

研究報告

構樹苗木對光度之生理反應

陳忠義¹ 廖天賜^{1*}

【摘要】構樹廣泛分布於台灣中低海拔地區，其生育地之光環境變異極大。為了解其對不同光度的適應機制，本研究以不同光度處理其苗木，探討其形態及生理反應。試驗結果顯示，構樹苗木在低光下不但形態生長良好，且具有許多耐陰種之特徵，如比葉面積大 ($323.9 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$)、光補償點低 ($6.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、葉綠素 a/b 比值小 (2.46) 等等，且在高光照射後有快速調適的保護能力。而生長在高光下的苗木則有良好的光合能力與消散機制，因此其對光度的適應範圍很廣，分布可從日射強烈之空曠地以至於鬱閉的防風林下。

【關鍵詞】構樹、光度、耐陰性、葉綠素螢光

Research paper

Physiological Responses to Light Intensities of *Broussonetia Papyrifera* Seedlings

Chung-I Chen¹ Tien-Szu Liao^{1*}

【Abstract】*Broussonetia papyrifera* is an expansive distribution tree species from medium to low elevation of Taiwan. The habitat of *B. papyrifera* has extreme differentiation in light environments. In order to understanding acclimation mechanism of *B. papyrifera* to different light intensity, we set various light treatment and observed the responses of phenotype and physiology. Results revealed that, *B. papyrifera* had well performance in shade and shown several characteristics such as high specific leaf area ($323.9 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), and low light compensation point ($6.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), chlorophyll a / b ratio (2.46) of shade-tolerance species. *B. papyrifera* also shown the ability of fast recovery after irradiated by high light. Therefore, *B. papyrifera* which grown in high light environment shown the well photosynthetic capacity and mechanism of dissipation. So *B. papyrifera* acclimated broadly to different light environment and distributed from sunlit openness area to understory of windbreak forest.

【Key words】*Broussonetia papyrifera*, light intensity, shade-tolerant, chlorophyll fluorescence.

1. 國立中興大學森林學系研究生、副教授，*通訊作者

Graduated student and Associate Professor, Dept. of Forestry, NCHU, Taiwan. *Corresponding Author.

一、前言

光度的強弱會直接影響林木的生理作用，長期則影響其形態生長的表現，而林木生長在不同光度下的反應主要受其生態習性—陽性或陰性所影響(廖天賜等，2002)。在育林學上將能在低光下生育，且具競爭力的樹種稱為耐陰種 (shade-tolerant species)，將其他不能在庇陰下生育的樹種歸為非耐陰種 (shade-intolerant species)。在過去的研究中指出，非耐陰種比耐陰種在生理上有較高的代謝速率及光飽和光合作用速率 (A_{max})，且其光飽和點、光補償點 (light compensation point, LCP)、以及暗呼吸率 (dark respiration, R_d) 也都較耐陰種為高(郭耀綸等，2004)。

植物的葉片在接收光能後，部分光能會經透射與反射而散失，其餘的光能則被葉片吸收，被葉片吸收的光能一部分用於光化學消散 (photochemical quenching, Q_p)，即能量傳送至反應中心以進行光合作用。若吸收之光能超過植物所能利用的範圍，植物必須運用其他方式將這些多餘的光能消散掉，否則這些過剩的能量將會傷害植物的光合系統 II (PSII)，最後可能導致光抑制 (photoinhibition) 的發生 (Taiz and Zeiger, 2002)。而 PSII 的傷害可由葉綠素螢光係數 (F_v/F_m) 的下降得知，對一般健康植物而言， F_v/F_m 幾乎是常數 (0.832 ± 0.004)，但 PSII 受到傷害時此值會下降，因此 F_v/F_m 是推估光合能力調降 (down-regulation) 與光抑制的最佳指標 (徐邦達，2002；陳宜敏，2005；Demmig-Adams *et al.*, 1996)。

構樹 (*Broussonetia papyrifera*) 屬桑科 (Moraceae) 構樹屬 (*Broussonetia*)，為落葉中喬木或喬木。產於華中、華南及台灣，分布日本、馬來、太平洋諸島、泰國及印度。構樹在台灣的分佈很廣，自平地以及於中海拔地區，一般以散生、孤立者為多，或於中、低海拔闊葉林中與其他樹種混生為混合林。鳥類喜歡啄食其果實，種子隨其排泄物排出後即發芽生長，因此各地區之山坡地、道路兩側、河溝護

堤旁等常見到構樹的小面積群落 (吳瑤階等，1983；呂錦明，1989)。

在台灣各地不僅於空曠地，在山坡地日照強烈處常見構樹之存在，且海岸防風林內亦有許多構樹散佈。又其根株萌芽與下種更新良好，在一些海岸地區甚至偶有形成純林的現象，因此本研究將針對構樹不同光環境探討構樹對光度在形態與生理反應，以釐清其適應不同光環境之機制。

二、材料方法

(一) 試驗材料與處理

試驗材料於 2005 年 7 月間自台中港區防風林帶採取苗高約 40 cm 之構樹小苗，帶回中興大學北溝苗圃溫室內種植，容器為直徑 24 cm、深 24 cm 之塑膠盆，栽培介質為蛭石：泥炭土 = 1：1 之混合介質。

試驗處理於 2005 年 9 月間開始，光度處理係以不同黑色針織遮光網控制透光度，分別設置相對光度為 100% (對照組)、40%、10% 三種光度處理每處理各 8 株苗木。

(二) 試驗項目與方法

1. 形態生長之測定

於 2005 年 10 月開始，每月定期量測每處理各 8 株苗木之苗高與地際直徑之生長量。淨生長量由每月量取之苗高與地際直徑扣除處理前所記錄之原苗高及地際直徑值，並計算纖弱指數 (slenderness index, SI) = 苗高/地徑 (Sánchez-gómez *et al.*, 2006)。於 2006 年 6 月間，每處理逢機選取 5 棵苗木，每棵苗木以打孔器打取各 5 個直徑為 0.6 cm 之葉圓片，以 70°C 烘乾 96 小時後稱其乾重，並計算比葉面積 (specific leaf area, SLA. $SLA = \text{leaf area} / \text{leaf dry weight}$) (Gómez-aporicio *et al.*, 2006；Sánchez-gómez *et al.*, 2006)。

2. 光合作用與色素之測定

於 2006 年 5 月間選取天氣晴朗之日，逢機選取每處理各 4 株苗木測定之。試驗用儀器為攜帶式光合作用系統測定儀 (HCM-1000,

Walz, Germany), 光度為 0、5、10、25、50、100、200、400、600、800、1000、1200、1500、1800 及 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD (photosynthetic photon flux density) 等 15 種之順序, 進行光合作用速率之測定。自光量 0 - 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 所測得的光合作用速率與光度間之反應曲線做直線迴歸, 並由迴歸式計算出光補償點、暗呼吸率與光量子收率 (quantum yield, Qy) (郭耀綸、陳瑄培, 2005)。三種光度處理之光度 (x) 與光合速率 (y) 迴歸式分別為:

$$y=0.0498x-1.2906 \quad R^2=0.95(100\%)$$

$$y=0.0478x-0.8863 \quad R^2=0.94(40\%)$$

$$y=0.0543x-0.3622 \quad R^2=0.92(10\%)$$

葉片色素含量之測定法則參照 Arnon(1949) 之方法, 將鮮重 0.05 g 或 1.4 cm^2 之葉片, 加上液態氮研磨成粉狀再以 80% 丙酮定量成 5 ml, 離心後取上清液測定 440.5 nm、645 nm 與 663 nm 波段之吸光值, 據以計算葉綠素 a、葉綠素 b、葉綠素 a+b 及類胡蘿蔔素之含量。

3. 葉綠素螢光之測定

於 2006 年 5 月間選擇天氣晴朗的日子, 於上午 10:00 每處理逢機選取 4 株苗木, 各苗木之完全展開之向陽葉片 4 片以葉片夾暗處理 20 分鐘後。以手提式植物效能分析儀 (plant efficiency analyzer, PEA, Hansatech, Inc) 測定葉片之 F_0 及 F_m 。 F_0 為天線系統放出的螢光, 在逆境下其值上升代表 PSII 反應中心機能受損; F_m 為反應中心所放出的螢光; $F_v (= F_m - F_0)$ 則表示暗適應後由電子傳遞鏈傳出可用於光合作用的最大能量, 因此暗適應下所得的 F_v/F_m 值可表示 PSII 的最大光化學潛能, 亦可得知葉片在逆境下光合系統受影響的程度 (鐘基啓, 2001; 徐邦達, 2002)。

此外, 另以幻燈機之鹵素燈為光源, 以不同光度 (800、1200、2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 依序照射葉片 20 分鐘, 之後再以 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 照射 1 小時、2 小時及暗處理回復 20 分鐘、1 小時等處理, 以野外螢光監測系統 (field fluorescence monitoring system, FMS2, Hansatch,

Inc) 測定各處理之葉綠素螢光參數, 並參考 Demmig-Adams 等 (1996) 提出的光能分配公式, 假設葉片吸收光能為 1 ($=P+D+E$), 計算出下列參數:

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

$D = 1 - F_v'/F_m'$, 為熱消散佔吸收能量之比例

$E = 1 - P - D$, 為過多能量佔吸收能量之比例

$NPQ = (F_m/F_m') - 1$, 為非光化學消散, 即天線系統以熱的形式消散的能量

其中 F_s 為周圍環境穩定時, PSII 反應中心經由電子傳遞鏈將電子傳至 PSI, 達到穩定階段時的螢光放射量; $F_v' (= F_m' - F_0')$ 代表光照下開啓的 PSII 實際量; F_0' 為光照下 PSII 開啓時的螢光放射量; F_m' 為光照下 PSII 關閉時的最大螢光放射量; F_v'/F_m' 則表示光照下開啓的 PSII 之實際光化學效能 (鐘基啓, 2001; 賴美鳳, 2004; 賴冠名, 2006; Demmig-Adams *et al.*, 1996; Weng *et al.*, 2005, 2006a, 2006b)。

並於 2006 年 10 月 3 日上午 10 點將 10% 相對光度處理的苗木移至全光下, 於照射全光 2 小時、4 小時、6 小時、28 小時後測定葉綠素螢光, 之後移回 10% 光度處理下回復 1 小時, 並測定之。

三、結果

(一) 形態生長

不同光度處理對構樹苗木的高生長有顯著影響 ($P < 0.05$), 10% 相對光度下的苗木高生長最高, 40% 與 100% 相對光度下的苗木高生長則無顯著差異。地際直徑亦以 10% 相對光度下最大, 全光與 40% 光照亦無顯著差異 (表 1)。

此外, 生長在不同光度下的構樹苗木之比葉面積 (specific leaf area) 變化有顯著差異, 比葉面積隨相對光度下降而上升, 表示在全光處理的構樹苗木葉片最厚, 而在 10% 相對光度的葉片則最薄 ($P < 0.05$)。

本試驗之纖弱指數 (slenderness index) 各處理間無顯著差異。

表 1. 構樹苗木生長於不同相對光度之生長參數變化

Table 1. Variations on growth parameters of *Broussonetia papyrifera* seedlings grown in different light environment

	Relative Light Intensities (%)		
	100	40	10
Net Height Growth (cm)	13.12±0.93 ^{b*}	14.43±1.78 ^b	25.83±2.45 ^a
Net Diameter Growth (mm)	4.02±0.45 ^b	3.82±0.76 ^b	6.88±0.72 ^a
Specific Leaf Area (cm ² g ⁻¹)	116.42±7.12 ^c	159.92±7.57 ^b	323.90±18.82 ^a
Slenderness Index (cm mm ⁻¹)	4.36±0.39 ^a	4.93±0.53 ^a	4.36±0.43 ^a

* 不同英文字母表示 Duncan's 多變域測驗達顯著差異 ($P < 0.05$)

(二) 光合參數與色素

表 2 為構樹苗木在不同相對光度處理下之光補償點 (LCP)、光飽和光合作用速率、光量子收率 (quantum yield, Qy) 及暗呼吸 (Rd) 之變化，生長於 10% 相對光度下的苗木光補償點明顯較低 ($P < 0.05$)。顯示生長在不同相對光度的構樹可調節其光補償點，使其適應較低光的光環境。且在 10% 相對光度處理者的最大光合值 ($10.53 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 則與其他光度生長者無顯著差異。暗呼吸則以生長於全光者顯著較高 ($P < 0.05$)，其餘光合參數則在各處理間無顯著差異。

在光合色素方面，生長在不同相對光度下構樹苗木之葉綠素 b 隨光度下降而增加，葉綠素 a 與葉綠素總量則在處理間無顯著差異。葉綠素 a/b 與類胡蘿蔔素/葉綠素 (Caro/Chl) 則是隨光度降低而降低 (表 2)。

(三) 葉綠素螢光與能量分配

生長於不同光度下的構樹苗木之葉綠素螢光參數有顯著差異， F_v'/F_m' 及暗適應 20 分鐘後之 F_v/F_m 均是全光下最低，40% 次之，10% 最高，NPQ 則反之 (表 3)。

圖 1 為不同光度處理之苗木，以不同光度之人工光源照射葉片後，其吸收能量分配之比例。三種光度處理的構樹苗木隨著照射光度的增加，熱消散比例 (D) 逐漸增加，而光化學消

散比例 (P) 則逐漸下降，但過剩能量 (E) 則無顯著差異。顯示其隨著光度的上升以增加熱消散來消除光合作用的過剩能量。三種光度處理之中，其熱消散與光化學消散比例之消長以 10% 相對光度處理者最為明顯，即生長於低光者其所吸收光能之分配比例對光度變化較為敏感。三種光度處理在葉片經過暗處理後光化學消散比例均迅速回復。此外， F_v'/F_m' 皆隨光度的增強與光照時間的增長而下降 (圖 2)，其中又以 10% 相對光度處理者，其下降最明顯。三種處理者在經過暗處理後，其 F_v/F_m 亦均迅速回復至未照光前的 89%。

將 10% 相對光度處理的構樹苗木移至全光下照射後，其能量分配比例與葉綠素螢光參數變化如圖 3 所示。發現移至全光後其光化學消散比例顯著下降而熱消散比例明顯增加，但照射時間的長短對其能量分配無顯著影響，且在移回 10% 相對光度下 1 小時後，P 即回復至基準值的 89%， F_v'/F_m' 也回復至 0.7 以上，NPQ 亦有顯著下降的趨勢。

四、討論

許多研究結果顯示強光會抑制植物高生長，因此生長在低光下的植物通常比生長在高光者具有較大的高生長 (郭耀綸等, 1999; Malavasi and Malavasi, 2001; Henry and Thomas, 2002)。

本研究結果亦顯示構樹苗木的高生長會受到光度的影響，在 10% 相對光度下生長的構樹苗木

高生長明顯較其他光度處理高 (表 1)。

構樹苗木的地際直徑生長量，以 10% 相

表 2. 構樹苗木生長於不同相對光度之光補償點 (LCP)、最大光合速率 (Amax)、光量子收率 (Qy)、暗呼吸 (Rd)、葉綠素 a(Chl a)、葉綠素 b(Chl b)、葉綠素 a+b(Chl a+b)、葉綠素 a/b(Chl a/b)、類胡蘿蔔素 (Caro) 與類胡蘿蔔素與葉綠素比 (Caro/Chl)之變化

Table 2. Variations on light compensation point (LCP), maximum photosynthetic rate (Amax), quantum yield (Qy), dark respiration (Rd), chlorophyll a (Chl a), chlorophyll b (Chl b), chlorophyll a+b (Chl a+b), chlorophyll a/b (Chl a/b), carotenoids (Caro) and carotenoids/chlorophyll (Caro/Chl) of *Broussonetia papyrifera* seedlings grown in different light environment

	Relative Light Intensity (%)		
	100	40	10
LCP ($\mu\text{molPPFD m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	25.92±0.27 ^{a*}	18.54±3.31 ^b	6.67±2.83 ^c
Amax ($\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	14.54±1.51 ^a	10.29±1.44 ^a	10.53±0.76 ^a
Qy	0.037±0.013 ^a	0.044±0.004 ^a	0.057±0.004 ^a
Rd ($\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	1.15±0.18 ^a	0.86±0.11 ^{ab}	0.55±0.20 ^b
Chl a (mg m^{-2})	56.27±9.16 ^a	69.04±5.35 ^a	67.91±4.52 ^a
Chl b (mg m^{-2})	19.02±2.47 ^b	22.60±1.80 ^{ab}	27.61±1.97 ^a
Chl a+b (mg m^{-2})	75.29±11.63 ^a	91.64±7.14 ^a	95.53±6.43 ^a
Chl a/b	2.97±0.02 ^a	3.05±0.02 ^a	2.46±0.05 ^b
Caro (mg m^{-2})	32.37±5.31 ^a	35.12±2.17 ^a	30.88±1.54 ^a
Caro/Chl	0.43±0.01 ^a	0.38±0.01 ^b	0.32±0.01 ^c

* 不同英文字母表示 Duncan's 多變域測驗達顯著差異 ($P < 0.05$)

表 3. 構樹苗木生長於不同相對光度之葉綠素螢光參數變化

Table 3. Variations on chlorophyll fluorescence parameters of *Broussonetia papyrifera* seedlings grown in different light intensities

	100%	40%	10%
Fv'/Fm'	0.588±0.011 ^{c*}	0.677±0.010 ^b	0.760±0.004 ^a
Fv/Fm	0.731±0.002 ^c	0.766±0.009 ^b	0.825±0.002 ^a
NPQ	0.53±0.08 ^a	0.34±0.01 ^b	0.19±0.02 ^c

* 不同字母表示 Duncan's 多變域測驗達顯著差異 ($P < 0.05$)

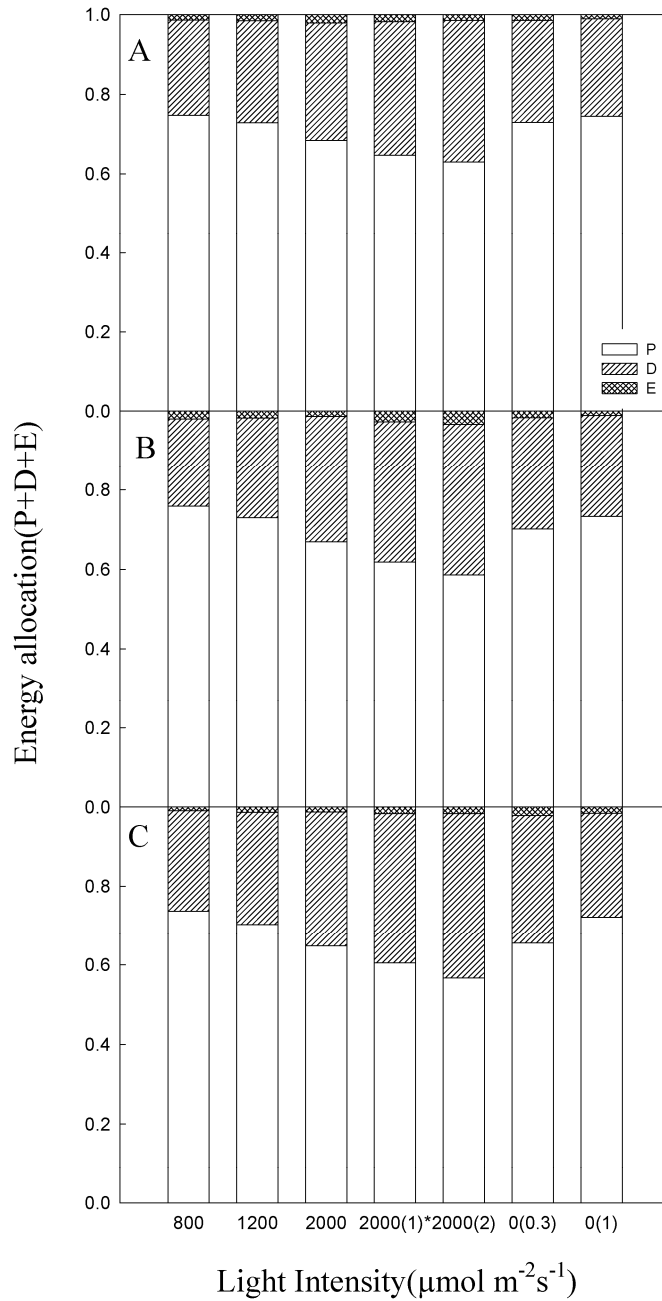


圖 1. 經過三種光度處理 (A, 100%)、(B, 40%)、(C, 10%) 之構樹苗木以不同光度及時間照射後與恢復期之能量分配比例變化 (*括弧內數字代表照射或回復小時數)

Fig. 1. Variations of energy allocation on *Broussonetia papyrifera* seedlings grown in three light intensities (A, 100%)、(B, 40%)、(C, 10%) by different irradiated intensities, durations and recovery. (*Numbers in parentheses denote the hours irradiated by artificial light or recovery)

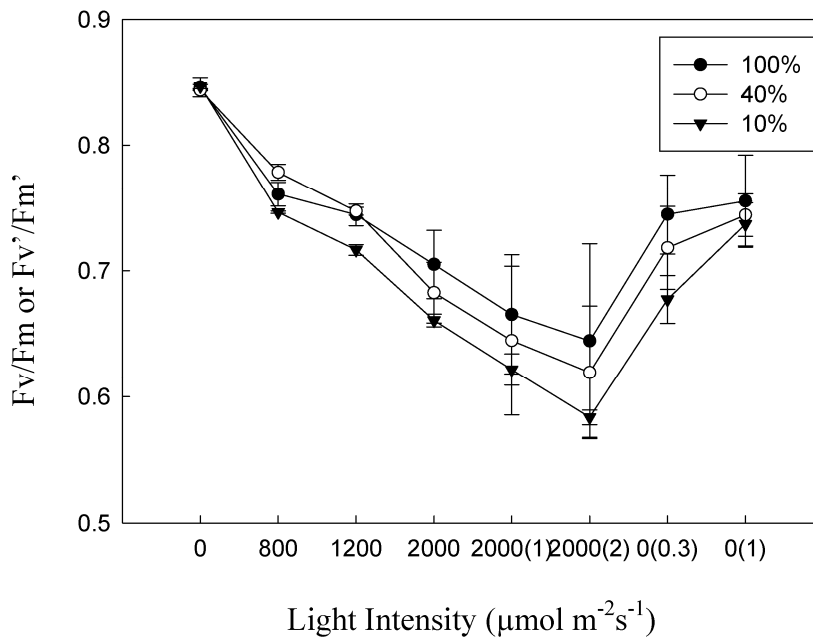


圖 2. 經過三種光度處理之構樹苗木(●, 100%)、(○, 40%)、(▼, 10%) 以不同光度及時間照射後其 F_v'/F_m' 與在暗處恢復期之 F_v/F_m 之變化情形 (*括弧內數字代表照射或回復小時數)

Fig. 2. Variations of F_v'/F_m' and F_v/F_m on *Broussonetia papyrifera* seedlings grown in three light intensities (●, 100%)、(○, 40%)、(▼, 10%) by different irradiated intensities, durations and recovery. (Numbers in parentheses denote the hours irradiated by artificial light or recovery)

對光度處理者較其餘兩種處理者為高 (表 1)，此結果與 *Abutilon theophrasti* 在全光下地際直徑生長量較高之結果不同 (Henry and Thomas, 2002)，但與陳宜敏 (2005) 指出大葉桃花心木 (*Swietenia macrophylla*) 在 65%，小葉桃花心木 (*S. mahagoni*) 在 35% 相對光度下之地際直徑生長較全光者為高的結果有相同之趨勢。也與郭耀綸等 (1999) 研究六種樹苗在不同光環境下的地際直徑生長之結果呈相同的表現。顯示地際直徑生長受光環境的影響可能與樹種的特性有關。

比葉面積主要是受到測定葉片的密度與厚度之影響，生長在低光下的植物常呈現較高之比葉面積，即藉形態之調適以增加截取光能的面積。構樹之比葉面積隨相對光度的減少而上升 ($P < 0.05$)，與 Gómez-aparicio 等人 (2006)

以 *Acer opalus*, *Quercus pyrenaica*, *Pinus nigra*, *Q. ilex* 四種樹種為試驗材料之結果一致，也與郭耀綸等 (1999) 研究台灣樹蘭 (*Aglaia formosana*)、軟毛柿 (*Diospyros eriantha*)、象牙樹 (*Maba buxifolia*)、火筒樹 (*Leea guineensis*)、枯里珍 (*Antidesma pentandrum*) 及鐵色 (*Drypetes littoralis*) 六種樹種的結果類似。在纖弱指數方面，Sánchez-gómez 等 (2006) 研究指出需光性較強的松科樹種之 SI (119.63) 明顯較耐陰的橡樹 (48.95) 高，且生長在低光的苗木纖弱指數 (SI) 較全光者為高。非耐陰種苗木在低光下通常生長較細長而使纖弱指數較高，表示為爭取光源而速生。本研究結果顯示生長在不同光度的構樹苗木之纖弱指數並無顯著差異，顯示低光下的構樹苗木並沒有表現出非耐陰種的避陰特徵。

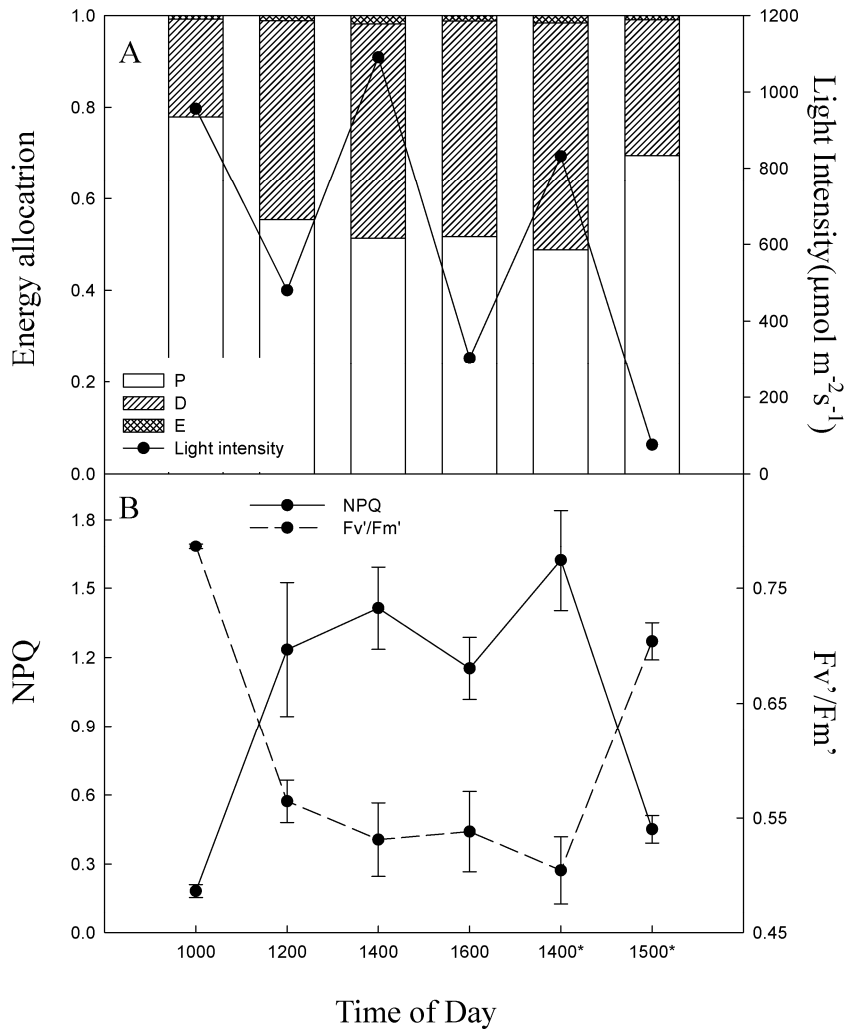


圖 3. 生長於 10% 相對光度下之構樹苗木，於 2006 年 10 月 3 日上午 10:00 移至全光下照射不同時間後 (12:00、14:00、16:00、隔日 14:00*)，移回 10% 相對光度下一小時 (15:00*)，此期間內之光度與能量分配比例 (A)、NPQ 與 F_v'/F_m' (B) 之變化 (無*者為 2006 年 10 月 3 日所測得，有*者為 10 月 4 日所測得)

Fig. 3. Variations of light intensity and energy allocation(A), NPQ and F_v'/F_m' (B) on *Broussonetia papyrifera* seedlings grown in 10% relative light intensity after exposure to full sunlight. (* means the measurement in next day)

在光合參數方面，光補償點可視為植物對弱光的適應潛力 (郭耀綸、吳祥鳴，1997；朱佩綺、許博行，2005)，陽性樹種光補償點一般約在 $10\text{-}20 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，而陰性樹種約為 $1\text{-}5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Taiz and Zeiger, 2002)。由不同相

對光度處理之構樹的光補償點隨生長光度減弱而降低的趨勢，顯示構樹具調節其光補償點以適應不同光環境的能力。雖然相對光度 10% 處理的構樹之光補償點為 $6.67 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 稍高於一般陰性種之水平，但其最大光合值 10.53

$\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 與全光者之最大光合值為 $14.54 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 相較，明顯的呈現構樹對光環境廣泛適應之能力。此外，其在高光下之暗呼吸顯著較低光下高，顯示高光環境會增加植物對生理活動能量的需求，即代謝速率增加 (廖天賜等, 2002)。

低光生長之構樹，其葉綠素 b 顯著增加 (表 2)，顯示其利用增加葉綠素 b 含量來加強捕捉光的能力，但葉綠素 a 與葉綠素總量則差異不顯著。此結果與 Gonçalves 等 (2001) 所研究之演替後期種香豆 (*Dipteryx odorata*) 之結果一致，但與 Sánchez-gómez 等 (2006)，所研究之歐洲松 (*P. sylvestris*) 之結果相同，顯示不同生長光度下葉片之厚薄會影響單位面積之葉綠素含量。

葉綠素 a/b 常可用來作為植物耐陰指標，較低的葉綠素 a/b 顯示植物葉綠體與天線系統較發達，可吸收較多的光能與較廣的光波段 (Gonçalves *et al.*, 2001 ; Gómez-aparicio *et al.*, 2006)。在低光 (10%) 生長之構樹葉綠素 a/b 顯著最低 ($P < 0.05$)，顯示其以增加葉綠素 b 含量的方式提昇捕捉光能的能力。此外，類胡蘿蔔素與葉綠素 ab 總量之比值 (Caro/Chl) 為光傷害的敏感性指標。生長於全光下的構樹有較高的 Caro/Chl 值，顯示植物利用葉黃素循環之熱消散 (thermal dissipation) 為其消耗多餘能量的保護機制 (徐鎮暉, 2002 ; Gonçalves *et al.*, 2001 ; Taiz and Zeiger, 2002)。構樹的類胡蘿蔔素含量 (單位葉重) 亦隨生長光度之減低而增加，一方面扮演吸收光能之輔助色素，另一方面又可維持一定之 Caro/Chl 值，以為消耗多餘能量的保護，為其另一廣泛適應光環境能力之佐證。

不同光度處理的構樹在葉綠素螢光參數的反應上有顯著差異，在全光下生長者其 Fv/Fm 與 Fv'/Fm' 均顯著較低，而非光化學消散 (NPQ) 顯著較高 (表 3)，這與 Castro-diez (2005) 研究三種麻櫟屬 (*Quercus*) 植物之結果一致，也與 Gómez-aparicio 等人 (2006) 研究地中海地區四

種演替後期樹種的結果相近。本試驗之結果顯示高光下的構樹苗木之 Fv/Fm 降低，可能有光抑制的現象。

本研究結果 (圖 1) 顯示隨著光度的增加，光化學消散比例逐漸下降而熱消散比例逐漸增加，表示葉片在低光時所吸收的光能大多用於光合作用，但光度提升時葉片為避免過多能量的傷害，因此提升熱消散比例 (D) 以保護光合系統 (賴美鳳, 2004 ; Demmig-Adams *et al.*, 1996)。生長於 10% 相對光度的構樹之 Fv'/Fm' 在高光照射 2 小時後較其他兩處理者為低 (圖 2)，但在暗處理回復 1 小時後 Fv'/Fm' 可回復至 0.7 以上，且其熱消散比例及類胡蘿蔔素含量 (單位葉重) 為各處理中最高，顯示生長於低光下的苗木利用較高的熱消散作為其光保護機制。

生長於 10% 相對光度的構樹，在移至全光下照射後，其 Fv'/Fm' 顯著下降且非光化學消散明顯上升，熱消散比例也顯著增加 (圖 3)，但在全光照射 28 小時後再移回 10% 相對光度下，其各項參數回復良好，回復 1 小時後 Fv'/Fm' 已回升至 0.7 以上，而 P 也已回復至未照全光前的 89%，非光化學消散也有相當明顯的下降，顯示構樹具有良好的光保護機制與快速的調適能力，幫助其消散過多能量。

綜合以上結果，構樹在低光下生長良好，在高光下也具有良好的光合作用潛力，且能隨著生長環境光度的不同而調節其光補償點與色素含量和比例。低光生長的構樹表現出一些耐陰樹種的特徵，如：SLA 增加、光補償點降低、葉綠素 a/b 小等等；而全光處理的構樹則有高 Caro/Chl 值與較高的光化學消散比例，即具有高效率的光合能力與完善的消散機制來適應高光環境。

五、參考文獻

朱佩綺、許博行 (2005) 次生林下小苗對光能的利用與耐陰性之探討。林業研究季刊 27 (2) : 23-34。

- 呂錦明(1989)經濟植物二集。豐年社出版。第126-137頁。
- 吳瑤階、呂錦明、胡大維(1983)構樹變異之研究(1)種子及幼苗生長之變異。台灣省林業試驗所試驗報告第402號。
- 徐邦達(2002)葉綠素螢光和PAM螢光儀：原理及測量。光合作用研討會。1-9頁。
- 徐鎮暉(2002)台灣二葉松與台灣雲杉光合作用及相關生理特性之季節變化。國立中興大學植物學研究所碩士論文。
- 陳宜敏(2005)大葉桃花心木與小葉桃花心木苗木生態生理之研究。國立中興大學森林學研究所碩士論文。
- 郭耀綸、吳祥鳴(1997)黃心柿、毛柿及大葉山欖苗木光合作用與形態對不同光量的可塑性。中華林學季刊30(2)：165-185。
- 郭耀綸、楊月玲、吳祥鳴(1999)墾丁熱帶森林六種樹苗生長性狀及光合作用對光量的可塑性。台灣林業科學14(3)：255-273。
- 郭耀綸、范開翔、黃慈薇、李彥屏、吳惠綸、蔡瑞芬(2004)台灣三十種闊葉樹陽葉氣體交換潛力之研究。台灣林業科學19(4)：375-368。
- 郭耀綸、陳瑄培(2005)南仁山森林四種台灣特有樹種之光合作用光反應及溫度反應。台灣林業科學20(3)：215-226。
- 廖天賜、張安邦、翁仁憲(2002)遮陰對大葉楠與香楠苗木光合作用及生理之影響。林業研究季刊24(1)：1-10。
- 賴美鳳(2004)光度與溫度對葉綠素螢光特性之影響。國立中興大學生命科學研究所碩士論文。
- 賴冠名(2006)台灣二葉松及芒草在不同海拔及季節之光能利用。國立中興大學生命科學研究所碩士論文。
- 鐘基啓(2001)不同條件下植物葉片光譜反射及葉綠素螢光特性之研究。國立中興大學植物學研究所碩士論文。
- Aron, D. (1949) Copper enzyme in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* 24:1-15.
- Castro-d'ez, P., J. Navapro, A. Pintado, L. G. Sancho and M. Maestro (2005) Interactive effects of shade and irrigation on the performance of seedlings of three Mediterranean *Quercus* species. *Tree Physiology* 26:389-400.
- 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.
- Gonçalves, J. F. D. C., R. A. Marengo and G. Vieira (2001) Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of Mahogany and Tonka bean under two light environments. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 13(2)149-157.
- Gómez-aparicio, L., F. Valladares and R. Zamora (2006) Different light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiology* 26:947-958
- Henry, H. A. L. and S. C. Thomas. (2002) Interactive effects of lateral shade and wind on stem allometry, biomass allocation and mechanical stability in *Abutilon theophrasti* (Malvaceae). *American Journal of Botany* 89(10):1609-1615.
- Malavasi, U. C. and M. M. Malavasi (2001) Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybum* and *Hymenaea stilbocarpa* seedlings grown in different light regimes. *Tree Physiology* 21:701-703.
- Sánchez-gómez, D., F. valladares and M. A. Zavala (2006) Functional traits and plasticity in response to light in seedling of four

- Iberian forest tree species. *Tree Physiology* 26 : 1425-1433.
- Taiz, L. and E. Zeiger (2002) *Plant Physiology*. 3rd ed. Sinauer Associates, Sunderland. p. 171-192.
- Weng, J. H., T. S. Liao, K. H. Sun, J. C., C. P. Lin and C. H. Chu (2005) Seasonal variations in photosynthesis of *Picea morrisonicola* growing in the subalpine region of subtropical Taiwan. *Tree Physiol.* 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 in subtropical Taiwan. *Tree Physiol.* 26:1097-1104.

