

# 利用光化學反射指數推估在高、低海拔生長之台灣二葉松 在不同季節之光合作用效率

## Using photochemical reflectance index to estimate photosynthetic light-use efficiency of *Pinus taiwanensis* in high and low elevation in different seasons

翁韶良<sup>1</sup> 賴冠名<sup>2</sup> 翁仁憲<sup>3,\*</sup>

Shau-Lian Wong<sup>1</sup>, Kuan-Ming Lai<sup>2</sup> and Jen-Hsien Weng<sup>3,\*</sup>

<sup>1</sup> 行政院農業委員會特有生物研究保育中心 55224 南投縣集集镇民生東路 1 號

<sup>2</sup> 64049 雲林縣斗六市正心路 1 號

<sup>3</sup> 中國醫藥大學 40402 台中市學士路 91 號

<sup>1</sup> Endemic Species Research Institute, Jiji, Nantou, Taiwan

<sup>2</sup> Cheng-Hsin Rd., Tou-liu, Yun-lin County, Taiwan.

<sup>3</sup> China Medical University, Taichung, Taiwan

\*通訊作者: jhweng@mail.cmu.edu.tw

\*Corresponding author: jhweng@mail.cmu.edu.tw

### 摘 要

本研究以台灣廣範圍海拔分布，且具純林之主要針葉樹種—台灣二葉松(*Pinus taiwanensis* Hay.)為對象，探討在不同季節及海拔塔塔加(約2,600 m)及惠蓀林場(約800 m)之光合作用光利用效率[photosynthetic light-use efficiency, LUE = 光合速率/光合光子流密度 (photosynthetic photon flux density, PPFd)]與葉片反射光譜[光化學反射指數(photochemical reflectance index, PRI), =  $(R_{531}-R_{570}) / (R_{531}+R_{570})$ ]之關係，以開發簡單、迅速、有效且能用於不同海拔植物之同化能力評估及監測技術。結果顯示，PRI及LUE均會隨光度(PPFD)之增加及溫度之下降而降低。在光度相同之情況下，將在不同季節及海拔所測得之資料合併分析時，LUE與PRI間呈顯著之正相關，兩者

間迴歸方程式之截距及斜率各與PPFD呈顯著之曲線負相關。經複迴歸分析可得到方程式，即： $LUE = 6.505 - 1.470 \cdot \ln(PPFD) + 0.084 \cdot [\ln(PPFD)]^2 + 70.606 \cdot PRI - 16.696 \cdot \ln(PPFD) \cdot PRI + 0.996 \cdot [\ln(PPFD)]^2 \cdot PRI$ , ( $r^2 = 0.910$ ,  $P < 0.001$ )。將實測之PPFD與PRI代入上式中，便可得LUE之推估值。經單相關迴歸分析發現此推估值與實測值間呈極顯著之直線正相關，其判斷係數數( $r^2$ )高達0.912( $P < 0.001$ )，而且迴歸方程式也接近 $X=Y$ ，故可利用上述方程式並以容易測得之PPFD與PRI來推估台灣二葉松在不同海拔、季節及光度下之光合效率變化。

## Abstract

We investigated the relationship between photosynthetic light-use efficiency [LUE, = (photosynthetic rate) / (photosynthetic photon flux density, PPFD)] and the photochemical reflectance index [PRI, = (R531 - R570)/(R531 - R570)] of pine needles (*Pinus taiwanensis* Hay.) under different PPFD at high (2,600 m a.s.l) and low-elevation (800 m a.s.l) sites through different seasons. Results indicate that both PRI and LUE decreased with the increasing of PPFD and the decreasing of temperature. When data obtained at different elevations and seasons were pooled for analysis, at a given level of illumination, LUE always showed a significant positive correlation with PRI. Because both the intercept and slope of LUE–PRI equation showed a negative regression with PPFD, an empirical regression model, i.e.  $LUE = 6.505 - 1.470 \cdot \ln(PPFD) + 0.084 \cdot [\ln(PPFD)]^2 + 70.606 \cdot PRI - 16.696 \cdot \ln(PPFD) \cdot PRI + 0.996 \cdot [\ln(PPFD)]^2 \cdot PRI$ , can be appropriate for multiple regression analysis ( $r^2 = 0.910$ ,  $P < 0.001$ ). Based on the close correlation between the estimated and measured LUE ( $Y = 1.001 \cdot X - 0.002$ ,  $r^2 = 0.912$ ,  $P < 0.001$ ), we conclude this empirical regression model can be used to simulate the seasonal and diurnal variations of LUE for *P. taiwanensis* under varied PPFD grown at high- and low-elevation sites.

**關鍵詞**：海拔、葉片反射光譜、光合效率、台灣二葉松、季節

**Key words** : altitude, leaf spectral reflectance, photosynthetic light-use efficiency, pine, season.

收件日期：2013年07月08日

接受日期：2013年08月15日

Received: July 08, 2013

Accepted: August 15, 2013

## 前 言

台灣之面積雖然不大，卻擁有複雜之生物

棲地，如從平地到海拔近4,000 m之高山，高度每升高100 m，氣溫約降低0.5 °C。年降雨量也可從澎湖之1,000 mm至山區之3,000 mm以

上，再加上坡度及坡向之影響益形複雜。各種生物爲了適應不同海拔之環境，在形態、生理及生態適應上亦有不同之表現，因此擁有相當高歧異度之生物相。如此多樣化之環境是探討生物生態生理之良好場所，也是國外文獻所無法概括，因此建立本土植物之生態生理資料有其必要性。是故亟需開發簡單、迅速、確實又能在野外測定之方法。

然植物生產力對生態系之影響很大，光合能力是影響生產力之重要因子。但是光合能力之測定非但器材昂貴、笨重，過程又繁瑣，因此不易在野外，尤其在山區進行測定。若能以較簡單之方法，尤其是遙感測定之推估方式，將對生態生理研究及長期生態監測有莫大助益。幾種較容易之光合能力推估方法中，尤以葉綠素螢光及葉片反射光譜較常爲學者所採用。利用反射光譜推估光合能力之原理可分幾個方面，其一爲植物葉片所含色素，在不同環境下，植物如遇溫度改變，或缺水等逆境時，其葉片之色素及生理機能會發生改變，也會影響其光合能力及反射光譜。

近年來，學者發現一種葉片反射光譜指數—光化學反射指數[photochemical reflectance index, PRI,  $= (R_n - R_m) / (R_n + R_m)$ ],  $n$ 、 $m$ 各爲570 nm及531 nm波長之反射率]可在不同環境條件下，反映出葉片之光合效能。其原理爲葉片所吸收之光能並非全部能用於光合作用，多餘的光能若無法消散則會引起光抑制(photoinhibition)，而降低葉片之光合效能(Weng *et al.* 2012)。然而，葉綠體通常會利用葉黃素循環(xanthophyll cycle)，藉由葉黃素之改變來消散過剩光能(Li *et al.* 2000; Adams *et al.* 2004; Holt *et al.* 2005)。而葉黃素之改變程度，即過剩光能之消散情形可藉由PRI值之變化程度偵知(Gamon *et al.* 1992)。由於逆境越嚴

重，光合效能越會受到抑制，導致產生較多之過剩光能，葉黃素循環色素及PRI之改變程度便會越大。包括作者等(Weng *et al.* 2006a, 2006b, 2009)及其他研究者(Penuelas *et al.* 1995; Gamon *et al.* 1997; Nichol *et al.* 2000; Zarco-Tejada *et al.* 2000 a,b; Guo and Trotter, 2004; Nakaji *et al.* 2006)之研究結果均顯示，PRI值和光合作用效能間具有良好之相關性。此外，Gamon *et al.* (1997)、Nichol *et al.* (2000)、Zarco-Tejada *et al.* (2000a,b)及Suárez *et al.* (2008)在不同樹種之葉片反射光譜分析中發現，不論是近距離葉片之測量、空中測量或是模擬高空測量，甚至衛星資料分析(Garbulsky *et al.* 2008)，其PRI值和光合效率間均具有一定程度之相關。另一方面，當光度改變時，光合效能及PRI值均會隨之而變(Peguero-Pina *et al.* 2008)，因此亦以生理指數(physiological reflectance index, Gamon *et al.* 1992; Peguero-Pina *et al.* 2008)稱之。

近年來包括作者等在內之研究者(Nakaji *et al.* 2006; Nichol *et al.* 2006; Weng *et al.* 2010, 2012)發現，PRI值除了受到葉黃素循環色素之影響外，尚會受到葉綠素含量及溫度所干擾。爲了排除葉綠素及溫度對光合效能—PRI值間關係之干擾，Nakaji *et al.* (2006)及作者等分別建議將測得之PRI值減去測定日在各種光度下測得之PRI平均值(Nakaji *et al.* 2006)，或減去測定日黎明所測得之PRI值(Weng *et al.* 2006a)加以校正。但是此兩種方式在實務上並不可行，因爲會受到天候及測定時段之影響，且在各種光度下之PRI平均值並不容易測得，另黎明又難以在自然光下測得葉片之反射光譜。

最近我們發現，將在不同季節及海拔所測得之資料合併分析時，儘管在測定時之溫度及葉綠素含量差異很大，但在光度相同之情況

下，其光系統II效能(PSII efficiency)與PRI間即呈顯著之正相關。兩者間迴歸方程式之截距及斜率各與光度[光合電子流密度，[photosynthetic photon flux density (PPFD)]間呈顯著之曲線負相關。經由迴歸分析便可得到方程式： $PSII\ efficiency = c + d \cdot (\ln PPFD) + e \cdot (\ln PPFD)^2 + f \cdot PRI + g \cdot (\ln PPFD) \cdot PRI + h \cdot (\ln PPFD)^2 \cdot PRI$ ，再將實測之PPFD與PRI代入上式中，便可得到光系統II效能之推估值(Weng *et al.* 2010, 2012)。經單相關分析發現，無論是在人工光下，或自然光下，此推估值與實測值間呈極顯著之直線正相關，而且迴歸方程式也接近 $X=Y$ ，故可利用上式，以容易測得之PPFD與PRI來推估不同葉色葉片在不同溫度及光度，甚至不同海拔及季節之光系統II效能(Weng *et al.* 2010, 2012)。

由於以上研究只探討光合作用中，光系統II效能與PRI之關係，尚未探討葉片之固碳效率。為了進一步探討植物之固碳效率與PRI值之關係，本研究以分布於台灣廣範圍海拔(750–3,000 m)之常綠針葉樹—台灣二葉松(*Pinus taiwanensis*)為對象，探討在不同海拔及季節(唯夏季因颱風及豪大雨影響路況而較少測定)之溫度及光度下，以PPFD與PRI來推估葉片光合作用固碳效率之準確性。

## 材料與方法

### 一、測定地點及對象

以生長在塔塔加(23°29' N, 120°53' E, 2,600m高海拔)及惠蓀林場(24°02' N, 120°59' E, 800m, 低海拔)東南坡面開闊處，約10年生，3m高之台灣二葉松(*Pinus taiwanensis* Hay.)一年生枝條為測定對象。

### 二、測定時間、項目及方法

測定自2003年秋至2006年春為止，主要於秋季及冬季至春季時段在現場進行，夏季因颱風及豪大雨影響路況而較少測定。在測定季節，於測定當日之黎明，在現場剪取1年生枝條，每株剪取一枝條後，立即浸於水中再修剪一次使切口不離水，並以透氣膠帶及厚紙板固定針葉，然後攜往距採集地約100m(塔塔加)或300m(惠蓀林場)處，於7:00~15:00進行葉片反射光譜及光合作用固碳效率之測定。

葉片反射光譜之測定係以幻燈機作為光源，將台灣二葉松針葉以200、400、800、1,200及2,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD之人工光照20 min後，在光照下，以可攜式反射光譜儀(CI-700, CID, Inc., USA)之葉片夾夾住針葉之測定部位，測得台灣二葉松針葉在189 nm至883 nm間之反射光譜值(波距約為0.2 nm至0.3 nm)。經公式計算後求得PRI值( $PRI = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$ ) (Gamon *et al.* 1990)。光合速率係以可攜帶式之開放氣體交換系統(LI-6400, Li-Cor Inc, USA)，配合6400-02B型同化箱及人工光源(6400-02, Li-Cor Inc.)，測得台灣二葉松針葉之CO<sub>2</sub>固定速率。從200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD開始照射，每隔2 min紀錄一次直至CO<sub>2</sub>固定值趨穩(約20 min)為止。然後以同法依續測定400、800、1,200及2,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD之CO<sub>2</sub>固定值。以上測定共使用4個枝條，以每枝條之測定值作為每一重複之值。

由於塔塔加地區及惠蓀林場缺乏長期之氣象觀測資料，故以鄰近且海拔相近之中央氣象局-阿里山氣象站(23°31' N, 120°48' E, 2,408 m)及日月潭氣象站(23°52' N, 120°57' E, 1,014 m)所測得之氣溫為基準。因為在中台灣，海拔每增加100 m氣溫約降低0.5°C (Weng *et al.* 2006b)，故本研究以阿里山氣象測站所得之氣

溫減去1°C作為塔塔加之氣溫，並以日月潭氣象測站所得之氣溫加上1°C作為惠蓀林場之氣溫(Weng *et al.* 2006b)。

### 結 果

圖1顯示在塔塔加，測定日之日平均溫在3.6至13°C之間，而最低溫在-1.6至9.1°C之間。

在惠蓀林場則於12.5至24.9°C及9.7至22.2°C之間。在2,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD光度下所測得之光合速率( $P_{2000}$ )於高溫時較高，低溫時較低。而在同光度下，PRI之變化與 $P_{2000}$ 類似。至於葉綠素含量之變化，在塔塔加時會因低溫而大幅降低，但在惠蓀林場則反在高溫季節有較低之趨勢。

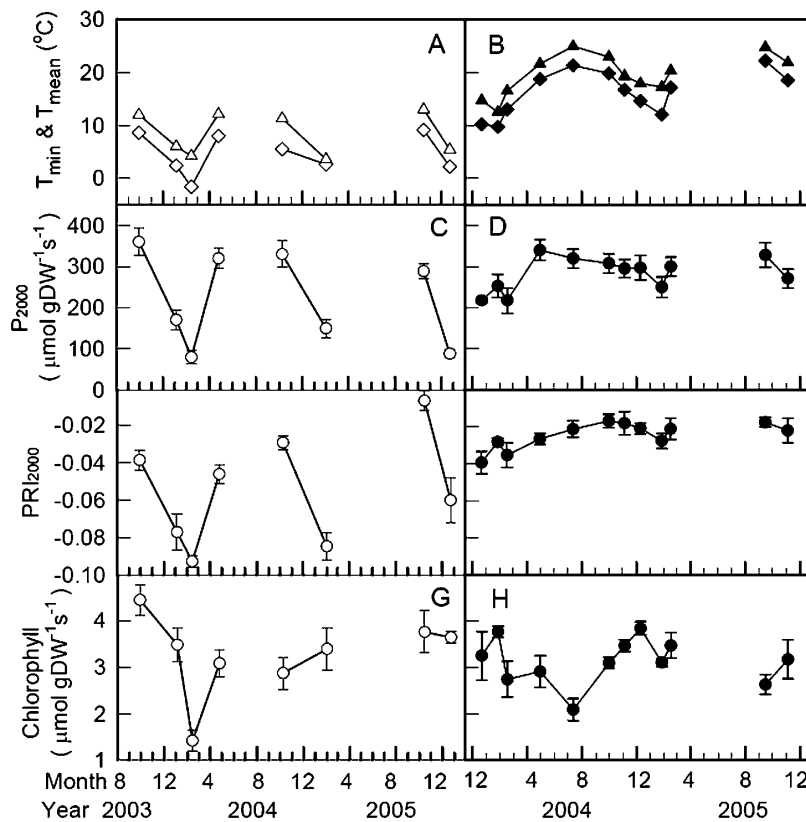


圖 1. 於高海拔(空心記號)及低海拔(實心記號)各測定日之日均溫(Δ 及 ▲)與最低溫(◇及◆)，台灣二葉松之葉綠素含量及其在2,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD下之光合速率( $P_{2000}$ )與光化學反射指數( $\text{PRI}_{2000}$ )之季節變化(○及●)。數值為平均±標準機差；樣本數 = 4。

Fig. 1. Mean (Δ and ▲) and minimum (◇ and ◆) daily temperatures of each measuring day at high- (open symbols) and low-elevation (closed symbols) sites, seasonal variations in photosynthetic rate and photochemical reflectance index under 2,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD ( $P_{2000}$  and  $\text{PRI}_{2000}$ ) as well as chlorophyll content of *Pinus taiwanensis* (○ and ●). Values are means ± SE;  $n = 4$ .

至於在不同光度下，光合速率、光合作用之光利用效率 (photosynthetic light-use efficiency, LUE, 即每單位PPFD之光合效率) 及PRI之變化情形，則以選自3天，分別代表在低溫(當日低溫為2.2°C, 2005年12月23日於塔塔加), 中低溫(10.2°C, 2003年10月22日於惠蓀林場)及中溫(18.7°C, 2004年4月於惠蓀林場)之結果示於圖2。圖中顯示，光合速率會隨PPFD增加呈漸近線上升，而LUE及PRI則隨PPFD上升而下降。惟在高溫下，光合速率、LUE及PRI等三者均較高，而在低溫下則反之。

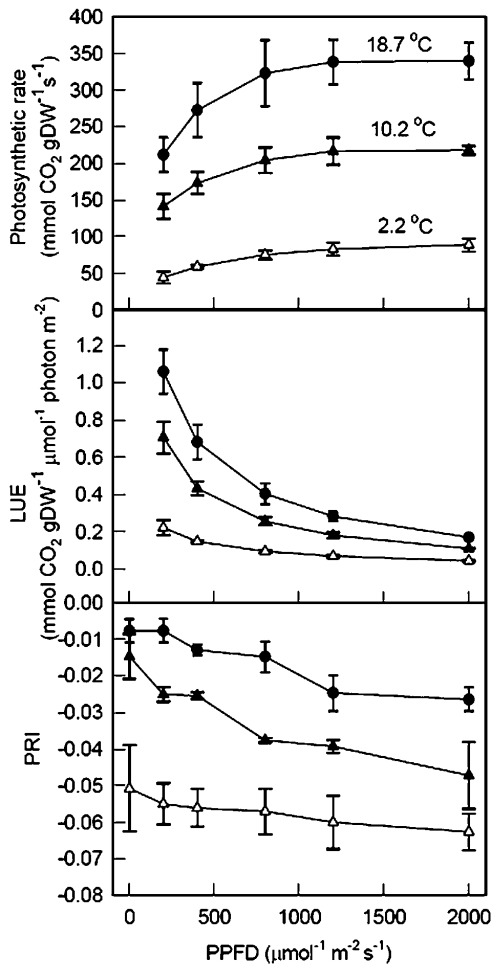


圖 2. 在高海拔及低海拔生長之台灣二葉松於

不同季節，其光合速率、光合作用光利用效率 (LUE, 光合速率/光合光子流密度) 及光化學反射指數 (PRI) 之典型光反應曲線。PPFD: 光合光子流密度。實心圓: 2004 年 4 月 30 日於低海拔測得(測定當日最低溫為 18.7°C); 實心三角形: 2003 年 12 月 22 日於低海拔測得 (10.2°C), 空心三角形: 2005 年 12 月 23 日於高海拔測得(2.2°C)。數值為平均±標準機差; 樣本數 = 4。

**Fig. 2.** Typical light-response curves of photosynthetic rate, photosynthetic light-use efficiency (LUE, photosynthetic rate/PPFD) and photochemical reflectance index (PRI) of *Pinus taiwanensis* at high- and low-elevation sites in different seasons. PPFD: photosynthetic photon flux density. Symbols: ● = measured on Apr. 30 2004 at low-elevation site (minimum air temperature of measuring day was 18.7 °C), ▲ = measured on Dec. 22 2003 at low-elevation site (10.2 °C), Δ = measured on Dec. 23 2005 at high-elevation site (2.2 °C). Values are means ± SE; n = 4.

圖3則顯示此3天在不同光度下所測得之LUE與PRI之關係，在同一天內，LUE會隨PRI上升而增加，兩者間之關係呈顯著之曲線相關 ( $P < 0.01-0.05$ )。而於較高溫度下測定時，LUE與PRI間相關曲線之X-截距會較高。將此3天之資料合併分析時，LUE與PRI間之相關性即會大幅降低。惟由圖3之虛線可看出，在相同光度下比較不同測定日之結果時，則發現LUE會隨PRI之增加而上升。

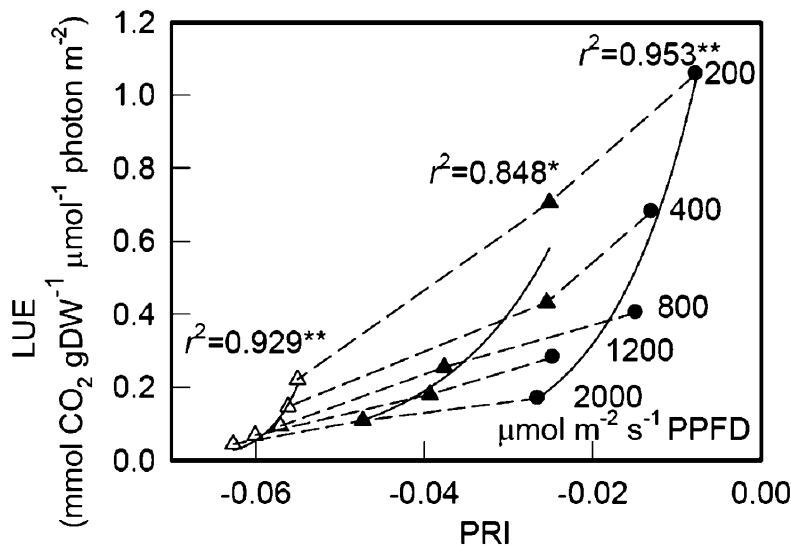


圖 3. 在高海拔及低海拔生長之台灣二葉松於不同季節，在5種不同光合光子流密度(PPFD)下，其典型光合作用光利用效率(LUE，光合速率/光合光子流密度)與光化學反射指數(PRI)之關係。PPFD：光合光子流密度。實心圓：2004年4月30日於低海拔測得(測量當日最低溫為18.7℃)；實心三角形：2003年12月22日於低海拔測得(10.2℃)，空心三角形：2005年12月23日於高海拔測得(2.2℃)。\*及\*\*：P<0.05及P<0.01。

Fig. 3. Typical relationship between photosynthetic light-use efficiency (LUE, photosynthetic rate/PPFD) and photochemical reflectance index (PRI) of *Pinus taiwanensis* measured under 5 levels of photosynthetic photon flux density (PPFD) at high- and low-elevation sites in different seasons. Symbols: ● = measured on Apr. 30 2004 at low-elevation site (minimum air temperature of measuring day was 18.7 °C), ▲ = measured on Dec. 22 2003 at low-elevation site (10.2 °C), Δ = measured on Dec. 23 2005 at high-elevation site (2.2 °C). \* and \*\* = P < 0.05 and 0.01, respectively.

圖4顯示，將不同海拔及季節所測得之資料合併分析時，只要在光度(PPFD)相同之情況下，LUE與PRI之間即呈顯著之正相關，而兩者間之斜率會隨光度增加而趨緩，截距亦降低，並各與PPFD間呈顯著之曲線負相關(圖5)。在此嘗試由PRI及PPFD來推估光合作用效率，即LUE與PRI間之回歸方程式可由式(1)來表示，式(1)之截距(a)與斜率(b)與PPFD間之關係可由式(2)及式(3)來表示。而結合了式

(1)-(3)，便可得到LUE與PPFD及PRI間之關係式(4)。而經由複迴歸分析便可得到式(4)中之各項係數(式5)。再將實測PPFD與PRI代入式(5)中，便可得到LUE之推估值。圖6顯示，此推估值與實測值間呈極顯著之直線正相關( $r^2=0.912$ ,  $P<0001$ )，而且迴歸方程式也接近 $X=Y$ ，故可利用式(5)以容易獲得之PPFD與PRI來推估台灣二葉松在不同海拔、季節及光度下之光合作用效率變化。

$$LUE = a + b \cdot PRI \tag{1}$$

$$a = c + d \cdot \ln(PPFD) + e \cdot [\ln(PPFD)]^2 \tag{2}$$

$$b = f + g \cdot \ln(PPFD) + h \cdot [\ln(PPFD)]^2 \tag{3}$$

$$LUE = c + d \cdot \ln(PPFD) + e \cdot [\ln(PPFD)]^2 + f \cdot PRI + g \cdot \ln(PPFD) \cdot PRI + h \cdot [\ln(PPFD)]^2 \cdot PRI \tag{4}$$

$$LUE = 6.505 - 1.470 \cdot \ln(PPFD) + 0.084 \cdot [\ln(PPFD)]^2 + 70.606 \cdot PRI - 16.696 \cdot \ln(PPFD) \cdot PRI + 0.996 \cdot [\ln(PPFD)]^2 \cdot PRI \quad R^2 = 0.910 (P < 0.001) \tag{5}$$

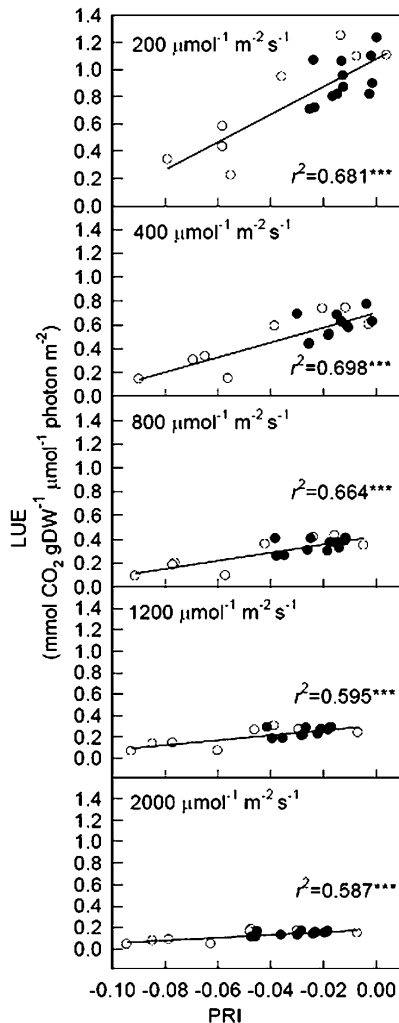


圖 4. 在高海拔(空心圓形)及低海拔(實心圓形)生長之台灣二葉松，於多個季節在5種光合光子流密度下，其光合作用光利用效率(LUE，光合速率/光合光子流密度)與光化學反射指數(PRI)之關係。測量日之最低溫介於-1.6-22.2 °C

間，葉綠素濃度介於1.4-4.5 mg gDW<sup>-1</sup> mg。每一點代表4重複之平均值。\*\*\*: P < 0.001。

Fig. 4. Relationships between photosynthetic light-use efficiency (LUE, photosynthetic rate/PPFD) and photochemical reflectance index (PRI) of *Pinus taiwanensis* measured under 5 levels of photosynthetic photon flux density (PPFD) at high-(○) and low-elevation (●) sites across many seasons. Daily minimum temperatures of measuring days and needle chlorophyll concentration ranged -1.6-22.2 °C and 1.4-4.5 mg gDW<sup>-1</sup> mg, respectively. Each point represents the mean value of 4 replications. \*\*\* = P < 0.001.

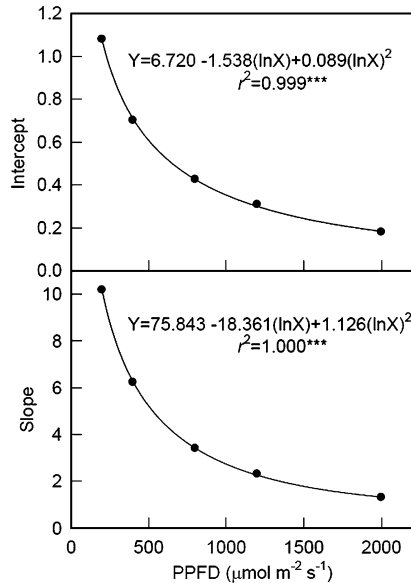
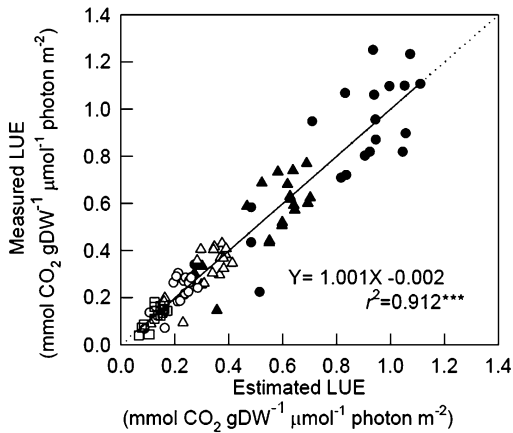


圖 5. 台灣二葉松於不同光合光子流密度(PPFD)

下測得之光合作用光利用效率與光化學反射指數迴歸方程式之截距及斜率與PPFD之關係。\*\*\* :  $P < 0.001$ 。

**Fig. 5.** Intercepts and slopes of regression equations between photosynthetic light-use efficiency and photochemical reflectance index of *Pinus taiwanensis* in response to photosynthetic photon flux density (PPFD). \*\*\* =  $P < 0.001$ .

$(\text{PPFD})]^2 + 70.606 \cdot \text{PRI} - 16.696 \cdot \ln(\text{PPFD}) \cdot \text{PRI} + 0.996 \cdot [\ln(\text{PPFD})]^2 \cdot \text{PRI}$ . Symbols indicate measured under different PPFD. (● =  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; ▲ =  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; Δ =  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; ○ =  $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; □ =  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); PPFD: Photosynthetic photon flux; PRI: Photochemical reflectance index; and \*\*\* =  $P < 0.001$ .



**圖6.** 由複迴歸方程式  $\{ \text{LUE} = 6.505 - 1.470 \cdot \ln(\text{PPFD}) + 0.084 \cdot [\ln(\text{PPFD})]^2 + 70.606 \cdot \text{PRI} - 16.696 \cdot \ln(\text{PPFD}) \cdot \text{PRI} + 0.996 \cdot [\ln(\text{PPFD})]^2 \cdot \text{PRI} \}$  計算所得之台灣二葉松光合作用光利用效率 (LUE) 之推估值與實測值之關係。不同記號表示於不同PPFD下測得。(實心圓： $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ；實心三角形： $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ；空心三角形： $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ；空心圓： $1,200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ；空心方形： $2,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )；PPFD：光合光子流密度；PRI：光化學反射指數。\*\*\*： $P < 0.001$ 。

**Fig. 6.** Relationship between measured and estimated photosynthetic light-use efficiency (LUE) of *Pinus taiwanensis* from the equation of  $\text{LUE} = 6.505 - 1.470 \cdot \ln(\text{PPFD}) + 0.084 \cdot [\ln$

## 討 論

在低溫地區，松樹與雲杉之光合速率常與季節溫度(尤其是測定當日之最低溫)呈平行變化(Ottander *et al.* 1995; Schaberg *et al.* 1998; Man and Loeffers 1997; Lundmark *et al.* 1998)。本研究(圖1)及作者等先前之研究結果(Weng *et al.* 2005, 2009)均顯示在塔塔加亦有相同趨勢。從圖1可知，在塔塔加，當測定當日之最低溫低至 $-2.2^\circ\text{C}$ 時，台灣二葉松之光合速率可低至秋季之1/4左右。在惠蓀林場，由於試驗地之海拔較低，在冬季測定日之最低溫還有 $9-13^\circ\text{C}$ 左右，此值接近於塔塔加夏季之日低溫，尚不致影響台灣二葉松之光合作用。唯圖1D仍顯示在冬季，生長於惠蓀林場之台灣二葉松，其光合速率仍有下降之現象，其原因可能與缺水有關(Weng *et al.* 2009)。

值得注意的是，在高、低海拔生長之台灣二葉松，在不同季節儘管其光合速率會因不同環境因素之影響而有所變化，但是只要在相同光度下比較時，LUE與PRI之間即呈顯著之正相關(圖4)。造成此結果之原因應是在低溫下，光合作用暗反應(卡式循環)之酵素受到抑制(Öquist *et al.* 1987; Strand and Öquist 1988)。而缺水則造成氣孔關閉，抑制 $\text{CO}_2$ 進入葉內而影響光合作用(Berry and Downton 1982)所致。這

些原因都會使固碳能力降低，導致光合作用明顯反應產生之過剩光能增加。爲了防止過剩光能對光合作用產生傷害，植物會啓動葉黃素循環，以消散過剩光能，同時使PRI值升高(Gamon *et al.* 1992; Nakaji 2006; Weng *et al.* 2010)，所以造成光合速率與PRI間具高度相關。

不過PRI並非單純受到葉黃素循環色素改變之影響，同時也會因溫度及葉片葉綠素含量之改變而受到左右(Nakaji *et al.* 2006; Weng *et al.* 2010, 2012)。由於本研究之數據得自海拔2,600 m之塔塔加及海拔800 m之惠蓀林場，在相同季節兩地溫差約有10°C，若比較惠蓀林場之夏季與塔塔加冬季之溫差更可高達25°C以上(圖1A, B)。而且在兩處所生長之台灣二葉松，其葉綠素含量之季節變化最大可達9倍(圖1G, H)。所以將不同海拔、季節及不同光度下所測得之資料合併分析時，LUE與PRI間之相關性很低(圖3)。雖然如此，我們發現只要在光度相同時，將不同海拔及季節所測得之資料合併進行分析，即可得到顯著的直線正相關(圖4)。表示可消除溫度及葉綠素含量對LUE-PRI間關係之影響。此結果與作者等先前對光系統II活性(ΦPSII)-PRI間關係之研究結果(Weng *et al.* 2010, 2012)一致。本研究結果也可印證爲何先前學者們在ΦPSII-PRI或LUE-PRI間關係之研究中，顯示具高度相關性之研究大都侷限在光度相近之條件下所測得(Nichol *et al.* 2000; Strachan *et al.* 2002; Stylinski *et al.* 2002; Filella *et al.* 2004)。

由於反射光譜具有測定快速、簡單、方便、準確性高及非破壞性等優點，可作為長時間追蹤，以了解植物長期的生理反應，且可以取代光合作用測定儀器昂貴、笨重及過程繁鎖的缺點，可在短時間內得知植群在野外現場之生理狀態，對植物生態生理研究，及大面積植

群之生態監測應有助益(Grace *et al.* 2007)。而本研究所發展出之經驗複迴歸方程式可消除溫度及葉綠素對LUE-PRI關係之干擾，由此迴歸方程式推估所得之LUE值與實測值之間不但呈高度正相關，而且推估值與實測值也接近1:1。加上此方程式只由2個非常容易獲得之參數，即PRI與PPFD所構成，較方便應用。同時，台灣二葉松可在台灣海拔750 m至3,000 m呈廣範圍分布，而且容易在南面坡形成純林，故本研究結果將有助於台灣二葉松長期生態之研究與監測。

## 引用文獻

- Adams III, W. W., R. C. Zarter, V. Ebbert and B. Demmig-Adams. 2004. Photoprotective strategies of overwintering evergreens. *BioScience* 54: 41–49.
- Berry, J. A. and W. J. S. Downton. 1982. Environmental regulation of photosynthesis. In: Govindjee (ed) *Photosynthesis*, vol II. Academic Press, London, pp. 263–343.
- Filella, I., J. Peñuelas, L. Llorens and M. Estiarte. 2004. Reflectance assessment of seasonal and annual changes in biomass and CO<sub>2</sub> uptake of a Mediterranean shrubland submitted to experimental warming and drought. *Remote Sensing of Environment* 90: 308–318.
- Gamon, J. A., C. B. Field, W. Bilger, O. Björkman, A. L. Fredeen and J. Peñuelas. 1990. Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies. *Oecologia* 85: 1–7.

- Gamon, J. A., J. Peñuelas and C. B. Field. 1992. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment* 41: 35–44.
- Gamon, J. A., L. Serrano and J. S. Surfus. 1997. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia* 112: 492–501.
- Garbulsky, M. F., J. Peñuelas, D. Papale and I. Filella. 2008. Remote estimation of carbon dioxide uptake by a Mediterranean forest. *Global Change Biology* 14: 2860–2867.
- Grace, J., C. Nichol, M. Disney, P. Lewis, T. Quaife and P. Bowyer. 2007. Can we measure terrestrial photosynthesis from space directly, using spectral reflectance and fluorescence? *Global Change Biology* 13: 1484–1497.
- Guo, J. and C. M. Trotter. 2004. Estimating photosynthetic light-use efficiency using the photochemical reflectance index: variations among species. *Functional Plant Biology* 31: 255–265.
- Holt, N. E., D. Zigmantas, L. Valkunas, X. P. Li, K. K. Niyogi and G. R. Fleming. 2005. Carotenoid cation formation and the regulation of photosynthetic light harvesting. *Science* 307: 433–436.
- Li, X. P., O. Björkman, C. Shih, A. R. Grossman, M. Rosenquist, S. Jansson and K. K. Niyogi. 2000. A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting. *Nature* 403: 391–395.
- Lundmark, T., J. Bergh, M. Strand and A. Koppel. 1998. Seasonal variation of maximum photochemical efficiency in boreal Norway spruce stands. *Trees* 13: 63–67.
- Man, R. and V. J. Lieffers. 1997. Seasonal variations of photosynthetic capacities of white spruce (*Picea glauca*) and jack pine (*Pinus banksiana*) saplings. *Canadian Journal of Botany* 75: 1766–1771.
- Nakaji, T., H. Oguma and Y. Fujinuma. 2006. Seasonal changes in the relationship between photochemical reflectance index and photosynthetic light use efficiency of Japanese larch needles. *International Journal of Remote Sensing* 27: 493–509.
- Nakaji, T., R. Ide, K. Takagi, Y. Kosugi, S. Ohkubo, K. N. Nasahara, N. Saigusa and H. Oguma. 2008. Utility of spectral vegetation indices for estimation of light conversion efficiency in coniferous forests in Japan. *Agricultural and Forest Meteorology* 148: 776–787.
- Nichol, C. J., K. F. Huemmrich, T. A. Black, P. G. Jarvis, C. L. Walthall, J. Grace and F. G. Hall. 2000. Remote sensing of photosynthetic-light-use efficiency of boreal forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 101: 131–142.
- Nichol, C. J., U. Rascher, S. Matsubara and B. Osmond. 2006. Assessing photosynthetic efficiency in an experimental mangrove canopy using remote sensing and chlorophyll fluorescence. *Trees* 20: 9–15.
- Schaberg, P. G., J. B. Shane, P. F. Cali, J. R.

- Donnelly and G. R. Strimbeck. 1998. Photosynthetic capacity of red spruce during winter. *Tree Physiology* 18: 271–276.
- Strachan, I. B., E. Pattey and J. B. Boisvert. 2002. Impact of nitrogen and environmental conditions on corn as detected by hyperspectral reflectance. *Remote Sensing of Environment* 80: 213–224.
- Strand, M. and G. Öquist. 1988. Effects of frost hardening, dehardening and freezing stress on in vivo chlorophyll fluorescence of Scots pine seedlings (*Pinus sylvestris* L.). *Plant and Cell Environment* 11: 231–238.
- Stylinski, C. D., J. A. Gamon, W. C. Oechel. 2002. Seasonal patterns of reflectance indices, carotenoid pigments and photosynthesis of evergreen chaparral species. *Oecologia* 131: 366–374.
- Suárez, L., P. J. Zarco-Tejada, G. Sepulcre-Cantó, O. Pérez-Priego, J. R. Miller, J. C. Jiménez-Muñoz and J. Sobrino. 2008. Assessing canopy PRI for water stress detection with diurnal airborne imagery. *Remote Sensing of Environment* 112: 560–575.
- Ottander, C., D. Campbell and G. Öquist. 1995. Seasonal changes in photosystem II organization and pigment composition in *Pinus sylvestris*. *Planta* 197: 176–183.
- Öquist, G., D. H. Greer and E. Ögren. 1987. Light stress at low temperature. In *Photoinhibition*. Eds. D. J. Kyle, C. B. Osmond and C. J. Arntzen. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, pp. 67–87.
- Penuelas, J., I. Filella and J. A. Gamon. 1995. Assessment of photosynthetic radiation-use efficiency with spectral reflectance. *New Phytologia* 131: 291–296.
- Peguero-Pina, J. J., F. Morales, J. Flexas, E. Gil-Pelegrín and I. Moya. 2008. Photochemistry, remotely sensed physiological reflectance index and de-epoxidation state of the xanthophyll cycle in *Quercus coccifera* under intense drought. *Oecologia* 156: 1–11.
- Weng, J. H., T. S. Liao, K. H. Sun, C. C. Chung, C. P. Lin and C. H. Chu. 2005. Seasonal variation in photosynthesis of *Picea morrisonicola* grown in sub-alpine of subtropical Taiwan. *Tree Physiology* 25: 973–979.
- Weng, J. H., Y. N. Chen and T. S. Liao. 2006a. Relationships between chlorophyll fluorescence parameters and photochemical reflectance index of tree species adapted to different temperature regimes. *Functional Plant Biology* 33: 241–246.
- Weng, J. H., T. S. Liao, M. Y. Hwang, C. C. Chung, C. P. Lin and C. H. Chu. 2006b. Seasonal variation in photosystem II efficiency and photochemical reflectance index of evergreen trees and perennial grasses growing at low and high elevations of sub-tropical Taiwan. *Tree Physiology* 26: 1097–1104.
- Weng, J. H., K. M. Lai, T. S. Liao, M. Y. Hwang and Y. N. Chen. 2009. Relationships of photosynthetic capacity to PSII efficiency and to photochemical reflectance index of

*Pinus taiwanensis* through different seasons at high and low elevations of sub-tropical Taiwan. *Trees* 23: 347–356.

Weng, J. H., L. H. Jhaung, R. J. Lin and H. Y. Chen. 2010. Relationship between photochemical efficiency of photosystem II and the photochemical reflectance index of mango tree: Merging data from different illuminations, seasons and leaf colors. *Tree Physiology* 30: 469–478.

Weng, J. H., S. L. Wong, K. M. Lai and R. J. Lin. 2012. Relationships between photosystem II efficiency and photochemical reflectance index under different levels of illumination: comparison among species grown at high- and low elevations through different seasons. *Trees* 26: 343–351.

Zarco-Tejada, P. J., J. R. Miller, G. H. Mohammed and T. L. Noland. 2000a. Chlorophyll fluorescence effects on vegetation apparent reflectance: I. Leaf-level measurements and model simulation. *Remote Sensing of Environment* 74: 582–595.

Zarco-Tejada, P. J., J. R. Miller, G. H. Mohammed, T. L. Noland and P. H. Sampson. 2000b. Chlorophyll fluorescence effects on vegetation apparent reflectance: II. Laboratory and airborne canopy-level measurements with hyperspectral data. *Remote Sensing of Environment* 74: 596–608.

