

在不同溫度與光度下桃實百日青之光合速率
與葉綠素螢光特性

Chlorophyll Fluorescence and Photosynthetic Rate of
Podocarpus nakaii at Different Light Intensities and Temperatures

翁詔良^{1,3} 陳忠偉² 方懷聖¹ 黃士元¹ 翁仁憲^{2,*}

Shau-Lian Wong^{1,3}, Chung-Wei Chen², Huai-Sheng Fang¹,
Shy-Yuan Hwang¹ and Jen-Hsien Weng^{2,*}

¹ 行政院農業委員會特有生物研究保育中心 南投縣集集鎮民生東路 1 號

² 中國醫藥大學 台中市學士路 91 號

³ 國立中興大學生命科學系 台中市國光路 250 號

¹ Endemic Species Research Institute, Jiji, Nantou, Taiwan

² China Medical University, Taichung, Taiwan

³ Department of Life Science, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan

* 通訊作者: jhweng@mail.cmu.edu.tw

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

摘 要

桃實百日青(*Podocarpus nakaii*)為台灣特有種，僅侷限在低海拔 300-1,000m 之闊葉樹林中，已被列為瀕臨絕滅級。為探討其對環境變遷之適應能力，本研究以培育於 10%、50% 及 100% 日照環境下之小苗為材料，在 10°C 及 25°C 之溫度下，各以 100、200、500 及 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD 之光照照射 30 min，再暗處理 30 min，期間以葉綠素螢光儀測定其光系統 II (PSII) 效能之變化情形。同時也以高光合能力之台灣赤楊(*Alnus formosana*)作為對照，探討兩種植物在光照下之光合速率與 PSII 效能之關係。結果顯示，無論在光合作用尚未達穩定狀態之照光初期，或已達穩定狀

態之光照後期，光合速率與PSII效能間均呈極顯著之正相關。此外，PSII效能之下降幅度會隨光度增加及溫度降低而增大，此下降又以於遮蔭程度越大處培育者越劇。在適溫及低光下，光抑制引起之PSII效能降低百分率只有1-2%左右。隨著溫度降低及光度上升，光抑制引起之PSII效能降低百分率會隨PSII效能之降低呈上彎之指數曲線增加。其中，於100%日照培育之桃實百日青個體，在10°C及1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD下，其光抑制引起之PSII效能降低百分率更可達28%左右。此現象或為桃實百日青只分布於低海拔之原因。由於葉綠素螢光能反映植物之光合速率及生態習性，測定簡便迅速，有利於生態生理研究。

Abstract

Podocarpus nakaii is endemic to Taiwan, and grows strictly in broad-leaf forests at 300-1,000m above the sea level. It has been listed in the extinction-class by IUCN (International Union for Conservation of Nature) as an endangered species. For interpreting its adaptation to environmental changes, seedlings of *P. nakaii* were incubated for 30 minutes at different intensities of sunlight (10%, 50% and 100%), artificial illumination (100, 200, 500 and 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), and temperature (10 and 25°C), and then, followed by a 30 minutes dark recovery period. The efficiency of photosystem II (PSII) was assessed with the measurement of chlorophyll fluorescence. Also, the photosynthetic rate (Pn) and PSII were measured for *Alnus formosana* at 25°C and 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ photosynthetic photon flux density (PPFD) as the references. The results indicated that the efficiency of PSII assessed with chlorophyll fluorescence was closely related to Pn. With the decreasing temperature and increasing PPFD, the efficiency of PSII declined drastically. The decline was more drastic for the seedlings incubated in shade than in full sunlight. At same temperature and light intensity of 25°C and 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD, a portion of the PSII efficiency, due to photoinhibition, declined about 1-2%. However, the declined portion increased exponentially with the decrease in temperature and the increase in PPFD. At 25°C and 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD, the portion rose to about 28% for *P. nakaii* under the full sunlight. The results explained the reason why the distribution of *P. nakaii* is limited at low elevations. Also, the chlorophyll fluorescence measurement was found to be a fast and simple method to estimate photosynthetic rate and ecological behavior of plants for ecological researches.

關鍵詞：桃實百日青、葉綠素螢光、光合速率、光抑制、光系統II

Key words: *Podocarpus nakaii*, chlorophyll fluorescence, photosynthetic rate, photoinhibition, photosystem II

收件日期：99年9月20日

接受日期：99年12月6日

Received: September 20, 2010

Accepted: December 6, 2010

緒 言

植物之光合作用係由光反應(light reactions)及碳反應(carbon reaction)所構成，光反應吸收光能經由光化學反應產生 ATP 及 NADPH，以供碳反應將 CO₂ 固定成醣類。其中光反應可分為光系統 II (photosystem II, PSII) 及光系統 I (photosystem I, PSI)，分別具有反應中心(reaction center)及天線(antenna)系統。當光合作用進行時，先由 PSII 之天線接受光線，將光能傳至反應中心，使水裂解，產生氧及電子。電子會由電子傳遞鏈傳至 PSI。在此過程中，天線所吸收之光能可經由 3 個路徑釋放：一、以熱的形式釋放；二、釋放螢光；三、使用於光化學反應，產生化學能供碳反應使用(Taiz and Zeiger 2006)。當光能傳至光反應中心，若反應中心無法完全利用這些光能於光化學反應時，就會以熱或螢光之形式消散。若無法消散時，過剩光能會導致光抑制(photoinhibition)，使光系統活性、葉綠素螢光值及光合效率降低(Demmig-Adams and Adams III 1992; Long *et al.* 1994)。而植物為了防止過剩光能之危害，在照光後之極短的時間，即 100 sec (Schansker *et al.* 2006) 或數分鐘(Müller *et al.* 2001)內會啟動葉黃素循環(xanthophyll cycle)，調降其光系統之效能，將部分過剩光能以熱之形式消散，此為一種光保護機制(Walters and Horton 1993; Müller *et al.* 2001; Morosinotto *et al.* 2003; Dall' Osto *et al.* 2005)。在光度降低或停止照光後，PSII 效能又會逐漸回升至未照光前之水準。若其 PSII 效能未回升至未照光前之水準，則表示發生光抑制(Roháček and Barták 1999; Maxwell and Johnson

2000)。此光抑制通常會使光合效率降低(Weng *et al.* 2005; Weng 2009)。

過去對植物適應環境之生理反應研究，必須使用多種複雜且操作繁瑣之儀器，費時耗力才可獲得足夠之資訊以資判斷，常對野外現場之研究造成不便。惟近年來之研究結果顯示，無論是 PSII 效能，或反應中心所吸收光能之分配，均能以葉綠素螢光測定技術快速偵知(Demmig-Adams *et al.* 1996; Roháček and Barták 1999; Maxwell and Johnson 2000)。在諸多葉綠素螢光參數之中，Fv/Fm 為葉片經一定時間之暗處理後所測得，可代表 PSII 之潛在光化學效能，其值之高低可用作推估光抑制之程度(Roháček and Barták 1999; Maxwell and Johnson 2000)。許多研究顯示，冬季之低溫逆境下，在黎明未照光前所測得之 Fv/Fm 值均會隨季節性之溫度下降而降低，而此 Fv/Fm 值亦通常與針葉樹之光合能力呈顯著之正相關(Weng *et al.* 2005; Weng 2009)。而在光照下測得之 $\Delta F/Fm'$ 則可代表光照下之實際光化學效能，可用來推估光照下 PSII 所吸收的光能中實際能被光化學反應利用之比例(Demmig-Adams *et al.* 1996; Solhaug and Haugen 1998; Maxwell and Johnson 2000; Kato *et al.* 2002; Kato *et al.* 2003)。Weng (2009) 已證實，無論是 C₃ 或 C₄ 型植物，在相同光度下比較時， $\Delta F/Fm'$ 均與光合速率呈顯著之正相關。由於葉綠素螢光之測定具有簡單、迅速、非破壞性且儀器輕巧，適合於野外使用等特點，且可對一固定葉片進行長期重複追蹤，知悉植物吸收光能後的分配與利用情形，了解外在環境對植物光合能力之影響，為生態生理研究之利器(Demmig-Adams *et al.* 1996;

Maxwell and Johnson 2000; Weng *et al.* 2005; Weng 2006)。

桃實百日青(*Podocarpus nakaii*)為台灣原生羅漢松科植物中之特有種。由於其族群分布小且實際占有面積少，更因生育地被嚴重隔離，因此專家學者依照 1994 年 IUCN 物種瀕危等級評估之標準，將其列為瀕臨絕滅級(Endangered, EN)(呂 1996)。經調查，僅侷限在低海拔 300-1,000m 之闊葉樹林中(黃 2001)，且係在林下更新，幼苗很少出現在空曠處，由於分布狹隘對生育地要求嚴苛，其對環境變遷之適應能力如何，亟需評估。故本研究以其為對象，將小苗培育於不同光環境下，在不同溫度及不同光度下測定其葉片之葉綠素螢光反應，並探討其生理變化，期能提供保育及全球環境變遷下因應之基本資料。

材料與方法

一、材料及處理

本研究除了桃實百日青之外，尚同時以廣布於台灣各海拔，且光合速率高(Liao and Weng 2002)之台灣赤楊(*Alnus formosana*)供作比較。其中，桃實百日青種子採自蓮華池，海拔高約 576-925m 處，經 5°C 層積後播種於濕水苔，再移植於容積約 0.7L 之塑膠鉢中培育 3 年，再篩選大小及外形較一致者移植於容積 5L 之塑膠硬盆。介質為其原生地表土。將材料置於南投-集集，於 3 種不同遮光強度下培育：(一)完全曝露在日曬下，即 100%日照；(二)使用尼龍製遮光網過濾 50%陽光，即 50%日照；(三)使用尼龍製遮光網過濾 90%陽光，即 10%日照。所有材料在培育 3 個月後進行測定。而台灣赤楊則是直接採集生長於蓮華池，海拔高約 576-925m 處之一至二年生苗木，盆植於南投集集，在 100%日照之光環境下培育。

二、測定方法

(一) PSII 效能與光合速率之關係

本項以培育於 100% 及 10% 日照強度下之桃實百日青，以及 100% 日照強度下之台灣赤楊為材料，於測定前 1 日傍晚，將其搬進室內暗處，次晨選取健康、完全展開之上位葉，在 8:30-16:00 於室內以可攜式光合作用測定儀(LI-6400, LI-COR, USA)，搭配內建光源及螢光偵測器之 LI-COR/6400-40 同化箱，同時測得葉綠素螢光及光合速率。測定過程係先將葉片夾在同化箱中，測得暗適應下葉片之最小(F_0)及最大(F_m)螢光值，再以內建光源照射 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPF 之光度 30 min，期間每隔 2 min 記錄光合速率及葉綠素螢光值[光照下之最小(F_0')、最大(F_m')與穩定(F_s)螢光放射值] 1 次。測定中空氣流速為 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，相對溼度為 70±5%，葉溫為 25°C，實驗地點之大氣 CO_2 濃度為 360-400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ，未加人工控制。各測定 5 重覆，至少使用 4 株材料。

(二) 不同測定溫度及光度下桃實百日青 PSII 效能之變化及光抑制

本項以培育於 100%、50% 及 10% 日照下之桃實百日青為材料，分別在 2 種溫度及 4 種光照下測定，形成 3×2×4 之處理。其過程為於測定前 1 日傍晚，將其搬進室內暗處，次晨選取健康、完全展開之上位葉，先測定其經過暗適應後之葉綠素螢光，接著再分別移入 10°C 或 25°C 之定溫生長箱中，待受測葉片之葉溫與生長箱溫度達成平衡後，以冷光光源(鹵素燈泡，以光纖導光)分別給予光度 100、200、500 或 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPF 照射 30 min，其間每隔 2 min 測 1 次葉綠素螢光值，然後關閉光源，每隔 2 min 測定 1 次暗馴化下之葉綠素螢光值，從第 40 min 至 60 min，則改以每 5 min 測 1 次。葉綠素螢光之測定係以葉綠素螢光儀(pulse amplitude modulate fluorometer, PAM-2100, Walz, Effeltrich, Germany)測得暗適應及光照下之螢光放射值。將上述各項測得之

螢光值，再用下列公式求得能代表生理意義之各項螢光參數(Bilger and Björkman 1990; Demming-Adams *et al.* 1996; Maxwell and Johnson 2000; Müller *et al.* 2001)：

1. $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ ，代表在暗馴化下，PSII之最大光化學潛能，為推估光抑制之指標。
2. $\Delta F/F_m' = (F_m' - F_s)/F_m'$ ，代表PSII在光照下之實際效能。
3. $\Delta\Phi\text{PSII}\% = [(F_v/F_m)_0 - (\Delta F/F_m')_{30}] / (F_v/F_m)_0 \times 100\%$ ，代表照光 30 min 後PSII效能之總降低百分率。
4. $\text{PI}\% = [(F_v/F_m)_0 - (F_v/F_m)_{d30}] / (F_v/F_m)_0 \times 100\%$ ，代表長期光抑制引起之PSII效能降低之百分率。

以上， $[(F_v/F_m)_0]$ 為照光前所測得之PSII最大潛能， $[(\Delta F/F_m')_{30}]$ 為照光 30 min 所測得之PSII實際效能，而 $[(F_v/F_m)_{d30}]$ 為照光 30 min 後關燈，葉片經暗馴化 30 min 所測得之PSII潛能。

結 果

一、PSII 效能與光合速率之關係

將培育於 100% 及 10% 日照強度下之桃實百日青，以及 100% 日照強度下之台灣赤楊，在 25°C 之溫度條件下，以 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPF 之固定光照照射 30 min，期間所測得之PSII效能(F_v/F_m 或 $\Delta F/F_m'$ 值)及光合速率之變化情形如圖 1 所示。在照光前，各供試材料之 F_v/F_m 值均在 0.8 左右。在開燈後 2 min， $\Delta F/F_m'$ 即迅速降低。惟隨後 $\Delta F/F_m'$ 會隨光合速率之上昇而逐漸上升，於照光 15-20 min 後，兩者均漸趨穩定。從圖 1 又可看出，在照光期間，無論桃實百日青或台灣赤楊， $\Delta F/F_m'$ 及光合速率兩者之變化相當一致。如 10% 日照強度下培養之桃實百日青，在光照初期， $\Delta F/F_m'$ 及光合速率兩者之上升幅度均較緩，而光合速率

較高之台灣赤楊葉片，其上升幅度則有較高之趨勢。圖 2 更顯示，若將圖 1 所得之觀測值合併進行相關分析時，相同物種之光合速率與其 $\Delta F/F_m'$ 之間呈極顯著之正相關 [$r=0.778$ (桃實百日青) 及 0.942 (台灣赤楊)， $p<0.001$]。若以達到穩定狀態(照光後 22-30 min)之觀測值合併分析，即使兩個生態習性及光合效率各異之物種，其光合速率與 $\Delta F/F_m'$ 之間仍呈極顯著之正相關 ($r=0.970$ ， $p<0.001$)。

二、不同測定溫度及光度下桃實百日青 PSII 效能之變化及光抑制

將培育於 100%、50% 及 10% 日照強度下之桃實百日青，在 10°C 及 25°C 之溫度條件下，以 100、200、500 及 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPF 之固定光照下照射 30 min，再暗馴化 30 min，期間所測得之PSII效能之變化情形示於圖 3。此圖顯示，在照光前及照光中，PSII效能之變化趨勢大致與圖 1 所示者相近，惟在 10% 光照下培育，且於 10°C 下測定時，PSII效能會維持穩定低值不會緩昇。比較在照光 30 min 後，其PSII實際效能 $[(\Delta F/F_m')_{30}]$ 之降低情形，發現在相同光度下， $(\Delta F/F_m')_{30}$ 之降幅以 10°C 較大，25°C 較小。當溫度相同時，隨著測定光度增強，各處理之 $(\Delta F/F_m')_{30}$ 之降幅會增大。而測定溫度及光度均相同時，大致以生長於低日照者，其 $(\Delta F/F_m')_{30}$ 之降幅有較低之趨勢，惟此差距則隨測定光度之增加而減少。

圖 3 又顯示，各供試材料在照光後再關燈時，在 2 min 內， F_v/F_m 先是快速回升，然後則緩升。至關燈 30 min 後，多數 F_v/F_m 值 $[(F_v/F_m)_{d30}]$ 仍未回復至未照光前之水準，表示有光抑制之發生。從圖 3 之圖形可看出，在光照末期，PSII效能降低之幅度至少包含了兩大部分，其一為光保護部分，其二為光抑制部分。前者為葉黃素循環所引發之PSII效能之向下調節，此部分可在關燈後之極短時間內停止，

使 F_v/F_m 值快速回升。而在關燈 30 min 後， F_v/F_m 仍無法回復至照光前水準的部分，則是屬於光抑制。圖 3 顯示，無論是 PSII 效能之向下調節，或是光抑制，其程度均隨溫度及光度而異。爲了進一步探討此差異，而且顧及各供

試材料在照光前之 $(F_v/F_m)_0$ 值並非完全相同，在此將各供試材料在照光 30 min 後，以其 PSII 之降低幅度 $[(F_v/F_m)_0 - (\Delta F/F_m')_{30}]$ 予以標準化，即除以照光前之 $(F_v/F_m)_0$ 值再乘以 100%，求得照光 30 min 後 PSII 效能之總降低百分率

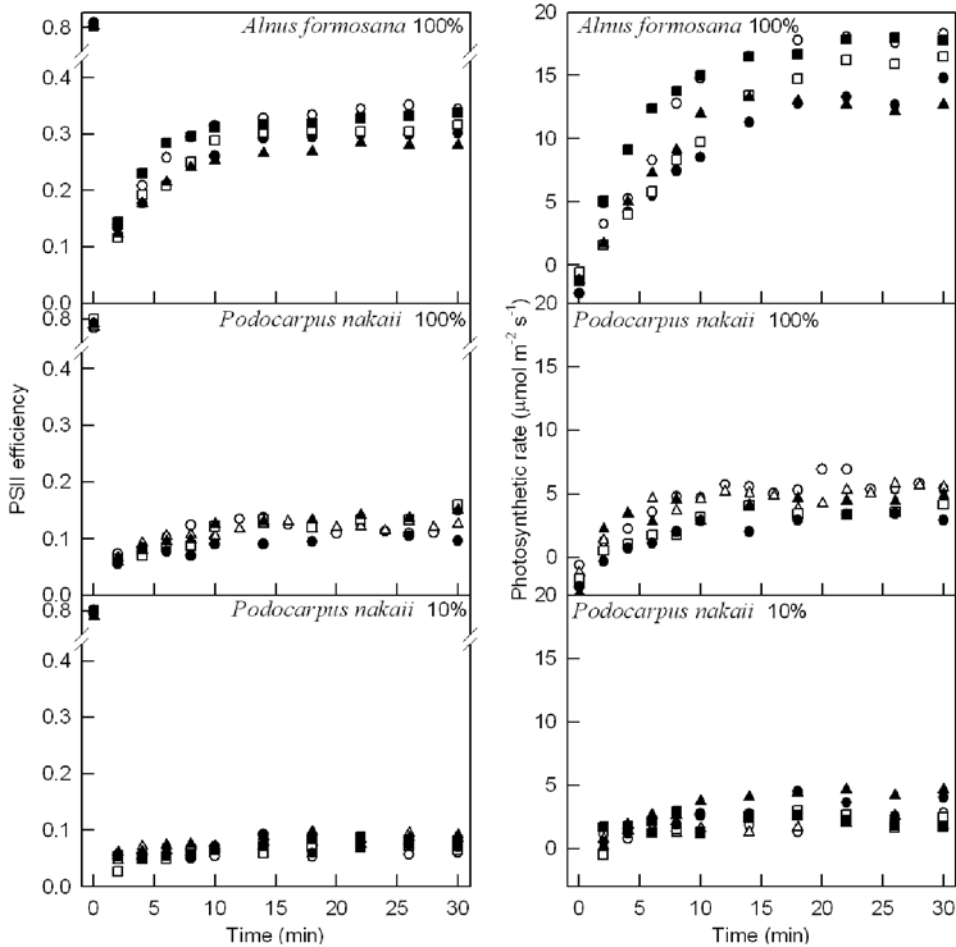


圖 1. 培育於 100% 及 10% 日照強度下之桃實百日青，以及 100% 日照強度下之台灣赤楊，在 25°C 之溫度條件下，於 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPF 之固定光照下照射 30 min，期間所測得之 PSII 效能(黑暗下爲 F_v/F_m 值，光照下爲 $\Delta F/F_m'$ 值)及光合速率之變化情形。不同記號表示不同重複，至少測定 4 株。

Fig. 1. Time series variations in PSII efficiency ($\Delta F/F_m'$ during the light period and F_v/F_m during the dark period) and photosynthetic rate of *Podocarpus nakaii* incubated at sunlight of 100% and 10%, and *Alnus formosana* at 100%, with a constant temperature of 25°C and a light intensity of $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (different symbols, variant replicates).

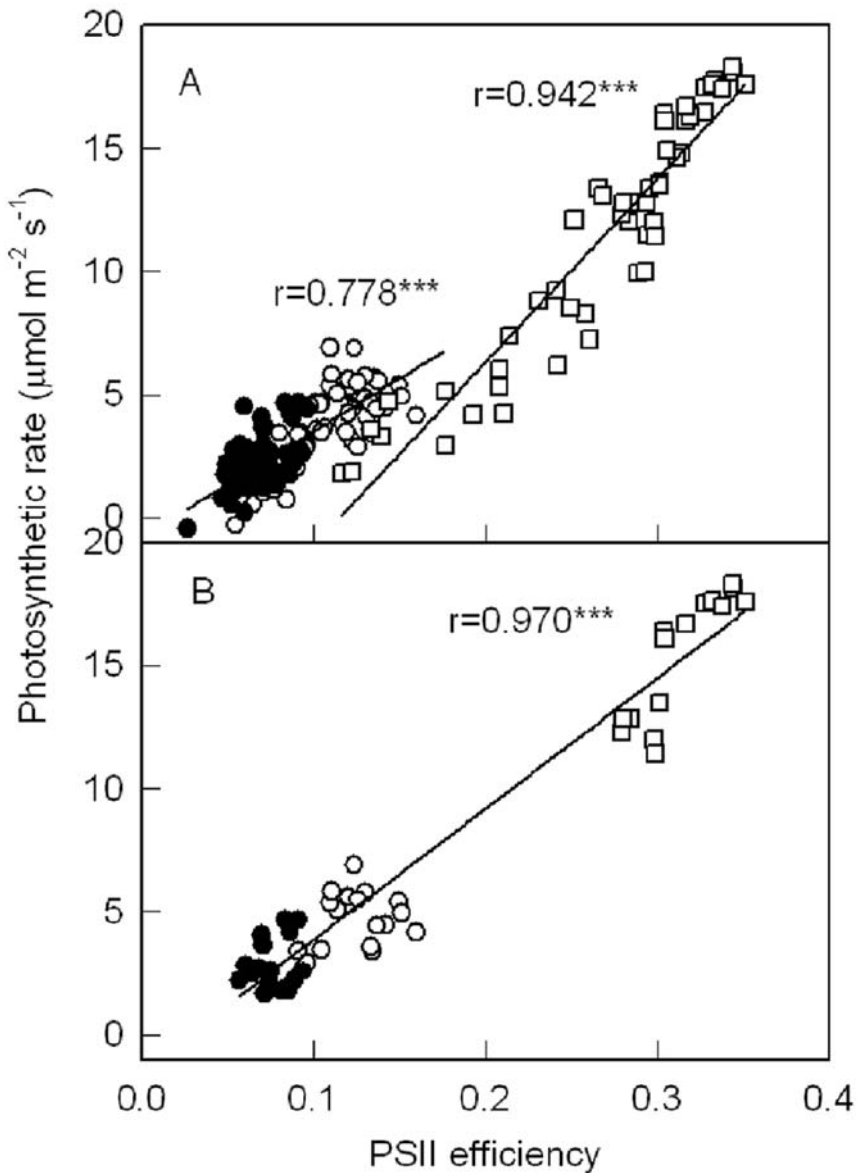


圖 2. 培育於 100% (○)及 10% (●)日照強度下之桃實百日青，以及 100%日照強度下之台灣赤楊(□)，在 25°C 之溫度條件下，於 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFd 之固定光照下照射 30 min，期間所測得之 PSII 效能及光合速率間之關係。A：使用圖 1 所示之所有觀測值。B：使用圖 1 所示達到穩定時(照光後 22-30 min)之觀測值。

Fig. 2. The relationships between photosynthetic rates and PSII efficiencies of *Podocarpus nakaii* incubated at 100% (○) and 10% (●) sunlight, and *Alnus formosana* at 100% (□) sunlight (A, all data obtained during the 0-30 minutes experimental period in Fig. 1; B, only the photosynthetically stable data obtained during the 22-30 minutes light period in Fig. 1).

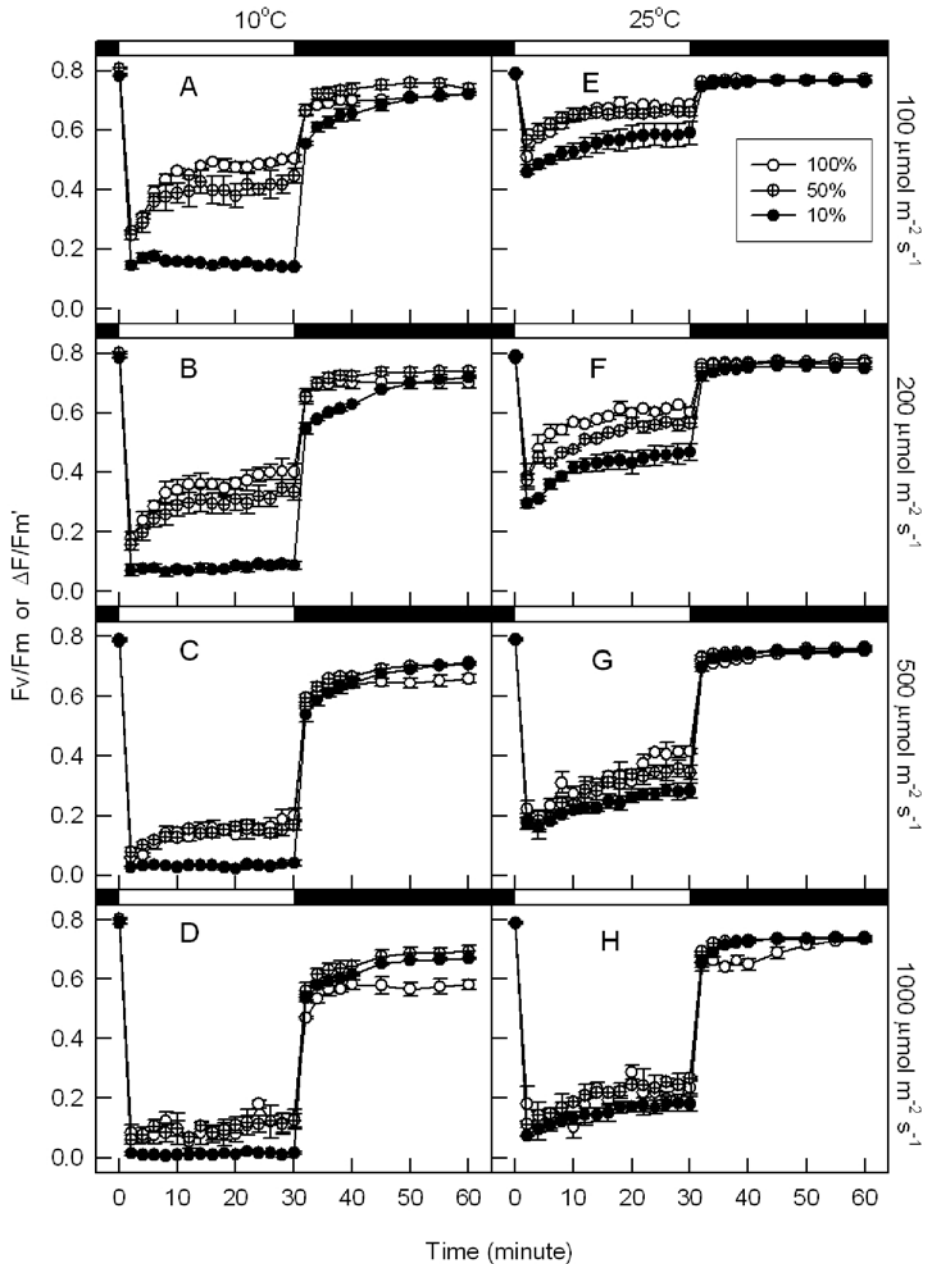


圖 3. 生長於 100% (○)、50% (⊕) 及 10% (●) 日照下之桃實百日青，在照光前之 F_v/F_m 及在 10°C 及 25°C 下經 100、200、500 及 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD 等光照強度下照 30 min，以及再經暗處理 30 min 期間 PSII 效能(黑暗下為 F_v/F_m 值，光照下為 $\Delta F/F_m'$ 值)變化。I: SE (n=4, 各重覆使用不同植株)。

Fig. 3. Time series variations in PSII efficiency ($\Delta F/F_m'$ during the light period and F_v/F_m during the dark period) of *Podocarpus nakaii* at 100% (○), 50% (⊕) and 10% (●) sunlight, with the temperatures of 10 and 25°C, and the prior illumination of 100, 200, 500 and 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD for 30 min and dark recovery for 30 min (I: SE, n=4).

$\{=[(Fv/Fm)_0-(\Delta F/Fm')_{30}]/(Fv/Fm)_0 \times 100\}$ 。而因光抑制引起之 PSII 效能降低之百分率，則由關燈 30 min 後之 PSII 效能與未照光前之差值經標準化求得 $\{=[(Fv/Fm)_0-(Fv/Fm)_{d30}]/(Fv/Fm)_0 \times 100\}$ 。從圖 3 及圖 4 可看出，桃實百日青葉片在適溫(25°C)及 $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之低光照下，其 PSII 效能之總降低幅度最小，最低可至照光前之 10% 左右，然而在低溫(10°C)、高光($1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD)下，則總降低幅度可高至 80% 以上。而於 10% 日照下培育者，更可高至 95% 以上。至於光抑制引起之 PSII 效能降低之百分率，在適溫及低光下，其值只有

1-2% 左右，此值約占 PSII 效能總降低百分率(約 10-20%)之一成左右。隨著溫度降低及光度上升，光抑制引起之 PSII 效能降低百分率會隨 PSII 效能之降低呈上彎之指數曲線關係增加。故在 10°C 之低溫及 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD 之高光下，光抑制引起之 PSII 效能降低百分率一般會上升至 15% 左右，約占 PSII 效能總降低百分率(90-95%)之一成五以上。其中，於 100% 日照環境下培育之桃實百日青個體，其光抑制引起之 PSII 效能降低百分率更可達到 28% 左右，約占 PSII 總降低百分率(約 85%)之三成三左右。

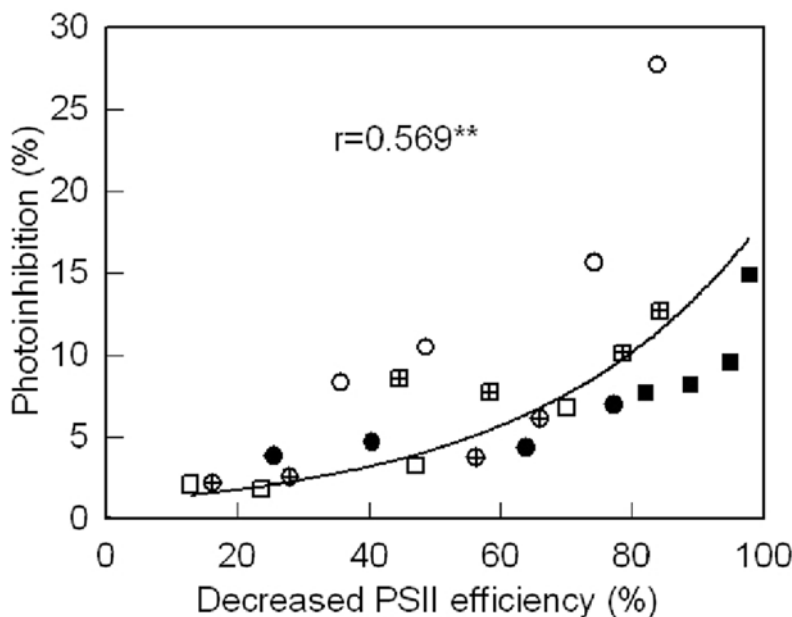


圖 4. 桃實百日青葉片經 100、200、500 及 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD 等光照強度下照射 30 min 後，其 PSII 效能之總降低百分率 $\{=[(Fv/Fm)_0-(\Delta F/Fm')_{30}]/(Fv/Fm)_0 \times 100\}$ ，及光抑制引起之 PSII 效能降低百分率 $\{=[(Fv/Fm)_0-(Fv/Fm)_{d30}]/(Fv/Fm)_0 \times 100\}$ 之關係。圓形及方形記號各代表於 10°C 及 25°C 下測定。空心、十字心及實心各代表於 100%、50% 及 10% 日照下培育。

Fig. 4. The relationship between declined portions of PSII efficiency due to photoinhibition $\{=[(Fv/Fm)_0-(Fv/Fm)_{d30}]/(Fv/Fm)_0 \times 100\}$ and the total decline of the efficiency $\{=[(Fv/Fm)_0-(\Delta F/Fm')_{30}]/(Fv/Fm)_0 \times 100\}$ of *Podocarpus nakaii* leaves illuminated at 100, 200, 500 or $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD for a 30-minute period (circles and squares, measured at 10°C and 25°C, respectively; open, cross and solid symbols, measured at 100%, 50% and 10% sunlight, respectively).

討 論

Fv/Fm 可代表 PSII 之最大光化學潛能，可用以評估 PSII 在逆境下受傷害之程度。植物在未遭受光抑制之情況下，其值約在 0.8 左右 (Björkman and Demmig 1987)。圖 1 及圖 3 均顯示，各供試材料在照光前之 Fv/Fm 值均在 0.8 左右，顯示縱使在測定前日之日照會引光抑制，但經一整夜之暗馴化後 PSII 機能亦已完全回復。

圖 1 及圖 3 顯示，在開燈後 2 min 後即發現各處理之 $\Delta F/Fm'$ 會迅速降低，此現象乃在剛照光時，光合作用尚弱，不需太多光能，故迅速引發葉黃素循環，將過剩光能以熱的形式消散，而降低了 PSII 之光化學效能，避免過剩光能傷及光系統，屬於光保護機制 (Demmig-Adams and Adams III 1996; Adams and Barker 1998)。然而，隨著照光時間之增加， $\Delta F/Fm'$ 會隨光合速率之增加而逐漸上升，於照光 15-20 min 後，兩者均漸趨穩定。此乃隨著照光時間增加，光合速率逐漸提升，過剩光能逐漸變少所致 (Kalituhu *et al.* 2007)。故綜觀在照光期間，無論桃實百日青或台灣赤楊， $\Delta F/Fm'$ 及光合速率兩者之變化相當一致 (圖 1, 圖 2)。

圖 3 顯示，在照光 30 min 後， $(\Delta F/Fm')_{30}$ 之降幅以 10°C 較大，25°C 較小。此乃低溫會抑制光合作用之碳反應，使 CO₂ 之固定效率降低，葉片需調降其 PSII 效能，避免過剩光能之危害 (Kao *et al.* 1998; Vogg *et al.* 1998; Lamontagne *et al.* 2000; Demmig-Adams *et al.* 2006)。同理，當溫度相同時，隨著測定光度增強，也會導致過剩光能增加， $\Delta F/Fm'$ 之降幅會增大 (Krivosheeva *et al.* 1996; Da' Matta *et al.* 1997; Kao *et al.* 1998; Warren *et al.* 1998)。圖 3 亦顯示，當測定溫度及光度均相同時，大致以生長於低日照者，其 $(\Delta F/Fm')_{30}$ 之降幅有較大之趨勢，惟此差距亦隨測定光度之增加而減少。其因可能如圖 1 所示，生長於低光下者通常具有較低之光合能力

(Yamashita *et al.* 2000; Kato *et al.* 2003)，碳反應所需之能量較少所致。在高光下，無論光合速率高或低之葉片，其 $\Delta F/Fm'$ 均會降至極低，使 $\Delta F/Fm'$ 與光合速率間迴歸方程式之斜率會降低，亦即在高光照下，光反應機能較不易成爲光合作用之限制因子所致 (Taiz and Zeiger 2006)。

在光照下， $\Delta F/Fm'$ 與光合速率間之一致性，過去學者包括作者在內亦多有討論 (Oberhuber *et al.* 1993; Kakani *et al.* 2008; Weng 2009)，惟這些研究均屬探討光照已達一定時間，光合作用已達穩定狀態者。圖 2A 顯示，即使在初照光，光合作用尚未達到穩定狀態時，相同物種之光合速率與其 $\Delta F/Fm'$ 之間呈極顯著之正相關。圖 2B 亦顯示，即使將兩個生態習性及光合效率各異之物種合併分析，穩定狀態之光合速率與 $\Delta F/Fm'$ 之間仍呈極顯著之正相關。此外，固然光合速率與 $\Delta F/Fm'$ 間之迴歸方程式斜率會隨光度增強而降低 (Weng 2009)，惟文獻顯示，即使於不同條件下，包括溫度 (Farage *et al.* 2006; Kakani *et al.* 2008)、光度 (Farage *et al.* 2006; Kakani *et al.* 2008) 及 CO₂ 濃度 (Kakani *et al.* 2008)，將測定之數據混合分析時，單位光子之 CO₂ 固定效率 (Pn/PPFD) 與 $\Delta F/Fm'$ 之間會呈顯著之正相關。有鑑於此，藉由葉綠素螢光測定之 $\Delta F/Fm'$ 可用於推估單位光子之 CO₂ 固定效率，由於測定只需數秒時間，儀器又輕便，非常適合於野外應用。

經高光照再予以暗處理一段時間後，偏陽性物種或生長於較高光照下之植株，其 Fv/Fm 之回復通常有較佳之趨勢，表示陰性物種較易受到光抑制 (Yamashita *et al.* 2000; Cai and Xu 2002; Demmig-Adams *et al.* 2006)。本研究結果顯示，在 25°C 下測定時，經光照 30 min 再經 30 min 之暗馴化後，於不同日照下培育者，其 (Fv/Fm)₄₃₀ 值並無顯著差異。但在 10°C 下，當測定光照達 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上時，生長於 100% 日照之 (Fv/Fm)₄₃₀ 反較其他 2 種光處理爲

低(圖 3C-D)，表示在全日照下生長之桃實百日青，在低溫且強光之環境下，其光抑制會趨嚴重(圖 4)。此現象反映了桃實百日青只分布於低海拔之現況。造成此種光抑制特別嚴重之原因，可能是因為在低溫下碳反應受到抑制，PSI 還原部分的電子與氧氣作用產生活性氧(reactive oxygen species, ROS)，抑制 PSII 之 D1 蛋白質的修復，因此在低溫和強光下光抑制會更趨嚴重(Takahashi and Murata 2008)。另在低溫及強光下，植物除了可藉葉黃素循環消散過剩光能之外，尚有其他生理機制，如利用抗氧化系統清除過剩光能產生之自由基，以保護光系統，減少光抑制(Demmig-Adams and Adams III 1996; Müller-Moulé *et al.* 2004; Holt *et al.* 2005)，惟本研究並未作此方面之探討。由於葉綠素螢光能反映植物之光合速率及生態習性，測定簡便迅速，有利於生態生理研究。

引用文獻

- 黃士元。2001。叢花百日青及桃實百日青分布之調查研究(2/2)。九十年年度試驗研究計畫執行成果。行政院農業委員會特有生物研究保育中心。
- 呂勝由。1996。台灣稀有及瀕危植物之分級-彩色圖鑑(I)。行政院農業委員會印行。
- Adams, W. W. and D. H. Barker. 1998. Seasonal changes in xanthophyll cycle-dependent energy dissipation in *Yucca glauca* Nuttall. *Plant Cell and Environment* 21: 501-511.
- Bilger, W. and O. Björkman. 1990. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research* 25: 173-185.
- Björkman, O. and B. Demmig. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489-504.
- Cai, S. Q. and D. Q. Xu. 2002. Light intensity-dependent reversible down-regulation and irreversible damage of PSII in soybean leaves. *Plant Science* 163: 847-853.
- Da' Matta, F. M., M. Maestri, P. R. Mosquim and R. S. Barros. 1997. Photosynthesis in coffee (*Coffea arabica* and *C. canephora*) as affected by winter and summer conditions. *Plant Science* 128: 43-50.
- Dall' Osto, L., S. Caffarri and R. Bassi. 2005. A Mechanism of nonphotochemical energy dissipation, independent from PsbS, revealed by a conformational change in the antenna protein CP26. *The Plant Cell* 17: 1217-1232.
- Demmig-Adams, B. and W. W. Adams III. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43: 599-626.
- Demmig-Adams, B. and W. W. Adams III. 1996. Xanthophyll cycle and light stress in nature: Uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta* 198: 460-470.
- Demmig-Adams, B., W. W. Adams III, D. H. Barker, B. A. Logan, D. R. Bowling and A. S. Verhoeven. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum* 98: 253-264.
- Demmig-Adams, B., V. Ebbert, D. L. Mellman, K. E. Muech, L. Schaffer, C. Funk, C. R. Zarter, I. Adamska, S. Jansson and W. W. Adams III. 2006. Modulation of PsbS and flexible vs sustained energy dissipation by light environment in different species. *Physiologia Plantarum* 127: 670-680.

- Farage, P. K., D. Blowers, S. P. Long and N. R. Baker. 2006. Low growth temperatures modify the efficiency of light use by photosystem II for CO₂ assimilation in leaves of two chilling-tolerant C₄ species, *Cyperus longus* L. and *Miscanthus* × *giganteus*. *Plant and Cell Environment* 29: 720-728.
- 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.
- Kalituho, L., K. C. Beran and P. Jahns. 2007. The transiently generated nonphotochemical quenching of excitation energy in *Arabidopsis* leaves is modulated by zeaxanthin. *Plant Physiology* 143: 1861-1870.
- Kakani, V. G., G. K. Surabhi and K. R. Reddy. 2008. Photosynthesis and fluorescence responses of C₄ plant *Andropogon gerardii* acclimated to temperature and carbon dioxide. *Photosynthetica* 46: 420-430.
- Kao, W. Y., T. T. Tsai and W. H. Chen. 1998. Response of photosynthetic gas exchange and chlorophyll a fluorescence of *Miscanthus floridulus* (Labill) Warb. to temperature and irradiance. *Journal of Plant Physiology* 152: 407-412.
- Kato, M. C., K. Hikosaka and T. Hirose. 2002. Photoinactivation and recovery of Photosystem II in *Chenopodium album* leaves grown at different levels of irradiance and nitrogen availability. *Functional Plant Biology* 29: 787-795.
- Kato, M. C., K. Hikosaka, N. Hirotsu, A. Makino and T. Hirose. 2003. The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms determines the rate of photoinactivation in photosystem II. *Plant Cell Physiology* 44: 318-325.
- Krivosheeva, A., D. L. Tao, C. Ottander, G. Wingsle, S. L. Dube and G. Öquist. 1996. Cold acclimation and photoinhibition of photosynthesis in Scots pine. *Planta* 200: 296-305.
- Lamontagne, M., F. J. Bigras and H. A. Margolis. 2000. Chlorophyll fluorescence and CO₂ assimilation of black spruce following frost in different temperature and light condition. *Tree Physiology* 20: 249-255.
- Liao, T. S. and J. H. Weng. 2002. Ecophysiological characteristics of Taiwan alder (*Alnus formosana* Makino) seedlings adapted to the subtropical region. *Tree Physiology* 22: 355-362.
- Long, S. P., S. Humphries and P. G. Falkowski. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45: 633-662.
- Maxwell, K. and G. M. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence- a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659-668.
- Morosinotto, T., S. Caffarri, L. Dall'Osoto and R. Bassi. 2003. Mechanistic aspects of the xanthophyll dynamics in higher plant thylakoids. *Physiologia Plantarum* 119: 347-354.
- Müller, P., X. P. Li and K. K. Niyogi. 2001. Non-photochemical quenching: A response to excess light energy. *Plant Physiology* 125: 1558-1566.
- Müller-Moulé, P., T. Golan and K. K. Niyogi. 2004. Ascorbate-deficient mutants of *Arabidopsis* grow in high light despite chronic photooxidative stress. *Plant Physiology* 134: 1163-1172.

- Oberhuber, W., Z. Y. Dai and G. E. Edwards. 1993. Light dependence of quantum yields of Photosystem II and CO₂ fixation in C₃ and C₄ plants. *Photosynthesis Research* 35: 265-274.
- Roháček, K. and M. Barták. 1999. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: Basis concepts, useful parameters, and some application. *Photosynthetica* 37: 339-363.
- Schansker, G., S. Z. Tóth and R. J. Szilvia. 2006. Dark recovery of the Chl a fluorescence transient (OJIP) after light adaptation: The qT-component of non-photochemical quenching is related to an activated photosystem I acceptor side. *Biochimica et Biophysica Acta* 1757: 787-797.
- Solhaug, K. A. and J. Haugen. 1998. Seasonal variation of photoinhibition of photosynthesis in bark from *Populus tremula* L. *Photosynthetica* 35: 411-417.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. *Photosynthesis: Physiology and Ecological Considerations*. *Plant Physiology* 4nd. pp. 125-165.
- Takahashi, S. and N. Murata. 2008. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trend in plant science* 13:178-182.
- Vogg, G., R. Heim, T. Hansen, C. Schafer and E. Beck. 1998. Frost hardening and photosynthetic performance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles I. Seasonal changes in the photosynthetic apparatus and its function. *Planta* 204: 193-200.
- Walters, R. G. and P. Horton. 1993. Theoretical assessment of alternative mechanisms for non-photochemical quenching of PSII fluorescence in barley leaves. *Photosynthesis Research* 46: 119-139.
- Warren, C. R., M. J. Hovenden, N. J. Davidson and C. L. Beadle. 1998. Cold hardening reduces photoinhibition of *Eucalyptus nitens* and *E. pauciflora* at frost temperature. *Oecologia* 113: 350-359.
- 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 morrissonicola* grown in sub-alpine of subtropical Taiwan. *Tree Physiology* 25: 973-979.
- Weng, J. H. 2006. Underestimate of PS2 efficiency in the field due to high leaf temperature resulting from leaf clipping and its amendment. *Photosynthetica* 44: 467-470.
- Weng, J. H. 2009. Relationship between allocation of absorbed light energy in PSII and photosynthetic rates of C₃ and C₄ plants. *Acta Physiologia Plantarum* 31: 639-647.
- Yamashita, N., A. Ishida, H. Kushima and N. Tanaka. 2000. Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. *Oecologia* 125: 412-419.

