

二氧化碳濃度與溫度對樟樹苗木之形質生長參數與葉綠素螢光反應之影響

何冠琳¹ 許博行²

【摘要】 本研究旨在探討提高二氧化碳濃度與溫度處理對樟樹 (*Cinnamomun camphora*) 苗木之生長與葉綠素螢光反應的影響。苗木生長於開放式玻璃生長箱，分別施以 385 ± 3 ppm (大氣, C3) 或 696 ± 17 ppm (C7) 二種二氧化碳濃度及 $28^\circ\text{C} / 23^\circ\text{C}$ (常溫, T2) 或 $32^\circ\text{C} / 23^\circ\text{C}$ (T3) 二種日/夜溫度等四種處理，為期8週。在形質生長表現方面，高溫處理 (C3T3 或 C7T3) 對各種形質生長表現稍具促進效果。高二氧化碳濃度環境下 (C7T2)，亦可促進苗木的早期生長，而處理後期促進效果則趨緩。高二氧化碳濃度與高溫對葉片數目、單葉面積與根、莖、葉部乾物重均有增加的趨勢；而比葉面積因葉部乾物重增加或葉片變厚而降低，並與大氣二氧化碳濃度下常溫或高溫處理者間無顯著差異。在葉綠素螢光反應方面，處理初期，各種處理條件之 PSII 最初光能轉化效率 (Fv/Fm) 與 PSII 潛在活性 (Fv/Fo) 均隨著幼苗的生長而呈現增加的現象。處理後期，高二氧化碳濃度 (C7T2) 致使 PSII 最初光能轉化效率、PSII 潛在活性、光化學淬熄係數 (q_P) 與光量子產量 (yield) 降低，而非光化學淬熄係數 (q_N) 增加。高二氧化碳濃度與高溫之葉綠素螢光反應參數，則與大氣二氧化碳濃度下常溫或高溫處理者無顯著差異。研究結果顯示：高二氧化碳與高溫處理對形質生長表現之促進效果較單獨處理高溫或高二氧化碳者為佳，且由葉綠素螢光反應之結果而言，其對光合作用光反應之影響不如高二氧化碳處理者顯著，表示高溫條件能夠影響高二氧化碳之處理效果。

【關鍵字】 樟樹、二氧化碳濃度、溫度、生長、葉綠素螢光反應

Effects of Carbon Dioxide Concentrations and Temperatures on Performance Growth Parameters and Chlorophyll Fluorescence Kinetics in *Cinnamomum camphora* Seedlings

Guann-Lin Her¹ Bor-Hung Sheu²

【Abstract】 This study was to investigate the effects of elevated carbon dioxide concentration and temperature on the growth and chlorophyll fluorescence in camphor (*Cinnamomun camphora*) seedlings. Seedlings grown in 1.25 m^3 open-top chamber, were treated with two different carbon dioxide concentrations (385 ± 3 ppm, ambient, C3, or 696 ± 17 ppm, elevated, C7) and day/night temperatures ($28^\circ\text{C} / 23^\circ\text{C}$, ambient, T2 or $32^\circ\text{C} / 23^\circ\text{C}$, higher, T3) for eight weeks.

1. 國立中興大學森林學系博士班研究生
Graduate student of ph. D, Department of Forestry, NCHU.
2. 國立中興大學森林學系教授，通訊作者
Professor, Department of Forestry, NCHU. Corresponding author.

Growth was enhanced by higher temperature, either in ambient (C3T3) or elevated (C7T3) carbon dioxide concentrations. However, in high concentration of carbon dioxide (C7T2), growth was observed enhanced in early a few weeks, then not observed later. The numbers of leaf, single leaf area, and dry matter of seedling increased, and specific leaf area decreased under the condition of high carbon dioxide concentration and temperature. Furthermore, there was no significant difference between ambient and higher temperature under ambient carbon dioxide concentration.

In the respect of chlorophyll fluorescence kinetics during the earlier treatment, the primary efficiency of light conversion of PS II (F_v/F_m) and potential activity of PS II (F_v/F_o) were enhanced in each treatment. However, under elevated carbon dioxide concentration, the primary efficiency of light conversion of PS II, potential activity of PS II, photochemical quenching coefficient (q_p) and quantum yield (yield) were decreased, while non-photochemical quenching coefficient (q_n) was increased. It showed that light reactions of photosynthesis of camphor seedlings were highly affected by elevated carbon dioxide concentration.

[Key words] *Cinnamomum camphora*, carbon dioxide concentration, temperature, growth, chlorophyll fluorescence.

一、前言

二氧化碳屬於大氣溫室氣體 (greenhouse gases, GHGs), 在大氣中不受太陽光或與其他溫室氣體發生化學變化而破壞。其來源是含碳物質的燃燒或植物的代謝作用, 是以植物 (特別是森林) 之生或死的生物量、地球生物圈的泥炭與土壤腐植質及海洋與海底之生與死的生物量等有機碳方式存在, 因此碳素是在大氣圈、生物圈與岩石圈之間庫存 (pool) 與流通 (flux) (Lawlor, 1993)。

過去 100 年大氣二氧化碳濃度增加了 25% (Smith and Smith, 1998)。1958 年大氣二氧化碳濃度為 315 ppm, 到了 1988 年急速增為 350 ppm (Kozlowski *et al.*, 1991; Larcher, 1995), 表示十八世紀中葉二氧化碳濃度已有增加趨勢 (Medlyn, 1996), 然至二十世紀中葉增加更為迅速, 平均每年增加 0.5%, 有學者預測 2050 年的大氣二氧化碳濃度將達到 600 ppm (Ward and Strain, 1999), 也有學者推估至二十一世紀末將達現在的二倍, 即約 700 ppm (Mulholland *et al.*, 1997)。

由南極冰芯推估, 過去 16 萬年間, 全球

平均溫度已上升 6 °C (田中, 1995; Smith and Smith, 1998)。工業日趨發達, 使用大量石化燃料, 使過去 100 年增加 0.3~0.6 °C (柳等, 1997; Kozlowski *et al.*, 1991)。根據『政府間氣候變遷小組』(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC) 的預估, 二十一世紀結束時, 全球的平均溫度將比現在高出 1~3.5 °C, 即每十年至少上升 0.1~0.3 °C (Anderson *et al.*, 1993)。

在二氧化碳濃度增加與溫度上升的雙重衝擊下, 對於植物之生理與生化方面有何影響, 將是值得重視的問題。本研究室過去以木荷 (*Schima superba*) 及樟樹 (*Cinnamomum camphora*) 為材料, 發現二個樹種的光合作用會受二氧化碳濃度與溫度的影響 (Sheu and Lin, 1999; 許與張, 2001), 且木荷苗木在高二氧化碳濃度 (700 ppm) 處理 3 個月之後, rubisco 酵素活性與含量顯著下降 (許與盧, 1998)。顯然暗反應固定二氧化碳能力的降低是光合作用速率降低的原因之一。以單胞藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*) 為材料發現二因子將影響螢光誘導與淬熄之變異 (Spalding *et*

al., 1984)。另以挪威雲杉 (Norway spruce) 為材料也證實高二氧化碳濃度導致電子傳遞與暗反應終產物合成間之改變，顯示對光合作用光反應受到影響 (Marek *et al.*, 1997)。本試驗之目的，擬研究樟樹苗木在不同二氧化碳濃度與溫度的處理下之生長和葉綠素螢光反應，以瞭解在長期二氧化碳濃度與溫度對光合作用光反應的影響。

二、材料與方法

(一) 供試苗木

本試驗以樟樹 (*Cinnamomum camphora*) 苗木為材料，樟樹為樟科樟屬之常綠喬木。在臺灣北部海拔 1,200 m，南部 1,800 m 以下普遍分佈。為中低海拔的主要闊葉樹種之一 (劉等, 1994)。

試驗所需之種子於 1998 年 10 月 12 日採自南投縣中興新村。採種後，層積於 4°C 冰箱，為期一個月。於 11 月 11 日播種前，以 15% 過氧化氫 (H₂O₂) 處理 25 min (Chien and Lin, 1994)，再將種子播於砂床，子葉展開後，移植至 3 L 的塑膠盆中。介質成分為蛭石：珍珠石：泥炭土=2：1：1，每個塑膠盆並混入 13.5 g 長效性複合肥料 (好康多 360 型，氮：14%，磷：14%，鉀：14%，日本旭化成工業株式會社) (許與盧, 1998)。

苗木培育二星期後，平均株高 2.63 cm，總乾重平均 0.12 g，於 1998 年 12 月 18 日放入四個透明強化玻璃生長箱 (1×1×1.5 m) 內，開始進行不同二氧化碳濃度與不同溫度處理之試驗。

(二) 試驗設計

本試驗採 2×2 複因子試驗設計，將苗木分別施以不同二氧化碳濃度與溫度，二氧化碳濃度分為大氣濃度 (385±3 ppm, C3) 與高濃度 (696±17 ppm, C7)，溫度亦分為常溫 (28°C / 23°C, T2) 與高溫 (32°C / 28°C, T3) 等計 C3T2、C3T3、C7T2 及 C7T3 四種處理，

分別置於四個生長箱。試驗期間各個二氧化碳濃度與溫度的處理，以上午九時至下午四時為基準。試驗時間自 1998 年 12 月 18 日起，為期 8 週。

選定 80 株苗木，以逢機亂數表逢機選取並編號 (Kuehl, 1994)，每個生長箱各選取 20 株苗木。分別在通氣前及通氣 2、5 及 8 週後進行取樣，共計取樣 4 次，每次取樣以亂數表決定取樣的苗木號碼，每次選取 5 株，先測量苗高與地際直徑，再進行非破壞性試驗。即每株苗木選擇三片完全展開之成熟葉片，測定葉綠素螢光反應與螢光淬熄分析。然後進行破壞性取樣，測定根、莖、葉部的乾物重與葉面積等試驗項目，並計算單葉面積與比葉面積 (specific leaf area, SLA)。

另以一般線性模式 (General Linear Model, GLM) 多變量分析，分析二氧化碳濃度與溫度之主效應對各種形質生長參數及葉綠素螢光反應參數之影響，與二主效應之間存在的交感作用 (interaction)，並採用單純主要效果 (simple main effect) 檢定交感作用主要存在於何種處理組合。進而以相同統計分析方法，分析處理週數、二氧化碳濃度及溫度等三種主效應對各種形質生長測定參數及葉綠素螢光反應參數之影響，與三個主效應之間所存在的交感作用。

以單因子變異數分析 (one-way ANOVA) 分析各處理條件之各種形質生長及葉綠素螢光反應彼此之間的差異性，並且採用 Tukey HSD 多重比較分析處理間差異之顯著性。

(三) 測定項目

1. 形質生長

分別於通氣前及通氣 2、5 及 8 週時從各處理固定選取同樣 5 株苗木，測苗高與地際直徑，計得 4 次，取樣 8 星期的生長資料，並計算每週苗高與地際直徑之淨生長。

於上述之取樣時間，各處理選取 5 株苗木，將其分為根、莖、葉三部份，先以葉面

積儀 (LI-3000, LI-COR, Inc.) 測定各株之葉面積，並計算各株之葉片數目與單葉面積，再將根、莖、葉置入 70°C 的烘箱，烘乾 72 hr 後取出秤重，計算各部位乾物重佔總乾重之百分率，並利用下式求得比葉面積。

比葉面積 (SLA) = 葉面積 / 葉部乾重

2. 暗適應葉綠素螢光反應

於上述之取樣時間，各處理選取 5 株苗木，黑暗適應約 30 min 後，每株選取 3 片完全展開之成熟葉片，以攜帶式葉綠素螢光分析儀 (portable chlorophyll fluorometer, PAM-2000, WALZ, Germany) 所連接夾葉器 (leaf-clip holder 2030-B) 夾住葉片，特殊光纖 (special fiberoptics 2010-F) 瞬間提供測定光 (measuring light, 光照強度 $2 \mu \text{mol quanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 與飽和脈動光 (saturation pulse light, 光照強度 $850 \mu \text{mol quanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$)，測定最小螢光量 (F_0 , minimum fluorescence emission) 與最大螢光量 (F_m , maximum fluorescence emission)，並由下列公式計算而得可變螢光量 (F_v , variable fluorescence emission)、PSII 最初光能轉化效率 (efficiency of primary conversion of light energy of PSII, F_v/F_m) 與 PSII 潛在活性 (PSII potential activity, F_v/F_0)，所測定數據由數據收集軟體 (data acquisition software, DA-2000) 記錄與儲存。

$$F_v = F_m - F_0$$

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m = 1 - F_0/F_m$$

$$F_v/F_0 = (F_m - F_0)/F_0 = F_m/F_0 - 1$$

3. 葉綠素螢光淬熄分析

於上述之取樣時間，各處理選取 5 株苗木，每株選取 3 片完全展開之成熟葉片，以上述螢光分析儀連接夾葉器夾住葉片，特殊光纖先提供測定光與一次飽和脈動光，決定 F_0 與 F_m 。之後，持續提供光化性的標準光 (standard actinic light, 光照強度 $150 \mu \text{mol quanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$)，每 20 sec 提供一次飽和脈動光，每次脈動光照時間為 500 ms (0.5 s)，

測定時間共約 5 min 20 sec。連接各時間點之 F_m' (飽和脈動光照下之最大螢光量) 與 F_t (時間 t 時之螢光量)，並由下列公式計算得光量子產量 (quantum yield, yield)、光化學淬熄係數 (photochemical quenching coefficient, q_P) 與非光化學淬熄係數 (non-photochemical quenching coefficient, q_N) 等三條曲線。

$$q_P = (F_m' - F_t) / (F_m' - F_0)$$

$$q_N = (F_m - F_m') / (F_m - F_0)$$

$$\text{yield} = (F_m' - F_t) / F_m' = \Delta F / F_m'$$

三、結果

(一) 形質生長的影響

由第 2 週苗高淨生長的表現顯示，無論在常溫或高溫下，高二氧化碳濃度具有促進效果，但自第 5 週時，此顯著性已然降低，僅其與高溫同時處理者，仍可維持較高的生長速率。生長至第 8 週後，各處理間並無顯著差異，顯示此時高二氧化碳濃度的促進效果僅在處理初期 (表 1)。二氧化碳濃度的高低與否對苗高淨生長的影響，自處理至第 5 週皆有顯著的差異 (表 2)，但至第 8 週即未見顯著差異。而高低溫度處理對苗高淨生長之影響，於處理第 5~8 週均具有顯著差異，故二者之交感作用在第 5 週時達到最高，主要由高二氧化碳濃度與高溫處理組所表現。

至於地際直徑淨生長，各個處理對其之影響普遍於處理期間並無出現顯著性，僅高二氧化碳濃度與高溫同時處理組，初期明顯抑制對地際直徑的淨生長 (表 1)。因此就二氧化碳或溫度因子對地際直徑淨生長之影響而言 (表 2)，亦可發現高二氧化碳濃度與高溫處理組，於處理至第 2 週時表現極為顯著的交感作用，而抑制了樟樹苗木的橫向直徑生長。

處理初期，高二氧化碳濃度促使乾物質分配顯著累積於葉部與根部 (表 3)，使與大氣二氧化碳濃度之葉部與根部乾物重表現呈

表 1. 各個處理之苗高與地際直徑淨生長於處理期間之變化

Table 1. Net height and ground diameter growth of camphor tree seedlings grown in different carbon dioxide concentrations and temperatures.

	大氣二氧化碳濃度 (C3)		高二氧化碳濃度 (C7)	
	常溫 (T2)	高溫 (T3)	常溫 (T2)	高溫 (T3)
苗高淨生長 (cm/wk)				
第 2 週	0.61 ^{ab} ± 0.063	0.51 ^b ± 0.025	0.68 ^a ± 0.058	0.72 ^a ± 0.058
第 5 週	0.53 ^b ± 0.061	0.56 ^b ± 0.069	0.49 ^b ± 0.083	0.92 ^a ± 0.070
第 8 週	0.84 ^a ± 0.058	0.95 ^a ± 0.057	0.82 ^a ± 0.235	0.98 ^a ± 0.161
地際直徑淨生長 (mm/wk)				
第 2 週	0.16 ^a ± 0.031	0.19 ^a ± 0.033	0.20 ^a ± 0.032	0.10 ^b ± 0.014
第 5 週	0.21 ^a ± 0.027	0.21 ^a ± 0.021	0.18 ^a ± 0.015	0.21 ^a ± 0.033
第 8 週	0.23 ^a ± 0.018	0.24 ^a ± 0.032	0.20 ^a ± 0.019	0.28 ^a ± 0.019

註：1.數值為 5 株樣木之平均值 ± 標準差
 2.數據後字母若相同表示同一列 (處理間) 彼此之間無顯著差異 (P>0.05) ; 若字母不同則表示彼此之間差異顯著 (P<0.05)
 3.括弧之數值表示標準偏差 (N=3)
 4.以下同

表 2. 二氧化碳濃度與溫度因子對各處理期間之苗高與地際直徑淨生長之影響的統計分析結果

Table 2. Statistics analysis of net height and ground diameter growth of camphor tree seedlings grown in different carbon dioxide concentrations and temperatures.

	二氧化碳濃度		溫度		二氧化碳濃度 × 溫度	
	F值	P值	F值	P值	F值	P值
苗高淨生長						
第 2 週	17.308**	0.0032	1.923	0.2029	6.231*	0.0372
第 5 週	14.491**	0.0052	34.216***	0.0004	26.078***	0.0009
第 8 週	1.878	0.2078	3.875*	0.0306	2.762	0.1351
地際直徑淨生長						
第 2 週	5.645*	0.0448	10.861*	0.0109	36.658***	0.0003
第 5 週	1.579	0.2444	4.429	0.0684	0.617	0.4549
第 8 週	1.212	0.3030	1.520	0.2526	1.508	0.2543

現顯著差異（表 4），尤以根部乾物重之差異最為顯著。第 5~8 週乾物重之累積則集中於葉部與莖部，而根部乾物重累積百分率則逐漸減少，且二氧化碳濃度對根部乾物重之影響在處理期間持續表現極顯著（表 4），此主要由高二氧化碳濃度處理者抑制乾物重分配至根部。高溫處理則於第 5 週顯著促進葉部乾物重及至第 8 週亦可促進根部乾物重之累積（表 3），但隨著處理時間的增加而促進效果趨於緩和，並於處理後期溫度高低的影響較為明顯（表 4）。高二氧化碳濃度與高溫同時處理至第 8 週顯著促進葉部與根部乾物重的累積，對後者之促進效果以 2~5 週時較佳（表 3）。處理期間常出現二氧化碳濃度或溫度因子之顯著影響，但二因子之間的交感作用並不顯著（表 4）。

由表 5 顯示，各處理苗木之所有葉片數在處理期間差異皆不顯著。然以單葉葉面積視之，則顯示處理初期高二氧化碳濃度可顯著增加單葉葉面積，而高溫處理抑制單葉葉面積生長，但隨著處理時間增加而差異程度愈小，至第 8 週時處理間差異不顯著。如以比葉面積（SLA，可表示葉片的厚薄）比較，處理間於初期並未顯出差異，但隨處理時間而逐漸顯現。經高二氧化碳濃度處理之比葉面積呈漸減趨勢。第 5 週時，雖然比葉面積皆較大氣二氧化碳濃度處理者為低，然常溫與高溫間尚未見顯著差異。至第 8 週，比葉面積不論是在常溫或高溫下處理高二氧化碳濃度，皆較大氣二氧化碳濃度處理者為低，且高溫之影響性更大。顯然提高二氧化碳濃度至第 5 週時（表 6），會

表 3. 各個處理之葉、莖、根部與總乾物重於處理期間之變化

Table 3. Dry weights of leaves, stems, roots, and whole seedling of camphor tree in different carbon dioxide concentrations and temperatures.

	大氣二氧化碳濃度 (C3)				高二氧化碳濃度 (C7)			
	常溫 (T2)		高溫 (T3)		常溫 (T2)		高溫 (T3)	
葉部	乾物重(g)	%	乾物重(g)	%	乾物重(g)	%	乾物重(g)	%
第 2 週	0.05 ^b ± 0.013	23.81	0.03 ^b ± 0.001	18.75	0.08 ^a ± 0.007	30.77	0.05 ^b ± 0.003	25.00
第 5 週	0.12 ^c ± 0.011	37.50	0.21 ^a ± 0.026	46.67	0.20 ^{ab} ± 0.034	40.82	0.15 ^{bc} ± 0.008	37.50
第 8 週	0.63 ^b ± 0.177	60.00	0.85 ^b ± 0.091	49.42	1.03 ^b ± 0.071	45.78	1.69 ^a ± 0.264	54.52
莖部	乾物重(g)	%	乾物重(g)	%	乾物重(g)	%	乾物重(g)	%
第 2 週	0.02 ^{ab} ± 0.002	9.52	0.02 ^{ab} ± 0.001	12.50	0.02 ^a ± 0.005	7.69	0.01 ^b ± 0.002	5.00
第 5 週	0.03 ^{ab} ± 0.006	9.38	0.04 ^{ab} ± 0.005	8.89	0.04 ^a ± 0.004	8.16	0.03 ^b ± 0.002	7.50
第 8 週	0.14 ^b ± 0.028	13.33	0.22 ^{ab} ± 0.050	12.79	0.26 ^a ± 0.048	11.56	0.24 ^{ab} ± 0.053	7.74
根部	乾物重(g)	%	乾物重(g)	%	乾物重(g)	%	乾物重(g)	%
第 2 週	0.14 ^{ab} ± 0.007	66.67	0.11 ^b ± 0.006	68.75	0.16 ^a ± 0.014	61.54	0.14 ^a ± 0.008	70.00
第 5 週	0.17 ^b ± 0.011	53.13	0.20 ^{ab} ± 0.002	44.44	0.25 ^a ± 0.039	51.02	0.22 ^{ab} ± 0.009	55.00
第 8 週	0.28 ^c ± 0.083	26.67	0.65 ^b ± 0.051	37.79	0.96 ^a ± 0.132	42.67	1.17 ^a ± 0.137	37.74
總乾物重(g)								
第 2 週	0.21 ^b ± 0.017		0.16 ^c ± 0.006		0.26 ^a ± 0.018		0.20 ^b ± 0.010	
第 5 週	0.32 ^a ± 0.009		0.45 ^a ± 0.026		0.49 ^a ± 0.064		0.40 ^a ± 0.005	
第 8 週	1.05 ^c ± 0.214		1.72 ^b ± 0.151		2.25 ^b ± 0.144		3.10 ^a ± 0.334	

註：%：表各部位佔總乾物重之百分率

表 4. 二氧化碳濃度與溫度因子對各處理期間之葉、莖、根部與總乾物重之影響的統計分析結果
 Table 4. Statistics analysis of dry weights of leaves, stems, roots, and whole seedling of camphor tree in different carbon dioxide concentrations and temperatures.

	二氧化碳濃度		溫度		二氧化碳濃度×溫度	
	F 值	P 值	F 值	P 值	F 值	P 值
葉部乾物重						
第 2 週	25.884***	0.0009	40.890***	0.0002	6.158*	0.0380
第 5 週	0.863	0.3801	2.856	0.1294	30.796***	0.0005
第 8 週	40.406***	0.0002	20.175**	0.0020	4.900	0.0578
莖部乾物重						
第 2 週	0.482	0.5070	14.699**	0.0050	0.998	0.3471
第 5 週	0.169	0.6916	1.921	0.2031	13.061**	0.0068
第 8 週	6.631*	0.0329	1.424	0.2670	4.099	0.0775
根部乾物重						
第 2 週	18.989**	0.0024	15.776**	0.0041	0.132	0.7254
第 5 週	16.456**	0.0037	0.007	0.9363	5.690*	0.0442
第 8 週	93.641***	0.0000	22.413**	0.0015	1.709	0.2275
總乾物重						
第 2 週	33.534***	0.0000	47.874***	0.0000	1.698	0.2290
第 5 週	9.188*	0.0160	0.730	0.4180	29.427***	0.0010
第 8 週	98.796***	0.0000	34.701***	0.0000	0.396	0.5470

使葉片增厚，而高溫在處理後期亦會使葉片變厚（表 6）。

(二) 葉綠素螢光反應的影響

1. 暗適應螢光反應

(1) PSII 最初光能轉化效率 (Fv/Fm)

如圖 1 所示，直至處理 5 週，各種處理條件對於 PSII 最初光能轉化效率 (Fv/Fm) 之影響，彼此並無顯著的差異；處理至第 8 週時，在高二氧化碳濃度與高溫雙重影響 (C7T3) 下，PSII 最初光能轉化效率明顯低於其他三種處理者。由表 7 的分析結果顯示，自處理 5 週起，二氧化碳濃度對 PSII 最初光能轉化效率的影響已漸顯現差異；溫度之影響則於處理第 8 週後開始出現顯著差異；二氧化碳濃度與溫度之交感作用亦是於處理 8 週後才顯著，此結果

顯示二氧化碳濃度的增高對 PSII 最初光能轉化效率的抑制程度，且受到溫度高低與否的影響。

(2) PSII 潛在活性 (Fv/Fo) 之比較

與 PSII 最初光能轉化效率 (Fv/Fm) 之結果雷同，處理 5 週之前，各種處理條件對 PSII 潛在活性 (Fv/Fo) 的影響，彼此之間並無顯著差異（圖 2）；至處理 8 週時，高二氧化碳濃度與高溫處理組 (C7T3) 出現 PSII 潛在活性 (Fv/Fo) 受到顯著的抑制現象，顯示二因子共同處理對於 PSII 潛在活性具有抑制的效果。至於二氧化碳濃度或溫度主效應對 PSII 潛在活性的影響，如表 7 所示，二氧化碳濃度間於處理 5 週即出現顯著的差異，而溫度間的差異則直至處理 8 週才顯現。二氧化碳濃度與溫

表 5. 各個處理之葉片數、單葉葉面積與比葉面積於處理期間之變化

Table 5. Leaf numbers, single leaf area, and specific leaf area of camphor tree seedlings in different carbon dioxide concentrations and temperatures.

	大氣二氧化碳濃度 (C3)		高二氧化碳濃度 (C7)	
	常溫 (T2)	高溫 (T3)	常溫 (T2)	高溫 (T3)
葉片數				
第 2 週	5.67 ^a ± 0.577	5.33 ^a ± 0.577	6.00 ^a ± 0.000	5.33 ^a ± 0.577
第 5 週	7.33 ^a ± 1.155	8.00 ^a ± 1.732	8.67 ^a ± 1.155	8.00 ^a ± 2.000
第 8 週	13.33 ^a ± 1.155	16.00 ^a ± 2.646	16.00 ^a ± 1.732	18.00 ^a ± 6.245
單葉葉面積 (cm ²)				
第 2 週	2.37 ^b ± 1.021	1.42 ^c ± 0.041	3.56 ^a ± 0.357	2.00 ^b ± 0.171
第 5 週	4.94 ^a ± 0.918	6.31 ^a ± 1.176	3.89 ^b ± 1.055	4.00 ^b ± 1.114
第 8 週	9.85 ^a ± 2.601	10.07 ^a ± 1.620	10.67 ^a ± 0.493	9.01 ^a ± 2.380
比葉面積 (SLA, cm ² /g)				
第 2 週	254.33 ^a ± 56.916	224.91 ^a ± 23.343	263.16 ^a ± 62.993	238.01 ^a ± 4.247
第 5 週	307.37 ^a ± 69.676	232.89 ^{ab} ± 31.437	161.52 ^b ± 10.151	199.97 ^b ± 7.741
第 8 週	208.66 ^a ± 11.676	187.15 ^a ± 23.373	165.89 ^{ab} ± 28.044	97.83 ^b ± 50.411

表 6. 二氧化碳濃度與溫度因子對各處理期間之葉片數、單葉葉面積與比葉面積之影響的統計分析結果

Table 6. Statistics analysis of leaf numbers, single leaf area, and specific leaf area of camphor tree seedlings in different carbon dioxide concentrations and temperatures.

	二氧化碳濃度		溫度		二氧化碳濃度 × 溫度	
	F值	P值	F值	P值	F值	P值
葉片數						
第 2 週	0.333	0.5796	3.000	0.1215	0.333	0.5796
第 5 週	0.552	0.4789	0.000	1.0000	0.552	0.4789
第 8 週	1.298	0.2875	1.298	0.2875	0.026	0.8747
單葉葉面積						
第 2 週	7.913*	0.0230	15.634**	0.0040	0.901	0.3700
第 5 週	7.414*	0.0260	1.424	0.2670	1.032	0.3390
第 8 週	0.012	0.9170	0.408	0.5410	0.682	0.4330
比葉面積 (SLA)						
第 2 週	0.190	0.6747	1.386	0.2729	0.026	0.8770
第 5 週	15.961**	0.0040	0.648	0.4439	6.370*	0.0356
第 8 週	13.054**	0.0069	6.002*	0.0399	1.621	0.2387

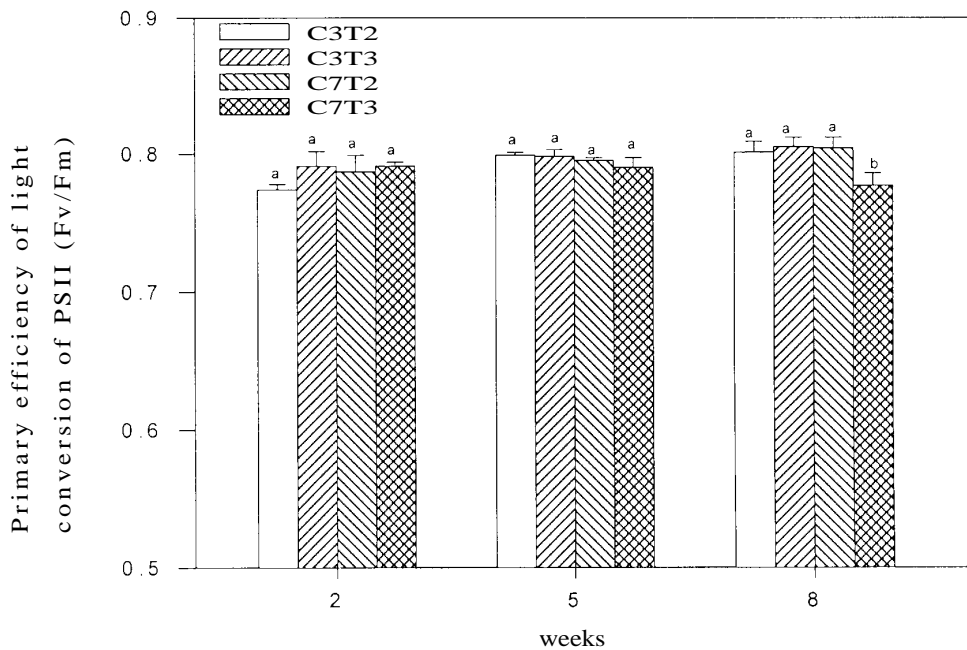


圖 1. 各個處理之 PSII 最初光能轉化效率 (Fv/Fm) 的變化情形。柱狀圖上之字母不同表示處理間差異顯著 (P<0.05)

Fig. 1. Primary efficiency of light conversion of PSII (Fv/Fm) of camphor tree seedlings in different carbon dioxide concentrations and temperatures. Values with the same letter in a given row are no significant difference at P>0.05.

表 7. 二氧化碳濃度與溫度對各處理期間之 PSII 最初光能轉化效率 (Fv / Fm) 與 PSII 潛在活性 (Fv / Fo) 之影響

Table 7. Statistics analysis of light conversion of PSII (Fv/Fm) and potential activity of PSII (Fv/Fo) of camphor tree seedlings in different carbon dioxide concentrations and temperatures.

	二氧化碳濃度		溫度		二氧化碳濃度×溫度	
	F值	P值	F值	P值	F值	P值
PSII 最初光能轉化效率 (Fv/Fm)						
第 2 週	1.621	0.2387	4.889	0.0580	1.621	0.2387
第 5 週	5.684*	0.0443	0.860	0.3810	0.860	0.3810
第 8 週	7.767*	0.0237	7.353*	0.0266	12.533**	0.0076
PSII 潛在活性 (Fv/Fo)						
第 2 週	1.553	0.2479	4.236	0.0736	0.962	0.3554
第 5 週	5.378*	0.0490	0.578	0.4690	0.393	0.5478
第 8 週	5.547*	0.0463	6.310*	0.0363	11.481**	0.0095

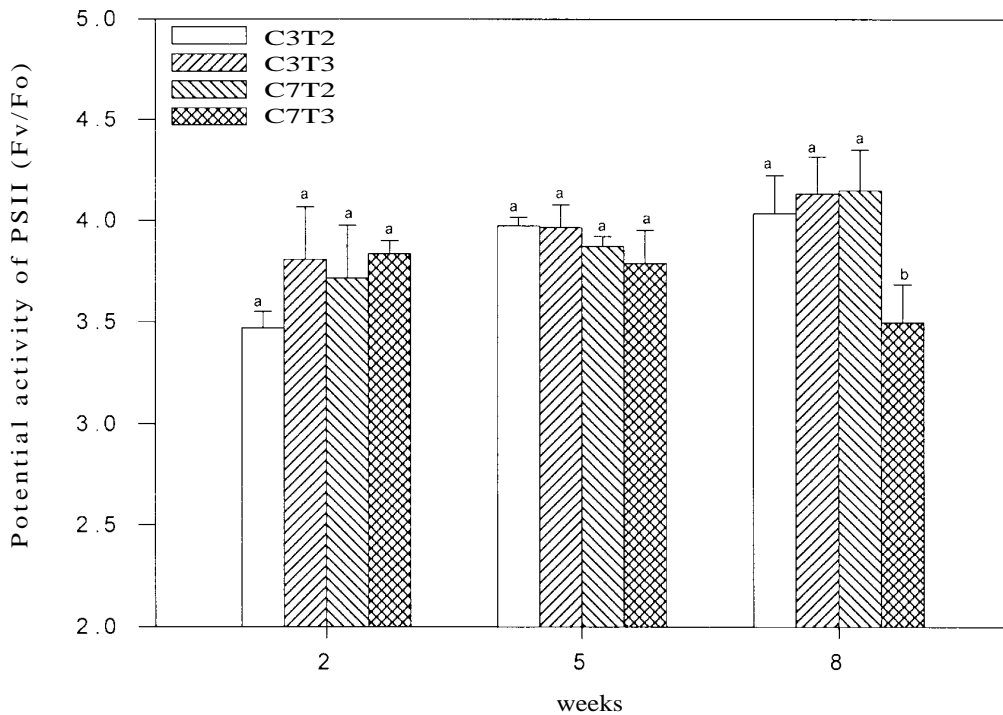


圖 2. 各個處理之 PSII 潛在活性 (F_v/F_o) 的變化情形。柱狀圖上之字母不同則表示處理間差異顯著 ($P < 0.05$)

Fig. 2. Potential activity of PSII (F_v/F_o) of camphor tree seedlings in different carbon dioxide concentrations and temperatures. Values with the same letter in a given row are no significant difference at $P > 0.05$.

度之間的交感作用亦是自處理 8 週有顯著差異，此結果顯示二氧化碳濃度的增高對 PSII 潛在活性的影響程度，同樣受到溫度的影響。

2. 葉綠素螢光淬熄分析

(1) 光化學淬熄係數 (q_p) 之比較

各種處理條件下的光化學淬熄係數 (q_p) 並無顯著的差異 (圖 3)，表示對於應用於光合作用光化學反應之能量的影響，處理間差異不顯著。但仍可看出，各處理之光化學淬熄係數皆隨處理時間的增長而逐漸顯現抑制現象，且低於大氣二氧化碳濃度與常溫處理者 (C3T2)；而高二氧化碳濃度與常溫處理者 (C7T2) 抑制能量供給光化學反應之程度，較高溫處理者為低，但無顯著的影響性

(表 8)。若同時處理高溫與高二氧化碳濃度 (C7T3)，對光化學淬熄係數之影響則較處理高溫或高二氧化碳濃度時為低，顯示二因子彼此相輔相成使抑制效果減緩，並於處理 8 週表現顯著之交感作用 (表 8)。

(2) 非光化學淬熄係數 (q_n) 之比較

由圖 4 所示，處理 2 週時，各處理之間的非光化學淬熄係數 (q_n) 並無明顯的差異。處理 5 週，高溫處理下，不論是在大氣或提高二氧化碳濃度情況下，皆可發現顯著較大氣二氧化碳濃度 (C3T2) 與高二氧化碳濃度處理者 (C7T2) 為高，但二者於整個處理期間變化的情形較平緩。至處理 8 週，高二氧化碳濃度處理者 (C7T2) 造成非光化學淬熄

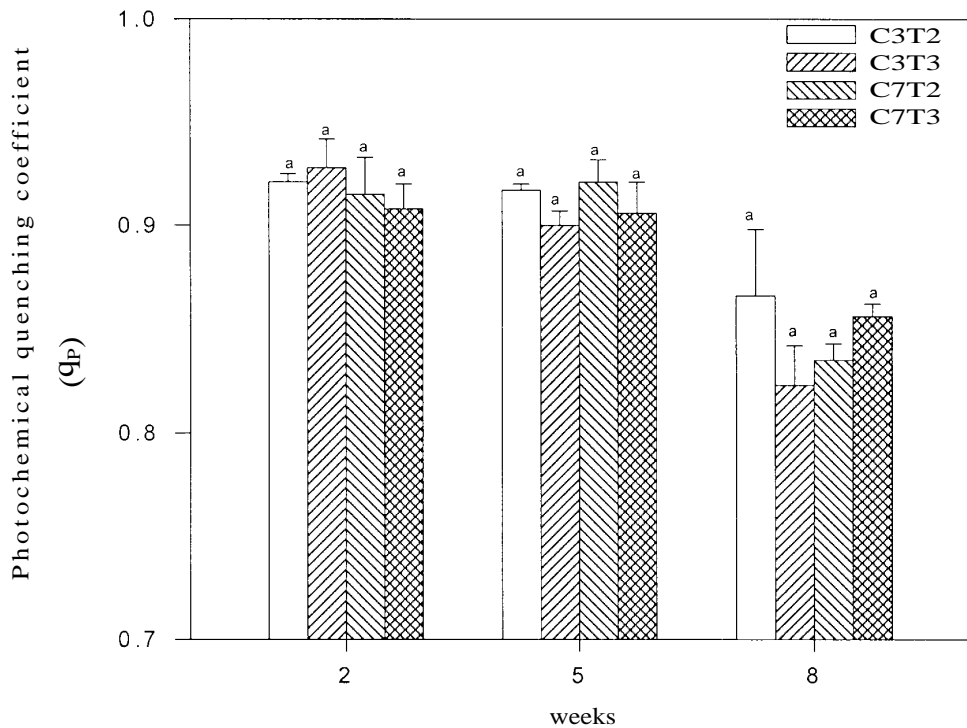


圖 3. 各個處理之光化學淬熄係數 (q_P) 的變化情形。柱狀圖上之字母不同則表示處理間差異顯著 ($P < 0.05$)

Fig. 3. Photochemical quenching coefficient (q_P) of camphor tree seedlings in different carbon dioxide concentrations and temperatures. Values with the same letter in a given row are no significant difference at $P > 0.05$.

係數明顯較其他處理者增加，即所吸收之光能多浪費於非光化學反應過程中。結果顯示，高溫處理若與高二氧化碳濃度一併處理，能夠避免高二氧化碳濃度促使非光化學淬熄係數持續提高，但仍明顯較大氣二氧化碳濃度下常溫與高溫處理者高。二個處理因子在整個處理過程中的影響程度而言，常溫與高溫之影響程度，於處理 5 週起首先顯現非常顯著的差異 (表 8)。大氣二氧化碳濃度與高二氧化碳濃度之間的影响差異，則於處理 8 週明顯出現。並且，處理 8 週時，二氧化碳濃度與溫度之間存在顯著的交感作用主要是高二氧化碳濃度與高溫處理者所表現。

(3) 光量子產量 (yield) 之比較

由圖 5 所示，處理 2 週時，各種處理的光量子產量 (yield) 並無顯著的差異；處理至第 5 週時，處理間開始顯現差異，其中以高溫處理下，不論是處於大氣或提高二氧化碳濃度條件下，皆可發現較常溫處理者為低，顯然提高高溫會影響光量子產量。而處理至 8 週時，提高二氧化碳濃度開始影響苗木之光量子產量，無論常溫或高溫條件下，皆較大氣二氧化碳濃度處理者為低。由表 8 之處理因子對光量子產量之影響狀況而言，亦可發現溫度之影響於處理第 5 週時始顯現差異；而二氧化碳濃度之高低與否，則於處理後期顯示顯著的差異，即提高二氧化碳濃度下，不論高或常溫處理，皆較於大氣二氧化碳濃度生長者為低。

表 8. 二氧化碳濃度與溫度因子對各處理期間之光化學淬熄係數 (q_p)、非光化學淬熄係數 (q_n) 與光量子產量 (yield) 之影響

Table 8. Statistics analysis of photochemical quenching coefficient (q_p), non-photochemical quenching coefficient (q_n), and quantum yield (yield) of camphor tree seedlings in different carbon dioxide concentrations and temperatures.

	二氧化碳濃度		溫度		二氧化碳濃度×溫度	
	F值	P值	F值	P值	F值	P值
光化學淬熄係數 (q_p)						
第 2 週	3.250	0.1091	0.000	0.9828	0.916	0.3666
第 5 週	0.830	0.3889	7.794*	0.0235	0.042	0.8422
第 8 週	0.004	0.9540	0.965	0.3546	8.514*	0.0194
非光化學淬熄係數 (q_n)						
第 2 週	2.879	0.1282	0.407	0.5413	4.542	0.0657
第 5 週	3.859	0.0851	40.796***	0.0002	2.608	0.1450
第 8 週	267.258***	0.0000	109.416***	0.0000	19.041**	0.0024
光量子產量 (yield)						
第 2 週	7.672*	0.0243	0.241	0.6367	0.277	0.6132
第 5 週	2.663	0.1414	55.530***	0.0001	6.536*	0.0338
第 8 週	38.514***	0.0003	2.208	0.1756	1.162	0.3125

四、討論

(一) 形質生長之影響

Gucinski (1994) 指出許多文獻研究著重於大氣二氧化碳濃度增加對植物反應的直接影響。然而，生長乃是植物進行生理作用的綜合表現，當植物受到外在環境因子的影響而無法正常地進行生理作用時，生長勢必受到阻礙。因此，植物生長量可反映出植物對環境條件的適應性 (許與盧, 1998)。由表 1 顯示，單純以高二氧化碳濃度 (C7T2) 或高溫處理 (C3T3) 時，處理期間對於苗高與地際直徑的生長具有促進的效果，表示處理期間的確具有施肥效果 (Kozlowski *et al.*, 1991; Murray *et al.*, 1996; Smith and Smith, 1998)。此種生長量增加的情形，與植物生長部位之碳素積存活性的大小，以及光合作用對外界環境的適應能力有關 (Guehl *et al.*, 1994)。惟

處理 5 週後，對於苗高與地際直徑的生長之促進功效逐漸消退至與正常狀態 (大氣二氧化碳濃度與常溫, C3T2) 者的淨生長量相差無多，甚至較低，尤其是高二氧化碳濃度處理者 (C7T2)。此種情形表示在高二氧化碳濃度的狀態下，苗木的生長愈趨於緩慢，恰與 Kozlowski *et al.* (1991) 文中提到 Siont 及 Kramer 二位學者所歸結的結果相符，即在 400~700 ppm 二氧化碳濃度範圍內，會使苗高增加；但二氧化碳濃度愈是增高，通常會使苗木生長所增加之幅度減緩，甚至降低。Guehl *et al.* (1994) 及 Sheu and Lin (1999) 則認為生長受到抑制，可能是因植物葉片內累積大量的碳水化合物所導致的負回饋作用，致使長期生長於高二氧化碳濃度下的植物生長速率降低。另外，Taylor *et al.* (1995) 及許與盧 (1998) 文獻中提及有些學者曾以

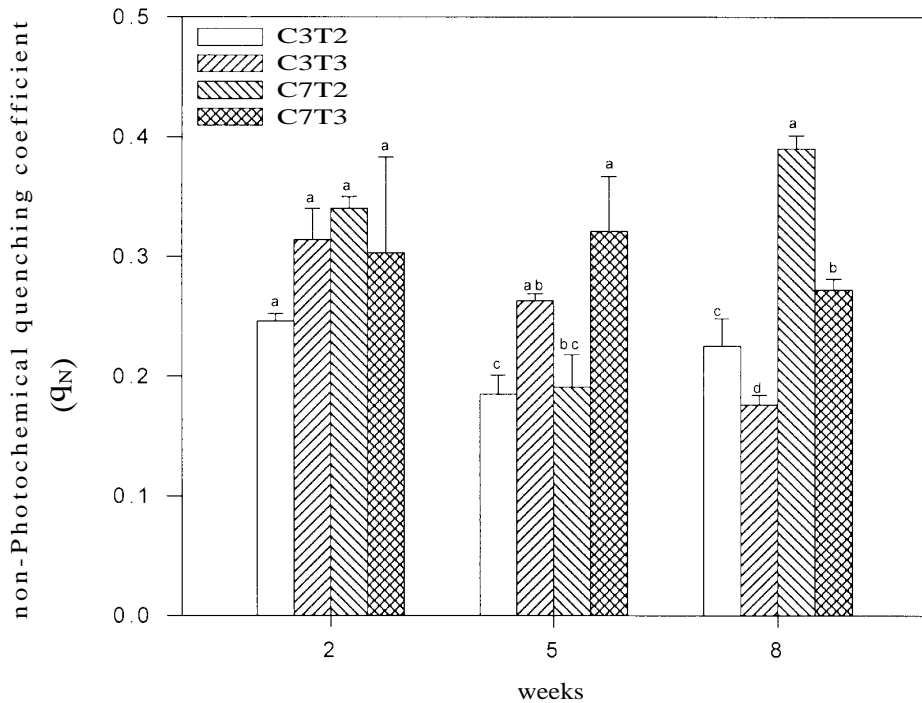


圖 4. 各個處理之非光化學淬熄係數 (q_N) 的變化情形。柱狀圖上之字母不同則表示處理間差異顯著 ($P < 0.05$)

Fig. 4. Non-photochemical quenching coefficient (q_N) of camphor tree seedlings in different carbon dioxide concentrations and temperatures. Values with the same letter in a given row are no significant difference at $P > 0.05$.

就近供應碳源的原則認為，當光合作用降低而減低供源時，碳素分配亦因而改變，而致影響供源與積存的關係以及植物的生長。而有些學者則指出影響生長的因子十分複雜，光合作用速率的改變，並不能直接說明生長速率的改變，而碳素分配的改變，可能是影響生長速率改變的原因之一。若是將高二氧化碳濃度與高溫共同處理 (C7T3)，苗木之苗高淨生長均明顯地高於其他三種處理者 (表 1) 顯示提高二氧化碳濃度下，也必須提高溫度才能使樟樹苗木適應而生長良好，意即當溫度提高時，植物對高二氧化碳濃度的反應是正面的。但對於地際直徑淨生長之表現，促進效果反而不佳。由表 2 的統計分析結果亦顯示，處理期間二氧化碳濃度與溫度二個因子之間存在非常明顯的交

感作用，正如 Potvin (1994) 與 Saralabai *et al.* (1997) 所陳述高二氧化碳濃度與高溫之間的確具有交感作用。

Murray *et al.* (1996) 指出，許多 C_3 植物生長在大氣二氧化碳濃度逐漸升高的環境當中，通常的反應是改變生物量的累積與分配；而植物器官之間乾物量的分佈主要取決於碳素提供至葉片的速率與養分提供至根部的速率彼此達到平衡 (Wilkins *et al.*, 1994)。其論點可用以說明表 3 所示，在大氣二氧化碳濃度狀態下，高溫處理 (C3T3) 與常溫 (C3T2) 比較，葉部與根部乾物重均以後者較高，莖部乾物重則較低一些。就整株苗木而言，高溫處理使乾物重集中累積於葉部且單葉面積有加大的趨勢。故推斷溫度升高，雖然使光合作用稍降

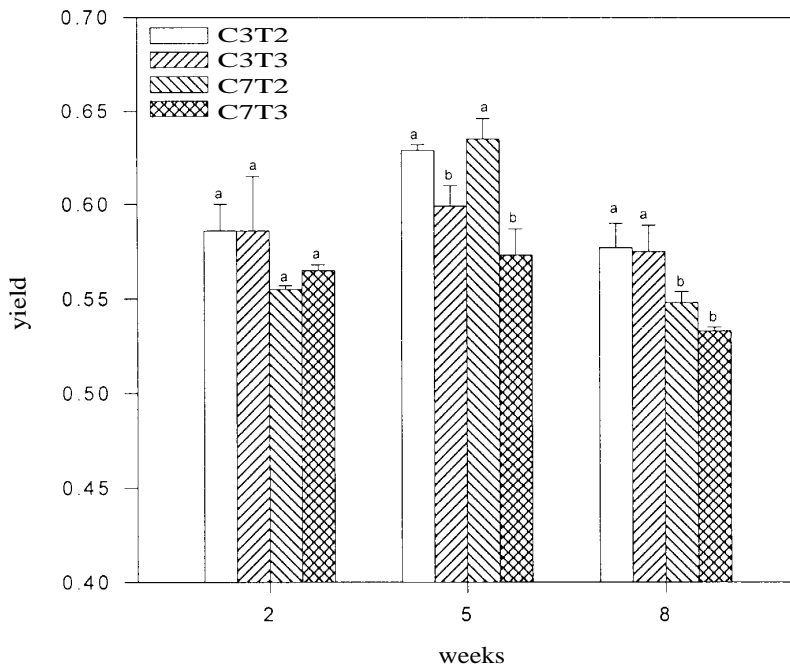


圖 5. 各個處理之光量子產量 (yield) 的變化情形。柱狀圖上之字母不同則表示處理間差異顯著 ($P < 0.05$)

Fig. 5. Quantum yield of camphor tree seedlings in different carbon dioxide concentrations and temperatures. Values with the same letter in a given row are no significant difference at $P > 0.05$.

(數據結果未列)，但仍舊維持與正常狀態處理相當的水準，葉片內累積大量的碳水化合物，致使葉片乾物重較高，此結果和 Sheu and Lin (1999) 以木荷苗木為材料的研究結果一致。若同為常溫條件下，高二氧化碳濃度 (C7T2) 與大氣二氧化碳濃度處理者 (C3T2) 比較，在處理期間前者之各部位的乾物重均較後者為高。此種增加的情形與 Saralabai *et al.* (1997) 的結果相符，其指出苗木的鮮重與乾物重的增加，歸因於高二氧化碳濃度情況下，淨同化速率與相對生長速率增加，致提昇生物量的產力，地上部生物量亦隨之增加。後期減緩的情形可能是因為光合作用 (數據結果未列) 明顯受到抑制所導致的結果，而光合作用速率的降低可能是因為葉片內澱粉粒的累積造成的回饋抑制或葉綠體崩

解所造成，以致發生光合作用之降低調控 (Wilkins *et al.*, 1994)。同時，高二氧化碳濃度處理使根部乾物重高於葉部與莖部，顯示在高二氧化碳濃度狀態下，碳素分配至根部較多 (Gucinski, 1994)，也可能是根部生長增加，細胞擴大的緣故 (Taylor *et al.*, 1995; Saralabai *et al.*, 1997)。假如將高二氧化碳濃度與高溫共同處理 (C7T3)，根、莖、葉各部的乾物重均高於其他處理者。據此結果，再加上二個處理因子之間交感作用的顯著情形 (表 4)，推測高溫處理能夠凸顯高二氧化碳濃度處理之促進效果，致使各部位之乾物重累積更多。關於此種現象，Potvin (1994) 亦曾指出二氧化碳濃度的增加，可抑制光合作用暗反應酵素 rubisco 之氧化酵素功能，而傾向於進行羧化反應，而溫度的升高則可加速這

種情形的進行。

由表 5 所示，各種處理條件之葉片數目與單葉面積的表現，皆隨著處理時間的增長而逐漸增加，各處理之間並無顯著的差異。葉片數目與單葉面積增加的情形，尤其在高二氧化碳濃度狀態下 (C7T2)，可能是因為蔗糖的存在，改變了液胞內溶質濃度，進而刺激細胞分裂與擴大，產生較大的葉片，致使單葉面積增加 (Taylor *et al.*, 1995)；抑或與葉片內儲存的澱粉量有關，才產生單葉面積增加的趨勢 (Saralabai *et al.*, 1997; Bockers *et al.*, 1997)，因此使得葉部乾物重的累積同時有增加的情形 (如表 3 所示)。就高二氧化碳濃度與高溫處理者 (C7T3) 的表現結果而言，其葉片數目雖較其他三種處理為高，但其單葉面積卻較其他三者為低，此表示在高二氧化碳濃度與高溫共同處理的情況下，累積於葉部的乾物重 (表 3) 主要造成葉片數目的增加，葉片增厚，而非增大單葉面積。

比葉面積是葉片結構的重要指標，可說明葉片厚度與葉片內機械組織的數量。倘若比葉面積降低，其倒數之葉重比 (leaf weight ratio, LWR) 則增加，因此可說明葉片總生物量所佔部份增加，即葉片乾物重增加 (表 3)，或葉片厚度增加 (Chiariello *et al.*, 1989; Hall *et al.*, 1993)。大氣二氧化碳濃度與高溫 (C3T3)、高二氧化碳濃度與常溫 (C7T2) 及高二氧化碳濃度與高溫 (C7T3) 三種處理條件之比葉面積，均隨著處理時間的增加而逐漸減少 (表 5)，此趨勢與許多文獻的結果雷同 (Wilkins *et al.*, 1994; Guehl *et al.*, 1994; Murray *et al.*, 1995; Reekie *et al.*, 1997)，且三者皆較正常狀態處理 (C3T2) 者為低。而由比葉面積呈現降低的情形看來，造成其降低的原因，主要是葉部乾物重的累積增加所導致。對於高溫與高二氧化碳濃度共同處理 (C7T3) 使比葉面積較其他三者更加降低的狀況而言，顯示高溫顯著影響高二氧化碳濃度處理所帶來之效應，進而促使葉片

乾物重的累積增加 (表 3)，且是造成葉片數目較其他三種處理為多的主因。

(二) 葉綠素螢光反應之影響

光合作用之光反應是利用光能以驅動一連串氧化還原反應的過程，在此過程中產生 ATP 及 NADPH 等高能分子，供給暗反應合成碳水化合物之用 (Taiz and Zeiger, 1991)。植物所吸收的輻射光能只有一部份用在光化學過程，其餘的能量則以螢光、磷光 (phosphorescent light) 與熱量的形式散失 (Larcher, 1995; Hall *et al.*, 1993)，葉綠素呈激發態衰退的過程是由上述各途徑互相競爭的，而光合作用速率的改變及/或熱量散失，將與放射螢光的強度產生互補關係 (Hall *et al.*, 1993)。葉綠素可作為光合系統之基本螢光指標，而螢光放射量會直接或間接地受到某些因子的影響，這種發生於 μ s-ps 之極短時間尺度的螢光現象，與光合作用之最初光物理 (photophysical) 與光化學 (photochemical) 有密切關係 (Krause and Weis, 1988; Larcher, 1995; Owens, 1994)。

當所有反應中心處於活化、開放狀態 (Q_A 完全為氧化態或完全被還原) 時，螢光量最小 (F_0)；當 Q_A 完全為還原態時，PSII 處於激發狀態而不造成穩定的電荷分離，則會產生最大螢光量 (F_m)。藉此，計算可得 PSII 之光化學反應的潛在量，或代表 PSII 最初光能轉化效率，並以 F_v/F_m 表示 (張等, 1996a)。其中， F_v 為最大可變螢光放射，表示 F_m 與 F_0 二個特定階段之間的螢光放射變化。 F_v/F_m 則變成有關植物葉片之光合作用組織的生理狀態之重要且容易測定的參數。一般發現，在許多不同樹種與生態型的葉片，他們的 F_v/F_m 值均維持在一個狹小範圍 (0.832 ± 0.004) (Schreiber *et al.*, 1986; Hall *et al.*, 1993; Krause and Weis, 1991)。同時，因 F_v 和 F_0 測定過程中極易受溫度變化的影響， F_v/F_0 之比值在一定條件下則是相對穩定的，故採用之以代表 PSII 潛在活性，比單獨使用 F_v 作為指標更為可靠 (張

等，1996a)。

由圖 1 與 2 所示，大氣二氧化碳濃度與常溫 (C3T2)、大氣二氧化碳濃度與高溫 (C3T3) 及高二氧化碳濃度與常溫 (C7T2) 等三種處理，處理期間 PSII 最初光能轉化效率與 PSII 潛在活性均呈現逐漸增加的趨勢，此說明無論是何種處理條件，皆有利於樟樹苗木葉片之 PSII 光化學活性的提高，進而利於葉片將所捕獲的光能以更高速率與效率轉化為生物化學能，為光合作用之碳素同化提供更充足的能量 (張等，1996a；張等，1997)。而此種 PSII 最初光能轉化效率與 PSII 潛在活性增加的情形，亦與因光呼吸作用 (photorespiration) 的降低而造成 RuBP 被用於碳素固定之利用性增加有關，這之間的關係或許可作為經由光呼吸作用降低，對於光合作用之二氧化碳固定的刺激，具有使光合作用對所處環境馴化 (acclimation) 的證據 (Long and Drake, 1991; Gunderson and Wulschledger, 1994; Hogan *et al.*, 1997; Osborne *et al.*, 1997; Goodfellow *et al.*, 1997; Kalina and Ceulemans, 1997)。而高二氧化碳濃度與高溫處理 (C7T3) 者之 PSII 最初光能轉化效率與 PSII 潛在活性則於處理 5 週後出現降低的情形，顯示樟樹苗木長期生長於高二氧化碳濃度與高溫共同處理的環境下，PSII 的活性將逐漸降低，亦即對光之捕獲能力降低，此結果與許與盧 (1998) 以木荷苗木為材料測定的結果相同。另有研究則認為此種現象是由於碳水化合物的累積，對其產生回饋抑制作用的影響 (許與盧，1998; Marek *et al.*, 1997)；也有可能因為 PSII 反應中心受到傷害， F_0 螢光量增加的結果 (Keutgen *et al.*, 1997; Krause and Weis, 1988)。由上述結果顯示單獨處理高溫 (C3T3) 或高二氧化碳濃度 (C7T2)，對於樟樹苗木之 PSII 最初光能轉化效率與 PSII 潛在活性是有利的，意即有助於光合作用之光反應的進行。倘若同時處

理高溫與高二氧化碳濃度二因子 (C7T3)，反而會傷害苗木之 PSII 反應中心，使其捕獲光輻射能的能力減退，進而導致處理後期對生長之促進效果不彰 (表 1、表 3 及表 5)，且與正常狀態者之間無顯著差異。苗木之形質生長表現與 PSII 反應中心的潛在活性之間真正有何關聯，則有待進一步的探討。

淬熄 (quenching) 意指由各種途徑改變螢光量，使其無法達到最大值。一般淬熄的範圍以淬熄係數 ($0 \leq q \leq 1$ ；如 $q=0$ ，則表示 Q_A 為完全開放狀態；如 $q=1$ ，則表示完全關閉 Q_A) 表示。淬熄組成的結果，提供有關光合作用組織的功能及 PSII 效率的重要訊息。而藉由葉綠素螢光淬熄分析 (chlorophyll fluorescence quenching analysis) 的結果，以說明光化學與非光化學部份進行葉綠素去激發的情形，並且顯示類囊體 (thylakoid) 中各種光捕獲複合體 (light harvesting complexes) 之間電子傳遞與氧化還原反應的程度 (Krause and Weis, 1988; 1991; Hall *et al.*, 1993; Owens, 1994)。

由圖 3、4 與 5 所示，高溫處理 (C3T3) 下的光化學淬熄係數、非光化學淬熄係數與光量子產量都較正常狀態 (C3T2) 有約略降低的趨勢，但統計上並無顯著差異；光化學淬熄係數逐漸降低，表示 PSII 反應中心第一個電子接受者， Q_A ，處於氧化態所佔的比例降低，亦即 PSII 反應中心開放部份的比例減少，則相對地提高 PSII 反應中心的關閉部份比例，這些關閉的 PSII 反應中心無法進行穩定的電荷分離，而不能參與光合作用電子的線性傳遞 (Krause and Weis, 1991; 張等，1996a；1996b；1997；盧等，1997)。高二氧化碳濃度 (C7T2) 及其與高溫共同處理的狀態下 (C7T3)，光化學淬熄係數與非光化學淬熄係數於處理過程中普遍高於大氣二氧化碳濃度下與高溫處理者 (C3T3)，而光量子產量則較之為低。尤其是造成非光化學淬熄係數

明顯提高，表示 PSII 反應中心非輻射熱散失能力增加，意即葉片所捕獲的光能以輻射熱能途徑散失的機會增加，而不利於提供足夠的能量予光合作用固定碳素（Krause and Weis, 1991; 張等, 1996a; 1996b; 1997; 盧等, 1997）。非光化學淬熄係數之所以增加，可能是因為類囊體膜上的 ATP 活化酵素缺乏磷離子而受限，光能無法順利轉換成爲生物化學能，致使類囊體仍舊呈現激發態的緣故（Keutgen *et al.*, 1997），此點有待以後試驗加以驗證。然而，高溫（C3T3）、高二氧化碳濃度（C7T2）或二因子共同處理（C7T3）的情況下皆致使光量子產量降低，表示互相耦合的光合作用電子傳遞過程與形成 ATP 之光磷酸化作用之間受到影響，而無法提供光合作用碳素同化更充足的 ATP 與 NADPH 之能量（張等, 1996a; 1996b; 1997; 盧等, 1997）。因爲光量子產量意味著固定一分子二氧化碳需要多少量的光子（Krall and Edwards, 1992），若光量子產量降低，即顯示缺乏足夠的光子轉換成爲化學能，以供給固定碳源。此亦可能爲非光化學淬熄係數增加的原因。藉由經過高溫（C3T3）或高二氧化碳濃度（C7T2）處理後之光化學淬熄係數、非光化學淬熄係數與光量子產量之結果，顯示其確實造成光反應受到某些程度上的損害，而導致光合作用速率（數據結果未列）的明顯降低，若同時處理高溫與高二氧化碳濃度（C7T3）則使此種傷害情形更加嚴重，但對形質生長仍具促進效果，此不合理情形有待進一步的探討。

五、結論

處理高二氧化碳濃度對各種形質生長表現的變化具有促進的效果，尤其在處理 2 週即具有施肥效果，並使根部乾物重高於莖部與葉部。高溫處理對各種形質生長表現稍具促進效果。二者處理至處理 5 週之 PSII 最初光能轉化效率（Fv/Fm）與 PSII 潛在活性（Fv/Fo）均

呈現增加的趨勢。若同時處理高溫與高二氧化碳濃度，對各種形質生長表現之促進效果與其他處理者無顯著差異。但處理後期由 PSII 最初光能轉化效率與 PSII 潛在活性降低顯示 PSII 將逐漸失去活性，意即對光之捕獲能力降低。光化學淬熄係數（ q_p ）與光量子產量（yield）降低表示葉片所捕獲的光能傳遞至 PSI 進行光化學反應受阻，進而影響光合作用暗反應固定碳源的能量來源，故使處理後期之促進生長效果不彰。非光化學淬熄係數（ q_N ）增高意即這些無法提供光化學反應進行之能量多以熱量輻射形式散失。

六、引用文獻

- 田中正之（1995）地球在變暖。李昌明、石廣玉譯。明文書局。55-86頁。
- 柳中明、劉銘龍、張品青（1997）能源與二氧化碳排放減量。全球變遷通訊雜誌 16：1-9。
- 許博行、盧昕玕（1998）二氧化碳濃度及溫度對木荷苗木生長、葉綠素螢光反應與核酮醣雙磷酸羧化/加氧酵素的影響。中華林學季刊 31(2)：141-151。
- 許博行、張安璫（2001）二氧化碳濃度與溫度對樟樹苗木生長及光合作用之影響。台灣林業科學 16(1)：11-23。
- 張其德、盧從明、劉麗娜、白克智、匡廷云、郭建平、高素華、王春乙（1996a）二氧化碳加富對大豆葉片光系統II功能的影響。植物生態學報 20(6)：517-523。
- 張其德、盧從明、劉麗娜、林世青、匡廷云、白克智（1996b）CO₂ 加富對紫花苜蓿光合作用原初光能轉換的影響。植物學報 38(1)：77-82。
- 張其德、盧從明、劉麗娜、白克智、匡廷云（1997）CO₂ 倍增對不同基因型大豆光合色素含量和螢光誘導動力學參數的影響。植物學報 39(10)：946-950。

- 劉業經、呂福原、歐辰雄 (1994) 臺灣樹木誌。國立中興大學農學院叢書。108頁。
- 盧從明、張其德、馮麗洁、匡廷云、郭建平、王春乙 (1997) CO₂ 濃度倍增對谷子拔節期和灌漿期光合色素含量和 PSII 功能的影響。植物學報 39(9) : 874-878。
- Anderson, S. H., Beiswenger, R. E., and Purdom, P. W. (1993) Environmental Science. Macmillan Publishing Company, a Division of Macmillan, Inc. 4th ed. pp.171-190.
- Bockers, M., Capková, V., Tichá, I., and Schäfer, C. (1997) Growth at high CO₂ affects the chloroplast number but not the photosynthetic efficiency of photoautotrophic *Marchantia polymorpha* culture cells. Plant Cell, Tissue and Organ Culture 48:103-110.
- Chiariello, N. R., Mooney, H. A., and Williams, K. (1989) Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. In: Percy, R. W., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., and Rundel, P. W. eds. Plant Physiological Ecology-Field Methods and Instrumentation. pp.327-365.
- Chien, C. T. and Lin, T. P. (1994) Mechanism of hydrogen peroxide in improving the germination of *Cinnamomum camphora* seed. Seed Sci. and Techol. 22:231-236.
- Goodfellow, J., Eamus, D., and Duff, G. (1997) Diurnal and seasonal changes in the impact of CO₂ enrichment on assimilation, stomatal conductance and growth in a long-term study of *Mangifera indica* in the wet-dry tropics of Australia. Tree Physiology 17:291-299.
- Gucinski, H. (1994) The potential effect of global climate change on terrestrial vegetation. In: Alscher, R. G. and Wellburn, A. R. ed. Plant Response to the Gaseous Environment-Molecular, Metabolic and Physiological Aspects. pp.1-20.
- Guehl, J. M., Picon, C., Aussenac, G., and Gross, P. (1994) Interactive effects of elevated CO₂ and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. Tree Physiology 14: 707-724.
- Gunderson, C. A. and Wullschlegel, S. D. (1994) Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂: a broader perspective. Photosynthesis Research 39:369-388.
- Hall, D. O., Scurlock, J. M. O., Bolhàr-Nordenkampf, H. R., Leegood, R. C. and Long, S. P. (1993) Photosynthesis and Production in a Changing Environment-A Field and Laboratory Manual. United Nations Environment Programme. 1st ed. pp.36-205.
- Hogan, K. P., Fleck, I., Bungard, R., Cheeseman, J. M., and Whitehead, D. (1997) Effect of elevated CO₂ on the utilization of light energy in *Nothofagus fusca* and *Pinus radiata*. Journal of Experimental Botany 48(311):1289-1297.
- Kalina, J. and Ceulemans, R. (1997) Clonal differences in the response of dark and light reactions of photosynthesis to elevated atmospheric CO₂ in poplar. Photosynthetica 33(1):51-61.
- Keutgen, N., Chen, K., and Lenz, F. (1997) Responses of strawberry leaf photosynthesis, chlorophyll fluorescence and macronutrient contents to elevated CO₂. Journal of Plant Physiology 150:395-400.
- Kolzlowski, T. T., Kramer, P. J., and Pallardy, S. G. (1991) The Physiological Ecology of

- Woody Plants. Academic Press, Inc. pp.376-400.
- Krall, J. P. and Edwards, G. E. (1992) Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiologia Plantarum* 86:180-187.
- Krause, G. H. and Weis, E. (1988) The photosynthetic apparatus and chlorophyll fluorescence. In: Lichtenthaler, H. K. ed., *Applications of Chlorophyll Fluorescence* pp.3-11.
- Krause, G. H. and Weis, E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42:313-349.
- Kuehl, R. O. (1994) *Statistical Principles of Research Design and Analysis*. Wadsworth, Inc. pp.1-686.
- Larcher, W. (1995) *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 3rd ed. pp.57-62.
- Lawlor, D. W. (1993) *Photosynthesis: Molecular, Physiology and Environmental Processes*. Longman Group UK Limited. 2nd ed. pp.229-291.
- Long, S. P. and Drake, B. G. (1991) Effect of the long-term elevation of CO₂ concentration in the field on the quantum yield of photosynthesis of the C₃ sedge, *Scirpus olneyi*. *Plant Physiology* 96: 221-226.
- Marek, M. V., Šprtová, M., and Kalina, J. (1997) The photosynthetic irradiance-response of Norway spruce exposed to a long-term elevation of CO₂ concentration. *Photosynthetica* 33(2):259-268.
- Medlyn, B. E. (1996) Interactive effects of atmospheric carbon dioxide and leaf nitrogen concentration on canopy light use efficiency: a modeling analysis. *Tree Physiology* 16:201-209.
- Mulholland, B. J., Craigen, J., Black, C. R., Colls, J. J., Atherton, J., and Landon, G. (1997) Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the growth and yield of spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Experimental Botany* 48(306):113-122.
- Murray, M. B., Leith, I. D., and Jarvis, P. G. (1996) The effect of long term CO₂ enrichment on the growth, biomass partitioning and mineral nutrition of Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). *Trees* 10:393-402.
- Osborne, C. P., Drake, B. G., LaRoche, J., and Long, S. P. (1997) Does long-term elevation of CO₂ concentration increase photosynthesis in forest floor vegetation? *Plant Physiology* 114:337-344.
- Owens, T. G. (1994) *In vivo* chlorophyll fluorescence as a probe of photosynthetic physiology. In: Alscher, R. G. and Wellburn, A. R. eds. *Plant Response to the Gaseous Environment-Molecular, Metabolic and Physiological Aspects* pp.195-217.
- Potvin, G. (1994) Interactive effects of temperature and atmospheric CO₂ on physiology and growth. In: Alscher, R. G. and Wellburn, A. R. eds. *Plant Response to the Gaseous Environment-Molecular, Metabolic and Physiological Aspects* pp.39-54.
- Reekie, J. Y. C., Hicklenton, P. R., and Reekie, E. G. (1997) The interactive effects of carbon dioxide enrichment and daylength on growth and development in *Petunia hybrida*. *Annals of Botany* 80:57-64.
- Saralabai, V. C., Vivekanandan, M., and Suresh

-
- Babu, R. (1997) Plant responses to high CO₂ concentration in the atmosphere. *Photosynthetica* 33(1):7-37.
- Schreiber, U., Schliwa, U., and Bilger, W. (1986) Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation. *Photosynthesis Research* 10:51-62.
- Sheu, B. H. and Lin, C. K. (1999) Photosynthetic response of seedlings of the sub-tropical tree *Schima superba* with exposure to elevated carbon dioxide and temperature. *Environmental and Experimental Botany* 41:57-65.
- Smith, R. L. and Smith, T. H. (1998) *Elements of Ecology*. Addison Wesley Longman, Inc. 4th ed. pp.342-376.
- Spalding, M. H., Critchley, C., Govindjee, and Orgren, W. L. (1984) Influence of carbon dioxide concentration during growth on fluorescence induction characteristics of the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Photosynthesis Research* 5:169-176.
- Taiz, L. and Zeiger, E. (1991) *Plant Physiology*. The Benjamin/ Cummings Publishing Company, Inc. pp.179-248.
- Taylor, G., Gardner, S. D. L., Bosac, C., Flowers, T. J., Crookshanks, M., and Dolan, L. (1995) Effects of elevated CO₂ on cellular mechanisms, growth and development of trees with particular reference to hybrid poplar. *Forestry* 68(4):379-390.
- Ward, J. K. and Strain, B. R. (1999) Elevated CO₂ studies: past, present and future. *Tree Physiology* 19:211-220.
- Wilkins, D., Van Oosten, J. J., and Besford, R. T. (1994) Effects of elevated CO₂ on growth and chloroplast proteins in *Prunus avium*. *Tree Physiology* 14:769-779.