

研究報告

不同光度處理對於咖啡苗木形質與生理反應的影響

陳書憲¹ 郭進益² 陳奕宏¹ 劉瓊霏^{1,*}

【摘要】本試驗在惠蓀林場，以阿拉比卡咖啡 (*Coffea arabica*) 苗木為材料，進行四種不同光度處理，分別為全光 (S)、相對光度51.44%(A)、37.51%(B)、8.39%(C)等，觀測光度對於咖啡苗木形質生長與生理反應的影響，可提供作為咖啡種植管理的基礎資訊。形質生長結果顯示低光下C處理的苗木有較佳的生物量，較大的莖根比、葉面積比，而全光下S之苗木，則有較高的根重率、較低的葉面積比。生理反應的結果顯示，低光處理的C苗木有較高的葉綠素含量，較良好的光合作用速率、PSII最大光化學效率 (Fv/Fm)，以及較低的可溶醣與澱粉比值；而全光處理的S則有較高的可溶醣與澱粉比值、光化學消散 (qP)，以及較低的光合作用速率。綜合上述結果，建議咖啡苗木的種植過程需要適當的遮陰 (至少相對光度50%)，才能有良好的表現。

【關鍵詞】阿拉比卡咖啡、光度、形質生長、生理反應

Research paperEffects of different light on the morphological and physiological responses of *Coffea arabica* seedlingsShu-Xian Chen¹ Jin-Yi Guo¹ Yi-Hong Chen¹ Chiung-Pin Liu^{1,*}

【Abstract】This study used seedlings of *Coffea arabica* to conduct four different light treatments (8.39 (C), 37.51 (B), 51.44 (A), 100 (S) % of full sunlight) in Hui-Sun Experimental Forest. Effects of light on morphological growth and physiological response were compared to determine the best light environment for growth of *Coffea arabica*. The morphological growth of seedlings showed the best biomass, stem/root ratio, leaf area ratio under the lowest light (C), on the other hand, the seedlings on the full sunlight (S) had the highest root mass ratio and the lowest leaf area ratio. In tern of physiological response, the seedlings had the highest chlorophyll content, rate of photosynthesis, PS II photochemical efficiency (Fv/Fm), and the lowest ratio of soluble sugar to starch under the lowest light (C), however, the seedlings on the full sunlight

1 國立中興大學森林學系

Department of Forestry, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan.

2 國立中興大學實驗林管理處

Experimental Forest, National Chung Hsing University

* 通訊作者，40227臺中市國光路250號。

Corresponding Author. Tel.: +886- 4- 22850134; E-mail: cpliu@nchu.edu.tw

(S) had the highest ratio of photosynthesis. According to these result, indicating that *Coffea arabica* prefer to grow under shade environment.

【Key words】 *Coffea arabica*, light, morphological growth, physiological response

一、前言

光對植物的生長是不可或缺的因素，不只是提供植物光合作用能量來源。植物形態、生長量、生理現象，皆會因為照光量不同而有不同變化，因此在森林演替、農作物栽種與苗木培育上，光是最關鍵的因素之一 (Rodriguez-Lopez *et al.*, 2014)。在不同光量的比較實驗中發現，照光量較低的植物，在形態上會反應在根莖生長的比例、葉片密度、生長量等 (Naidu and DeLucia, 1998 ; DaMatta, 2004 ; Araujo *et al.*, 2008 ; Matos *et al.*, 2009 ; Kelly *et al.*, 2009)。通常為了獲取適量的光能，植物會改變其生物量的分配比例，如植物之莖根比增加，顯示地上部生物量變多，會使得葉部重量提高。而照光量較低的環境下，植物的比葉重 (Leaf Mass per Area, LMA)、比葉面積 (Specific Leaf Area, SLA) 也會提高，代表葉子擴展面積，變得更大而薄以利獲取光能 (王經文等，2008 ; 張安邦等，2000)。

照光缺乏的植物通常會有以下生理生化現象，如較低葉綠素含量、較低氮含量、較低的光飽和點、對光抑制作用較為敏感等 (Rodriguez-Lopez *et al.*, 2014)。光對於植物葉綠素的影響是相當明顯的，一般而言，低光環境下苗木為能捕捉到充足的光能，會合成較多的葉綠素，尤其是具捕捉光能作用的葉綠素b，因此低光環境生長的苗木，常有較高的葉綠素含量，以及較低的葉綠素a/b值 (鍾一榮，2011 ; Degl' Innocentia *et al.*, 2008)。張安邦等 (2000) 將大葉楠與香楠苗木進行光度處理，測定大葉楠葉綠素含量，顯示其葉綠素含量在不同光度處理間皆呈顯著差異，具有隨著遮陰程度的增加葉綠素含量亦增加的趨勢，顯示大葉楠對於不同光度的調適能力良好。一

般而言，植物生長環境內光度的強弱會影響葉片光化學消散的能力及非光化學消散的比例 (Maxwell and Johnson, 2000)。光合作用速率較高的葉片，其光化學消散的比例也會較高 (Demmig-Adams *et al.*, 1996)，而且當光度在適宜光合作用範圍內，電子傳遞速率亦會隨光度增加而增加 (Cheng *et al.*, 2000)，直到光度超出適宜之光合作用範圍，讓植物無法負荷，光合作用系統II之效率會隨著光度增強而開始下降，意即光抑制作用 (Martins *et al.*, 2014)。

至於光量對於植物的影響方面，若光量在適宜光合作用範圍內增加，對於植物的光合作用都有增益的功能，但照射的光量若大於植物的光飽和點，光量對光合作用率的助益則會減退，甚至產生光抑制現象 (Martins *et al.*, 2014)。另郭耀綸 (2000) 針對南仁山地區白榕冠層光合作用的研究發現，白榕在光量未達 $1000 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時，光合作用率會隨著光量的增加而有所增加；光量在 $1000-1600 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，光合作用率則不受光量的影響；而在超過 $1600 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之後，則光合作用率容易會出現受抑制的現象。

植物藉由太陽輻射提供光能行光合作用，固定二氧化碳形成碳水化合物，作為植物建構形態的結構性碳水化合物，纖維素、半纖維素等，或者作為儲存、傳遞使用的非結構性碳水化合物 (潘慶民等，2002)。植物光合作用所固定的碳水化合物最初產物在葉綠體內形成澱粉，當需要時再於細胞質內轉換為蔗糖或其他醣類，進行各個部位的運送或直接利用 (Kozlowski *et al.*, 1991)。因此，植物體內碳水化合物之分配及組成，與植物之樹種特性及生長環境息息相關。Kobe (1997) 對於常綠及落葉樹種進行根部非結構性碳水化合物的測定，

由結果顯示根部之儲存性碳水化合物與植物在低光下能否生長與存活有極大的關係，並指出低光環境下，各種不同的樹種的生存機會，與其內在碳水化合物儲藏累積的差異有很密切的相關。陳書憲等 (2011) 針對三種不同耐陰能力的樹種進行光度試驗，結果發現耐陰能力較好的紅楠，在適當的光度下，相較於其他樹種累積了較多的非結構性碳水化合物。

近年來，咖啡在台灣已經開始種植，也有一些當地品牌，例如惠蓀咖啡、古坑咖啡、東山咖啡等 (李宛凌, 2008)。咖啡在全球早已是相當熱門的貨物與農業作物，每年超過900億美元的產值。咖啡屬裡大約100多種，而阿拉比卡咖啡 (*Coffea arabica*) 是主要的栽培作物 (Araujo *et al.*, 2008; Rodriguez-Lopez *et al.*, 2014)。咖啡屬植物原產於非洲，野外環境常生長於林下，而在傳統種植法中，多常將咖啡與也有其他高大喬木共同種植以幫助咖啡苗木遮陰，因此傳統上人們認為咖啡是屬於耐陰性植物。然而近年高密度的種植咖啡園中，有用全光照栽種，且產量甚至可以超過原本傳統種植的方法 (Araujo *et al.*, 2008; Rodriguez-Lopez *et al.*, 2014)。因此，對於咖啡在不同光度處理的形態與生理反應，應當進行瞭解，建立咖啡種植管理的基礎資訊，以為未來咖啡園的經營管理參考。惠蓀林場擁有自己的咖啡品牌與苗圃，以及豐富的自然環境，其中，崩塌地的造林工作完成後，或可考慮將咖啡栽植其林下，一方面可營造為複層林幫助植被的覆蓋，另一方面，也可增加林地的經濟價值。

二、材料與方法

(一) 樣區選定

本試驗地點為南投縣中興大學惠蓀林場咖啡園旁苗圃。試驗期間自103年10月至103年12月。進行咖啡苗木之光度處理，並進行各項形質生長與生理反應的測定。

(二) 咖啡苗木光度處理

光度處理的設施架設，先以鐵架於苗圃

旁的空地搭設三個長寬高240 cm × 220 cm × 180 cm的光度處理室，然後再進行光度處理設置，光度處理係以不同孔隙大小的遮陰網覆蓋其上，以鐵絲、固定器固定之。設置之光度處理分別為全光 (代號S)、相對光度51.44% (代號A)、相對光度37.51% (代號B)、相對光度8.39% (代號C)四種不同光度處理。光度處理試驗從103年9月開始，至103年11月，進行咖啡苗木四種不同光度試驗，並進行各項形質生長與生理反應的測定。苗木使用惠蓀當地苗圃之定值苗，移盆後，苗齡6個月以上開始進行試驗。

(三) 形質生長測定

1. 苗高與地際直徑

苗高的測定係於試驗期間，以魯班尺量測苗木地際的畫記處，至苗木頂梢的高度，單位為公分 (cm)。地際直徑測定則以測微尺量測苗木地際的畫記處，記錄其地際直徑測值，單位為公釐 (mm)。

2. 生物量

咖啡苗木放入光度處理後，分別於10月初與11月初進行破壞性取樣，苗木的取樣數為9株，3重複。取樣苗木需去除根部介質，再將苗木分為根、莖、葉三個部分。再將樣苗置於65 °C的烘箱中烘至恆重。測得樣苗不同部位之生物量後，進行不同形質生長參數的計算，計算公式 (王經文等, 2008; 陳凌雲, 2008) 如下：

葉重率 (leaf mass ratio, LMR)

= 葉乾重 ÷ 全株乾重

莖重率 (shoot mass ratio, SMR)

= 莖乾重 ÷ 全株乾重

根重率 (root mass ratio, RMR)

= 根乾重 ÷ 全株乾重

纖弱指數 = 苗高(cm) ÷ 地徑直徑(mm)

莖根比 = 地上部乾重 ÷ 地下部乾重

Dickson苗木品質指數

= 全株乾重 ÷ (莖根比 + 纖弱指數)

3. 葉面積計算

苗木破壞性取樣後，迅速將葉片以掃描機進行掃描，再以影像分析軟體ImageJ (<http://imagej.nih.gov/ij/>) 計算葉面積。測得葉面積再與生物量，依照下列算式進行比葉面積和葉面積比的計算：

比葉面積 (specific leaf area, SLA)

= 葉面積 ÷ 葉部乾重

葉面積比 (leaf area ratio, LAR)

= 葉面積 ÷ 全株乾重

(四) 苗木生理反應測定

1. 葉綠素

稱取苗木新鮮葉片0.2 g，置入研钵中以液態氮進行研磨，樣品確實磨碎，隨後加入DMSO (dimethyl sulfoxide) 萃取液10 ml，再以二層濾膜將萃取後的殘渣去除，留下濾液。在波長648.2 nm與664.9 nm進行吸光值的測定 (Barnes *et al.*, 1992)。測定的吸光值，依下列公式，計算出葉綠素a (chl. a) 與葉綠素b (chl. b)含量。

2. 光合作用

光合作用的測定以攜帶式光合作用儀 (HCM-1000, Walz, Germany) 進行，苗木測定前需進行充分澆水。光合作用的測定天氣為晴朗無雲的晴天，測定儀器的操作方法如下所述：首先等待儀器暖機完畢穩定，將待測之葉片夾入儀器之樣本室 (chamber) 中，開始進行光合參數的測量，期間進行外接光源的照射，分別以300、600、1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 三種光量，待其穩定後，測定苗木各光量下的二氧化碳固定速率 (CO₂ assimilation rate)，即為淨光合作用率之數值。

3. 葉綠素螢光

葉綠素螢光測定是以攜帶式葉綠素螢光分析儀 (Portable Chlorophyll Fluorometer, PAM-2000, WALZ, Germany) 進行。測定天氣同樣為晴朗無雲的晴天，逢機選取苗木並於測定前需進行充分澆水，每株選取生長正

常的成熟葉2-3片，以鋁製夾葉器夾住葉片，進行30分鐘的暗適應，而後以攜帶式葉綠素螢光分析儀進行分析。測定各項螢光參數：F₀、F_m、F_s、F_m'、F₀' 等參數值，再計算出PSII最大光化學效率 (F_v/F_m)、非光化學消散 (qN)、光化學消散 (qP)、PSII光量子效率 (Yield)、電子傳遞鏈速率 (ETR)。

4. 非結構性碳水化合物

(1) 可溶糖測定

首先將乾燥植體磨粉過篩，稱取植體粉末於試管內，加入去離子水震盪均勻，後放入80-85°C的熱水浴30分鐘，再以3000 rpm離心13分鐘，取澄清液置入50 ml之定量瓶中，再重複上述萃取步驟2次後，定量至50 ml，即完成可溶糖的萃取。而後再取可溶糖萃取液2 ml，加入5 ml之濃硫酸與0.5 ml 9% 苯酚 (phenol) 混合均勻，呈色5分鐘後，測定波長485 nm之吸光值，即可測得可溶糖濃度 (Dubois *et al.*, 1956)。

(2) 澱粉測定

可溶糖萃取後的沉澱物，以鹵素燈照射，氣乾後，加入4.6N過氯酸 (HClO₄) 2ml，震盪使沉澱物打散，混合均勻，萃取15分鐘後加入5 ml的去離子水，震盪混合均勻後，以3000 rpm離心13分鐘，並取其澄清液置於50 ml的定量瓶，再重複進行一次上述的萃取動作，完成後萃取後，定量到50 ml，等待後續分析。澱粉的測定方式與可溶糖相同，取萃取液2 ml，加入5 ml濃硫酸震盪均勻，再將之與0.5 ml 9%之苯酚混合均勻，呈色5分鐘，以分光光度計測定波長485 nm之吸光值，即換算可得知植物體澱粉之濃度 (Ghost, 1979)。

(五) 統計分析

利用SAS 9.1統計軟體進行最小顯著差異法 (least significant difference, LSD) 檢視處理間的差異。

三、結果與討論

(一) 光度對咖啡苗木生物量累積和分配的影響

1. 光度對咖啡苗木生物量累積和分配的影響

經過三個月的光度處理後，咖啡苗木的全株生物量，依其生長環境的光度不同而有所差異，各個光度處理間的最大與最小的差距，以11月取樣較10月取樣來的明顯，顯示不同光度處理已使咖啡苗木形質生長上產生改變(表1)。光度處理造成的光資源供給差異，會使不同種類的苗木形質生長產生個別差異的改變(陳書憲等，2011；Rodríguez-López *et al.*, 2014)。由表1可發現，各個不同光度處理當中，以低光處理的C能夠保有較為穩定的生物量累積，而其他光度的苗木其生物量累積情況則顯得較差。咖啡屬於耐陰性較佳的樹種，相對的對於高光、耐旱的調應能力較差(Naidu and DeLucia, 1998；Rodríguez-López *et al.*, 2014)，因此，在咖啡苗木生物量變化的部份，顯示低光環境苗木才能夠穩定持續的生長。

苗木生物量的分配情況，能反應出其本身對於外在環境的適應，以光度變化而言，通常低光環境中，苗木生長速度較為緩和，而對於光的需求比較大，甚至可說光就是苗木低光環境中生長的限制因子，故低光中的苗木多半有較高的莖根比與地上部生物量的累積(Veneklaas and Ouden, 2005；Valladares and Niinemets, 2008)。本試驗咖啡苗木生物量分配的結果，顯示葉重率二次的取樣都是以低光環境生長的C為最高，而全光環境S的葉重率則最低，甚至11月的S的葉重率已經低到0.04，證明咖啡苗木在全光環境下很嚴重的落葉現象，也許是高光環境下，為了減少過度的蒸散作用，因此選擇讓葉子以快速的替換方式，幫助其維持在光照強的環境持續生長(Dias *et al.*, 2006)。莖重率則較無特別的差異，各處理間苗木的莖重率大概都落在0.27-0.37之間；根重率以S的

0.60為最高，而低光C的0.50為最低，結果顯示咖啡苗木在低光處理有較高比率的地上部生物量分配，而在全光處理S，則有最高的地下部生物量分配，全光環境下，會伴隨著一定程度的水分缺乏，苗木會傾向較多的地下部生長，以維持足夠的水分和養分供給，另外，全光環境下苗木有較豐富的光資源可利用，生長較為旺盛，所以需要更多的地下部生長以吸收水分和養分，方可持續維持其生長(Dias *et al.*, 2006；陳書憲等，2011；Rodríguez-López *et al.*, 2014)。

2. 光度對咖啡苗木Dickson苗木品質指數的影響

Dickson苗木品質指數是以生物量、莖根比及纖弱指數用來評估苗木生長情況的指數，其值越大，表示苗木的生長情況較為良好，未來發展潛力較佳。能夠適應高光環境下的生長苗木相對生長率、莖根比、比葉重、根重率會較大，非耐陰性樹種Dickson苗木品質指數也通常會較高，因此相對的耐陰性樹種的Dickson苗木品質指數則會顯得較低(郭幸榮和黃進輝，1999)。本試驗的結果顯示(圖1)，咖啡苗木在不同光度處理間無一致趨勢，惟低光下C的Dickson苗木品質指數為最高，而高光下A的Dickson苗木品質指數為最低。而在比較二次取樣的咖啡苗木的Dickson苗木品質指數發現皆有下降的趨勢，都是11月較10月低的結果，顯示本試驗之苗木隨光度處理的進行，使得Dickson苗木品質指數有逐漸下降的現象。

3. 光度對咖啡苗木葉部性質的影響

光度對咖啡苗木葉部性質的影響，可以葉片數、比葉面積、葉面積比三項數值來加以評估。光度處理對苗木的影響，在葉片數的部份，試驗結果顯示不同處理間(圖2)，以低光下C的葉片數為最高，而全光下S為最低，顯示低光處理保有較多的葉片，而高光處理則有較多的葉片脫落。顯示咖啡在面對過度光照時，容易以落葉與加速葉片汰換

表1. 不同光度處理咖啡苗木之葉重率、莖重率、根重率、乾重

Table 1. Leaf mass ratio, shoot mass ratio, root mass ratio, and dry weight of Coffea arabica seedlings under four different light treatments

	乾重(g)				葉重率(%)				莖重率(%)				根重率(%)			
	10月	11月	10月	11月	10月	11月	10月	11月	10月	11月	10月	11月	10月	11月	10月	11月
S*	7.00a (2.99)	6.74ab (2.76)	11ab (0.05)	4b (0.02)	28a (0.05)	36a (0.07)	60a (0.07)	60a (0.07)								
A	6.54a (3.46)	5.61b (2.12)	16a (0.07)	11ab (0.05)	33a (0.07)	36a (0.07)	51ab (0.09)	53ab (0.08)								
B	7.53a (3.61)	6.78ab (3.18)	17a (0.09)	11ab (0.06)	30a (0.06)	37a (0.06)	53ab (0.08)	53ab (0.07)								
C	8.33a (3.73)	8.23a (3.72)	20a (0.05)	19a (0.07)	27a (0.06)	30ab (0.07)	53ab (0.08)	50ab (0.09)								

*S為全光、A為相對光度51.44%、B為相對光度37.51%、C為相對光度8.39%。以下皆同。

**括號表示標準差。以下皆同。

英文字母為最小顯著差異 (least significant difference, LSD) 之表示，不同英文字母 (a, b, c, d) 表示不同處理之差異達顯著 (p < 0.05)，以下皆同。

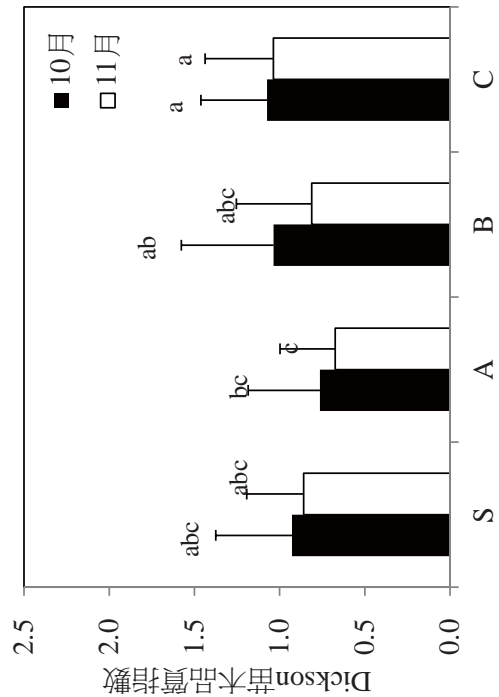


圖1. 不同光度處理咖啡苗木之Dickson苗木品質指數。S為全光、A為相對光度51.44%、B為相對光度37.51%、C為相對光度8.39%。不同英文字母表示不同處理之差異達顯著 (p < 0.05)，以下皆同。

Fig. 1 Dickson seedlings quality index of Coffea arabica seedlings under four different light treatments (S of full sunlight, 100 (S) % of full sunlight). Different letters indicated significant difference at p < 0.05. Same as follows.

的方式來適應此環境 (Dias *et al.*, 2006)。在比葉面積的部份，結果則無特別的趨勢 (圖3)，顯示咖啡苗木在本試驗中，單就葉片的大小厚薄無明顯的改變。而葉面積比的部份 (圖4)，二次取樣結果則發現在低光下C有最高的葉面積比數值 (34.84 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ 、31.86 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)，全光下S則是最低的葉面積比數值 (18.11 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ 、6.21 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)，差距高達1.5至5倍，顯示光度處理已造成苗木葉面積與生物量關係間的改變，以咖啡而言，高光環境下，苗木因為較多的落葉，使得葉面積比下降，尤其是在11月的取樣結果更明顯，其目的是為了減少過多的水分散失，同時減少強光照射對其本身帶來各種傷害現象 (Maxwell and Johnson, 2000 ; Martins *et al.*, 2014)。

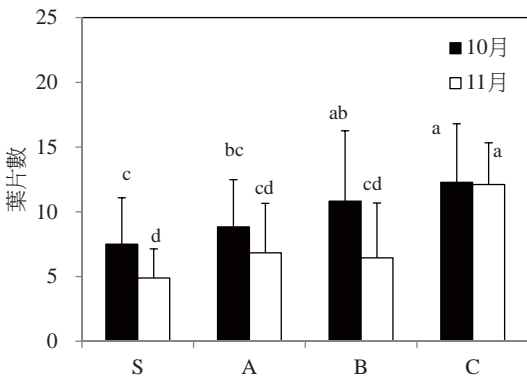


圖2. 不同光度處理咖啡苗木之葉片數。
Fig. 2 Leaf numbers of *Coffea arabica* seedlings under four different light treatments.

(二) 光度對咖啡苗木生理反應的影響

1. 光度對咖啡苗木葉綠素的影響

本試驗咖啡苗木在低光下C有最高的葉綠素a和葉綠素b含量，然而在全光下S咖啡苗木之葉綠素a、葉綠素b多半為所有光度處理中較低的測值。葉綠素a/b的部份，結果顯示低光下C為最低，全光下S較高 (表2)。葉綠素是苗木進行光合作用中的光反應時，重要的啟動物質，對於光合作用的進行有很大的影響，

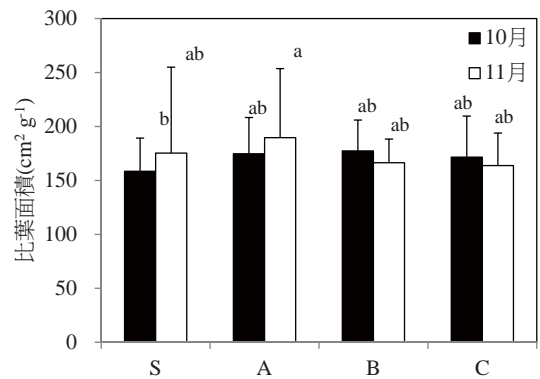


圖3. 不同光度處理咖啡苗木之比葉面積。S為全光、A為相對光度51.44%、B為相對光度37.51%、C為相對光度8.39%。

Fig. 3 Specific leaf area of *Coffea arabica* seedlings under four different light treatments.

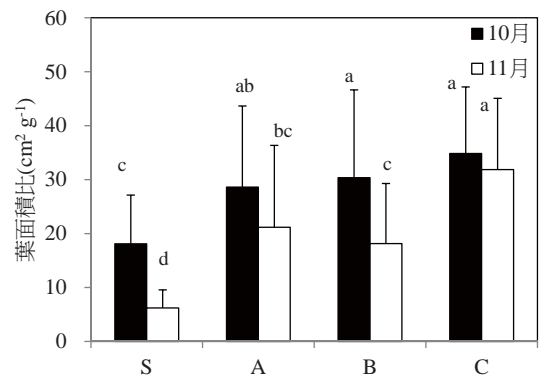


圖4. 不同光度處理咖啡苗木之葉面積比。S為全光、A為相對光度51.44%、B為相對光度37.51%、C為相對光度8.39%。

Fig. 4 Leaf area ratio of *Coffea arabica* seedlings under four different light treatments.

其中的葉綠素a為組成反應中心色素的主要成份，而葉綠素b則是將光能傳遞到反應中心的捕光色素，葉黃素和類胡蘿蔔素則具有將多餘光能藉由葉黃素循環消散的作用 (黃秀鳳等，2004；鍾一榮，2011)。測定葉綠素a、葉綠素b，以及葉綠素a/b的計算可幫助我們了解不同

表2. 不同光度處理咖啡苗木之葉綠素含量

Table 2. Chlorophyll content of *Coffea arabica* seedlings under four different light treatments

	chl a		chl b		chl a+b		chl a/b	
	(mg g ⁻¹)		(mg g ⁻¹)		(mg g ⁻¹)			
	10月	11月	10月	11月	10月	11月	10月	11月
S	1.0ab (0.20)	1.2ab (0.34)	0.3b (0.07)	0.3b (0.09)	1.3ab (0.26)	1.5ab (0.43)	3.5a (0.32)	3.9a (0.38)
A	1.2ab (0.26)	1.2ab (0.45)	0.4ab (0.09)	0.6ab (0.69)	1.6ab (0.35)	1.8ab (1.05)	3.5a (0.32)	3.3ab (1.35)
B	1.2ab (0.24)	1.1b (0.30)	0.4ab (0.16)	0.3b (0.10)	1.6ab (0.38)	1.4b (0.39)	3.7a (0.67)	3.6ab (0.49)
C	1.3a (0.27)	1.6a (0.34)	0.4a (0.12)	0.6a (0.34)	1.7a (0.39)	2.3a (0.63)	3.4a (0.41)	2.9b (0.76)

註：同表1

環境下與苗木生長的關係密切的光合作用之能力。本試驗結果顯示咖啡苗木在低光下C有最高的葉綠素a、葉綠素b及葉綠素a+b，葉綠素a/b則是C為最低，而高光生長的S咖啡苗木葉綠素a、葉綠素b及葉綠素a+b則多為試驗處理中較低的測值，葉綠素a/b則是最高，此結果導因於低光生長的苗木為能夠捕捉到任何可利用的光能，必需合成較多的光合色素，以隨時啟動光合作用的進行，增升光合作用的效率(黃秀鳳等, 2004)；而高光生長的苗木，則是為了減少過度的光照引起過氧化傷害，反而是以減少光能的吸收為主要的方式(Maxwell and Johnson, 2000；Demmig-Adams et al., 1996；Martins et al., 2014)。

2. 光度對咖啡苗木光合作用的影響

本試驗以300、600、1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 等3種固定光量來進行咖啡苗木光合作用測定，結果顯示隨著給予固定光量的下降，各光度處理之咖啡苗木光合作用速率皆有明顯的下降，其中的下降幅度以低光下C為最小，全光下S為最大，顯示不同光度處理後，苗木對光環境的調應差異。這個差異來

自二者間的光合系統的健康情況有關，全光環境下葉綠素a+b含量較低，可能是因為苗木的葉綠素受到強光的照射使得光合色素崩解，而且過多的過氧化物質累積，也破壞了光作用的正常運行，進而產生光合作用下降的情況(鍾一榮, 2011；Martins et al., 2014)。而在比較相同光量不同光度處理的苗木光合作用速率，發現固定光量300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時，各個光度處理的苗木光合作用無明顯趨勢；固定光量為600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 與1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時，各個光度處理的苗木光合作用趨勢一致，大小依序為C>B>A>S，光合作用的表現皆以C最佳，而S最差(圖5)，顯示在低光環境，咖啡苗木在各種光量下皆能維持較高的光合作用速率。

3. 光度對咖啡苗木葉綠素螢光參數的影響

隨著光度下降，咖啡苗木之最大光化學效率(Fv/Fm)有增高的趨勢，依序為全光下S最低(0.58)、A(0.69)、B(0.71)、而低光下C為最高(0.73)；光化學消散(qP)以S為最高(0.44)，電子傳遞鏈速率(ETR)以B為最大(48.07)，而ETR、光量子效率(Yield)、qP、

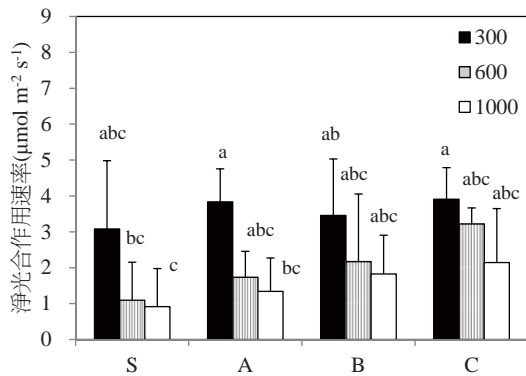


圖5. 不同光度處理對咖啡苗木光合作用的影響。300、600、1000分別代表300、600、1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 三種固定光量下的苗木淨光合作用速率。

Fig. 5 Net photosynthesis of *Coffea arabica* seedlings in different light treatments under the different photosynthetic active radiation (300, 600, 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

表3. 不同光度處理咖啡苗木葉綠素螢光測值

Table 3 The chlorophyll fluorescence parameters of *Coffea arabica* seedlings under four different light treatments

	Fv/Fm*	ETR	Yield	qP	qN
S	0.6b (0.08)	39.2ab (7.33)	0.3ab (0.03)	0.4a (0.06)	0.8a (0.02)
A	0.7ab (0.03)	40.9ab (9.48)	0.2ab (0.04)	0.4a (0.09)	0.8a (0.04)
B	0.7a (0.03)	48.1a (16.75)	0.2a (0.07)	0.4a (0.13)	0.8a (0.02)
C	0.7a (0.02)	32.9ab (8.71)	0.1b (0.03)	0.3ab (0.07)	0.7ab (0.09)

* : Fv/Fm 為PSII最大光化學效率，ETR為電子傳遞鏈速率，Yield為PSII光量子效率，qP為光化學消散，qN為非光化學消散。

非光化學消散 (qN) 皆以C為最低 (表3)。

葉綠素螢光的測定可了解苗木在不同環境下的光合作用光反應的能力優劣(Maxwell and Johnson, 2000)。結果顯示隨著光度下降，咖啡苗木之Fv/Fm有增高的趨勢，依序為S<A<B<C，顯示在低光下C苗木保有較佳的光合作用潛能，然S的測值最低，也顯示高光環境下的苗木之光合作用系統有受到損傷 (Demmig-Adams et al., 1996 ; Martins et al., 2014)。qP則是以全光下S為最高，顯示不同光度處理下，咖啡苗木對光度的適應情況，使得全光處理的苗木傾向將光能以光化學的方向作利用，ETR以B為最大，表示咖

啡苗木在適當的遮陰下，確實可以有效的增進光合作用的進行 (Martins et al., 2014)，而低光處理的C苗木其各項指標如ETR、Yield、qP、qN皆為各光度處理中最低，顯示在咖啡苗木在低光環境生長，雖然保有較佳的PSII最大光化學效率，由於已經適應光照較低的環境，對於光能的利用型態顯得較為保守，和其他光度處理有差異存在 (黃秀鳳等, 2004)。

4. 光度對咖啡苗木非結構性碳水化合物化合物的影響

本試驗將取樣苗木分為葉部、莖部、根部，測定在不同光度處理下咖啡苗木的非結構性碳水化合物累積情況。結果顯示10月可

溶醣無一致的趨勢，而11月之可溶醣在葉部及根部皆是以高光環境下S為最高，莖部可溶醣以低光下C為最低，根部同樣是以C為最低(表4)。而澱粉的結果發現(表5)，10月取樣的各個光度的苗木皆是在根部有最多的澱粉，莖部次之，葉部為最少。而11月的苗木澱粉含量，皆比10月高。

非結構性碳水化合物對於苗木的適應能力與生長調節有重要的意義(Kobe,1997；Körner, 2003；Miyashita, 2005；Myers and Kiyajima, 2007)，同時也對植物體內的信息傳遞有重要的影響(潘慶民等, 2002)。本試驗結果顯示11月之可溶醣在葉部及根部皆是以高光環境的S為最高，莖部可溶醣以C為最低，根部同樣是以C為最低，顯示高光環境生長的苗木體內有較多的醣類流動，這有利於苗木進行養分的運送或是進行滲透調節，因為高光照往往會伴隨著高溫的情況，此情況下，苗木可能透過外在的落葉或是關閉氣孔，以及內在的滲透調節作用，增加水分吸收與傳導，來對抗各種程度的水分缺乏

(Dickson and Tomlinson, 1996; Jiménez *et al.*, 2009; Niinemets, 2010)。

而計算不同光度咖啡苗木各個部位之可溶醣與澱粉的比值(表6)，結果發現各個光度下的苗木皆是以葉部有最大的比值，根部次之，莖部為最小，顯示咖啡對於非結構性碳水化合物的利用型態，葉部的非結構性碳水化合物傾向運輸或直接利用，因此多呈現可溶醣的型態，而莖部為生物量累積的主要部位，同時也是非結構性碳水化合物的貯藏部位，因此有較大比例屬於儲存性質的澱粉(Kozłowski *et al.*, 1991)。比較二次取樣，顯示各個光度處理的可溶醣與澱粉比值具有10月大於11月的趨勢。全株可溶醣與澱粉比值(圖6)，結果同樣顯示苗木10月之比值較11月大，這個部份應該是受到季節已開始進入較為寒冷的天氣有關，可發現咖啡苗木的非結構性碳水化合物以儲存為利用的比例增加(Körner, 2003)。

表4. 不同光度處理咖啡苗木葉部、莖部、根部之可溶醣濃度

Table 4 Soluble sugar content of *Coffea arabica* seedlings in leaf, stem, and root under four different light treatments

	葉可溶醣 (mg g ⁻¹)		莖可溶醣 (mg g ⁻¹)		根可溶醣 (mg g ⁻¹)	
	10月	11月	10月	11月	10月	11月
S	247.6ab (31.86)	286.8a (33.92)	119.5ab (33.07)	105.0a (15.92)	197.3a (40.59)	198.4a (21.23)
A	279.4a (22.99)	259.7ab (33.80)	137.1ab (29.98)	108.6a (40.13)	199.5a (53.41)	188.6a (44.56)
B	261.2a (32.66)	130.4b (27.37)	140.8a (26.47)	96.9ab (46.98)	168.7b (30.11)	106.4b (20.43)
C	278.6a (37.05)	164.4b (18.72)	152.6a (26.03)	61.4b (16.37)	194.2a (25.51)	81.9c (28.17)

註：同表1

表5. 不同光度處理咖啡苗木葉部、莖部、根部之澱粉濃度

Table 5 Starch content of *Coffea arabica* seedlings in leaf, stem, and root under four different light treatments

	葉澱粉 (mg g ⁻¹)		莖澱粉 (mg g ⁻¹)		根澱粉 (mg g ⁻¹)	
	10月	11月	10月	11月	10月	11月
S	63.4ab (15.58)	117.2a (37.90)	105.6ab (57.13)	155.5ab (88.22)	124.2ab (43.57)	164.4a (93.22)
A	65.6ab (42.57)	94.8ab (20.09)	117.9a (45.52)	167.6a (69.42)	126.3ab (40.19)	147.7ab (15.20)
B	70.0a (18.54)	97.8ab (22.29)	97.0ab (44.04)	177.9a (68.96)	98.3b (27.43)	166.5a (63.96)
C	55.1b (18.94)	125.4a (31.77)	128.6a (78.21)	165.7a (69.64)	183.0a (103.28)	157.1a (72.68)

註：同表1

表6. 不同光度處理咖啡苗木葉部、莖部、根部之可溶醣與澱粉比值

Table 6 The ratios of soluble sugar and starch content of *Coffea arabica* seedlings in leaf, stem, and root under four different light treatments

	葉部		莖部		根部	
	10月	11月	10月	11月	10月	11月
S	4.1ab (0.87)	2.7a (0.83)	1.5ab (0.80)	0.7a (0.51)	1.7ab (0.45)	1.5a (0.67)
A	5.0a (1.50)	2.8a (0.63)	1.3ab (0.53)	0.8a (0.40)	1.8ab (0.70)	1.3a (0.28)
B	3.9b (0.85)	1.4b (0.44)	1.7a (0.78)	0.6a (0.34)	1.9a (0.88)	0.7ab (0.35)
C	5.6a (1.86)	1.4b (0.37)	1.6ab (0.86)	0.4ab (0.21)	1.6ab (1.17)	0.6b (0.23)

註：同表1

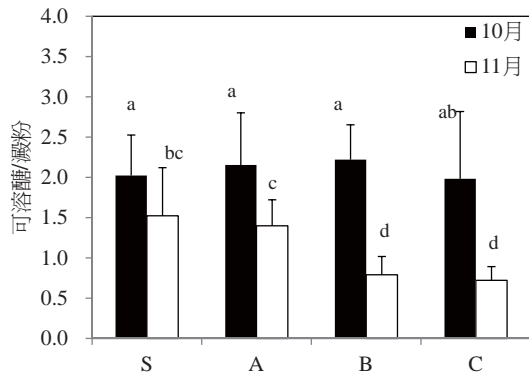


圖 6. 不同光度處理咖啡苗木全株之可溶醣與澱粉比值。S 為全光、A 為相對光度 51.44%、B 為相對光度 37.51%、C 為相對光度 8.39%。

Fig. 6 The ratios of soluble sugar and starch content of of *Coffea arabica* seedlings under four different light treatments

四、結論

生物量分配的部份，顯示咖啡全光處理地下部有較高比例的生物量，可增進其吸收水分的能力，而低光處理的苗木有較高的葉重率，顯示其投資較多的資源於地上部，增加其吸收較多的光能。光合作用速率與葉綠素含量測定，亦顯示咖啡苗木在低光處理下有較佳的表現。葉綠素螢光的部份，隨著光度下降，咖啡苗木之最大光化學效率有增高的趨勢，相反的，電子傳遞鏈速率和光化學消散則是隨光度下降而有下降的現象，顯示咖啡苗木對低光的適應。可溶醣含量在葉部及根部以高光環境較多，而可溶醣與澱粉含量的比值，各光度下的苗木皆是以葉部有最大的比值，根部次之，莖部為最小，顯示咖啡苗木對於非結構性碳水化合物就近直接利用的方式。經由光度試驗結果發現，咖啡生長最適合的種植方式為適度的遮陰，至少相對光度 50%，避免直接日照。

五、謝誌

本研究承國立中興大學實驗林管理處經費補助，陳志民、黃傳林、劉恩好、陳思穎等協助現場及實驗室分析工作，謹此致謝。

六、參考文獻

- 王經文、廖天賜、陳忠義、楊凱倫、林睿思、陳宜敏、許立勳 (2008) 木賊葉木麻黃苗木對水分逆境之反應 *林業研究季刊* 30(2): 31-44。
- 李宛凌 (2008) 台灣咖啡產業的歷史考察。臺北教育大學碩士論文。
- 林文智、郭耀綸 (2007) 山胡椒、光葉柃木及錐果櫟樹苗的生長與生理對不同光環境的反應 *作物、環境與生物資訊* 4(4):297-306。
- 張安邦、廖天賜、方榮坤、翁仁憲、李丁松 (2000) 光度對大葉楠與香楠形質生長的影響 *林業研究季刊* 22(1): 11-20。
- 郭幸榮、黃進輝 (1999) 烏心石苗木生長於溫室內不同光度下之生理特性 *中華林學季刊* 32 (1): 25-37。
- 郭耀綸 (2000) 南仁山熱帶低地雨林白榕冠層及林下植物的光合作用 *台灣林業科學* 15(3):351-363。
- 陳凌雲 (2008) 二氧化碳與水分含量對樟樹苗木生長及養分的影響。中興大學碩士論文。
- 陳書憲、蔡佳彬、劉瓊靄 (2011) 不同光度處理對台灣三種原生闊葉樹苗木碳水化合物累積和分配的影響 *林業研究季刊* 33(1): 65-76。
- 黃秀鳳、黃文達、許明晃、楊志維、趙璧玉、張新軒、蔡養正、楊棋明 (2004) 三種不同顏色甘藷葉片葉綠素合成能力之分析 *作物、環境與生物資訊* 1: 47-54。
- 劉業經、呂福原、歐辰雄 (1988) 台灣樹木誌。國立中興大學農學院。
- 潘慶民、韓興國、白永飛、楊景成 (2002) 植物非結構性貯藏碳水化合物的生理生態學研究進展 *植物學通報* 19(1): 30-38。

- 鍾一榮 (2011) 江某與九節木苗木對不同光度之形態及生理特性之反應。中興大學碩士論文。
- Araujo, W.L., P. C. Dias, G. A. B. K. Moraes, E. F. Celin, R. L. Cunha, R. S. Barros and DaMatta, F. M. (2008). Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46, 884-890.
- Barnes, J. D., L. Balaguer, E. Manrique, S. Elvira, and Davison, A. W. (1992). A Reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants. *Environmental and Experimental Botany*, 32, 85-100.
- Batista, K. D., W. L. Araújo, W. C. Antunes, P. C. Cavatte, G. A. B. K. Moraes, S. C. V. Martins and DaMatta, F. M. (2012). Photosynthetic limitations in coffee plants are chiefly governed by diffusive factors. *Trees*, 26, 459-468.
- Chaves1, A. R. M., S. C.V. Martins, K. D. Batista, E. F. Celin and DaMatta, F. M. (2012). Varying leaf-to-fruit ratios affect branch growth and dieback, with little to no effect on photosynthesis, carbohydrate or mineral pools, in different canopy positions of field-grown coffee trees. *Environmental and Experimental Botany*, 77, 207-218.
- Cheng, L., L. H. Fuchigami and Breen, P. J. (2000). Light absorption and partitioning in relation to nitrogen content in 'Fuji' apple leaves. *Journal of the American Society of Horticultural Science*, 125, 581-587.
- DaMatta, F. M. (2004). Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. *Field Crops Research*, 86, 99-114.
- Degl' Innocentia, E., L. Guidia,, B. Stevanovich and Navaria, F. (2008). CO2 fixation and chlorophyll a fluorescence in leaves of *Ramonda serbica* during a dehydration–rehydration cycle. *Journal of Plant Physiology*, 165, 723-733.
- Demmig-Adams, B., W. W. Adams III, D. H. Barker, B. A. Logan, D. R. Bowlong and Verhoeven, A. S. (1996). Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *PhysiologiaPlantarum*, 98, 253-264.
- Dias, P. C., Araujo, W. L., Moraes, G. A.B.K., Barros, R. S. and Da Matta, F. M. (2006). Morphological and physiological responses of two coffee progenies to soil water availability. *Journal of Plant Physiology*, 10, 1-9.
- Dickson, R. and Tomlinson, P. (1996). Oak growth, development and carbon metabolism in response to water stress. *Annals of Forest Science*, 53, 181-196.
- DuBois, M., K. A. Giels, J. K. Hamilton,, P. A. Rebers and Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28, 350-356.
- Ghost, S. K. (1979). Effect of bottlegourd mosaic virus on reducing sugar and starch contents of leaves of *Lagenaria vulgaris*. *Phytopathologische Zeitschrift*, 95, 250-253.
- Jiménez, M. D., M. Pardos, J. Puértolas, L. A. Kleczkowski and Parados, J. A. (2009). Deep shade alters the acclimation response to moderate water stress in *Quercus suber* L. *Forestry*, 82, 285-298.
- Kelly, J., S. Jose, J. D. Nichols and Bristow, M.

- (2009). Growth and physiological response of six Australian rainforest tree species to a light gradient. *Forest Ecology and Management*, 257(1), 287-293.
- Kobe, R. K. (1997). Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. *Oikos*, 80, 226-233.
- Körner, C. (2003). Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 91, 4-17.
- Kozłowski, T. T., P. J. Kramer and Pallardy, S. G. (1991). *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, New York.
- Martins, S. C., W. L. Araujo, T. Tohge, A. R. Fernie and DaMatta, F. M. (2014). In high-light-acclimated coffee plants the metabolic machinery is adjusted to avoid oxidative stress rather than to benefit from extra light enhancement in photosynthetic yield. *Plosone*, 9(4), 1-11.
- Matos, F. S., R. Wolfgramm, F. V. Gonçalves, P. C. Cavatte, M. C. Ventrella and DaMatta, F. M. (2009). Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. *Environmental and Experimental Botany*, 67, 421-427.
- Maxwell, K. and Johnson, G. M. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659-668.
- Miyashita, K., S. Tanakamaru, T. Maitani and Kimura, K. (2005). Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 53, 205-214.
- Myers, J. A. and Kiyajima, K. (2007). Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 95, 383-395.
- Naidu, S. L. and DeLucia, E. H. (1998). Physiological and morphological acclimation of shade-grown tree seedlings to late-season canopy gap formation. *Plant Ecology*, 138, 27-40.
- Niinemets, Ü. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260, 1623-1639.
- Rodriguez-Lopez, N. F., S. C. V. Martins, P. C. Cavatte, P. E. M. Silva, L. E. Morais, L. F. Pereira, J. V. Reis, R. T. Avila, A. G. Godoy, A. O. Lavinski and DaMatta, F. M. (2014). Morphological and physiological acclimations of coffee seedlings to growth over a range of fixed or changing light supplies. *Environmental and Experimental Botany*, 102, 1-10.
- Valladares, F. and Niinemets, U. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237-251.
- Veneklaas, E. J. and Ouden, F. D. (2005). Dynamics of non-structural carbohydrate in two *Ficus* species after transfer to deep shade. *Environmental and Experimental Botany*, 54, 148-154.