

不同光量下小扭口苔氣體交換與葉綠素 螢光之研究

Study on the Gas Exchange Quantitative and Chlorophyll Fluorescence of *Barbula indica* under Different Irradiations

王經文¹ 楊嘉棟^{1*} 姚奎宇¹ 陳忠義² 黃朝卿¹ 朱恩良¹ 賴佑翔²

Ching-Wen Wang¹ Jia-Dong Yang¹ Kuei-Yu Yao¹ Chung-I Chen²
Chau-Ching Huang¹ En-Liang Chu¹ and Yu-Hsiang Lai²

¹ 行政院農業委員特有生物研究保育中心 552 南投縣集集鎮民生東路 1 號

² 國立中興大學森林學系 402 台中市南區國光路 250 號

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

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

*Corresponding author e-mail: jdyang@tesri.gov.tw

* 通訊作者 e-mail: jdyang@tesri.gov.tw

摘要

本研究量測小扭口苔 (*Barbula indica* (Hook.) Spreng.) 於不同光量梯度下之氣體交換及葉綠素螢光參數，發現小扭口苔因不具有氣孔構造，呈現蒸散速率與光合作用速率無論處於何種光量下，蒸散速率皆維持固定速率 (約 $21 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)。同時具有較高的光飽和點 (light saturation point, LSP at $800\text{-}1,200 \text{ } \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 及光補償點 (light compensation point, LCP at $68.19 \pm 12.36 \text{ } \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)，以及較低的暗呼吸速率 (dark respiration rate, Rd at $3.31 \pm 0.48 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)，這或許其為廣布型的原因之一。在光化學效能 (electron transport rate, ETR) 方面，ETR 與光合速率 (net photosynthesis rate, Pn) 呈現顯著相關 ($P < 0.0001$)，且高光下 ($1,200\text{-}2,000 \text{ } \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)，非光化學消散 (non-photochemical quenching, NPQ) 能量比例佔全部能量之 80%，顯示小扭口苔的光合系統已具

有相當功能性的非光化學消散機制，藉由葉綠素螢光量測的技術，具方便、快速及非破壞性等優點，可藉此監測苔蘚植物生態生理的狀態，有助了解光合系統的演進，並開發新的應用於這類廣泛存在的苔蘚植物。

關鍵字：苔蘚、氣體交換、光合作用、葉綠素螢光、非光化學消散

Abstract

The gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters of *Barbula indica* (Hook.) Spreng. were measured under different irradiation gradients. The results show that *B. indica* is lack of stomatal structure, and regardless of the amount of irradiation, the evapotranspiration rate maintained a constant rate around $21 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. *B. indica* had a higher light saturation point at $800\text{-}1,200 \text{ } \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ and a light compensation point at $68.19 \pm 12.36 \text{ } \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, and low dark respiration rate at $3.31 \pm 0.48 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. This may be one of the reasons for the widespread type. In terms of photochemical efficiency, ETR of *B. indica* was significantly correlated with photosynthetic rate ($P < 0.0001$). Under high light at $1,200\text{-}2,000 \text{ } \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, the proportion of non-photochemical quenching energy accounted for 80% of the total energy, indicating that the photosynthetic system of *B. indica* was capable with the functional non-photochemical quenching mechanism. The chlorophyll fluorescence measurement technology has not only the advantages of convenience, speed, and non-destructiveness which can monitor the ecological and physiological state of moss, but also will help understand the evolution of the photosynthetic system and develop new applications for such widespread moss.

Key words: moss, gas exchange, photosynthesis, chlorophyll fluorescence, non-photochemical quenching

前言

生物土殼 (biological soil crusts, BSCs) 是指地衣 - 苔蘚植物微生物群落，分布相當廣泛，在某些地區甚至占生物覆蓋的 70% (Belnap & Lange, 2001)，其散布在土壤表層最上層土壤中複雜的土壤顆粒和生物體，主要由細菌、真菌、藻類、地衣、地草和苔蘚組成 (Eldridge & Greene, 1994; Evans & Johansen, 1999; Belnap & Lange, 2001)。BSCs 可以促進後期演替物種的建立，是世界眾多陸地生態系統恢復的必要組成部分 (Bowker, 2007)，BSCs 和其他孢子植物往往被忽視，因為它們是屬於演替早期的物種，生物量較低，任何影響都可以被認為是次要的。然而，BSCs 在演替早期階段可以克服養分限制，任何外部因子都有可能啟動這一過程，從而產生比預期更大的影響 (Breen & Levésque, 2006; Marleau *et al.*, 2011)。

苔蘚在演化上是介於藻類及蕨類之間的植物，是由水生向陸生過渡的類群，使得苔蘚在植物構造上具有特殊性 (胡人亮, 1987; 徐仁, 1980)。苔蘚是屬尚未被充分研究的植物，被認為具有維管束植物的植物光合系統功能較原始的型態，但苔蘚在結構上彼此有很大差異 (Waite and Sack, 2010)。光合作用是綠色植物獲取碳水化合物化合物的主要功能，光合系統的構造隨著植物在離水的過程也逐步在演化 (施定基等, 1983; Thornton *et al.*, 2005)。確定苔蘚性狀功能具有很重要的意義，因為苔蘚反映原始植物的狀況，其組織比維管束植物更簡單，成為遺傳和功能演

化的模型 (Thornton *et al.*, 2005; Cove *et al.*, 2006)，而且它們被認為是生態系統碳循環的主要貢獻者，這個重要性正逐漸提高 (Gorham, 1991; Lagerstrom *et al.*, 2007)，針對苔蘚植物光合作用之效能與結構性功能之研究正逐步被重視，Yan 等 (2021) 研究指出小立碗蘚 (*Physcomitrella patens*) 的天線構造 (antenna, PSI-LHCI) 與陸生植物的天線構造具有相似的結構，並且發現綠藻、苔蘚和陸生植物之間葉綠素的排列存在一些差異，顯示苔蘚 PSI-LHCI 具有光能收集和能量轉移的機制。Carbonera 等 (2012) 使用螢光檢測磁共振 (fluorescence-detected magnetic resonance, FDMR) 技術量測小立碗蘚，可知非光化學消散 (non-photochemical quenching, NPQ) 可有效保護小立碗蘚光合核心和外圍天線複合體。Gerotto 等 (2011) 指出當小立碗蘚對暴露於強光或低溫時，會使 Psbs (LHCII 的次單位) 和 LHCSR (light-harvesting complex stress-related proteins) 等蛋白質增加，這兩種蛋白質的含量與 NPQ 效能有關，顯示在這種苔蘚中，具有快速反應的 NPQ 機制及環境長期馴化的表現。NPQ 中最快和最重要的組成部分是 qE (Müller *et al.* 2001; Johnson and Ruban 2011)，這與以下三項密切相關：1) 類囊體膜質子梯度 ΔpH 的變化，2) 參與葉黃素循環的色素總量，以及 3) PSII 中次單位 PsbS 的存在 (Müller *et al.* 2001; Lavaud and Lepetit 2013)。Nilkens 等 (2010) 指出當 qE 的反應完成後，玉米黃質 (Zeaxanthin, Z) 與 PsbS 結合以消散 H^+ 。因此，qE 反應後的部分稱為 qZ，是

一種較慢的 NPQ 反應 (Maxwell & Johnson, 2000)。苔蘚植物之受光面積與氣體交換較少進行定量之研究，因此，本研究利用面積換算及氣體交換的技術，以臺灣低海拔廣布型小扭口苔樣本，測量其氣體交換與葉綠素螢光，藉此瞭解小扭口苔生態生理的特性，並有助於瞭解光合系統的演進，以開發新的應用於這類廣泛存在的苔蘚植物。

材料與方法

(一) 試驗材料與處理

試驗材料為小扭口苔 (*Barbula indica* (Hook.) Spreng.)，在臺灣常見於平地的公園、花園或溫室，生長在潮濕、稍有遮陰的土上，高約 0.5 - 2 cm 左右 (Fig. 1)。本實驗用之小扭口苔種植於特有生物研

究保育中心的溫室內 (23° 49' 42.4" N 120° 48' 04.2" E)，月平均日/夜溫度為 32/27°C，給予充分澆水 (每周 3-4 次)，光量約為外界的 80%，最大光量為 1,000-1,400 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD。將生長良好之小扭口苔進行 1 cm^2 (1cm X 1cm) 之面積 (M) 取樣，並排列平整後以直尺量測植體之長度 (L)，由下列公式計算出受光植體面積 (A)，於光合作用分析儀 chamber 內平鋪量測，並於儀器系統內進行面積設定，用以計算氣體交換 (修改自王經文等，2008)。

$$M \times L = A, \text{ 受光植體面積}$$

(二) 試驗項目及方法

本次光合作用的試驗使用氣體交換及螢光光合作用分析儀 (portable gas exchange fluorescence system, GFS3000FL,

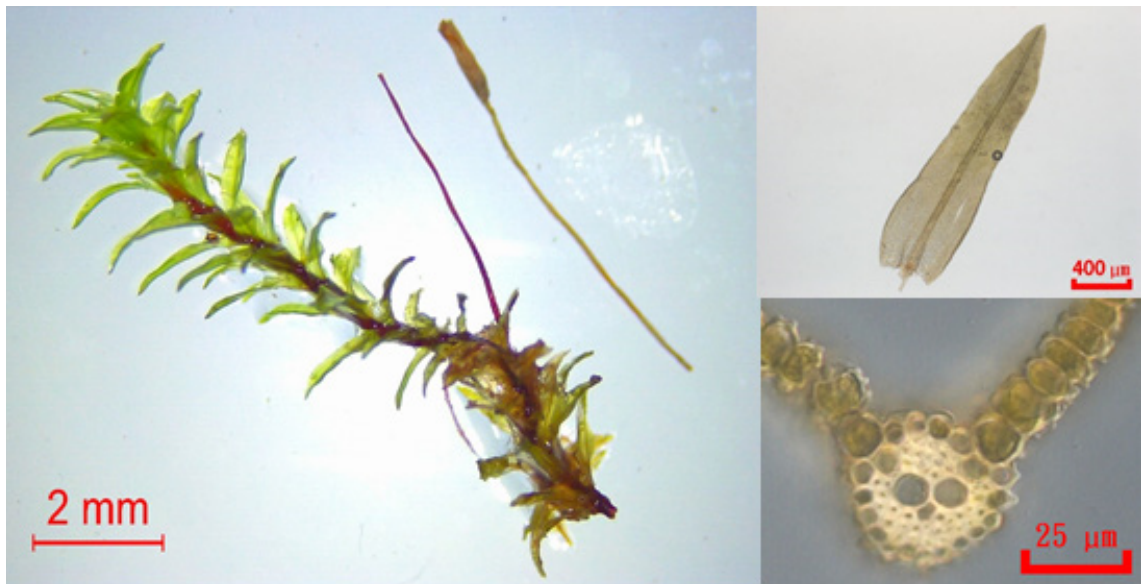


圖 1. 小扭口苔 (*Barbula indica*) 外觀及葉之微觀照片。A. 植物體。B. 葉。C. 葉橫切面，無氣孔。標本編號：K.-Y. Yao 9067。

Fig. 1. The appearance and microscopic photos of *Barbula indica*. Spreng. A. mature plant. B. blade (leaf). C. part of a cross-section of a blade, no stomata. Specimen number: K.-Y. Yao 9067.

Walz, Germany), 其基礎參數設定為：氣體流速 $750 \mu\text{mol s}^{-1}$ 、氣體混均器風扇速度 7 級、同化箱溫度 25°C 、相對溼度 75%，並用開放性系統透過緩衝瓶抽取外界 CO_2 (濃度約 380-420 ppm)。

不同光量變化之淨光合作用量測

於 2021 年 4-5 月測量，隨機取樣 1 cm^2 之小扭口苔，量測植株高度 (取樣為 3.4、3.7、4.2、4.4、4.6 cm) 後，計算受光面積後進行氣體交換之量測，將量測的數值平均，為 5 重覆。依序設定光量 0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ photosynthetic photon flux density (PPFD) 等 15 種光量，待每一光量的淨光合作用速率穩定後紀錄，並計算出下列參數 (王經文等 2020a)：

暗呼吸速率 (dark respiration rate, Rd)，為植株呼吸作用。

光量子收率 (light quantum yield, Qy)，為植株利用光能效率。

光補償點 (light compensation point, LCP)，為植株所需最低光量。

最大光合值 (maximum photosynthetic rate, Amax)，為植株最大光合作用速率。

不同光量變化之葉綠素螢光參數量測

將前述處理之小扭口苔，於設定 15 種光量變化下，進行葉綠素螢光參數量測，照光前先測量未照光前之螢光值，測定各項葉綠素螢光，並計算出下列參數 (王經文等，2020a；Demmig-Adams *et al.*, 1996; Johnson & Ruban, 2011)：

F_0 (minimum fluorescence)，代表天線系統的最小放射量。

F_m (maximum fluorescence)，其放出的最大螢光放射量，是代表天線系統及 PS II 反應中心放出的螢光總量。

F_v (variable fluorescence, $F_v = F_m - F_0$)，為暗適應後由 PSII 反應中心所放出之螢光放射量，可代表具活性之 PSII 反應中心的潛在量。

F_0' (minimum fluorescence in the light-adapted state)，照光下的最小螢光量。

F_s (the steady state fluorescence)，光照下 PSII 經由電子傳遞鏈將電子傳至 PSI 達到穩定階段的螢光放射量。

F_m' (maximum fluorescence in the light-adapted state)，光照下 PSII 關閉時最大螢光放射量。

$\text{ETR} = \Phi\text{PSII} \times 0.5 \times 0.84 \times \text{PPFD}$ ，電子傳遞速率 (electron transport rate)

$\Delta F / F_m' = (F_v' / F_m') / (F_v / F_m)$ ，實際 PSII 效率之比例

$\text{NPQ} = (F_m / F_m') - 1$ ，非光化學消散 (non-photochemical quenching)

$\text{ETR}/\text{PG} = \text{ETR}/(\text{Pn} + \text{Rd})$ ，電子傳遞速率與總光合作用速率 (gross photosynthesis rate, PG) 之比值

$P = (F_m' - F_s) / F_m'$ ，光化學消散占吸收能量的比例

$D = 1 - F_v' / F_m' = (F_m' - F_0') / F_m'$ ，為熱消散占吸收能量之比例

$E = 1 - P - D$ ，為過多能量占吸收能量之比例

3. 統計分析

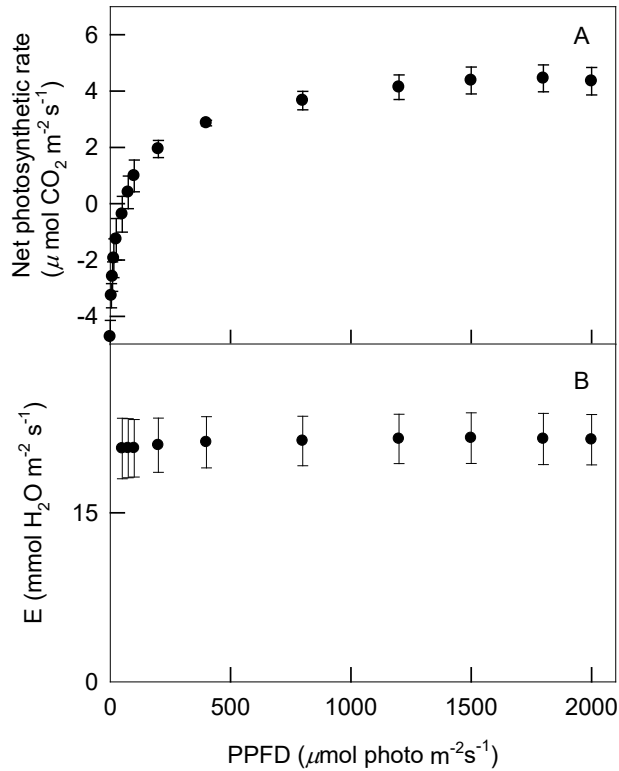


圖 2. 小扭口苔 (*Barbula indica*) 於 0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光強度變化下之淨光合作用速率 (net photosynthetic rate, Pn) (A) 與蒸散速率 (transpiration rate, E) (B)。Error bar= standard error, n = 5。

Fig. 2. The measurement of net photosynthetic rate (Pn, panel A) and transpiration rate (E, panel B) in *Barbula indica* under 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75, 100, 200, 400, 800, 1200, 1500, 1800 and 2000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Error bar = standard error. n = 5.

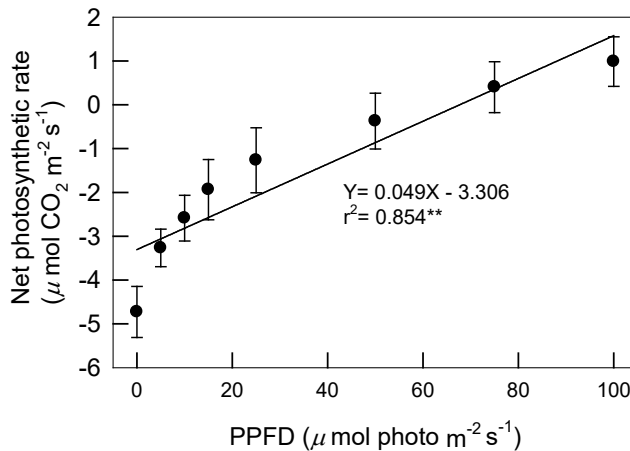


圖 3. 小扭口苔 (*Barbula indica*) 於 0、5、10、15、25、50、75 及 100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光強度下與淨光合作用速率 (net photosynthetic rate, Pn) 之線性關係。** 表示 $P < 0.01$, n = 8。

Fig. 3. The relationship between PPFD and Pn of *Barbula indica* under 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75 and 100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. **, $P < 0.01$. n = 8.

Photosynthetic parameters

Rd ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	3.31±0.48
Qy (CO ₂ /photon)	0.05±0.01
LCP ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	68.19±12.36
Amax ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	4.46±0.47

±: standard error (SE). n = 5.

表 1. 小扭口苔 (*Barbula indica*) 於 0-100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 光強度的進行氣體交換之量測暗呼吸速率 (dark respiration rate, Rd)、光量子收率 (light quantum yield, Qy)、光補償點 (light compensation point, LCP)、最大光合值 (maximum photosynthetic rate, Amax) 平均值及其 SE.

Table 1. Dark respiration rate (Rd), light quantum yield (Qy), light compensation point (LCP) and maximum photosynthetic rate (Amax) of *Barbula indica* under 0-100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

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

結果

(一) 不同光量變化之氣體交換

圖 2 所示小扭口苔在光量 800-1,200 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 時達到光飽和 (light saturation point, LSP)，因小扭口苔無氣孔構造 (圖 1)，其蒸散速率係靠擴散作用而出，穩定維持約在 21 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，而光飽點在光量 800-1,200 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。

將前述 0-100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 光量的淨光合作用速率值做線性分析 (圖 3)，發現小扭口苔的淨光合作用速率與光量變化成正比，達到顯著相關 ($P < 0.01$)，由方程式 ($Y = 0.049X - 3.306, r^2 = 0.854^{**}$)，可得小扭口苔之暗呼吸速率 (Dark respiration

rate, Rd) 為 3.31±0.48 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、光量子收率 (quantum yield, Qy) 為 0.05±0.01 CO₂/photon、光補償點 (light compensation point, LCP) 為 68.19±12.36 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 及最大淨光合作用速率 (Maximum net photosynthesis rate, Amax) 為 4.46±0.47 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (表 1)。

(二) 不同光量變化之葉綠素螢光

由圖 4 可知，小扭口苔的電子傳遞速率 (electron transport rate, ETR，圖 4A) 與非光化學消散 (NPQ，圖 4C) 會隨著光量提高而調節升高，於光量 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 達到最高，分別為 57.75±6.86 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 及 4.07±0.35，而實際 PSII 效率之比例 ($\Delta F / F_m'$ & F_v / F_m ，圖 4B) 於光量 > 1,200 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，就維持於 30% 左右，顯示其光合效率已達到飽和，而電子傳遞速率與粗光合作用速率之比值 (ETR/PG) 於光量 1,200 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 以上

時，有多餘的電子必需消耗，否則會有過剩能量的危害 (圖 4D)。

為了解電子傳遞速率 (ETR) 與光合速率 (net photosynthesis rate, Pn) 之關係，由圖 5 可知，ETR 與 Pn 為二次回歸曲線的關係 ($Y = 0.3157X + (-0.0031) X^2 - 3.523$, $r^2 = 0.982^{***}$)，達到顯著相關 ($P < 0.0001$)。顯示 ETR 的表現對於小扭口苔的 Pn 佔有相當大的影響。

為了解小扭口苔在不同光量的能量流動狀態。由圖 6 可知，在低光 (0-200

$\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 時，小扭口苔的光化學消散能量比例 P 維持在 30-60% 間；但在光量 $200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時，非光化學消散能量比例 D 已達 50%，特別在高光時，小扭口苔之非光化學消散能量比例仍逐步提升，為主要能量流向，於光量 $1,200-2,000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時占全部能量之 80%，顯示小扭口苔的光合系統已具有相當功能性的非光化學消散機制，而過剩能量比例則維持在 11-16% 間。

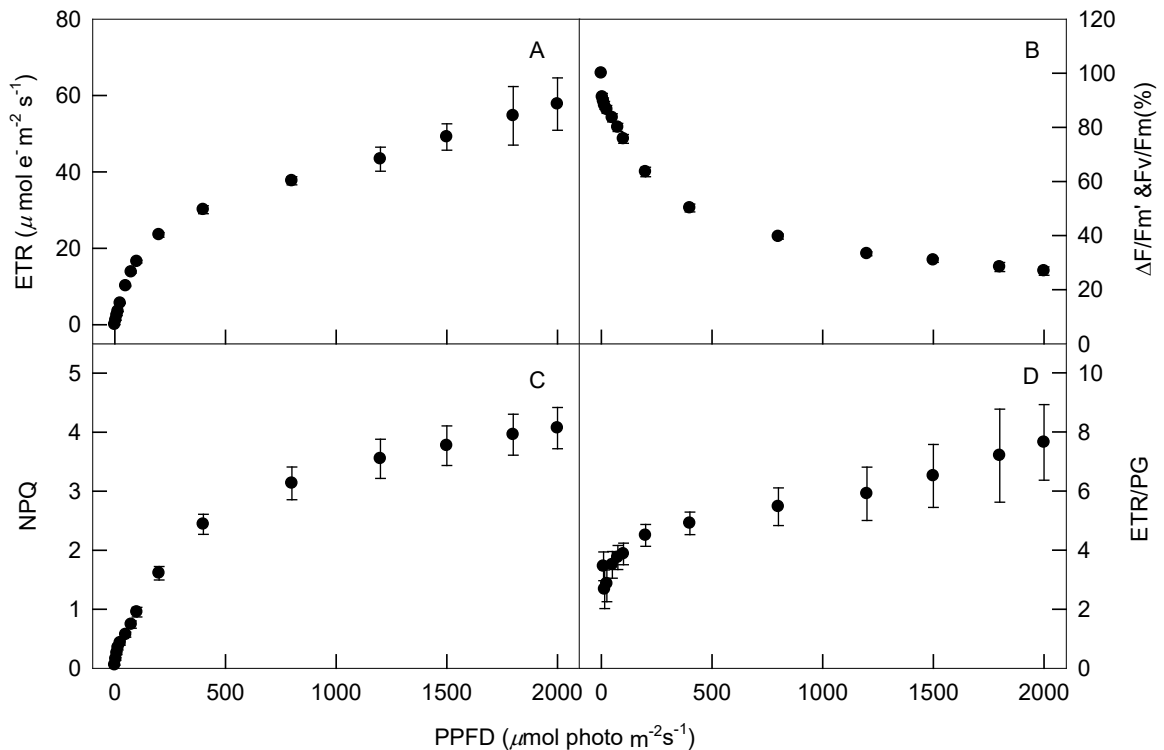


圖 4. 小扭口苔 (*Barbula indica*) 於 0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光強度變化下之電子傳遞速率 (ETR, A)、實際 PSII 效率之比例 ($\Delta F/Fm' \& Fv/Fm$, B)、非光化學消散 (NPQ, C) 與 ETR/PG (D)。Error bar= standard error, $n = 5$ 。

Fig. 4. The measurement of ETR (panel A), $\Delta F/Fm' \& Fv/Fm$ (panel B), non-photochemical quenching (panel C), and ETR/PG (panel D) in *Barbula indica* under 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75, 100, 200, 400, 800, 1200, 1500, 1800 and 2000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Error bar= standard error. $n = 5$.

討論

(一) 不同光量變化之氣體交換

在一般維管束植物中，當葉片開始暴露在光照下時，Pn 在達到最大速率之前會需要一段誘導的時間，而這種植物光誘導現象會隨著其生態區位而有所不同 (Urban *et al.*, 2007; Bai *et al.*, 2008; Wong *et al.*, 2012; Deans *et al.*, 2019)。在光合作用的誘導過程中，CO₂ 固定的延遲通常與生化和氣孔限制有關 (Bai *et al.*, 2008; Urban *et al.*, 2007)。維管束植物具有氣孔構造，可

以透過氣孔導度的控制來水分消耗 (Taiz & Zeiger, 2002)，特別處於逆境時，耐逆境植物在可忍耐的生理範圍內，可藉由嚴格的氣孔控制來提高用水效率，達到節水的目的 (王經文等, 2020a; 王經文等, 2020b; Reef & Lovelock, 2014)，因此，在氣體交換的研究中 (王經文等, 2020a; 王經文等, 2020b)，特別關注光合下降是否為氣孔因素或非氣孔因素 (光保護或光抑制)，而本試驗材料小扭口苔並未具備氣孔構造 (圖 1) 及維管束構造 (胡人亮，

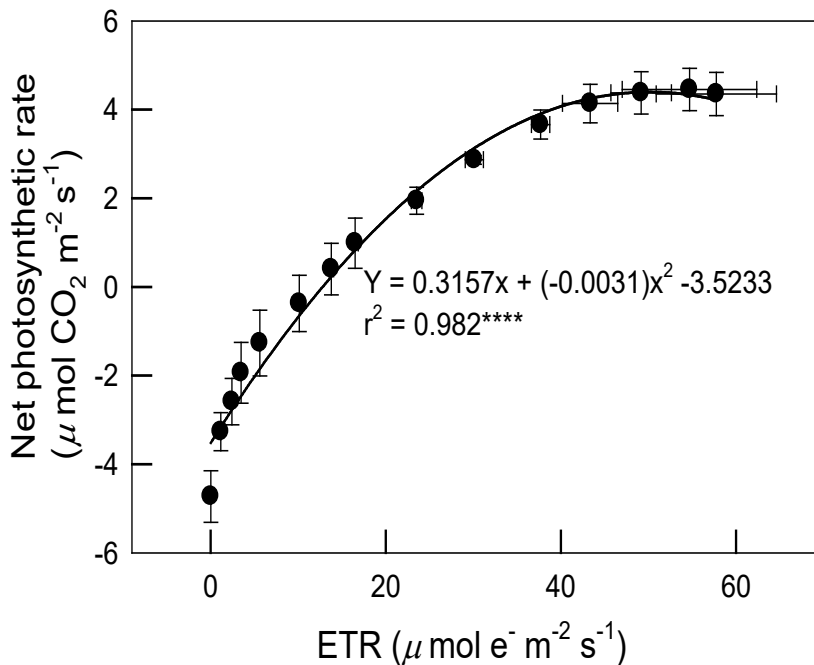


圖 5. 小扭口苔 (*Barbula indica*) 於 0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光強度變化下之電子傳遞速率 (electron transport rate, ETR) 與淨光合作用速率 (net photosynthetic rate, Pn) 之曲線關係。Error bar= standard error。**** 表示 $P < 0.0001$ 。n = 15。

Fig. 5. The relationship between ETR and Pn of *Barbula indica* under 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75, 100, 200, 400, 800, 1200, 1500, 1800 and 2000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Error bar= standard error. **** = $P < 0.0001$. n = 15.

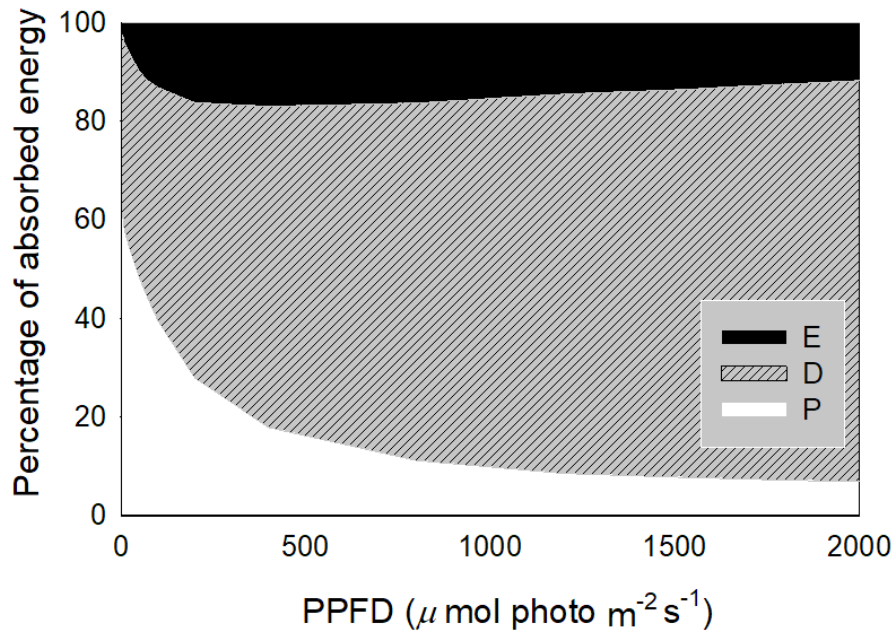


圖 6. 小扭口苔 (*Barbula indica*) 於 0、5、10、15、25、50、75、100、200、400、800、1,200、1,500、1,800 及 2,000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光強度變化下，光化學消散占吸收能量的比例 (P%)、熱消散占吸收能量之比例 (D%) 與過剩能量占吸收能量之比例 (E%) 之變化。Error bar= standard error. n = 5。

Fig. 6. The measurement of P (photochemical quenching), D (thermal quenching accounted for the proportion of absorbed energy) and E (excessive energy) in *Barbula indica* under 0, 5, 10, 15, 25, 50, 75, 100, 200, 400, 800, 1200, 1500, 1800 and 2000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Error bar= standard error. n = 5.

1987; 徐仁, 1980; Waite and Sack, 2010), 因此, 在其進行氣體交換時, 係以細胞間擴散作用的方式來進行, 故圖 2B 的蒸散速率之變化, 無論處於何種光量下皆維持固定速率 (約 $21 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。而小扭口苔不具氣孔構造使得其在非缺水逆境時, 光合系統能在缺少氣孔的因素下忠實反映光量、光質對其的影響, 對於研究光合系統功能的演進是良好的材料。

苔蘚是耐陰生物 (Glime, 2007a), 即使在光量很低下也能保有葉綠素, 甚至可以通過降低輻照度來增加葉綠素含量 (Glime, 2007a, b), 而圖 2A 可知, 小扭口苔的光飽點在光量 $800\text{-}1,200 \mu\text{mol photon}$

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 間, 相較一般陰性種有較高的光飽點, 惟此時其非光化學消散占吸收能量比例為 72-76% (圖 6), 另於低光 ($0\text{-}200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 時, 小扭口苔的光化學消散能量比例 (P) 維持在 30-60% 間 (圖 6), 顯示低光較適合其光合系統, 但仍需要進一步進行不同光量下培養的光適應性研究, 才可明確了解其較佳的光量生態棲位。

光補償點可做為植物評估耐陰能力的參考 (陳忠義和廖天賜, 2007), 大部分的陽性植物光補償點在 $10\text{-}20 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 陰性植物之光補償點在 $1\text{-}5 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Taiz & Zeiger, 2002)。而小扭

口苔光補償點為 $68.19 \pm 12.36 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，為陽性植物的特徵，而較低的 R_d ($3.31 \pm 0.48 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$)，則呈現陰性植物的特徵 (郭耀綸和賴幸榆, 2007)，而陳忠義和廖天賜 (2007) 指出當構樹 (*Broussonetia papyrifera*) 苗木培養於相對光量為 100%、40%、10% 的環境下，其光合特性 (如光補償點及最大光合值) 會隨生長環境光量提高，光合特性逐步調整為陽性，對比本試驗的小扭口苔，培養環境相對光量為 80%，這或許其部分光合特性為陽性的原因，也顯示小扭口苔為廣布存在物種的特性。

(二) 不同光量變化之葉綠素螢光

一般而言，光合作用速率與 ETR (或 ΦPSII) 會維持固定比例 (Sun *et al.*, 2007)，而 ETR 被廣泛用於評估光合活性和生產力 (Longstaff *et al.*, 2002; Carr and Björk, 2003; Lesser *et al.*, 2010)。由圖 2A 及圖 4A 可知，光合曲線與 ETR 曲線相似，進一步進行兩者二次曲線回歸分析 (圖 5)，可知兩者呈現顯著相關 ($P < 0.0001$)，這與其他維管束 C4 和 C3 植物有相似的結果 (Cheng *et al.*, 2001; Pérez-Torres *et al.*, 2007; Ripley *et al.*, 2007; Wong *et al.*, 2014)。

維管束植物對於光量變化相當敏感，在其光合作用達到穩定前，需藉由非光化學消散來保護光合系統 (Han *et al.*, 1999; Allen & Percy, 2000; Bai *et al.*, 2008; Wong *et al.*, 2012)。由圖 4C 可知 NPQ 隨著光量提高而調節升高，於光量 $2,000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 達到最高，而實際 PSII 效率

之比例 ($\Delta F/F_m'$ & F_v/F_m ，圖 4B) 於光量 $1,200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上，就維持於 30% 左右，顯示其光合效率以達到飽和，而淨光合作用 (圖 2A) 與 NPQ (圖 4C) 趨勢相似，表示隨著淨光合作用速率的增加，相對的過剩光能也在增加，需以利用 NPQ 將其消散 (圖 6)，再對照圖 4D 亦可知，於光量 $1,200-2,000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 有較高的 ETR/PG，有多餘的電子必需消耗，顯示有其他代替 CO_2 之電子接受者，也就是光呼吸或葉黃素循環，來避免 PSII 受到光傷害，這是植物體因應高光傷害主要的光保護機制 (王經文等, 2008; 王經文等, 2020a; 王經文等, 2020b; Leakey *et al.*, 2003)。由此可知，小扭口苔的光合系統功能已具備相當的非光化學消散能力，惟仍後續進一步進行光誘導試驗研究其光保護及光抑制機制，才可明確了解其較佳的光量生態棲位。

結論

經本試驗可知小扭口苔因不具有氣孔構造，呈現蒸散速率與光合作用速率脫鉤的現象，無論處於何種光量下，蒸散速率皆維持固定速率，其光合系統能在缺少氣孔的因素下反映光量、光質對其的影響，為研究光合系統功能演進的良好材料。小扭口苔同時具有較高的光飽和點及光補償點的陽性植物特徵，以及較低的 R_d 的陰性植物特徵，這或許為其廣佈型的原因之一。小扭口苔與其他維管束 C4 和 C3 植物的光合系統相似，ETR 與 Pn 呈現顯著相關且具備相當的非光化學消散

能力。藉由葉綠素螢光量測的技術，具方便、快速及非破壞性等優點，可藉此監測苔蘚植物生態生理的狀態，有助了解光合系統的演化並開發新的應用於這類廣泛存在的苔蘚植物。

誌謝

感謝由行政院農業委員會特有生物研究保育中心主管一般科技計畫 - 都市林地衣苔蘚調查、空污應用及綠屋頂植栽配置研究 (110 農科 -7.1.3- 生 -W1) 與行政院農業委員會林業試驗所 - 植物方舟計畫提供經費支持本研究，謹獻上敬意。

參考文獻

- 王經文、廖天賜、陳忠義、楊凱愉、林睿思、陳宜敏、許立勳 (2008) 木賊葉木麻黃苗木對水分逆境之反應。林業研究季刊 30(2) : 31-44。
- 王經文、翁韶良、廖天賜、陳明男、陳忠義 (2020a) 水筆仔苗木於不同鹽度處理下光合誘導反應之探討。林業研究季刊 42(2) : 91-10。
- 王經文、廖天賜、翁韶良、陳明男、陳忠義 (2020b) 紅海欖苗木於不同鹽度處理下光合作用光保護機制之探討，中華林學季刊 53(1) : 33-54。
- 胡人亮 (1987) 苔蘚植物學。高等教育出版社，北京。465 頁。
- 徐仁 (1980) 生物史 (二)，植物的發展。科學出版社，北京。
- 施定基、王起華、徐黎 (1983) 滿江紅魚腥藻 (*Anabaena azollae*) 對光能的吸收與傳遞。植物學集刊 (1) : 207-215。
- 陳忠義、廖天賜 (2007) 構樹苗木對光度之生理反應。林業研究季刊 29(3) : 15-26。
- 郭耀綸、賴幸榆 (2007) 南仁山森林不同耐陰性樹苗光合作用性狀及其對光量的可塑性。國家公園學報 18(1) : 11-21。
- Allen, M. T. and R. W. Pearcy. 2000. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. *Oecologia* 122(4): 470-478.
- Bai, K. D., D. B. Liao., D. B. Jiang and K. F. Cao. 2008. Photosynthetic induction in leaves of co-occurring *Fagus lucida* and *Castanopsis lamontii* saplings grown in contrasting light environments. *Trees* 22(4): 449-462.
- Belnap, J. and O. L. Lange. 2001. Biological soil crusts: structure, function, and management. Springer, Berlin. pp. 3-30.
- Bowker, M. A. 2007. Biological soil crusts rehabilitation in theory and practice: an underexploited opportunity. *Restoration Ecology* 15(1): 13-23.
- Breen, K. and E. Levésque. 2006. Proglacial succession of biological soil crusts and vascular plants: biotic interactions in the high arctic. *Canadian Journal of Botany* 84(11): 1714-1731.
- Carbonera, D., C. Gerotto, B. Posocco, G. M. Giacometti and T. Morosinotto. 2012. NPQ activation reduces chlorophyll triplet state formation in the moss

- Physcomitrella patens*. *Biochimica et Biophysica Acta* 1817(9): 1608-1615.
- Carr, H. and M. Björk. 2003. A methodological comparison of photosynthetic oxygen evolution and estimated electron transport rate in tropical *Ulva* (Chlorophyceae) species under different light and inorganic carbon conditions. *Journal of Phycology* 39(6): 1125-1131.
- Cheng, L., L. H. Fuchigami and P. J. Breen. 2001. The relationship between photosystem II efficiency and quantum yield for CO₂ assimilation is not affected by nitrogen content in apple leaves. *Journal of Experimental Botany* 52(362): 1865-1872.
- Cove, D., M. Bezanilla, P. Harries and R. Quatrano. 2006. Mosses as model systems for the study of metabolism and development. *Annual Review of Plant Biology* 57: 497-520.
- Deans, R. M., T. J. Brodribb, F. A. Busch and G. D. Farquhar. 2019. Plant water-use strategy mediates stomatal effects on the light induction of photosynthesis. *New Phytol* 222(1): 382-395.
- Demmig-Adams, B. and W. W. Adams III. 1996. The role of the xanthophyll cycle carotenoids in protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science* 1: 21-26.
- Eldridge, D.J. and R. S. B. Greene. 1994. Microbiotic soil crust: a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Research* 32(3):389-415.
- Evans, R. D. and J. R. Johansen. 1999. Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18(2):183-225.
- Gerotto, C, A. Alboresi, G. M. Giacometti, R. Bassi and T. Morosinotto. 2011. Role of PSBS and LHCSR in *Physcomitrella patens* acclimation to high light and low temperature. *Plant, Cell and Environment* 34(6): 922-932.
- Glime, J. M. 2007a. The shade plants. In: *Bryophyte Ecology vol 1. Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <http://www.bryocol.mtu.edu>.
- Glime, J. M. 2007b. Adaptations for shade. In: *Bryophyte Ecology vol 1. Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <http://www.bryocol.mtu.edu/>.
- Gorham, E. 1991. Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications* 1(2): 182-195.
- Han, Q., E. Yamaguchi, N. Odaka and Y. Kakubari. 1999. Photosynthetic induction responses to variable light under field conditions in three species grown in the gap and understory of a *Fagus crenata* forest. *Tree Physiology* 19(10): 625-634.
- Johnson, M. P. and A. V. Ruban. 2011. Restoration of rapidly reversible photoprotective energy dissipation in the absence of PsbS protein by enhanced Δ pH. *Journal of Biological Chemistry*

- 286(22): 19973-19981.
- Lagerstrom, A., M. C. Nilsson, O. Zackrisson and D. A. Wardle. 2007. Ecosystem input of nitrogen through biological fixation in feather mosses during ecosystem retrogression. *Functional Ecology* 21(6): 1027-1033.
- Lavaud, J. and B. Lepetit (2013) An explanation for the inter-species variability of the photoprotective non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in diatoms. *Biochim Biophys Acta* 1827(3): 294–302.
- Leakey, A. D. B., M. C. Press and J. D. Scholes. 2003. High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant, Cell and Environment* 26(10): 1681-1690.
- Lesser, M.P., M. Slattery, M. Stat, M. Ojimi, R. D. Gates and A. Grottole. 2010. Photoacclimatization by the coral *Montastraea cavernosa* in the mesophotic zone: light, food, and genetics. *Ecology* 91(4): 990-1003.
- Longstaff, B.J., T. Kildea, J. W. Runcie, A. Cheshire, W. C. Dennison, C. Hurd, T. Kana, J. A. Raven and A. W. D. Larkum. 2002. An in situ study of photosynthetic oxygen exchange and electron transport rate in the marine macroalga *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *Photosynthesis Research* 74(3): 281-293.
- Marleau, J. N., Y. Jin, J. G. Bishop, W. F. Fagan and M. A. Lewis. 2011. A stoichiometric model of early plant primary succession. *The American Naturalist* 177(2):233-245.
- Maxwell, K. and G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *J Exp Bot* 51(345): 659–668.
- Müller, P., X. P. Li and K. K. Niyogi. 2001. Non-photochemical quenching: A response to excess light energy. *Plant Physiol* 125: 1558–1566.
- Nilkens, M., E. Kress and P. Lambrev. 2010. Identification of a slowly inducible zeaxanthin-dependent component of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence generated under steady-state conditions in Arabidopsis. *Biochim Biophys Acta* 1797(4):466–475.
- Pérez-Torres, E., L. A. Bravo, L. J. Corcuera and G. N. Johnson. 2007. Is electron transport to oxygen an important mechanism in photoprotection? Contrasting responses from Antarctic vascular plants. *Physiologia Plantarum* 130(2): 185-194.
- Reef, R. and C.E. Lovelock. 2014. Regulation of water balance in mangroves. *Annals of Botany* 115(3): 327-331.
- Ripley, B.S., M. E. Gilbert, D. G. Ibrahim and C. P. Osborne. 2007. Drought constraints on C4 photosynthesis: Stomatal and metabolic limitations in C3 and C4 subspecies of *Alloteroopsis semi-alata*. *Journal of Experimental Botany* 58(6): 1351-1363.
- Sun, G., X. P. Zeng, X. J. Liu and P. Zhao. 2007. Effects of moderate high-temperature stress on photosynthesis in

- three saplings of the constructive tree species of subtropical forest. *Acta Ecologica Sinica* 27(4):2393-1290.
- Taiz, L., E. Zeiger, I. M. Møller and A. Murphy. 2014. *Plant physiology and development*. 6rd ed. Sinauer Associates, Sunderland. USA. pp. 234-236.
- Thornton, L. E., N. Keren, I. Ohad and H. B. Pakrasi. 2005. *Physcomitrella patens* and *Ceratodon purpureus*, mosses as model organisms in photosynthesis studies. *Photosynthesis Research* 83(1): 87–96.
- Urban, O., M. Kořvancová, M. V. Marek and H. K. Lichtenthaler. 2007. Induction of photosynthesis and importance of limitations during the induction phase in sun and shade leaves of five ecologically contrasting tree species from the temperate zone. *Tree Physiology* 27(8): 1207-1215.
- Waite, M. and L. Sack. 2010. How does moss photosynthesis relate to leaf and canopy structure? Trait relationships for 10 Hawaiian species of contrasting light habitats. *New Phytologist* 185(1): 156-172.
- Wong, S. L., C. W. Chen, H. W. Huang and J. H. Weng. 2012. Using combined measurements for comparison of light induction of stomatal conductance, electron transport rate and CO₂ fixation in woody and fern species adapted to different light regimes. *Tree Physiology* 32(5): 535-544.
- Wong, S. L., C. W. Chen, M. Y. Huang and J. H. Weng. 2014. Relationship between photosynthetic CO₂ uptake rate and electron transport rate in two C4 perennial grasses under different nitrogen fertilization, light and temperature conditions. *Acta Physiologiae Plantarum* 36(4): 849-857.
- Yan, Q., L. Zhao, W. Wang, X. Pi, G. Han, J. Wang, L. Cheng, Y. K. He, T. Kuang, X. Qin, S. F. Sui and J. R. Shen. 2021. Antenna arrangement and energy-transfer pathways of PSI–LHCI from the moss *Physcomitrella patens*. *Cell Discovery* 7: 10.