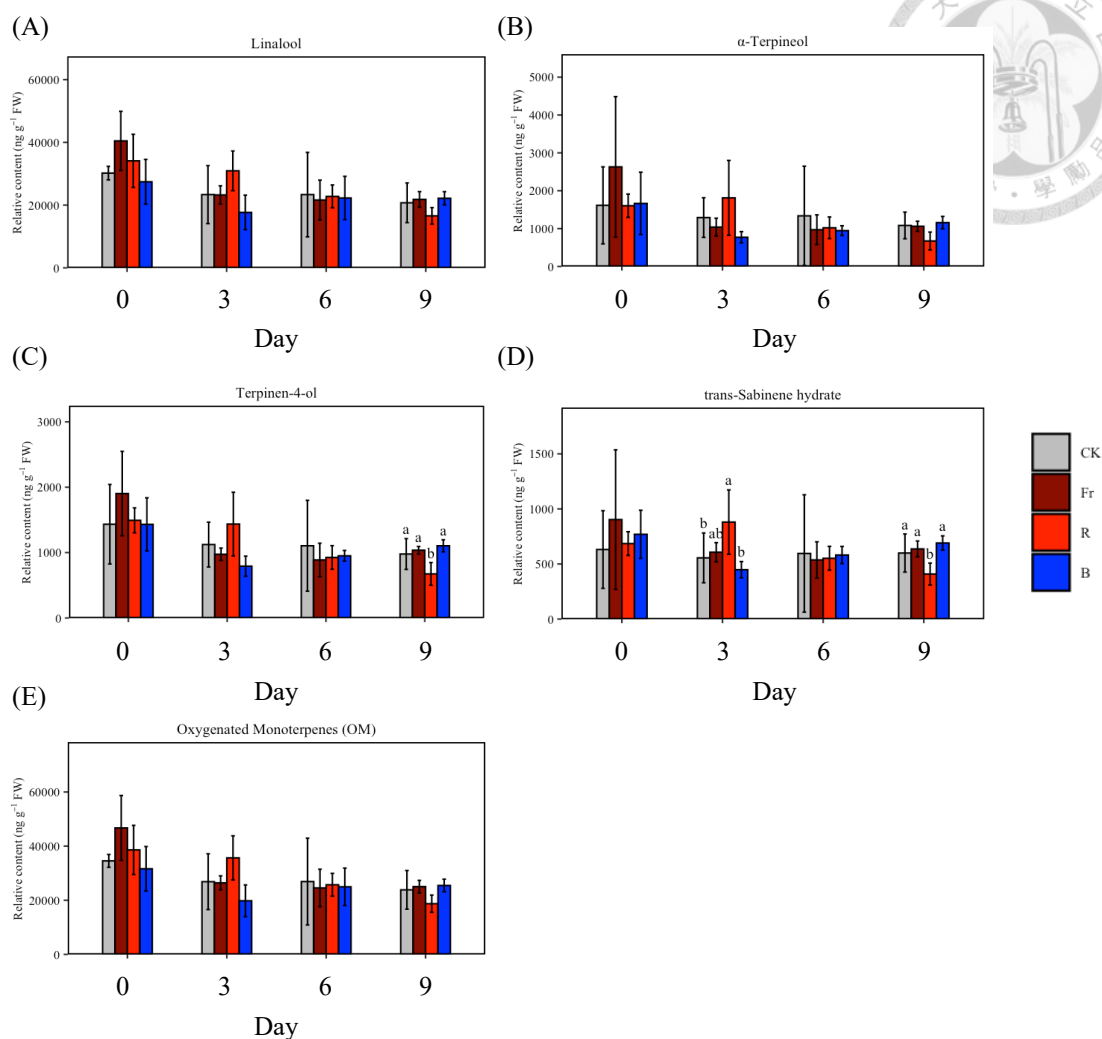


圖4. 補充光質處理對台灣香檬葉片 (A) 芳樟醇、(B) α -松油醇、(C) 萜品-4-醇、(D) 反式檜烯水合物以及 (E) 單萜類含氧化合物總相對含量之影響

Fig. 4. Effects of supplemental light quality treatment on the relative contents of (A) linalool, (B) α -terpineol, (C) terpinene-4-ol, (D) *trans*-sabinene hydrate, and (E) total oxygenated monoterpenes. Different letters indicate statistically significant differences between lights according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) at day 0, 3, 6 and 9, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the figure ($n = 4$).

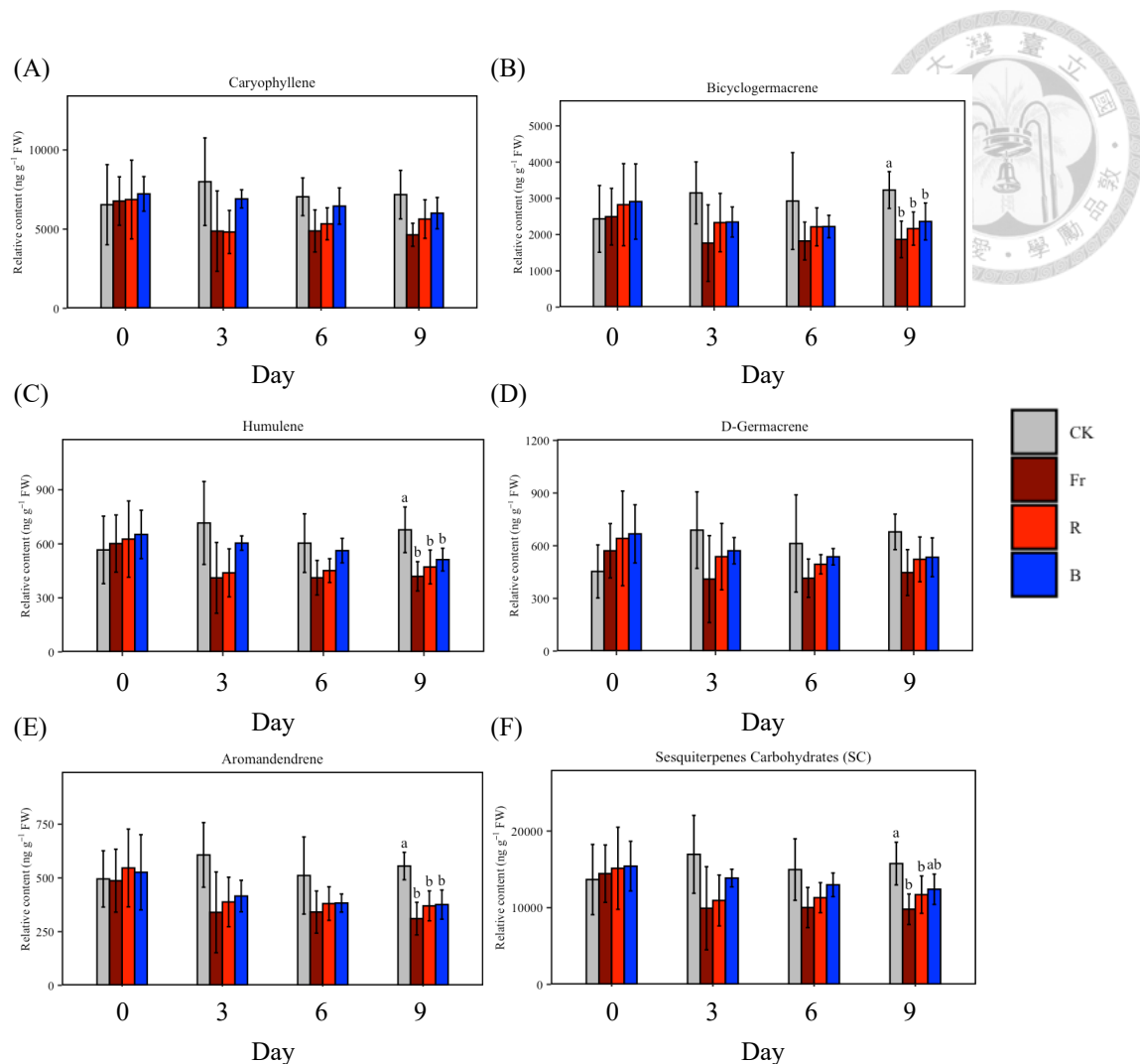


圖5. 補充光質處理對台灣香檬葉片 (A) 石竹烯、(B) 雙環乙烯菊烯、(C) 葎草烯、(D) 乙烯菊烯 D、(E) 香橙烯以及 (F) 倍半萜類碳氫化合物總相對含量之影響

Fig. 5. Effects of supplemental light quality treatment on the relative contents of (A) caryophyllene, (B) bicyclogermacrene, (C) humulene, (D) D-germacrene, (E) aromandendrene, and (F) total sesquiterpene carbohydrates. Different letters indicate statistically significant differences between lights according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) at day 0, 3, 6 and 9, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the figure ($n = 4$).

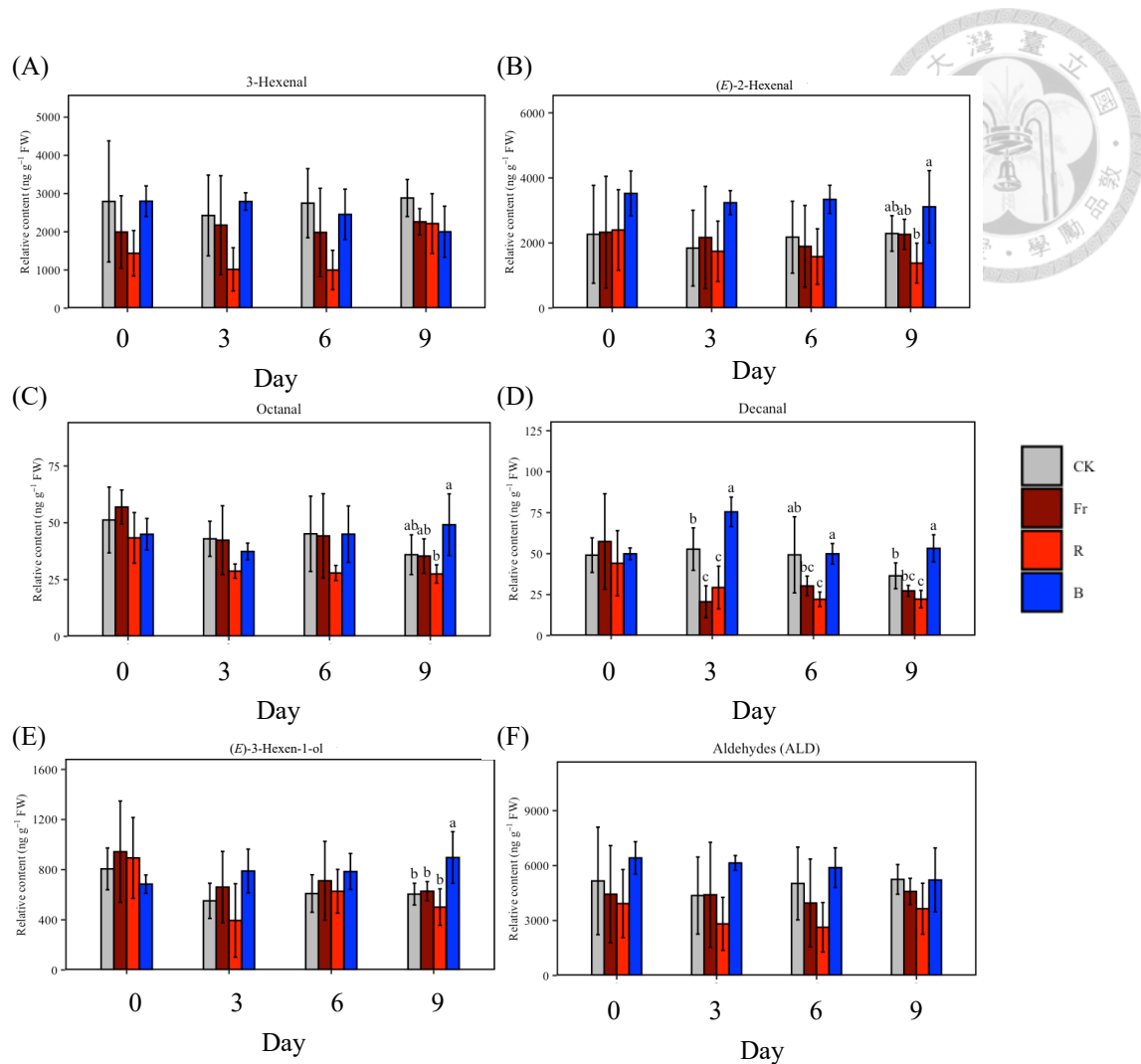


圖6. 補充光質處理對台灣香檬葉片 (A) 3-己烯醛、(B) 反式-2-己烯醛、(C) 辛醛、(D) 癸醛、(E) 反式-3-己烯醇以及 (F) 總醛類化合物相對含量之影響

Fig. 6. Effects of supplemental light quality treatment on the relative contents of (A) 3-hexenal, (B) (E)-2-hexenal, (C) octanal, (D) decanal, (E) (E)-3-hexen-1-ol, and (F) total aldehyde. Different letters indicate statistically significant differences between lights according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) at day 0, 3, 6 and 9, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the figure ($n = 4$).

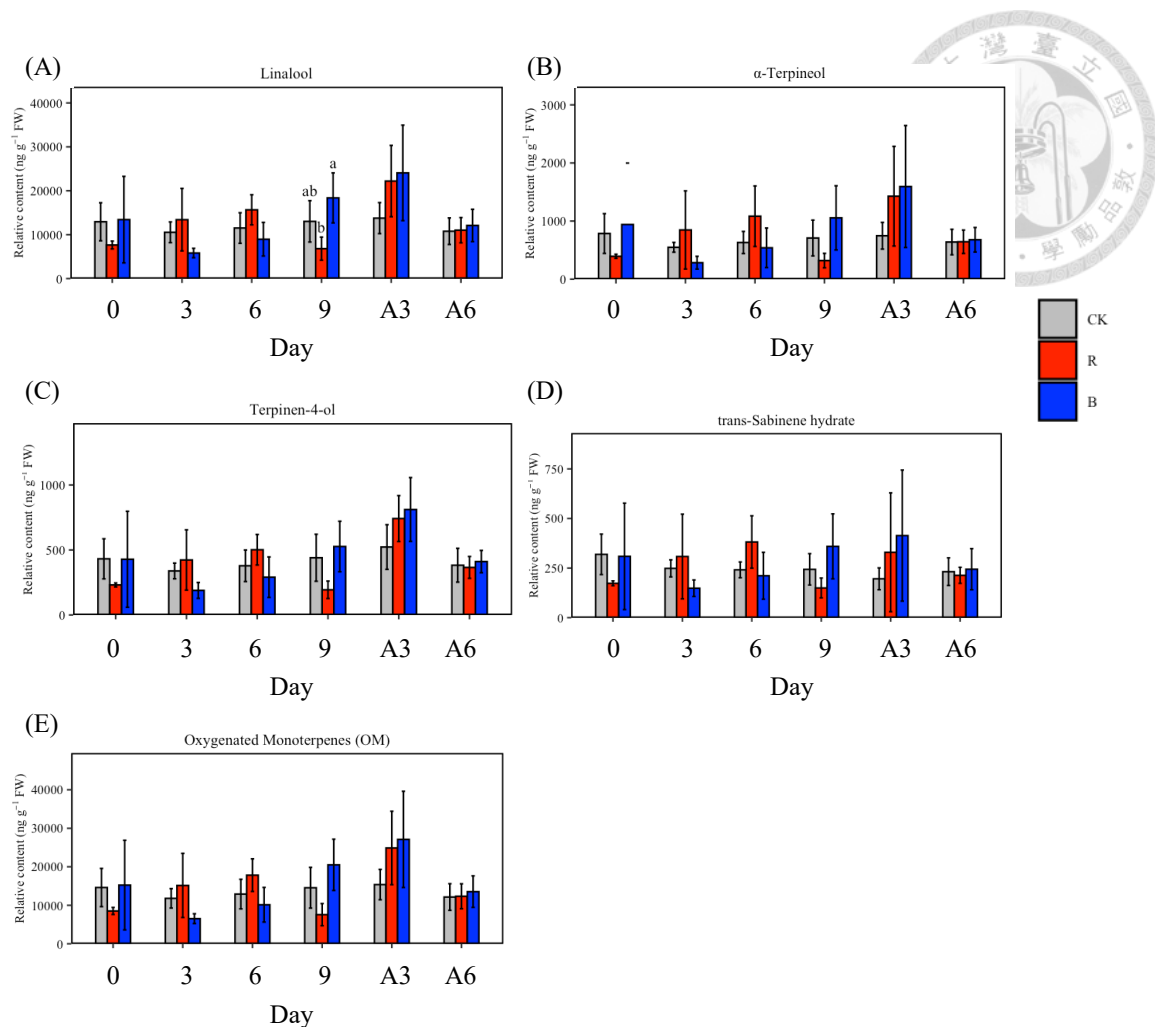


圖7. 第二次補充光質處理對台灣香檬葉片 (A) 芳樟醇、(B) α -松油醇、(C) 萜品-4-醇、(D) 反式檜烯水合物以及 (E) 單萜類含氧化合物總相對含量之影響

Fig. 7. Effects of supplemental light quality treatment on the relative contents of (A) linalool, (B) α -terpineol, (C) terpinene-4-ol, (D) *trans*-sabinene hydrate, and (E) total oxygenated monoterpenes in leaves of *Citrus depressa* in secondary supplementary light experiment. Different letters indicate statistically significant differences between lights according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) at day 0, 3, 6, 9, A3, and A6, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the figure ($n = 4$ in CK; $n = 3$ in R and B).

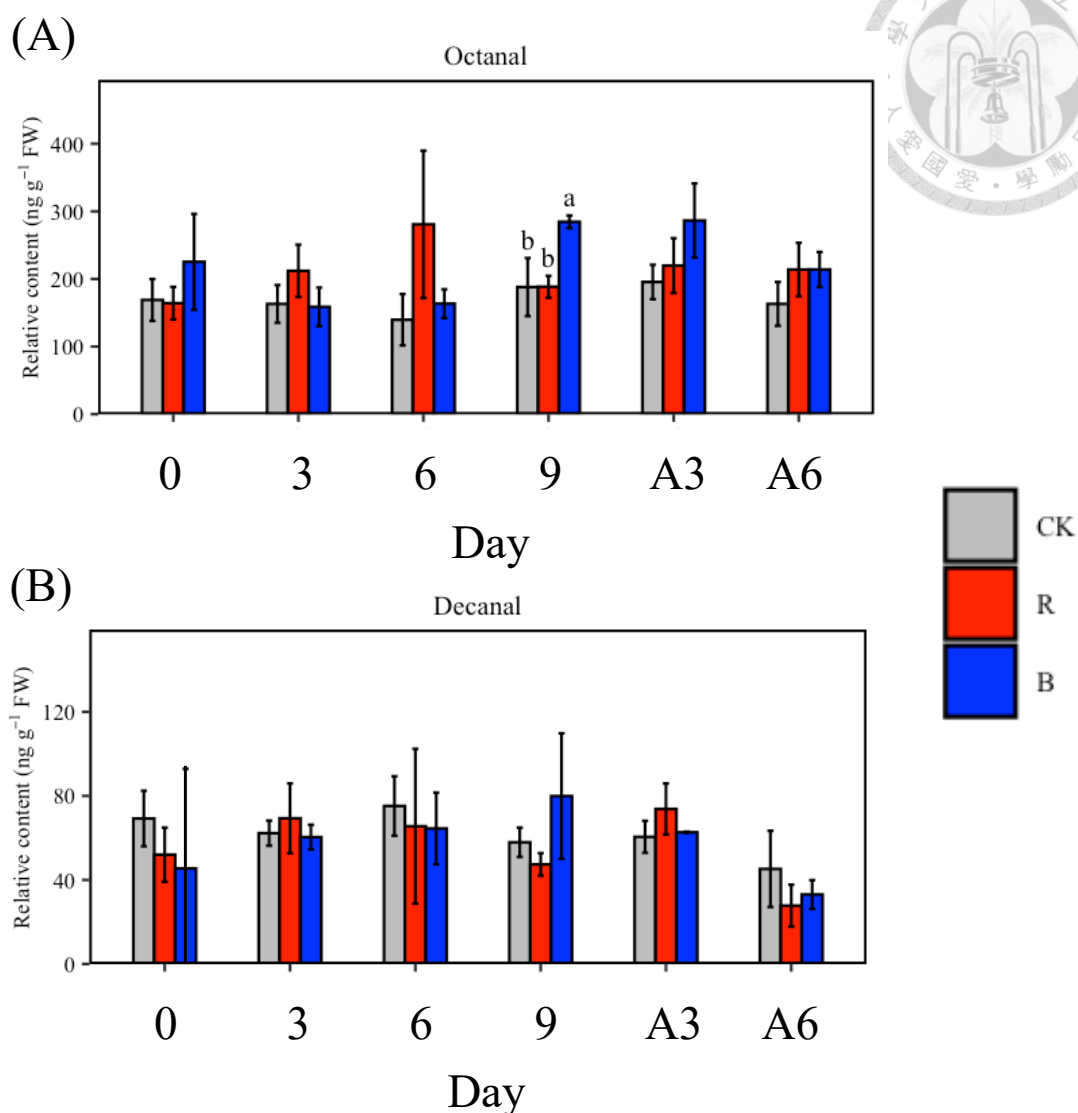


圖8. 第二次補充光質處理對台灣香檬葉片 (A) 辛醛與 (B) 癸醛相對含量之影響

Fig. 8. Effects of supplemental light quality treatment on the relative contents of (A) octanal and (B) decanal in leaves of *Citrus depressa* in secondary supplementary light experiment. Different letters indicate statistically significant differences between lights according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) at day 0, 3, 6, 9, A3, and A6, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the figure ($n = 4$ in CK; $n = 3$ in R and B).

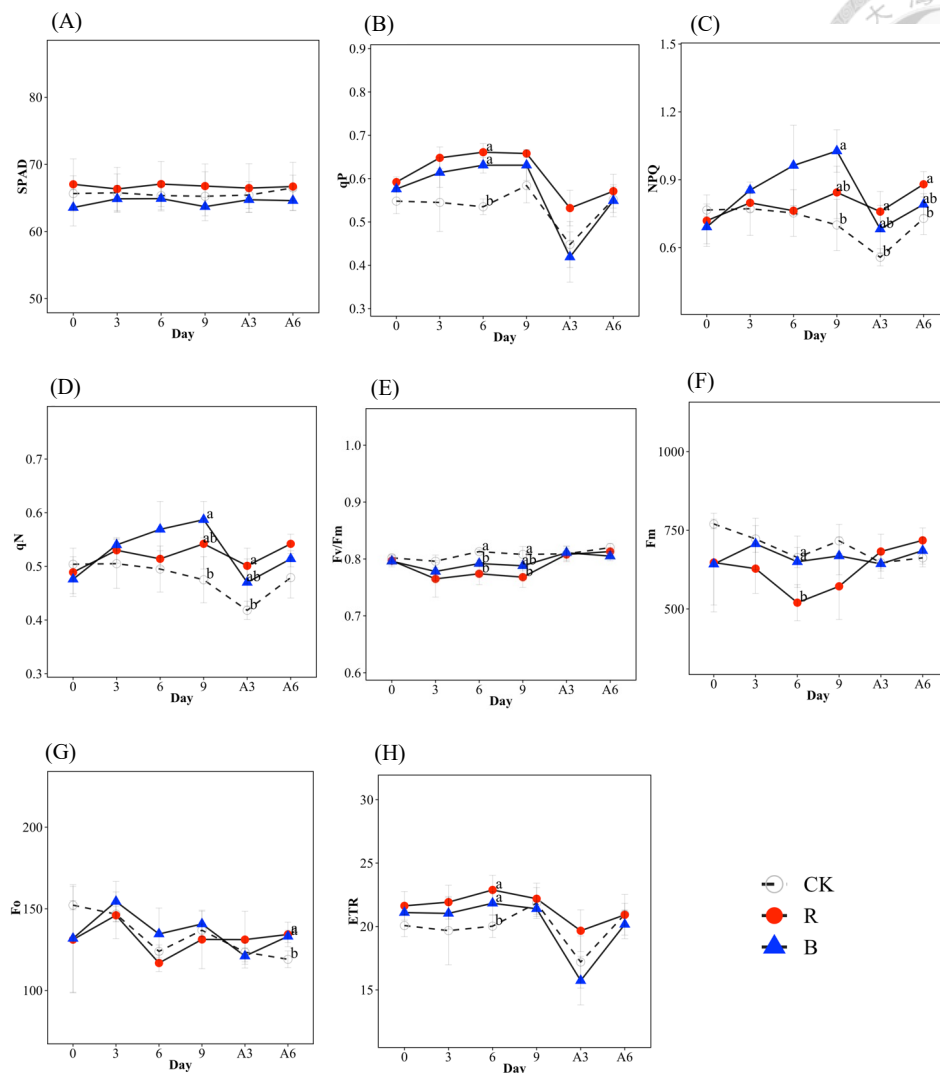


圖9. 台灣香檬葉片之 (A) 葉綠素指數、(B) 光化學淬滅 (C)-(D) 非光化學淬滅、(E) 光合系統 II 最大光化學效率、(F) 暗適應後最大螢光、(G) 暗適應後最小螢光與 (H) 電子傳遞速率於第二次補充光質試驗期間之變化

Fig. 9. Changes in (A) SPAD value, (B) photochemical quenching, qP , (C)-(D) non-photochemical quenching, NPQ and qN , (D) maximum quantum efficiency, F_v/F_m , (E) maximum fluorescence after dark adaptation, F_m , (F) minimum fluorescence after dark adaptation, F_o , and (H) electron transport rate, ETR in *Citrus depressa* leaves during the second supplemental light quality experiment. The abbreviations displayed in the legend for treatments and classes are as follows: CK, natural light condition; Fr, near-infrared light; R, red light; B, blue light. Different letters indicate statistically significant differences according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) at day 0, 3, 6, 9, A3, and A6, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the figure ($n = 4$ in CK; $n = 3$ in R and B).

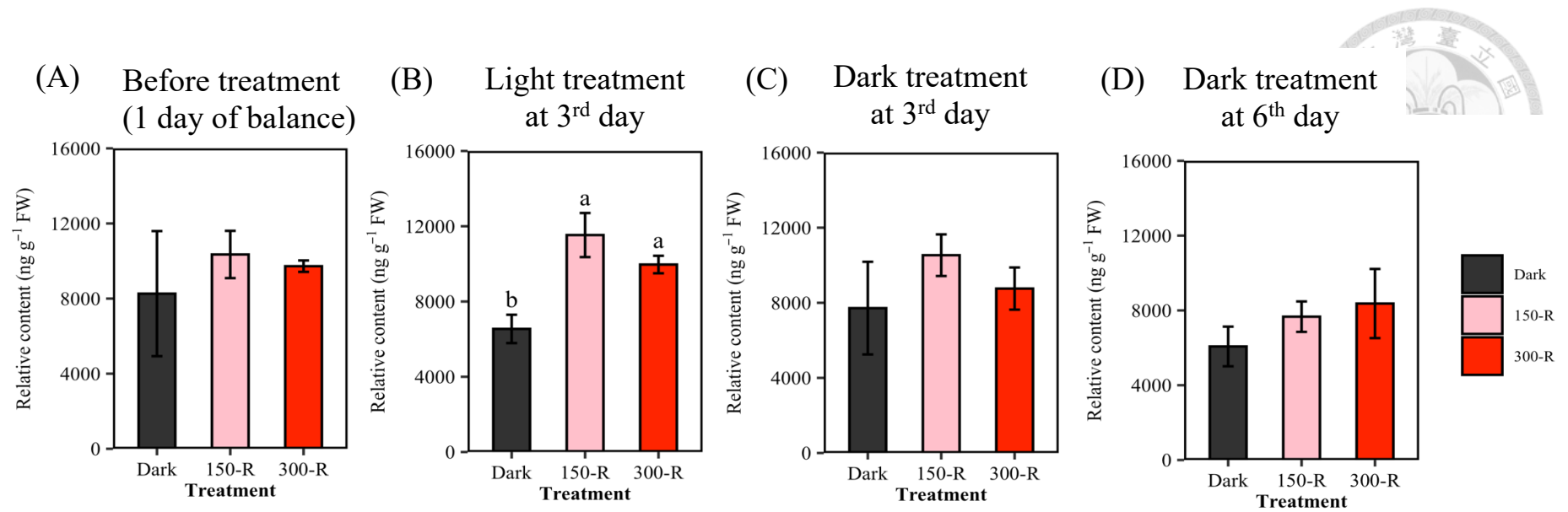


圖10. 台灣香檬葉片芳樟醇相對含量於 (A) 補充紅光處理前、(B) 補充紅光處理第 3 日以及光質處理後於 (C) 黑暗處理第 3 日與 (D) 第 6 日之表現

Fig. 10. The relative content of linalool of leaves from *Citrus depressa* (A) before treatment, (B) at 3rd days of red light treatment, (C) 3rd day of dark condition after light treatment, and (D) 6th day of dark condition after light treatment. Different letters indicate statistically significant differences between lights according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$). Non-significant differences are not indicated by letters in the figure ($n = 3$).

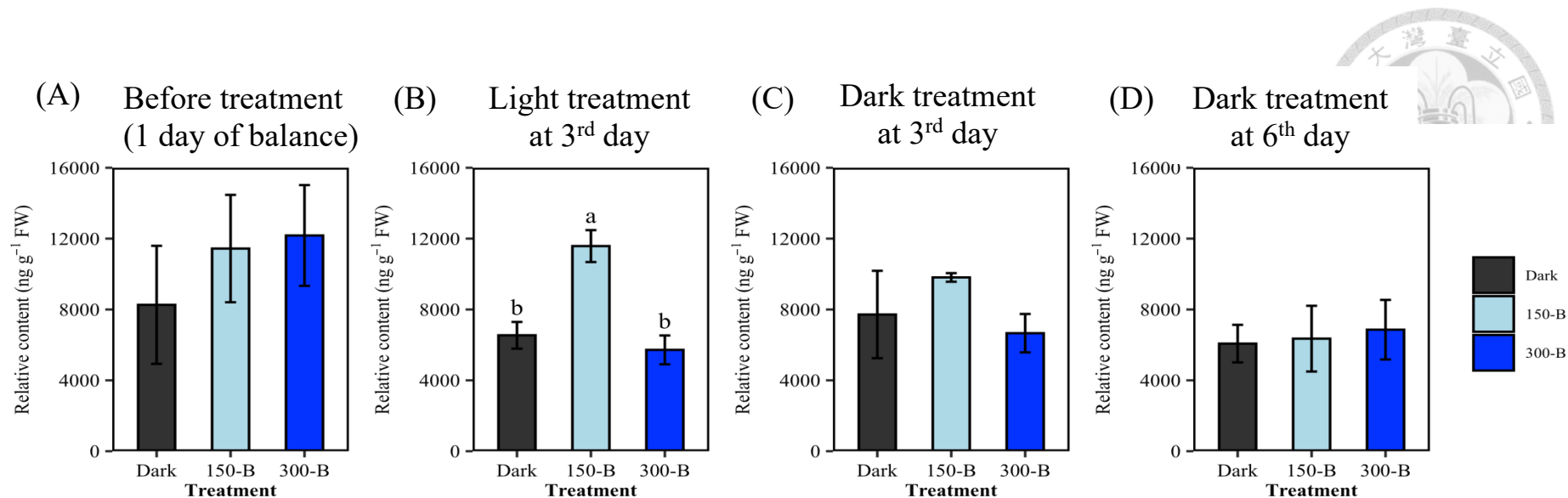


圖11. 台灣香檬葉片芳樟醇相對含量於 (A) 補充藍光處理前、(B) 補充藍光處理第 3 日以及光質處理後於 (C) 黑暗處理第 3 日與 (D) 第 6 日之表現

Fig. 11. The relative content of linalool of leaves from *Citrus depressa* (A) before treatment, (B) at 3rd days of blue light treatment, (C) 3rd day of dark condition after light treatment, and (D) 6th day of dark condition after light treatment. Different letters indicate statistically significant differences between lights according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$). Non-significant differences are not indicated by letters in the figure ($n = 3$).

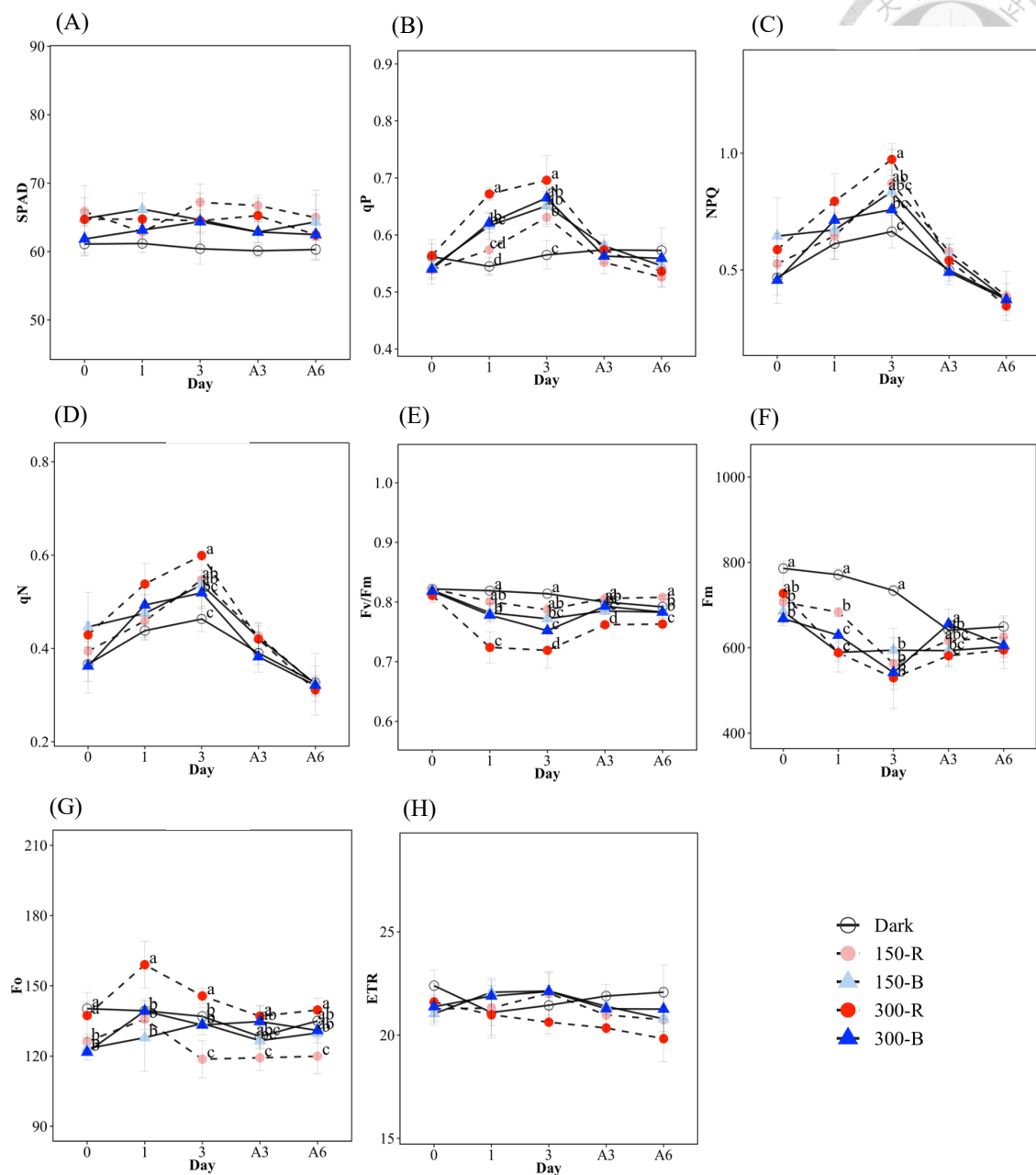


圖12. 台灣香檸檬葉片之 (A) 葉綠素指數、(B) 光化學淬滅 (C)-(D) 非光化學淬滅、(E) 光合系統 II 最大光化學效率、(F) 暗適應後最大螢光、(G) 暗適應後最小螢光與 (H) 電子傳遞速率於補充光質強度差異試驗期間之變化

Fig. 12. (A) SPAD value, (B) photochemical quenching, qP , (C)-(D) non-photochemical quenching, NPQ and qN , (D) maximum quantum efficient, F_v/F_m , (E) maximum fluorescence after dark adaptation F_m , (F) minimum fluorescence after dark adaptation, F_o , and (H) electron transport rate, ETR in *Citrus depressa* leaves during the supplemental light intensity experiment. Different letters indicate statistically significant differences between lights according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) at day 0, 1, 3, 6, 9, A3, and A6, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the figure ($n = 3$).

表

表1. 台灣香檬於各光質試驗處理前之葉片揮發性化合物組成比例(%)

Table 1. Composition ratio (%) of volatile organic compounds in *Citrus depressa* leaves before each light quality treatments experiment.

Compounds	Single ^x	Supp	Supp-2 nd	Supp-Int
Aldehydes (ALDs)				
3-Hexenal	1.92±0.90	2.01±1.20	1.26±0.71	1.69±0.42
(<i>E</i>)-2-Hexenal	0.79±0.39	2.13±1.34	1.02±0.90	2.67±0.80
Octanal	0.17±0.03	0.04±0.01	0.23±0.07	0.12±0.05
Decanal	0.03±0.01	0.03±0.01	0.06±0.03	0.05±0.01
Sum	2.90±1.28	4.22±2.43	2.57±1.65	4.52±1.10
Alcohols (ALCs)				
(<i>E</i>)-3-Hexen-1-ol	0.39±0.15	0.59±0.32	0.47±0.30	N.D.
(<i>Z</i>)-2-Hexen-1-ol	N.D.	N.D.	N.D.	0.01±0.01
Sum	0.39±0.15	0.59±0.32	0.47±0.30	0.01±0.01
Monoterpene Carbohydrates (MCs)				
α-Thujene	1.12±0.13	1.10±0.20	1.39±0.23	1.00±0.12
α-Pinene	1.52±0.24	1.51±0.34	2.09±0.43	1.31±0.28
Sabinene	0.37±0.04	0.36±0.04	0.38±0.02	0.40±0.05
β-Pinene	2.04±0.26	2.00±0.33	2.54±0.46	1.68±0.30
β-Myrcene	1.42±0.10	1.37±0.12	1.73±0.13	1.34±0.13
α-Phellandrene	0.35±0.02	0.24±0.02	0.35±0.03	0.24±0.02
α-Terpinene	2.50±0.36	1.66±0.16	2.40±0.37	1.79±0.19
<i>p</i> -Cymene	4.52±0.71	6.23±0.92	5.49±1.34	5.53±0.71
D-Limonene	4.61±0.39	4.22±0.53	5.09±0.67	3.82±0.80
<i>trans</i> -β-Ocimene	0.28±0.01	0.29±0.01	0.34±0.04	N.D.
β-Ocimene	2.92±0.37	2.87±0.56	3.59±0.79	3.54±1.11
γ-Terpinene	34.95±3.22	29.44±2.52	32.54±4.71	26.47±2.28
α-Terpinolene	3.56±0.39	3.02±0.63	3.79±0.58	2.97±0.73
(<i>E</i> , <i>Z</i>)-Alloocimene	0.12±0.05	0.09±0.01	0.08±0.01	0.07±0.02
1,5,5-Trimethyl-6-methylene-cyclohexene	0.15±0.06	0.17±0.05	0.44±0.15	0.24±0.07
Sum	60.44±5.23	54.56±5.27	62.22±8.45	50.49±5.38

^x Abbreviations displayed in the table are as follows: Single, single light experiment; Supp, supplementary light experiment; Supp-2nd, secondary supplementary light experiment; Supp-Int, supplementary light intensity experiment.

^y Values represent means±SD (n= 12 in Single, Supp; n= 10 in Supp-2nd, Supp-Int). N.D., not detected.

表1. 台灣香檬於各光質試驗處理前之葉片揮發性化合物組成比例(%)(續)

Table 1. Composition ratio (%) of volatile organic compounds in *Citrus depressa* leaves before each light quality treatments experiment (continued).

Compounds	Single	Supp	Supp-2 nd	Supp-Int
Oxygenated Monoterpenes (OM)				
<i>trans</i> -Sabinene hydrate	0.50±0.19	0.66±0.22	0.31±0.15	0.62±0.17
Linalool	20.93±4.07	25.65±7.01	13.23±5.55	25.87±5.88
Terpinen-4-ol	0.86±0.36	1.15±0.31	0.43±0.20	0.96±0.22
α -Terpineol	1.44±0.54	1.31±0.57	0.83±0.58	2.04±0.61
Sum	23.72±4.83	28.78±7.81	14.80±6.46	29.49±6.51
Sesquiterpenes Carbohydrates (SC)				
α -Cubebene	0.13±0.04	0.14±0.04	0.35±0.09	0.21±0.06
α -Copaene	0.42±0.10	0.35±0.12	0.91±0.13	0.49±0.15
β -Elemene	0.24±0.08	0.31±0.08	0.52±0.17	0.44±0.13
α -Gurjunene	0.12±0.07	0.07±0.04	0.16±0.02	0.02±0.01
Caryophyllene	5.84±1.03	5.73±1.86	7.61±0.84	6.75±1.30
γ -Maaliene	0.23±0.06	0.16±0.05	0.33±0.06	0.21±0.05
α -Maaliene	0.17±0.06	0.12±0.05	0.31±0.07	0.16±0.08
Aromandendrene	0.50±0.13	0.43±0.13	1.16±0.30	0.92±0.31
β -Guaiane	0.19±0.08	0.13±0.06	0.32±0.07	0.14±0.06
Humulene	0.57±0.12	0.51±0.16	0.80±0.17	0.70±0.17
Alloaromadendrene	0.18±0.05	0.14±0.04	0.34±0.08	0.16±0.04
γ -Murolene	0.19±0.06 ^y	0.19±0.07	0.34±0.10	0.28±0.07
D-Germacrene	0.51±0.15	0.52±0.16	0.97±0.29	0.71±0.34
β -Cadinene	0.19±0.08	0.09±0.04	0.31±0.08	0.28±0.07
Bicyclogermacrene	2.29±0.66	2.30±0.69	4.25±1.12	3.11±0.78
γ -Cadinene	0.12±0.03	0.13±0.03	0.21±0.06	0.16±0.04
δ -Cadinene	0.67±0.13	0.55±0.15	1.04±0.23	0.78±0.18
Sum	12.55±2.51	11.86±3.60	19.95±3.46	15.49±3.50

^x Abbreviations displayed in the table are as follows: Single, single light experiment; Supp, supplementary light experiment; Supp-2nd, secondary supplementary light experiment; Supp-Int, supplementary light intensity experiment.

^y Values represent means±SD (n= 12 in Single, Supp; n= 10 in Supp-2nd, Supp-Int). N.D., not detected.

表2. 台灣香檬葉片揮發性化合物類別於單光質處理期間之組成比例(%)變化

Table 2. The composition ratio of volatile organic compounds by classes in *Citrus depressa* leaves during single light quality treatment.

Day	Treatment ^x	Aldehydes (ALD)	Alcohols (ALC)	Monoterpene Carbohydrates (MC)	Oxygenated Monoterpenes (OM)	Sesquiterpenes Carbohydrates (SC)
0	Fr	1.24±0.38 ^y	0.38±0.10	59.57±6.69	28.44±9.49	10.37±2.43
	R	2.11±0.76	0.58±0.21	53.05±11.74	35.94±13.32	8.32±1.69
	G	2.26±0.28	0.63±0.10	54.95±2.00	33.24±6.04	8.91±4.00
	B	2.44±1.96	0.62±0.36	57.42±3.62	29.63±3.91	9.90±0.40
1	Fr	1.79±0.91	0.35±0.20	55.50±7.89	34.26±9.80	8.11±3.61
	R	1.98±1.13	0.32±0.16	59.18±2.34	24.13±4.16	14.40±2.03
	G	2.82±0.24	0.59±0.15	54.69±8.44	31.95±8.93	9.94±2.35
	B	3.99±1.85	0.69±0.35	65.44±1.75	19.76±1.69	10.12±1.25
3	Fr	2.63±1.35	0.32±0.16	58.64±2.66	26.24±1.63	12.16±1.66
	R	3.02±2.39	0.33±0.25	58.47±8.74	23.32±9.57	14.87±0.60
	G	3.20±0.90	0.44±0.12	66.81±6.79	18.97±7.05	10.59±1.27
	B	2.89±0.77	0.43±0.13	56.85±2.61	27.62±0.46	12.21±3.50
5	Fr	5.15±1.46 ^y	0.61±0.10	62.43±3.39	21.86±4.12	9.95±1.82
	R	3.80±3.03	0.57±0.34	58.20±3.87	25.55±5.36	11.88±1.85
	G	2.36±1.04	0.61±0.12	51.81±8.87	31.57±9.59	13.65±1.87
	B	2.97±0.28	0.70±0.19	58.52±3.83	27.67±6.54	10.14±3.08
7	Fr	7.46±1.19a	tr	59.42±0.76	18.80±1.42	14.32±0.42
	R	4.61±2.49ab	0.39±0.47	55.12±3.58	28.10±6.28	11.79±2.73
	G	2.43±1.01b	0.57±0.28	58.79±1.18	23.77±3.02	14.45±1.25
	B	3.45±0.08b	0.67±0.11	58.61±10.37	26.67±10.27	10.61±0.40

^x Abbreviations displayed in the table are as follows: Fr, near-infrared light; R, red light; G, green light; B, blue light; ALD, aldehyde; ALC, alcohol; MC, monoterpene carbohydrate; OM, oxygenated monoterpene; SC, sesquiterpene carbohydrate.^y Different letters indicate significant differences according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) between light treatments, at day 0 (before treatment), 1, and day 3 respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the table. Values represent means±SD (n=3). tr: Trace (< 0.01%).

表3. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於單光質處理期間之組成比例(%)變化

Table 3. The composition ratio of main volatile organic compounds in *Citrus depressa* leaves during single light quality treatment.

Compound	Before Treatment				Day 1				Day 3			
	Fr ^x	R	G	B	Fr	R	G	B	Fr	R	G	B
Aldehydes (ALDs)												
3-Hexenal	0.81 ^y	1.35	1.54	1.55	1.07	1.40	1.90	2.57	1.62	2.14	2.21	1.79
(<i>E</i>)-2-Hexenal	0.26	0.56	0.49	0.69	0.49	0.41	0.68	1.21	0.80	0.71	0.79	0.91
Octanal	0.15	0.18	0.22	0.17	0.19	0.14	0.22	0.19	0.18	0.14	0.17	0.16
Decanal	0.01	0.03	0.02	0.02	0.03	0.03	0.03	0.02	0.03	0.03	0.03	0.03
Alcohol (ALC)												
(<i>E</i>)-3-Hexen-1-ol	0.38	0.58	0.63	0.62	0.35	0.32	0.59	0.69	0.32	0.33	0.44	0.43
Monoterpene Carbohydrates (MCs)												
<i>p</i> -Cymene	4.56	4.52	4.89	4.41	4.86	4.04	4.37	5.25	4.46	3.97	5.30	4.25
D-Limonene	4.49	4.03	3.97	4.36	4.17	4.57	4.09	4.82	4.47	4.56	5.00	4.34
γ -Terpinene	34.48	30.56	32.26	33.43	31.48	34.18	31.80	38.23	33.45	33.58	39.07	32.95
Oxygenated Monoterpenes (OMs)												
<i>trans</i> -Sabinene hydrate	0.63	0.72	0.73	0.57	0.75	0.41	0.74	0.30	0.60	0.54	0.37	0.65
Linalool	24.93	31.43	29.23	26.44	29.90	21.57	28.14	17.62	23.30	20.41	16.84	23.89
Terpinen-4-ol	1.07	1.36	1.18	0.99	1.33	0.87	1.08	0.82	0.79	0.82	0.70	1.13
α -Terpineol	1.82	2.42	2.10	1.62	2.27	1.28	1.99	1.02	1.56	1.55	1.06	1.95
Sesquiterpene Carbohydrates (SCs)												
Caryophyllene	4.94	3.97	4.07	4.72	3.60	6.34	4.60	5.19	5.66	6.55	5.50	5.34
Bicyclogermacrene	1.83	1.40	1.58	1.71	1.55	2.64	1.88	1.46	2.32	3.01	1.55	2.49

^x Abbreviations displayed in the table are as follows: Fr, near-infrared light; R, red light; G, green light; B, blue light.

^y Different letters indicate significant differences according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) between light treatments at day 5 and day 7 respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the table. Values represent means ($n = 3$).

表 3. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於單光質處理期間之組成比例(%)變化(續)

Table 3. The composition ratio of main volatile organic compounds in *Citrus depressa* leaves during single light quality treatment (continued).

Compound	Day 5				Day 7			
	Fr ^x	R	G	B	Fr	R	G	B
Aldehydes (ALDs)								
3-Hexenal	3.07 ^y	2.69	1.52	1.77	4.54a ^y	3.04ab	1.44b	2.11ab
(<i>E</i>)-2-Hexenal	1.89	0.91	0.61	0.98	2.72a	1.33ab	0.78b	1.14b
Octanal	0.15	0.17	0.19	0.19	0.16	0.21	0.18	0.16
Decanal	0.03	0.04	0.05	0.03	0.04	0.03	0.04	0.03
Alcohol (ALC)								
(<i>E</i>)-3-Hexen-1-ol	0.61	0.57	0.61	0.70	tr	0.39	0.57	0.67
Monoterpene Carbohydrates (MCs)								
<i>p</i> -Cymene	5.70	4.87	4.00	5.01	5.70a	4.33b	4.64ab	5.14ab
D-Limonene	4.77	4.28	4.05	4.32	4.49	4.10	4.49	4.44
γ -Terpinene	34.49	33.78	29.11	33.50	33.12	32.24	32.55	33.19
Oxygenated Monoterpenes (OMs)								
<i>trans</i> -Sabinene hydrate	0.40	0.36	0.64	0.54	0.37	0.57	0.43	0.50
Linalool	18.91	22.69	27.27	24.07	16.35	24.89	20.79	23.04
Terpinen-4-ol	1.08	1.05	1.38	1.31	0.86	1.04	1.02	1.33
α -Terpineol	1.47	1.44	2.27	1.75	1.22	1.61	1.52	1.80
Sesquiterpene Carbohydrates (SCs)								
Caryophyllene	5.20	5.66	5.88	4.81	6.76	5.46	6.41	5.15
Bicyclogermacrene	1.37	1.88	2.61	1.62	2.24	2.21	2.46	1.69

^x Abbreviations displayed in the table are as follows: Fr, near-infrared light; R, red light; G, green light; B, blue light.

^y Different letters indicate significant differences according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) between light treatments at day 5 and day 7 respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the table. Values represent means ($n = 3$).

表4. 台灣香檬葉片揮發性化合物類別於補充光質處理期間之組成比例(%)變化

Table 4. The composition ratio of volatile organic compounds by classes in *Citrus depressa* leaves during supplementary light quality treatment.

Day	Treatment	Aldehydes (ALD)	Alcohols (ALC)	Monoterpene Carbohydrates (MC)	Oxygenated Monoterpenes (OM)	Sesquiterpenes Carbohydrates (SC)
Before Treatment	CK ^x	4.79±2.55 ^y	0.76±0.18	50.43±3.66	31.87±3.98	12.16±3.07
	Fr	3.45±2.22	0.71±0.31	52.34±6.91	33.37±4.98	10.13±1.38
	R	3.00±0.99	0.70±0.16	55.04±4.93	30.04±4.40	11.23±2.39
	B	5.84±1.08	0.62±0.09	51.91±8.26	28.11±6.26	13.52±2.60
3	CK	4.07±2.09	0.51±0.14	55.94±6.46	24.44±10.22	15.03±3.80a
	Fr	5.13±3.56	0.77±0.38	54.93±5.64	29.14±6.25	10.04±2.72c
	R	2.97±1.78	0.40±0.33	51.50±4.33	34.64±4.06	10.49±2.32bc
	B	6.58±0.68	0.85±0.22	57.38±4.58	20.80±5.13	14.40±1.20a
6	CK	5.15±2.67	0.61±0.23	56.08±9.42	24.18±10.79	13.97±2.61
	Fr	4.62±3.08	0.82±0.43	57.61±7.18	26.41±7.10	10.54±1.49
	R	2.98±1.75	0.70±0.23	56.01±7.73	28.16±5.77	12.15±1.30
	B	6.16±1.52	0.82±0.20	54.57±5.57	25.36±6.34	13.08±1.82
9	CK	5.64±0.84	0.65±0.10bc	51.91±6.25b	25.41±8.55	16.38±2.32a
	Fr	5.84±1.31	0.79±0.12ab	50.35±4.98b	31.12±5.20	11.90±1.29b
	R	4.17±1.70	0.57±0.18c	61.66±2.17a	20.81±3.01	12.79±0.69b
	B	5.66±1.36	0.98±0.15a	51.91±4.37b	28.08±4.97	13.37±1.59b

^x Abbreviations displayed in the table are as follows: CK, control white light; Fr, near-infrared light; R, red light; B, blue light.

^y Different letters indicate significant differences according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) between light treatments before treatment, at day 3, 6, 9, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the table. Values represent means±SD ($n = 4$).

表5. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於補充光質處理期間之組成比例(%)變化

Table 5. The composition ratio of main volatile organic compounds in *Citrus depressa* leaves during supplementary light quality treatment.

Compound	Before Treatment				Day 3				Day 6				Day 9			
	CK ^x	Fr	R	B	CK	Fr	R	B	CK	Fr	R	B	CK	Fr	R	B
Aldehydes (ALDs)																
3-Hexenal	2.57 ^y	1.56	1.11	2.55	2.26	2.52	1.08	2.99	2.80	2.31	1.13	2.58	3.10	2.88	2.53	2.18
(<i>E</i>)-2-Hexenal	2.12	1.81	1.82	3.20	1.73	2.54	1.84	3.46	2.25	2.23	1.79	3.49	2.47 _{ab}	2.88 _a	1.58 _b	3.36 _a
Octanal	0.05	0.04	0.03	0.04	0.04	0.05	0.03	0.04	0.04	0.05	0.03	0.05	0.04 _b	0.05 _{ab}	0.03 _b	0.05 _a
Decanal	0.05	0.04	0.03	0.05	0.05 _b	0.02 _c	0.03 _c	0.08 _a	0.05 _a	0.03 _{ab}	0.02 _b	0.05 _a	0.04 _b	0.03 _b	0.03 _b	0.06 _a
Alcohol (ALC)																
(<i>E</i>)-3-Hexen-1-ol	0.76	0.71	0.70	0.62	0.51	0.77	0.40	0.85	0.61	0.82	0.70	0.82	0.65 _{bc}	0.79 _{ab}	0.57 _c	0.98 _a
Monoterpene Carbohydrates (MCs)																
<i>p</i> -Cymene	5.40	5.68	6.63	5.94	6.06	6.64	5.81	6.50	6.34	6.36	5.45	6.66	5.66	5.94	5.84	6.53
D-Limonene	3.82	4.14	4.22	4.33	4.51	4.06	4.01	4.80	4.32	4.31	4.29	4.32	3.92 _b	3.66 _b	4.68 _a	4.17 _{ab}
γ-Terpinene	28.84	28.35	29.52	27.04	29.97	30.17	27.26	30.35	31.19	32.26	31.02	29.11	29.10 _b	28.07 _b	34.87 _a	27.70 _b
Oxygenated Monoterpenes (OMs)																
<i>trans</i> -Sabinene hydrate	0.61	0.65	0.54	0.70	0.51 _b	0.68 _{ab}	0.86 _a	0.48 _b	0.53	0.60	0.61	0.60	0.65 _{ab}	0.81 _a	0.46 _b	0.76 _a
Linalool	28.30	29.47	27.01	24.61	21.69	26.20	30.63	18.67	21.45	23.74	25.38	22.81	22.52	27.65	18.83	24.82
Terpinen-4-ol	1.38	1.37	1.20	1.30	1.04	1.09	1.41	0.84	1.01	0.98	1.03	0.98	1.06 _a	1.31 _a	0.76 _b	1.22 _a
α-Terpineol	1.57	1.88	1.27	1.50	1.20	1.16	1.74	0.82	1.19	1.09	1.14	0.97	1.18 _{ab}	1.35 _a	0.75 _b	1.28 _a
Sesquiterpene Carbohydrates (SCs)																
Caryophyllene	5.98	4.94	5.27	6.55	7.28 _a	5.07 _b	4.76 _b	7.39 _a	6.83	5.28	5.88	6.68	7.68	5.80	6.32	6.62
Bicyclogermacrene	2.23	1.82	2.15	2.62	2.87	1.82	2.29	2.50	2.75	1.97	2.44	2.29	3.46 _a	2.31 _b	2.43 _b	2.61 _b

^x Abbreviations displayed in the table are as follows: CK, control white light; Fr, near-infrared light; R, red light; B, blue light.

^y Different letters indicate significant differences according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) between light treatments before treatment, at day 3, 6, 9, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the table. Values represent means $\pm$ SD ($n = 4$).

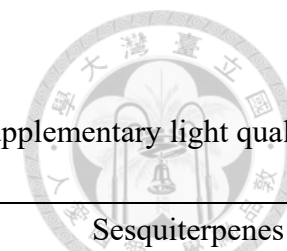


表6. 台灣香檬葉片揮發性化合物類別於第二次補充光質處理期間之組成比例(%)變化

Table 6. The composition ratio of volatile organic compounds by classes in *Citrus depressa* leaves in the secondary supplementary light quality experiment.

Day	Treatment	Aldehydes (ALD)	Alcohols (ALC)	Monoterpene Carbohydrates (MC)	Oxygenated Monoterpenes (OM)	Sesquiterpenes Carbohydrates (SC)
Before treatment	CK	1.29±0.53 ^y	0.22±0.09b	62.68±3.68	14.21±3.80	21.60±2.62
	R	2.94±0.89	0.50±0.05a	63.41±3.78	11.22±1.05	21.93±3.94
	B	2.14±0.85	0.43±0.14a	62.70±15.76	16.48±12.27	18.25±4.09
3	CK	1.77±0.89b	0.29±0.13	66.26±1.09	13.16±4.27	18.52±4.41
	R	2.81±0.89a	0.41±0.12	57.37±7.46	18.46±8.06	20.94±1.94
	B	4.61±2.15a	0.55±0.25	67.48±4.69	9.25±3.38	18.11±2.38
6	CK	1.60±1.05	0.21±0.12	64.10±3.73	12.50±2.65	21.58±3.55
	R	3.79±0.82	0.54±0.17	55.14±4.61	21.44±7.02	19.10±4.53
	B	5.00±0.94	0.40±0.36	60.61±9.26	13.56±5.80	20.43±3.27
9	CK	3.79±1.07	0.45±0.32	60.89±4.44	19.73±7.52	15.15±3.28
	R	6.82±2.07	0.30±0.52	66.44±6.17	10.26±1.74	16.18±4.17
	B	6.22±1.10	0.54±0.46	54.51±11.58	25.86±10.04	12.87±1.93
A3 ^x	CK	2.53±0.79	0.21±0.15	62.66±5.67	16.53±4.39	18.07±5.24
	R	3.09±0.32	0.37±0.32	48.86±5.29	30.53±4.96	17.15±2.45
	B	3.23±0.78	0.13±0.22	52.73±9.43	27.04±12.31	16.88±3.24
A6	CK	3.28±1.68	0.45±0.25	57.41±3.48	18.68±4.30	20.18±3.07
	R	4.13±0.96	0.64±0.16	51.42±4.85	23.57±0.60	20.24±4.97
	B	5.71±2.16	0.22±0.38	51.35±7.31	26.34±8.45	16.39±1.78

^x Abbreviations displayed in the table are as follows: A3/A6, in the 3rd/6th day of natural light; CK, natural light; R, red light; B, blue light.

^y Different letters indicate significant differences according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) between light treatments before treatment, at day 3, 6, 9, A3, A6, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the table. Values represent means±SD ($n = 4$ in CK; $n = 3$ in R and B).

表7. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於第二次補充光質處理期間之組成比例(%)變化

Table 7. The composition ratio of main volatile organic compounds in *Citrus depressa* leaves during 2nd supplementary light quality treatment.

Compound	Before Treatment			Day 3			Day 6			Day 9		
	CK ^x	R	B	CK	R	B	CK	R	B	CK	R	B
Aldehydes (ALDs)												
3-Hexenal	0.71	1.69	1.08	1.02	1.42	2.54	0.91b	1.81ab	2.39a	1.74	3.01	2.00
(<i>E</i>)-2-Hexenal	0.34	0.95	0.77	0.50	1.03	1.76	0.48b	1.58a	2.30a	1.71b	3.47a	3.75a
Octanal	0.17	0.22	0.24	0.18	0.27	0.22	0.14	0.32	0.22	0.26	0.27	0.36
Decanal	0.07	0.07	0.05	0.07	0.09	0.08	0.07	0.07	0.09	0.08	0.07	0.10
Alcohol (ALC)												
(<i>E</i>)-3-Hexen-1-ol	0.22	0.50	0.43	0.29	0.41	0.55	0.21	0.54	0.40	0.45	0.30	0.54
Monoterpene Carbohydrates (MCs)												
<i>p</i> -Cymene	4.93	5.07	5.07	5.25	4.37	6.36	4.62	4.70	5.56	4.97	5.38	5.22
D-Limonene	5.24	5.25	5.22	5.47	4.62	5.32	5.36	4.28	4.73	4.50	4.62	3.81
γ -Terpinene	32.14	34.15	33.29	35.30	30.95	35.86	33.39	29.51	33.10	35.40	40.16	31.56
Oxygenated Monoterpenes (OMs)												
<i>trans</i> -Sabinene hydrate	0.31	0.23	0.34	0.28	0.38	0.21	0.24	0.46	0.29	0.33	0.21	0.46
Linalool	12.70	10.15	14.65	11.87	16.54	8.36	11.27	19.07	12.16	17.82	9.34	23.38
Terpinen-4-ol	0.42	0.31	0.47	0.38	0.52	0.27	0.37	0.61	0.39	0.60	0.27	0.67
α -Terpineol	0.77	0.53	1.02	0.62	1.03	0.41	0.62	1.30	0.73	0.97	0.44	1.36
Sesquiterpene Carbohydrates (SCs)												
Caryophyllene	7.96	8.84	7.05	7.45	7.79	7.70	8.31	6.78	7.82	6.07	6.75	5.12
Bicyclogermacrene	4.68	4.56	3.90	3.78	4.57	3.40	4.62	4.58	4.54	3.00	3.16	2.79

^x Abbreviations displayed in the table are as follows: CK, natural light; R, red light; B, blue light.

^y Different letters indicate significant differences according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) between light treatments. Non-significant differences are not indicated by letters in the table. Values represent means ($n = 4$ in CK; $n = 3$ in R and B).

表8. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於第二次補充光質處理後於自然光期間之組成比例(%)變化

Table 8. The composition ratio of main volatile organic compounds in *Citrus depressa* leaves during the natural light condition after 2nd supplementary light quality treatment.

Compound	A3			A6		
	CK ^x	R	B	CK	R	B
Aldehydes (ALDs)						
3-Hexenal	1.25 ^y	0.96	1.15	1.62	1.47	1.96
(<i>E</i>)-2-Hexenal	1.01	1.75	1.73	1.34	2.17	3.25
Octanal	0.21	0.28	0.29	0.26	0.44	0.43
Decanal	0.07	0.10	0.06	0.07	0.05	0.06
Alcohol (ALC)						
(<i>E</i>)-3-Hexen-1-ol	0.21	0.37	0.13	0.45	0.64	0.22
Monoterpene Carbohydrates (MCs)						
<i>p</i> -Cymene	4.69	3.85	4.21	4.90	4.60	5.07
D-Limonene	4.53	3.64	3.80	4.61	3.72	3.75
γ -Terpinene	36.92	28.42	30.20	31.29	28.87	28.79
Oxygenated Monoterpenes (OMs)						
<i>trans</i> -Sabinene hydrate	0.22	0.36	0.41	0.36	0.42	0.47
Linalool	14.94	27.52	24.21	16.76	21.21	23.74
Terpinen-4-ol	0.56	0.95	0.82	0.58	0.71	0.81
α -Terpineol	0.81	1.70	1.60	0.97	1.23	1.32
Sesquiterpene Carbohydrates (SCs)						
Caryophyllene	6.71	5.79	6.09	7.64	6.78	6.14
Bicyclogermacrene	3.75	3.64	3.51	4.63	5.12	3.88

^x Abbreviations displayed in the table are as follows: A3/A6, in the 3rd/6th day of natural light; CK, natural light; R, red light; B, blue light.

^y Different letters indicate significant differences according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) between light treatments. Non-significant differences are not indicated by letters in the table. Values represent means ($n = 4$ in CK; $n = 3$ in R and B).

表9. 台灣香檬葉片揮發性化合物類別於補充光質強度差異處理期間之組成比例(%)變化

Table 9. The composition ratio of volatile organic compounds by classes in *Citrus depressa* leaves in supplementary light intensity treatment.

Day	Supplementary light ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Aldehydes (ALD)	Alcohols (ALC)	Monoterpene Carbohydrates (MC)	Oxygenated Monoterpenes (OM)	Sesquiterpenes Carbohydrates (SC)
Before Treatment	Dark ^x	4.59±0.57 ^y	0.01±0.00	55.24±5.77	21.16±5.76	19.01±0.55
	150-R	3.89±1.43	0.01±0.01	50.24±6.49	32.79±5.39	13.07±1.25
	150-B	5.40±0.82	0.02±0.01	50.34±6.72	30.96±7.81	13.28±3.10
	300-R	4.14±1.28	0.01±0.00	48.02±4.82	32.91±4.93	14.93±3.77
	300-B	4.59±1.33	0.01±0.00	48.60±3.18	29.62±2.81	17.18±4.56
3 (Light)	Dark	4.24±0.38b	N.D.	60.20±4.14a	14.15±1.39c	21.40±3.03a
	150-R	4.50±0.30b	0.02±0.01	41.88±3.56c	41.60±6.39a	11.99±4.36c
	150-B	6.02±0.57a	0.02±0.00	45.42±4.85bc	36.40±3.34ab	12.13±2.57c
	300-R	3.90±0.86b	0.01±0.00	49.47±3.51b	31.57±3.40b	15.04±4.05bc
	300-B	4.53±0.93b	0.02±0.00	60.16±3.09a	16.88±4.34c	18.42±2.16ab
A3 (Dark)	Dark	4.25±1.43	N.D.	53.33±5.12	20.62±3.53c	21.81±3.18a
	150-R	3.53±0.27	N.D.	47.34±2.14	34.09±1.12ab	15.04±1.32b
	150-B	5.44±1.35	N.D.	43.28±8.28	38.76±8.43a	12.51±3.37b
	300-R	4.89±0.41	N.D.	47.56±2.46	33.28±5.27ab	14.27±3.47b
	300-B	5.29±0.92	N.D.	50.02±4.82	27.83±7.45bc	16.86±4.09ab
A6 (Dark)	Dark	5.72±2.92	N.D.	51.43±6.62	20.63±3.74	22.22±2.73
	150-R	4.77±1.03	N.D.	43.69±2.34	35.92±3.59	15.62±1.99
	150-B	5.98±0.89	N.D.	48.20±5.74	27.77±7.89	18.05±1.68
	300-R	4.03±0.65	N.D.	46.81±4.83	31.82±5.27	17.34±3.15
	300-B	4.98±0.78	N.D.	47.37±2.97	26.89±5.36	20.76±3.53

^x Abbreviations displayed in the table are as follows: A3/A6, in the 3rd/6th day of dark condition; Dark, dark treatment; 150-R/300-R, with 150/300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ red light; 150-B/300-B with 150 or 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ blue light. A3, the third day after treatment; A6, the sixth day after treatment.

^y Different letters indicate significant differences according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) between light treatments before treatment, at day 3, A3, A6, respectively. Non-significant differences are not indicated by letters in the table. Values represent means±SD (n= 3). N.D., not detected.

表10. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於補充光質強度差異處理期間之組成比例(%)變化

Table 10. The composition ratio of main volatile organic compounds in *Citrus depressa* leaves during supplementary light intensity treatment.

Compound	Before					Day 3				
	Dark ^x	150-R	150-B	150-R	300-R	Dark	150-R	150-B	150-R	300-R
Aldehydes (ALDs)										
3-Hexenal	2.15	1.26	1.78	1.52	1.72	2.05a ^y	1.34c	1.73b	1.26c	1.47c
(<i>E</i>)-2-Hexenal	2.30	2.49	3.46	2.37	2.73	2.09b	3.02b	4.12a	2.50b	2.93b
Octanal	0.09	0.10	0.12	0.19	0.10	0.06c	0.10ab	0.11a	0.09ab	0.08bc
Decanal	0.05	0.04	0.04	0.06	0.04	0.04	0.05	0.05	0.06	0.04
Alcohol (ALC)										
(<i>Z</i>)-2-Hexen-1-ol	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	N.D.	0.02	0.02	0.01	0.02
Monoterpene Carbohydrates (MCs)										
<i>p</i> -Cymene	5.64	6.22	5.27	4.99	5.51	6.68a	5.79bc	6.51ab	5.58c	7.31a
D-Limonene	4.69	3.67	3.70	3.35	3.69	4.77a	2.73d	2.97cd	3.83bc	4.47ab
γ -Terpinene	27.48	25.97	27.40	26.92	24.59	30.04a	22.19c	24.64bc	26.05b	31.22a
Oxygenated Monoterpenes (OMs)										
<i>trans</i> -Sabinene hydrate	0.49	0.76	0.56	0.56	0.75	0.26c	1.14a	0.87b	0.76b	0.28c
Linalool	18.24	28.34	27.57	29.70	25.52	12.60	35.24a	31.65ab	27.32b	15.10c
Terpinen-4-ol	0.78	1.14	0.94	0.90	1.02	0.46c	1.39a	1.24ab	1.08b	0.59c
α -Terpineol	1.64	2.55	1.91	1.75	2.34	0.83c	3.83a	2.64ab	2.41b	0.91c
Sesquiterpene Carbohydrates (SCs)										
Caryophyllene	3.66	2.62	2.59	3.19	3.48	9.50a	5.14b	5.60b	6.20b	9.11a
Bicyclogermacrene	3.66	2.62	2.59	3.19	3.48	3.95	2.71	2.48	3.36	3.06

^x Dark, dark treatment; 150-R/300-R, with 150/300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ red light; 150-B/300-B with 150 or 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ blue light.

^y Different letters indicate significant differences according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) between light treatments. Non-significant differences are not indicated by letters in the table. Values represent means ($n = 3$). N.D., not detected.

表11. 台灣香檬葉片主要揮發性化合物於補充光質強度差異處理後於暗室期間之組成比例(%)變化

Table 11. The composition ratio of main volatile organic compounds in *Citrus depressa* leaves during the dark condition after supplementary light intensity treatment.

Compound	A3					A6				
	Dark ^x	150-R	150-B	150-R	300-R	Dark	150-R	150-B	150-R	300-R
Aldehydes (ALDs)										
3-Hexenal	2.16 ^y	1.14	1.72	1.80	1.92	2.63 ^y	1.54	2.02	1.31	1.70
(<i>E</i>)-2-Hexenal	1.94 ^c	2.21 ^{bc}	3.48 ^a	2.88 ^{abc}	3.17 ^{ab}	3.01	3.12	3.81	2.60	3.17
Octanal	0.06 ^d	0.08 ^c	0.13 ^a	0.11 ^b	0.09 ^c	0.06 ^c	0.08 ^{bc}	0.11 ^a	0.10 ^{ab}	0.08 ^{bc}
Decanal	0.10	0.10	0.10	0.09	0.10	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03
Alcohol (ALC)										
(<i>Z</i>)-2-Hexen-1-ol	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.
Monoterpene Carbohydrates (MCs)										
<i>p</i> -Cymene	5.78	5.69	5.42	5.08	6.01	6.21	5.89	6.79	5.29	5.81
D-Limonene	4.19	3.45	2.92	3.39	3.43	3.63	2.79	3.12	3.29	3.24
γ -Terpinene	26.94	24.58	23.90	26.53	27.14	27.77	23.65	26.61	25.28	25.62
Oxygenated Monoterpenes (OMs)										
<i>trans</i> -Sabinene hydrate	0.57	0.91	0.97	0.76	0.64	0.48	1.00	0.65	0.76	0.70
Linalool	17.57 ^c	29.01 ^{ab}	33.65 ^a	29.34 ^{ab}	24.42 ^{bc}	18.25	30.49	24.41	27.68	23.13
Terpinen-4-ol	0.70 ^b	1.21 ^a	1.21 ^a	0.97 ^{ab}	0.91 ^{ab}	0.62	1.28	0.89	0.97	0.89
α -Terpineol	1.78	2.97	2.93	2.20	1.86	1.27	3.16	1.82	2.41	2.17
Sesquiterpene Carbohydrates (SCs)										
Caryophyllene	9.35	6.36	5.61	6.05	8.06	10.26	6.65	8.68	7.55	9.14
Bicyclogermacrene	4.61	3.24	2.67	3.04	3.16	4.50	3.45	3.48	3.84	4.43

^x Dark, dark treatment; 150-R/300-R, with 150/300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ red light; 150-B/300-B with 150 or 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ blue light.

^y Different letters indicate significant differences according to Fisher's LSD test ($p < 0.05$) between light treatments. Non-significant differences are not indicated by letters in the table. Values represent means ($n = 3$). N.D., not detected.

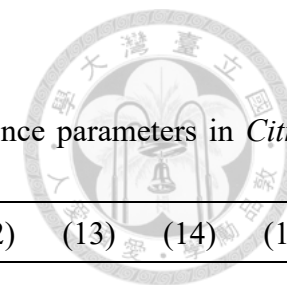


表12. 台灣香檬葉片於補充紅光處理第 3 日之單萜類含氧化合物與葉綠素螢光參數之皮爾森相關係數

Table 12. Pearson correlation coefficients between oxygenated monoterpene compounds and chlorophyll fluorescence parameters in *Citrus depressa* leaves at the 3rd day of supplementary red light treatment.

Variables [†]	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)
(1) Linalool	-														
(2) <i>trans</i> -Sabinene hydrate	0.96**	-													
(3) Terpinen-4-ol	0.83*	0.84*	-												
(4) α -Terpineol	0.72	0.87*	0.81	-											
(5) Fm'	0.95**	0.91*	0.86*	0.66	-										
(6) Φ_{PSII}	0.77	0.71	0.38	0.34	0.63	-									
(7) ETR	0.76	0.71	0.37	0.33	0.63	0.99**	-								
(8) Fo'	-0.29	-0.49	-0.10	-0.54	-0.13	-0.51	-0.52	-							
(9) qP	-0.62	-0.79	-0.66	-0.86*	-0.66	-0.30	-0.30	0.60	-						
(10) qN	-0.62	-0.72	-0.45	-0.58	-0.48	-0.83*	-0.83	0.82	0.52	-					
(11) NPQ	-0.35	-0.43	-0.20	-0.33	-0.15	-0.71	-0.72	0.74	0.18	0.92	-				
(12) Fo	-0.49	-0.66	-0.29	-0.65	-0.34	-0.64	-0.64	0.98	0.70	0.89	0.75	-			
(13) Fm	0.78	0.71	0.78	0.52	0.92*	0.32	0.31	0.17	-0.59	-0.10	0.25	-0.03	-		
(14) Fv/Fm	0.85*	0.93**	0.68	0.79	0.83*	0.68	0.68	-0.63	-0.90	-0.72	-0.38	-0.77	0.66	-	
(15) SPAD	0.72	0.67	0.60	0.43	0.58	0.82*	0.82	-0.32	-0.16	-0.78	-0.78	-0.45	0.25	0.46	-

*. Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed).

**. Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed).

[†]. The analysis was conducted using observational data from 150-R (n=3) and 300-R (n=3).

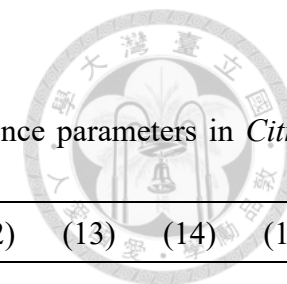


表13. 台灣香檬葉片於補充藍光處理第 3 日之單萜類含氧化合物與葉綠素螢光參數之皮爾森相關係數

Table 13. Pearson correlation coefficients between oxygenated monoterpene compounds and chlorophyll fluorescence parameters in *Citrus depressa* leaves at the 3rd day of supplementary blue light treatment.

Variables [†]	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)
(1) Linalool	-														
(2) <i>trans</i> -Sabinene hydrate	0.96**	-													
(3) Terpinen-4-ol	0.99**	0.96**	-												
(4) α -Terpineol	0.98**	0.99**	0.98**	-											
(5) Fm'	0.45	0.55	0.58	0.60	-										
(6) Φ_{PSII}	0.05	0.13	0.17	0.18	0.64	-									
(7) ETR	0.06	0.14	0.17	0.19	0.63	0.99**	-								
(8) Fo'	0.17	0.21	0.31	0.28	0.86*	0.62	0.61	-							
(9) qP	-0.53	-0.60	-0.56	-0.61	-0.60	0.16	0.16	-0.28	-						
(10) qN	0.08	0.02	-0.06	-0.05	-0.71	-0.92**	-0.92**	-0.71	0.02	-					
(11) NPQ	0.22	0.17	0.08	0.09	-0.59	-0.91*	-0.91*	-0.65	-0.14	0.99**	-				
(12) Fo	0.12	0.06	0.16	0.07	0.17	-0.10	-0.11	0.54	0.06	0.12	0.12	-			
(13) Fm	0.74	0.81	0.76	0.80	0.65	-0.10	-0.10	0.41	-0.89*	0.06	0.22	0.27	-		
(14) Fv/Fm	0.73	0.82*	0.74	0.80	0.62	-0.09	-0.08	0.27	-0.94**	0.04	0.21	0.01	0.97**	-	
(15) SPAD	0.27	0.29	0.33	0.33	0.58	-0.10	-0.10	0.37	-0.90*	-0.21	-0.09	-0.08	0.67	0.72	-

*. Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed).

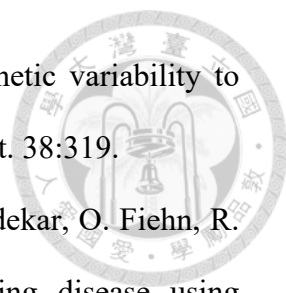
**. Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed).

[†]. The analysis was conducted using observational data from 150-B (n=3) and 300-B (n= 3).

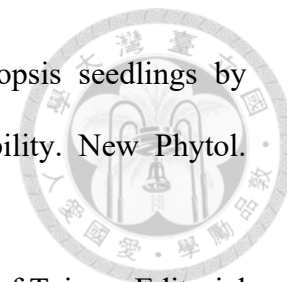
參考文獻



- 吳承義. 2018. 臺灣香檬開花行為與溫度對其生育之影響. 國立臺灣大學園藝所碩士論文. 臺北.
- 林書妍、陳右人. 2006. 台灣原生柑橘之研究及其利用現況. 植物種苗 8(1):1-12.
- 邱祝櫻. 2011. 日本長壽村的飲食密碼-屏東扁實檸檬好滋味. 高雄區農情月刊. (165):2.
- 陳右人、邱祝櫻、阮素芬、李文豪. 2017. 柑橘類的產期調節. 臺中區農業改良場特刊. 134:59-89.
- 黃阿賢、陳祈男、楊儒民、唐佳惠. 2013. 台灣柑橘品種改良之回顧與展望. 臺灣果樹育種研討會專刊. p. 105-113
- 廖永瑀. 2020. 發展臺灣香檬香氣特徵指紋及相關基因表現量初探. 國立臺灣大學園藝所碩士論文. 臺北.
- 劉敏莉. 2012. 葉綠素螢光在作物耐熱性篩選之應用. 高雄區農業改良場研究彙報 21(1):1-15.
- 劉崇瑞. 1962. 台灣木本植物圖誌 (下). 國立台灣大學農學院. 臺北. p. 859-889.
- 山本雅史. 2009. 南西諸島における果樹産業の未来. 熱帯農業研究 2(1):27-31.
- Abd Elghani, E.M., A.M. El Sayed, M.M.A.-A. Emam, A.M. Al-Mahallawi, S.H. Tadros, F.M. Soliman, and F.S. Youssef. 2023. Seasonal metabolic profiling of valencia orange leaf essential oil using gc coupled with chemometrics, nano-formulation, and insecticidal evaluation: *In vivo* and in silico. RSC Adv. 13:1659-1671.
- Adams, R.P. 2001. Identification of essential oil components by gas chromatography/quadrupole mass spectroscopy. 4th ed. Allured Pub. Co., IL., USA.

- 
- Ahmad, M.M., Z. Iqbal, F.M. Anjum, and J.I. Sultan. 2006. Genetic variability to essential oil composition in four *Citrus* fruit species. Pak. J Bot. 38:319.
- Aksenov, A.A., A. Pasamontes, D.J. Peirano, W. Zhao, A.M. Dandekar, O. Fiehn, R. Ehsani, and C.E. Davis. 2014. Detection of Huanglongbing disease using differential mobility spectrometry. Anal. Chem. 86:2481-2488.
- Asai, T., T. Matsukawa, and S.i. Kajiyama. 2016. Metabolic changes in *Citrus* leaf volatiles in response to environmental stress. J. Biosci. Bioeng. 121:235-241.
- Asikin, Y., S. Kawahira, M. Goki, N. Hirose, S. Kyoda, and K. Wada. 2018. Extended aroma extract dilution analysis profile of shiikuwasha (*Citrus depressa* hayata) pulp essential oil. Food Drug Anal. 26(1):268-276.
- Asikin, Y., A. Tomimura, Y. Yamakawa, G. Maeda, N. Hirose, H. Oku, and K. Wada. 2014. Extraction method influenced physical, aroma, and antioxidant profiles of shiikuwasha (*Citrus depressa* hayata) pulp essential oil. III Int. Symp. Citrus Biotechnol. 1135:61-72.
- Bennett, R.N. and R.M. Wallsgrove. 1994. Secondary metabolites in plant defence mechanisms. New phytol. 127:617-633.
- Bertamini, M., M. Faralli, C. Varotto, M.S. Grando, and L. Cappellin. 2021. Leaf monoterpene emission limits photosynthetic downregulation under heat stress in field-grown grapevine. Plants 10(1):181.
- Blázquez, M.A. and E. Carbó. 2015. Control of *Portulaca oleracea* by boldo and lemon essential oils in different soils. Ind. Crops Prod. 76:515-521.
- Cao, X.L. and C.N. Hewitt. 1994. Study of the degradation by ozone of adsorbents and of hydrocarbons adsorbed during the passive sampling of air. Environ. Sci. Technol. 28:757-762.
- Cerrudo, I., M. Leone, M.M. Keller, and C.L. Ballare. 2014. To grow or defend? Low

red: Far-red ratios reduce jasmonate sensitivity in *Arabidopsis* seedlings by promoting DELLA degradation and increasing JAZ10 stability. *New Phytol.* 204:355-367.



Chang, C.E. and T.G. Hartley. 1993. Citrus. p. 513-517. In: Flora of Taiwan Editorial Committee (eds.). Flora of Taiwan V.3. Epoch Pub. Co., Taipei, Taiwan.

Chenge-Espinosa, M., E. Cordoba, C. Romero-Guido, G. Toledo-Ortiz, and P. León. 2018. Shedding light on the methylerythritol phosphate (MEP)-pathway: Long hypocotyl 5 (HY5)/phytochrome-interacting factors (PIFs) transcription factors modulating key limiting steps. *Plant J.* 96:828-841.

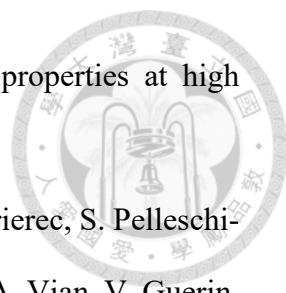
Cheung, W.H., A. Pasamontes, D.J. Peirano, W. Zhao, E.E. Grafton-Cardwell, T. Kapaun, R.K. Yokomi, J. Simmons, M. Doll, and O. Fiehn. 2015. Volatile organic compound (VOC) profiling of citrus tristeza virus infection in sweet orange citrus varieties using thermal desorption gas chromatography time of flight mass spectrometry (TD-GC/TOF-MS). *Metabolomics* 11:1514-1525.

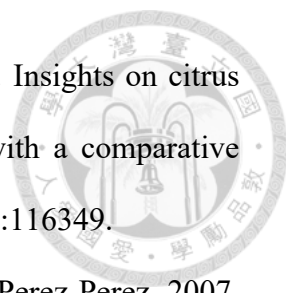
Colquhoun, T.A., M.L. Schwieterman, J.L. Gilbert, E.A. Jaworski, K.M. Langer, C.R. Jones, G.V. Rushing, T.M. Hunter, J. Olmstead and D.G. Clark. 2013. Light modulation of volatile organic compounds from petunia flowers and select fruits. *Postharvest Biol. Technol.* 86:37-44.

De González, C., F. Sánchez, A. Quintero, and A. Usubillaga. 2002. Chemotaxonomic value of essential oil compounds in citrus species. *Acta Hort. ISHS* 576:49-51.

Degenhardt, J., T.G. Köllner, and J. Gershenzon. 2009. Monoterpene and sesquiterpene synthases and the origin of terpene skeletal diversity in plants. *Phytochemistry* 70:1621-1637.

Delfine, S., O. Csiky, G. Seufert, and F. Loreto. 2000. Fumigation with exogenous monoterpenes of a non-isoprenoid-emitting oak (*Quercus suber*): Monoterpene

- 
- acquisition, translocation, and effect on the photosynthetic properties at high temperatures. *New Phytol.* 146(1):27-36.
- Demotes-Mainard, S., T. Peron, A. Corot, J. Bertheloot, J. Le Gourrierc, S. Pelleschi-Travier, L. Crespel, P. Morel, L. Huche-Thelier, R. Boumaza, A. Vian, V. Guerin, N. Leduc, and S. Sakr. 2016. Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *EEB* 121:4-21.
- Deng, C., X. Zhang, W. Zhu, and J. Qian. 2004. Investigation of tomato plant defence response to tobacco mosaic virus by determination of methyl salicylate with spme-capillary GC-MS. *Chromatographia* 59:263-268.
- Ding, S., P. Su, D. Wang, X. Chen, C. Tang, J. Hou, and L. Wu. 2023. Blue and red light proportion affects growth, nutritional composition, antioxidant properties and volatile compounds of *Toona sinensis* sprouts. *LWT* 173:114400.
- Dong, Z., X. Liu, A.K. Srivastava, Q. Tan, W. Low, X. Yan, S. Wu, X. Sun, and C. Hu. 2023. Boron deficiency mediates plant-insect (*Diaphorina citri*) interaction by disturbing leaf volatile organic compounds and cell wall functions. *Tree Physiol.* 43:597-610.
- Dou, H., G. Niu, M. Gu, and J.G. Masabni. 2017. Effects of light quality on growth and phytonutrient accumulation of herbs under controlled environments. *Horticulturae* 3:36.
- Ellouze, I., M. Abderrabba, N. Sabaou, F. Mathieu, A. Lebrihi, and J. Bouajila. 2012. Season's variation impact on *Citrus aurantium* leaves essential oil: Chemical composition and biological activities. *J. food Sci.* 77:T173-T180.
- Fu, X., Y. Chen, X. Mei, T. Katsuno, E. Kobayashi, F. Dong, N. Watanabe, and Z. Yang. 2015. Regulation of formation of volatile compounds of tea (*Camellia sinensis*) leaves by single light wavelength. *Sci. Rep.* 5(1):1-11.

- 
- Gad, H.A., M.A. El Hassab, S.S. Elhady, and N.M. Fahmy. 2023. Insights on citrus clementina essential oil as a potential antiaging candidate with a comparative chemometric study on different cultivars. *Ind. Crops Prod.* 194:116349.
- García-Sánchez, F., J.P. Syvertsen, V. Gimeno, P. Botía, and J.G. Perez-Perez. 2007. Responses to flooding and drought stress by two citrus rootstock seedlings with different water-use efficiency. *Physiol. Plant* 130:532-542.
- Goff, S.A. and H.J. Klee. 2006. Plant volatile compounds: Sensory cues for health and nutritional value? *Science* 311:815-819.
- Gottwald, T., G. Poole, T. McCollum, D. Hall, J. Hartung, J. Bai, W. Luo, D. Posny, Y.P. Duan, and E. Taylor. 2020. Canine olfactory detection of a vectored phytochemical pathogen, *liberibacter asiaticus*, and integration with disease control. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117:3492-3501.
- Graus, M., J.P. Schnitzler, A. Hansel, C. Cojocariu, H. Rennenberg, A. Wisthaler, and J. Kreuzwieser. 2004. Transient release of oxygenated volatile organic compounds during light-dark transitions in grey poplar leaves. *Plant Physiol.* 135:1967-1975.
- Guo, Y.P., H.F. Zhou, and L.C. Zhang. 2006. Photosynthetic characteristics and protective mechanisms against photooxidation during high temperature stress in two citrus species. *Sci. Hortic.* 108:260-267.
- Hansen, U. and G. Seufert. 1999. Terpenoid emission from *Citrus sinensis* (L.) Osbeck under drought stress. *Phys. Chem. Earth. Part B: Hydrol. Oceans Atmos.* 24:681-687.
- Hansen, U. and G. Seufert. 2003. Temperature and light dependence of β -caryophyllene emission rates. *J. Geophys. Res. Atmos.* 108:D24.
- Harley, P., A. Eller, A. Guenther and R.K. Monson. 2014. Observations and models of emissions of volatile terpenoid compounds from needles of Ponderosa pine trees

growing *in situ*: Control by light, temperature and stomatal conductance.

Oecologia 176:35-55.

Hatanaka, A. 1993. The biogeneration of green odour by green leaves. *Phytochemistry* 34:1201-1218.

Hazzit, M., A. Baaliouamer, M.L. Faleiro, and M.G. Miguel. 2006. Composition of the essential oils of *Thymus* and *Origanum* species from Algeria and their antioxidant and antimicrobial activities. *J. Agric. Food Chem.* 54:6314-6321.

Heber, U., N.G. Bukhov, V.A. Shuvalov, Y. Kobayashi and O.L. Lange. 2001. Protection of the photosynthetic apparatus against damage by excessive illumination in homoiohydric leaves and poikilohydric mosses and lichens. *J. Exp. Bot.* 52:1999-2006.

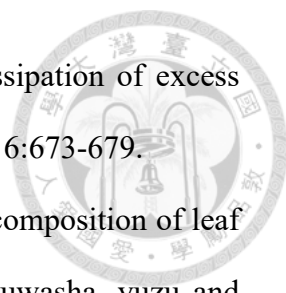
Hijaz, F., I. El-Shesheny and N. Killiny. 2013. Herbivory by the insect *Diaphorina citri* induces greater change in citrus plant volatile profile than does infection by the bacterium, *Candidatus Liberibacter asiaticus*. *Plant Signal. Behav.* 8:e25677.

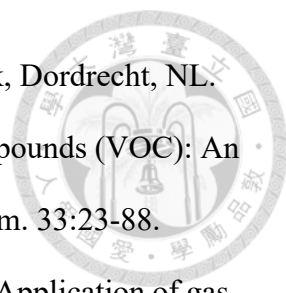
Huang, J., Z. Chang, Q. Lu, X. Chen, and M. Najafi. 2022. Nobiletin as an inducer of programmed cell death in cancer: a review. *Apoptosis* 27:297-310.

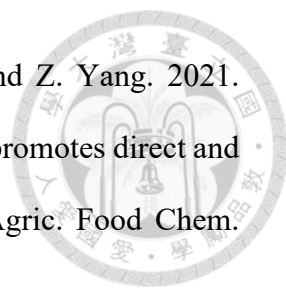
Ichimura, M., H. Watanabe, W. Amaki and N. Yamazaki. 2009. Effects of light quality on the growth and essential oil content in sweet basil. p. 91-94. In: E. Goto and S. Hikosaka (eds.). VI International Symposium on Light in Horticulture. *Acta Hort.* ISHS 907. Japan.

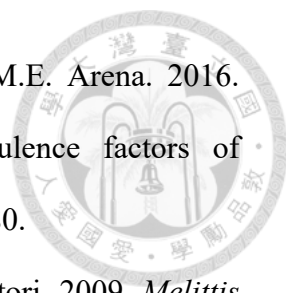
Iwasaki, N. and C. Oogaki. 1985. Photosynthetic characteristics of some citrus species under various temperatures and light conditions. *J. Jpn. Soc. Hortic.* 54:315-322.

Jansen, R., J. Wildt, I. Kappers, H. Bouwmeester, J. Hofstee, and E. Van Henten. 2011. Detection of diseased plants by analysis of volatile organic compound emission. *Annu. Rev. Phytopathol.* 49:157-174.

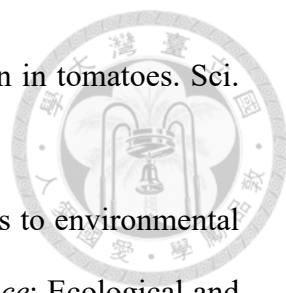
- 
- Johnson, G., A. Young, J. Scholes, and P. Horton. 1993. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant Cell Environ.* 16:673-679.
- Kamiyama, S. 1970. Studies on leaf oils of citrus species: Part IV composition of leaf oils from funadoko-mikan, sanbokan, kawabata-mikan, shiikuwasha, yuzu and otaheite-orange. *Chem. Biol. Technol. Agric.* 34:1561-1568.
- Kammoun, A.K., A.E. Altyar, and H.A. Gad. 2021. Comparative metabolic study of *Citrus sinensis* leaves cultivars based on GC-MS and their cytotoxic activity. *J. Pharm. Biomed. Anal.* 198:113991.
- Karban, R., K. Shiojiri, M. Huntzinger, and A.C. McCall. 2006. Damage-induced resistance in sagebrush: Volatiles are key to intra-and interplant communication. *Ecology* 87:922-930.
- Kasperbauer, M.J. 1987. Far-red light reflection from green leaves and effects on phytochrome-mediated assimilate partitioning under field conditions. *Plant physiol.* 85:350-354.
- Kawaii, S., Y. Tomono, E. Katase, K. Ogawa, and M. Yano. 1999. Quantitation of flavonoid constituents in citrus fruits. *J. Agric. Food Chem.* 47:3565-3571.
- Kegge, W., V. Ninkovic, R. Glinwood, R.A. Welschen, L.A. Voesenek, and R. Pierik. 2015. Red: Far-red light conditions affect the emission of volatile organic compounds from barley (*Hordeum vulgare*), leading to altered biomass allocation in neighbouring plants. *Ann. Bot.* 115:961-970.
- Kegge, W., B.T. Weldegergis, R. Soler, M.V.V. Eijk, M. Dicke, L.A. Voesenek, and R. Pierik. 2013. Canopy light cues affect emission of constitutive and methyl jasmonate-induced volatile organic compounds in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.* 200:861-874.
- Kendrick, R.E. and G.H. Kronenberg. 1986. Introduction. p. 3-14. In: L.O. Björn (ed.).

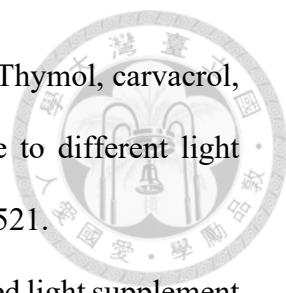
- 
- Photomorphogenesis in plants. 2nd ed. M. Nijhoff/Dr. W. Junk, Dordrecht, NL.
- Kesselmeier, J. and M. Staudt. 1999. Biogenic volatile organic compounds (VOC): An overview on emission, physiology and ecology. *J. Atmos. Chem.* 33:23-88.
- Kesterson, J., A. Pieringer, G. Edwards, and R. Hendrickson. 1964. Application of gas-liquid chromatography to the citrus leaf oils for the identification of kinds of citrus. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 84:199-203.
- Killiny, N. and S.E. Jones. 2017. Profiling of volatile organic compounds released from individual intact juvenile and mature citrus leaves. *J. Plant Physiol.* 208:47-51.
- Koul, O., S. Walia and G. Dhaliwal. 2008. Essential oils as green pesticides: Potential and constraints. *Biopestic. Int.* 4(1):63-84.
- Krause, A.G. and E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annu. Rev. Plant Biol.* 42(1):313-349.
- Kriedemann, P. 1968. Some photosynthetic characteristics of citrus leaves. *Aust. J. Biol. Sci.* 21:895-906.
- Lamine, M., F.Z. Rahali, M. Hammami, and A. Mliki. 2018. From differentially accumulated volatiles to the search of robust metabolic classifiers: Exploring the volatome of citrus leaves. *Microchem.* 138:321-327.
- Lee, E.Y., S.H. Kim, S.N. Chang, J.H. Lee, B.S. Hwang, J.T. Woo, S.C. Kang, J. Lee, and J.G. Park. 2019. Efficacy of polymethoxylated flavonoids from *Citrus depressa* extract on alcohol-induced liver injury in mice. *Biotechnol. Bioprocess Eng.* 24:907-914.
- Leivar, P. and E. Monte. 2014. PIFs: Systems integrators in plant development. *The Plant Cell* 26(1):56-78.
- Liao, H.L., F. Alferez, and J.K. Burns. 2013. Assessment of blue light treatments on citrus postharvest diseases. *Postharvest Biol. Technol.* 81:81-88.

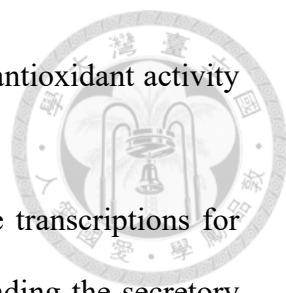
- 
- Liao, Y., H. Tan, G. Jian, X. Zhou, L. Huo, Y. Jia, L. Zeng, and Z. Yang. 2021. Herbivore-induced (*Z*)-3-hexen-1-ol is an airborne signal that promotes direct and indirect defenses in tea (*Camellia sinensis*) under light. *J. Agric. Food Chem.* 69:12608-12620.
- Lin, H.H., K.H. Lin, M.J. Yang, H.C. Nguyen, H.J. Wang, H.X. Huang, and M.Y. Huang. 2022. Physiological responses and antioxidant properties of coriander plants (*Coriandrum sativum* L.) under different light intensities of red and blue lights. *Sci. Rep.* 12(1):21139.
- Lin, N., T. Sato, Y. Takayama, Y. Mimaki, Y. Sashida, M. Yano, and A. Ito. 2003. Novel anti-inflammatory actions of nobiletin, a citrus polymethoxy flavonoid, on human synovial fibroblasts and mouse macrophages. *Biochem. Pharmacol.* 65:2065-2071.
- Lin, S.Y., Y.Y. Liao, and P.A. Chen. 2022. Leaf volatiles and relevant gene expression as the specific characteristics in *Citrus depressa* accession discrimination. *Horticulturae* 8:773.
- Loreto, F., P. Ciccioli, E. Brancaleoni, A. Cecinato, M. Frattoni, and T.D. Sharkey. 1996. Different sources of reduced carbon contribute to form three classes of terpenoid emitted by *Quercus ilex* L. leaves. *PNAS* 93:9966-9969.
- Lota, M.L., D. de Rocca Serra, F. Tomi, and J. Casanova. 2001. Chemical variability of peel and leaf essential oils of 15 species of mandarins. *Biochem. Syst. Ecol.* 29(1):77-104.
- Lourkisti, R., Y. Froelicher, S. Herbette, R. Morillon, F. Tomi, M. Gibernau, J. Giannettini, L. Berti, and J. Santini. 2020. Triploid citrus genotypes have a better tolerance to natural chilling conditions of photosynthetic capacities and specific leaf volatile organic compounds. *Front. Plant Sci.* 11:330.

- 
- Luciardi, M.C., M.A. Blázquez, E. Cartagena, A. Bardón, and M.E. Arena. 2016. Mandarin essential oils inhibit quorum sensing and virulence factors of *Pseudomonas aeruginosa*. LWT Food Sci. Technol. 68:373-380.
- Maggi, F., T. Bílek, D. Lucarini, F. Papa, G. Sagratini, and S. Vittori. 2009. *Melittis melissophyllum* L. subsp. *melissophyllum* (Lamiaceae) from central Italy: A new source of a mushroom-like flavour. Food Chem., 113(1):216-221.
- Matsui, K. 2006. Green leaf volatiles: Hydroperoxide lyase pathway of oxylipin metabolism. Curr. Opin. Plant Biol. 9:274-280.
- Maxwell, K. and G.N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. JXB 51:659-668.
- McCree, K.J. 1971. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. J. Agric. Meteorol. 9:191-216.
- McGarvey, D.J. and R. Croteau. 1995. Terpenoid metabolism. Plant Cell 7:1015.
- Mejri, H., T. Khetatfa, W. Aidi Wannes, A. Smaoui, and M. Saidani Tounsi. 2022. Histochemistry, chemical composition and antioxidant activity of *Citrus aurantium* L. Essential oil during leaf development. J. Essent. Oil Res. 34:329-338.
- Miao, Y.X., X.Z. Wang, L.H. Gao, Q.Y. Chen, and Q. Mei. 2016. Blue light is more essential than red light for maintaining the activities of photosystem II and I and photosynthetic electron transport capacity in cucumber leaves. J. Integr. Agric. 15(1):87-100.
- Muller, P., X.P. Li, and K.K. Niyogi. 2001. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. Plant physiol. 125:1558-1566.
- Niinemets, Ü., K. Hauff, N. Bertin, J.D. Tenhunen, R. Steinbrecher, and G. Seufert. 2002. Monoterpene emissions in relation to foliar photosynthetic and structural

- variables in mediterranean evergreen *Quercus* species. *New Phytol.* 153:243-256.
- Nishioka, N., T. Nishimura, K. Ohyama, M. Sumino, S. Malayeri, E. Goto, N. Inagaki, and T. Morota. 2008. Light quality affected growth and contents of essential oil components of Japanese mint plants. *Intl. Wkshp. Greenhouse Environ. Control Crop Prod. Semi-Arid Reg.* p. 431-436.
- Noguchi, A. and W. Amaki. 2016. Effects of light quality on the growth and essential oil production in Mexican mint. *VIII Intl. Symp. Light Hort.* p. 239-244.
- Ormeño, E., R. Olivier, J.P. Mévy, V. Baldy, and C. Fernandez. 2009. Compost may affect volatile and semi-volatile plant emissions through nitrogen supply and chlorophyll fluorescence. *Chemosphere* 77(1):94-104.
- Peer, W.A. and J.H. Langenheim. 1998. Influence of phytochrome on leaf monoterpene variation in *Satureja douglasii*. *Biochem. Syst. Ecol.* 26(1):25-34.
- Peguero-Pina, J.J., D. Sancho-Knapik, F. Morales, J. Flexas and E. Gil-Pelegrín. 2009. Differential photosynthetic performance and photoprotection mechanisms of three mediterranean evergreen oaks under severe drought stress. *Funct. Plant Biol.* 36:453-462.
- Perveen, S. and A. Al-Taweel. 2018. Introductory chapter: Terpenes and terpenoids. p. 1-12. In: Perveen, S. (ed.). *Terpene and Terpenoid*. IntechOpen. <<https://doi.org/10.5772/intechopen.71175>>
- Pieringer, A., G. Edwards, and R. Wolford. 1964. The identification of citrus species and varieties by instrumental analysis of citrus leaf oils. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* p. 204-212.
- Poudel, P.R., I. Kataoka, and R. Mochioka. 2008. Effect of red-and blue-light-emitting diodes on growth and morphogenesis of grapes. *PCTOC* 92:147-153.
- Qu, X., X. Wang, M. Fu, J. Cheng, J. Liu, X. Wang, J. Li, J. Wang, Z. Wang, and F.

- 
- Sun. 2023. (*E*)-2-hexenal regulates the chloroplast degradation in tomatoes. *Sci. Hort.* 318:112093.
- Rajčević, N., B. Nikolić, and P.D. Marin. 2019. Different responses to environmental factors in terpene composition of *Pinus heldreichii* and *P. peuce*: Ecological and chemotaxonomic considerations. *Arch. Biol. Sci.* 71:629-637.
- Ribeiro, C., J. Xu, D. Teper, D. Lee, and N. Wang. 2021. The transcriptome landscapes of citrus leaf in different developmental stages. *Plant Mol. Biol.* 106:349-366.
- Roháček, K. and M. Barták. 1999. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: Basic concepts, useful parameters, and some applications. *Photosynthetica* 37:339-363.
- Shimazaki, K.I., M. Doi, S.M. Assmann, and T. Kinoshita. 2007. Light regulation of stomatal movement. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58:219-247.
- Shiojiri, K., K. Kishimoto, R. Ozawa, S. Kugimiya, S. Urashimo, G. Arimura, J. Horiuchi, T. Nishioka, K. Matsui, and J. Takabayashi. 2006. Changing green leaf volatile biosynthesis in plants: An approach for improving plant resistance against both herbivores and pathogens. *PNAS* 103:16672-16676.
- Skogerson, K., G. Wohlgemuth, D.K. Barupal, and O. Fiehn. 2011. The volatile compound binbase mass spectral database. *BMC Bioinform.* 12:1-15.
- Sun, J., J.N. Nishio, and T.C. Vogelmann. 1998. Green light drives CO₂ fixation deep within leaves. *Plant Cell Physiol.* 39:1020-1026.
- Terashima, I., T. Fujita, T. Inoue, W.S. Chow, and R. Oguchi. 2009. Green light drives leaf photosynthesis more efficiently than red light in strong white light: Revisiting the enigmatic question of why leaves are green. *Plant Cell Physiol.* 50:684-697.
- Thomson, W.W., K.A. Platt-Aloia, and A.G. Endress. 1976. Ultrastructure of oil gland development in the leaf of *Citrus sinensis* L. *Bot. Gaz.* 137:330-340.

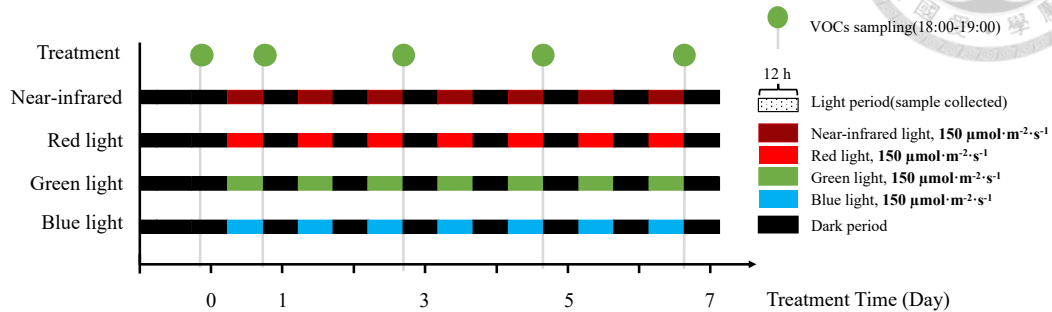
- 
- Tohidi, B., M. Rahimmalek, A. Arzani, and M.R. Sabzalian. 2020. Thymol, carvacrol, and antioxidant accumulation in *Thymus* species in response to different light spectra emitted by light-emitting diodes. *Food Chem.* 307:125521.
- Ueda, T., M. Murata, and K. Yokawa. 2021. Single wavelengths of led light supplement promote the biosynthesis of major cyclic monoterpenes in Japanese mint. *Plants* 10:1420.
- Urban, L., J. Aarouf, and L.P. Bidel. 2017. Assessing the effects of water deficit on photosynthesis using parameters derived from measurements of leaf gas exchange and of chlorophyll a fluorescence. *Fronti. Plant Sci.* 8:2068.
- Vieira, D.D.S.S., G. Emiliani, M. Michelozzi, M. Centritto, F. Luro, R. Morillon, F. Loreto, A. Gesteira, and B. Maserti. 2016. Polyploidization alters constitutive content of volatile organic compounds (VOC) and improves membrane stability under water deficit in Volkamer lemon (*Citrus limonia* Osb.) leaves. *EEB* 126:1-9.
- Wang, H., M. Gu, J. Cui, K. Shi, Y. Zhou, and J. Yu. 2009. Effects of light quality on CO₂ assimilation, chlorophyll-fluorescence quenching, expression of calvin cycle genes and carbohydrate accumulation in *Cucumis sativus*. *J. Photochem. Photobiol. Biol.* 96(1):30-37.
- Wildt, J., K. Kobel, G. Schuh-Thomas, and A. Heiden. 2003. Emissions of oxygenated volatile organic compounds from plants part II: Emissions of saturated aldehydes. *J. Atmos. Chem.* 45:173-196.
- Wojciechowska, R., O. Długosz-Grochowska, A. Kołton, and M. Żupnik. 2015. Effects of LED supplemental lighting on yield and some quality parameters of lamb's lettuce grown in two winter cycles. *Sci. Hortic.* 187:80-86.
- Wu, M.C., C.Y. Hou, C.M. Jiang, Y.T. Wang, C.Y. Wang, H.H. Chen, and H.M. Chang.

- 
2007. A novel approach of LED light radiation improves the antioxidant activity of pea seedlings. *Food Chem.* 101:1753-1758.
- Yamasaki, Y. and K. Akimitsu. 2007. *In situ* localization of gene transcriptions for monoterpene synthesis in irregular parenchymic cells surrounding the secretory cavities in rough lemon (*Citrus jambhiri*). *J. Plant Physiol.* 164:1436-1448.
- Yang, M.S., T.S. Wu, and C.H. Wang. 1987. Citracridone-I: A new antispasmodic from root barks of *Citrus depressa*. *Planta Med.* 53:143-147.
- Zhang, S., L. Zhang, H. Zou, L. Qiu, Y. Zheng, D. Yang, and Y. Wang. 2021. Effects of light on secondary metabolite biosynthesis in medicinal plants. *Fronti. Plant Sci.* 12:781236.
- Zuo, Z., B. Wang, B. Ying, L. Zhou, and R. Zhang. 2017. Monoterpene emissions contribute to thermotolerance in *Cinnamomum camphora*. *Trees* 31:1759-1771.

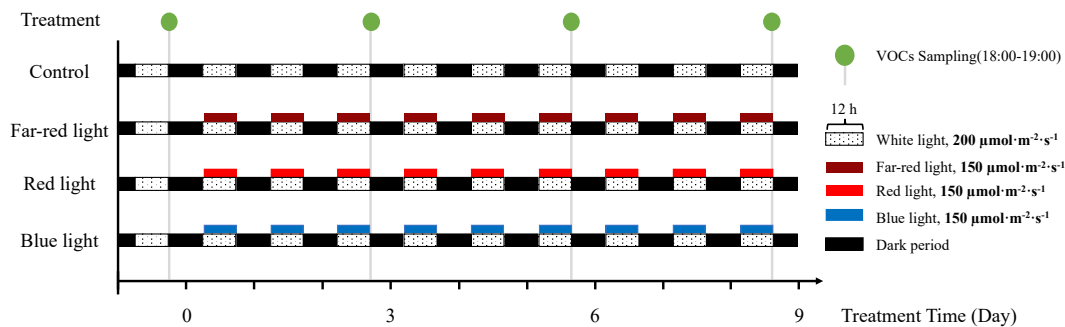
附錄



(A) Single light experiment (Single)



(B) Supplementary light experiment (Supp)

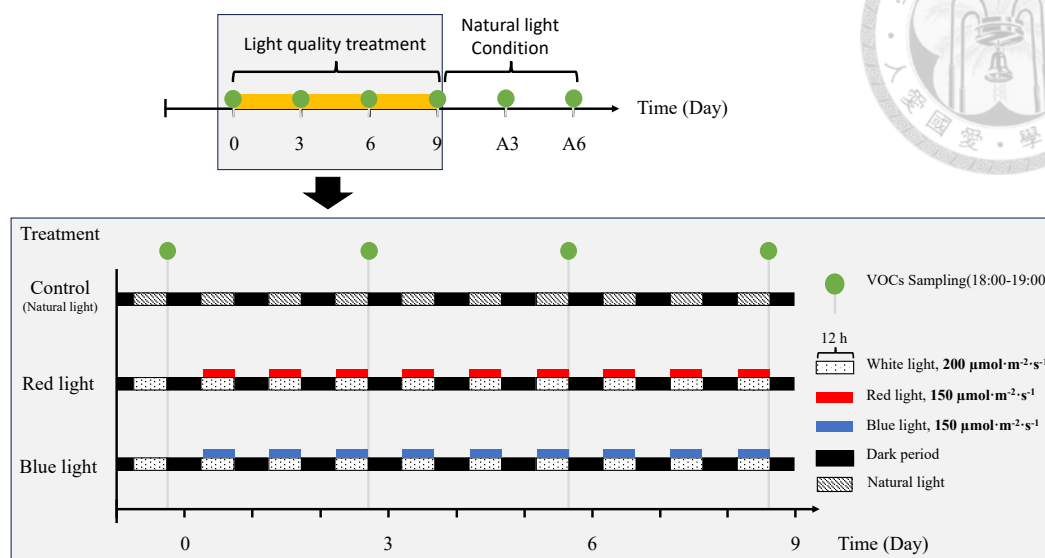


附錄 1. (A) 單光質試驗、(B) 補充光質試驗、(C) 第二次補充光質試驗與 (D) 補充光質強度差異試驗之流程圖

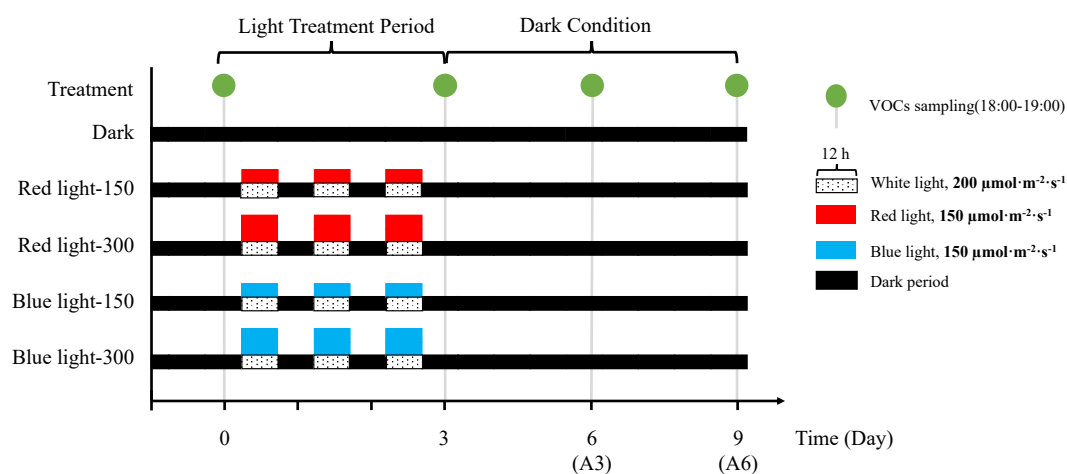
Appendix 1. Flow charts of (A) single light treatment experiment, (B) supplementary light treatment experiment, (C) 2nd supplementary light treatment experiment, and (D) supplementary light intensity experiment.



(C) 2nd Supplementary light experiment (Supp-2nd)



(D) Supplementary light intensity experiment (Supp-int)



附錄 1. (A) 單光質試驗、(B) 補充光質試驗、(C) 第二次補充光質試驗與 (D) 補充光質強度差異試驗之流程圖(續)

Appendix 1. Flow charts of (A) single light treatment experiment, (B) supplementary light treatment experiment, (C) 2nd supplementary light treatment experiment, and (D) supplementary light intensity experiment (continued).

附錄 2. 台灣香檬葉片揮發性化合物之滯留時間與保留係數

Appendix 2. The retention time and retention index of volatile organic compounds identified from *Citrus depressa* leaves.

No.	Compound	RT ^x	RI ^y	Identification Methods ^z	Reference [†]
Aldehydes (ALDs)					
1	3-Hexenal	3.68	-	MS	-
2	(<i>E</i>)-2-Hexenal	4.58	860	MS, RI	1, 3, 5
3	Octanal	6.87	1004	MS, RI	1, 2, 4
4	Decanal	11.33	1209	MS, RI	1, 2, 4
Alcohols (ALCs)					
5	(<i>E</i>)-3-Hexen-1-ol	4.62	863	MS	-
6	(<i>Z</i>)-2-Hexen-1-ol	5.54	871	MS, RI	5
Monoterpene Carbohydrates (MCs)					
7	α -Thujene	5.72	931	MS, RI	1, 2, 4
8	α -Pinene	5.82	938	MS, RI	1, 2, 3, 4, 5
9	Sabinene	6.42	977	MS, RI	1, 2, 3, 4, 5
10	β -Pinene	6.48	981	MS, RI	1, 2, 3, 4
11	β -Myrcene	6.67	993	MS, RI	1, 2, 3, 4
12	α -Phellandrene	6.91	1007	MS, RI	1, 2, 3
13	α -Terpinene	7.11	1019	MS, RI	1, 2, 3
14	<i>p</i> -Cymene	7.25	1027	MS, RI	1, 2, 3
15	D-Limonene	7.32	1031	MS, RI	1, 2, 3, 4
16	<i>trans</i> - β -Ocimene	7.45	1038	MS, RI	1, 2
17	β -Ocimene	7.64	1049	MS, RI	1, 2, 4
18	γ -Terpinene	7.91	1063	MS, RI	1, 2, 3, 4, 5
19	α -Terpinolene	8.45	1091	MS, RI	1, 2, 3, 4, 5
20	(<i>E</i> , <i>Z</i>)-Alloocimene	9.63	1142	MS, RI	1
21	1,5,5-Trimethyl-6-methylene-cyclohexene	14.00	1347	MS	-

^x RT (Retention index, min).

^y RI (Retention index) relative to n-alkanes (C8–C20) on the HP-5MS UI column.

^z Identification methods based on comparison of the mass spectrum (MS) or retention index from previous references.

[†] Reference retention index based on 1, Adams, 2007; 2, Blázquez and Carbó, 2015; 3, Hazzit et al., 2006; 4, Luciardi et al., 2016; and 5, Maggi et al., 2009.

附錄 2. 台灣香檬葉片揮發性化合物之滯留時間與保留係數(續)

Appendix 2. The retention time and retention index of volatile organic compounds identified from *Citrus depressa* leaves (continued).

No.	Compound	RT ^x	RI ^y	Identification Methods ^z	Reference [†]
Oxygenated Monoterpenes (OMs)					
22	<i>trans</i> -Sabinene hydrate	8.04	1070	MS, RI	1, 2, 3
23	Linalool	8.78	1106	MS, RI	1, 2, 3, 4, 5
24	Terpinen-4-ol	10.61	1181	MS, RI	1, 2, 3, 4, 5
25	α -Terpineol	10.97	1194	MS, RI	1, 2, 3, 4, 5
Sesquiterpene Carbohydrates (SCs)					
26	α -Cubebene	14.20	1359	MS, RI	1
27	α -Copaene	14.61	1385	MS, RI	1, 2, 3, 4
28	β -Elemene	14.83	1399	MS, RI	1, 2, 3, 4, 5
29	α -Gurjunene	15.10	1421	MS, RI	1, 3
30	Caryophyllene	15.25	1434	MS, RI	1, 2, 3, 4, 5
31	γ -Maaliene	15.35	1442	MS	-
32	α -Maaliene	15.44	1450	MS, RI	2, 3
33	Aromandendrene	15.50	1454	MS, RI	1, 3
34	β -Guaiene	15.54	1458	MS, RI	1
35	Humulene	15.68	1469	MS, RI	1, 2, 3, 4, 5
36	Alloaromadendrene	15.77	1476	MS, RI	1, 3
37	γ -Muurolene	15.92	1488	MS, RI	1, 3
38	D-Germacrene	16.00	1495	MS, RI	1, 3, 4, 5
39	β -Cadinene	16.09	1503	MS	-
40	Bicyclogermacrene	16.18	1511	MS, RI	1, 2, 3, 4, 5
41	γ -Cadinene	16.36	1529	MS, RI	1, 3
42	δ -Cadinene	16.44	1537	MS, RI	1, 2, 3, 4, 5

^x RT (Retention index, min).

^y RI (Retention index) relative to n-alkanes (C8–C20) on the HP-5MS UI column.

^z Identification methods based on comparison of the mass spectrum (MS) or retention index from previous references.

[†] Reference retention index based on 1, Adams, 2007; 2, Blázquez and Carbó, 2015; 3, Hazzit et al., 2006; 4, Luciardi et al., 2016; and 5, Maggi et al., 2009.