

研究報告

溫度對不同地理分布的四種羅漢松科苗木 PSII效能之影響

陳明男¹⁾ 廖天賜^{2,3)}

摘要

本研究以四種羅漢松科(Podocarpaceae)中具闊形葉，但地理分布有所差異的四種苗木為對象，透過海拔梯度與季節變化來營造較全面且可充分馴化之溫度梯度，量測低光馴化下PSII效能對溫度梯度上之反應。結果顯示黎明前Fv/Fm與清晨低溫有密切相關，中午Fv/Fm下降率與上午整點累積溫量具密切相關。分布於低海拔之桃實百日青(*Podocarpus nakaii*)的PSII (photosystem II)效能對低溫敏感，10°C以下低溫即逐漸影響其光化學效能，但可透過非光化學消散等方式度過冬季低溫；熱帶低海拔之蘭嶼羅漢松(*P. costalis*)的PSII效能可在遮蔭環境下，雖較桃實百日青能忍受更低之溫度，但接近0°C時，其Fv/Fm出現劇烈衰減，顯示其PSII效能雖對溫度不敏感，但卻不耐低溫；分布於中高海拔之叢花百日青(*P. fasciculus*)與廣泛分布於溫帶至亞熱帶之羅漢松(*P. macrophyllus*)，其PSII效能對溫度適應範圍廣，接近0°C低溫時之PSII效能仍可維持相當程度，且可透過非光化學消散等方式消散部分過剩能量，使之更有能力於林下度過較高海拔或緯度的冬季。結果呈現上述四樹種之PSII效能特性與其地理分布相吻合，即叢花百日青與羅漢松的PSII效能，較桃實百日青與蘭嶼羅漢松，更能忍受低溫環境。

關鍵詞：羅漢松科、葉綠素螢光、光化學效能、溫度、分布。

陳明男、廖天賜。2016。溫度對不同地理分布的四種羅漢松科苗木PSII效能之影響。台灣林業科學 31(3):215-26。

¹⁾ 林業試驗所植物園組，10066台北市南海路53號 Division of Botanical Garden, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

²⁾ 國立中興大學森林學系，40227台中市南區國光路250號 Department of Forestry, National Chung-Hsing Univ., 250 Kuokuang Rd., South District, Taichung 40227, Taiwan.

³⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail:tsliao@nchu.edu.tw

2015年11月送審 2016年1月通過 Received November 2015, Accepted January 2016.

Research paper

The Influence of Temperature on the Photochemical Efficiency of Photosystem II in Podocarpaceae Seedlings from Different Regions

Ming-Nan Chen,¹⁾ Tien-Szu Liao^{2,3)}

【 Summary 】

Podocarpus nakaii, *P. fasciculus*, *P. costalis*, and *P. macrophyllus* are 4 Podocarpaceae species with functional broad leaves, distributed at different elevations and regions. They were placed on 3 sites at different elevations with shade acclimation for 1 yr to detect photosystem II photochemical efficiency differences due to a temperature gradient. Results showed that the predawn maximum quantum yield of PSII (Fv/Fm) was closely related to the early morning minimum temperature. The decrease in PSII (Fv/Fm) at noon was closely related to the accumulated temperature in the morning. PSII (Fv/Fm) of *P. nakaii*, a low-elevation species, was sensitive to temperature, and gradually showed an effect below 10°C. However, it might use non-photochemical dissipation to survive low temperatures in winter. PSII (Fv/Fm) of *P. costalis*, a tropical low-elevation species, could adapt to lower temperatures than that of *P. nakaii*, but showed severe decay near freezing temperatures. This suggests that PSII (Fv/Fm) was not sensitive to temperature, but could not resist freezing temperatures. PSII (Fv/Fm) of *P. fasciculus*, a high-elevation species, and *P. macrophyllus*, a widely distributed species, could adapt to a wide temperature range. PSII photochemical efficiency was still retained near freezing temperatures, and excess energy might be dissipated via non-photochemical dissipation, making them able to adapt to the understory at higher elevations or latitudes in winter. PSII photochemical performance characteristics and geographical distribution of the 4 seedlings were compared.

Key words: Podocarpaceae, chlorophyll fluorescence, photochemical efficiency, temperature, distribution.

Chen MN, Liao TS. 2016. The influence of temperature on the photochemical efficiency of photosystem II in Podocarpaceae seedlings from different regions. *Taiwan J For Sci* 31(3):215-26.

緒言

溫度為影響植物分布的主要環境因子之一，物種間對溫度適應能力常有相當大的差異(Sage and Kubien 2007)，0°C以上的冷激(chilling)溫度更是限制熱帶樹種往高緯度與高海拔分布的主要因子(Huang et al. 2010)，而常綠植物要具備越冬能力就必須於冬季低溫時在

能量消散與能量吸收間取得平衡(Verhoeven et al. 2009)。

葉綠素螢光為非破壞性量測方式，可反映葉綠素分子的特性及其所處的環境，因此能夠作為研究光合作用電子傳遞及相關生理過程之工具(Hall and Rao, 1999)，廣泛地運用

在監測光合構造功能性調整之季節變化與日變化以及對逆境的反應(Verhoeven et al. 1996, 1999, Close et al. 2001, Weng et al. 2005), 為植物生理與生態生理領域最有效及經常使用的技術(Maxwell and Johnson 2000), 不同種、不同品種及生態型間之植物對低溫的敏感性, 可透過葉綠素螢光參數來評估(Cavender-Bares 2007, Lin et al. 2007)。PSII最大潛在光化學效能(maximum quantum yield of PSII photochemistry; F_v/F_m)是經常被使用的葉綠素螢光參數, 代表光合構造於黑暗中, 其PSII反應中心完全開啟所呈現之最大光化學量子產量。 F_v/F_m 在植物遭遇逆境時會顯著下降, 故其經常被做為是否發生光抑制之指標(Lichtenthaler and Burkart 1999, Roháček 2002, Lichtenthaler et al. 2005, Ashraf and Harris 2013)。Demmig-Adams 等人(1996)透過葉綠素螢光的量測, 將植物吸收光能後之能量分配分為三部分: (1)光合作用電子傳遞部分(photosynthetic electron transport; P), 可代表光化學消耗佔吸收光能的比例。(2)熱消散(thermal energy dissipation; D), 可代表熱消散佔吸收光能的比例。(3)過剩能量(excess; E), 可代表過剩能量佔吸收光能的比例。

PSII光抑制現象具有動態(dynamic)與慢性(chronic)二種性質(Werner et al. 2002), 動態表現包含了 F_v/F_m 迅速、可逆的向下調節, 可在中午時被觀察到, 其將吸收的激發能量以熱消散(thermal dissipation)方式進行調節, 而慢性光抑制為緩慢而可逆的能量消散機制, 當光合構造進行修復或發生永久傷害時, 可觀察到黎明前 F_v/F_m 將持續下降(Werner et al. 2002, Williams et al. 2003, Bertamini et al. 2007, Franco et al. 2007), 而這可能與植物之葉黃素循環(xanthophyll cycle)於整夜保持去環氧化態葉黃素(de-epoxidized xanthophylls)有關(William et al. 2003, Corcuera et al. 2005a, Katahata et al. 2005, García-Plazaola et al. 2008, Verhoeven et al. 2009), 故可知光抑制現象具有光保護的意義, 但對光合構造來說, 光抑制可能代表了一種光傷害的過程, PSII光傷害包含了二個在時間上分開的階段, 第一是manganese cluster吸收光

能使釋氧複合體(oxygen-evolving complex)不活化, 第二是葉綠素吸收光能損傷光化學反應中心, 第一階段並不完全會在 10°C 低溫發生, 此時PSII可能處於一中間狀態, 即PSII於黑暗中恢復活性或者釋氧複合體持續地不活化, 若釋氧複合體已不活化之PSII持續接受光能, 則將造成第二階段之反應中心不活化, 後續PSII的修補包含了D1 protein的降解與移動、D1 protein前驅物的重新合成與處理, 以及PSII的重組, 但低溫下只會合成D1 protein前驅物, 此時若再接受強光將抑制D1 protein前驅物進一步合成, 而降低PSII的修補能力(Mohanty et al. 2007)。

羅漢松科(Podocarpaceae)植物的葉形於各屬間變異大, 羅漢松屬(*Podocarpus*)即屬於羅漢松科中葉片呈現闊葉化的其中一類植物, 闊葉狀葉片的形態構造, 被認為是為了適應林下低光環境並與被子植物競爭(Brodribb and Hill 1997)。本試驗的4種羅漢松科植物如下: 桃實百日青(*Podocarpus nakaii*)分布於台灣中部海拔1,000 m以下, 叢花百日青(*P. fasciculus*)則分布於台灣中北部海拔1,500~2,500 m, 此二種植物為台灣特有種, 而蘭嶼羅漢松(*P. costalis*)主要分布於蘭嶼與菲律賓海岸邊, 屬熱帶型樹種, 另一種為廣泛分布的羅漢松(*P. macrophyllus*), 分布於中國、日本、台灣、蘭嶼(Yang and Lu 1994), 四者的葉片形態皆為單一主脈之具功能的闊形葉(broadleaf)。本試驗以不同海拔立地與季節變化, 使之於現地充分經過不同溫度梯度馴化, 並以低光馴化方式模擬苗木之林下更新環境, 觀察羅漢松科中此一葉形態特徵自成一類, 但分布有所差異之四個樹種, 研究分析其PSII光化學效能受溫度之影響, 藉此了解四樹種的PSII光化學功能之差異, 與其自然分布之相關性。

材料與方法

一、試驗材料與低光馴化處理

桃實百日青(*P. nakaii*)苗木取自林業試驗所蓮華池研究中心后崙苗圃, 種源來自蓮華池天然林; 叢花百日青(*P. fasciculus*)苗木採集自大

雪山林道約27.4 km處之林下天然下種小苗；蘭嶼羅漢松(*P. costalis*)與羅漢松(*P. macrophyllus*)苗木取自林業試驗所中埔研究中心四湖工作站天然下種苗。所有苗木移植至5.8 L之塑膠盆內，栽培介質之比例為砂質壤土：泥炭土：蛭石= 1：1：1，於2008年3月~2009年2月間分別移至國立中興大學位於霧峰之北溝苗圃(海拔80 m)、林試所蓮華池研究中心后崙苗圃(海拔690 m)及畢祿溪工作站(海拔2,170 m)。

以照度計(lux-meter, ANA-315, 東京光電株式會社, Tokyo, Japan)於天氣晴朗之上午測定黑色遮光網網架內離地面約1 m高度之光度，調整至5%相對光度，將試驗苗木置於遮光網下進行低光馴化處理，處理期間予以充分供水。

二、葉綠素螢光季節量測

2009年10月~2010年9月間，以螢光監測系統(fluorescence monitoring system, FMS 2, Hansatech, Norfolk, UK)量測霧峰、蓮華池、畢祿溪三地苗木葉片之黎明前與中午時的暗適應與光適應葉綠素螢光參數，並以電子溫濕度儀(hygrometer, HD8501H, Delta OHM, Selvazzano, Italy)及光度計(quantum meter, Li-189, Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA)記錄量測日上午(6~12點)每小時整點之溫度與光度，計算量測日之上午累積溫溫與上午累積光量：

$$\text{上午累積溫溫} (^{\circ}\text{C}) = \sum_{n=6}^{11} \{ (T_n + T_{n+1}) \times 1/2 \}$$

$$\text{上午累積光量} (\text{mol m}^{-2})$$

$$= \sum_{n=6}^{11} \left\{ \frac{[(L_n + L_{n+1}) \times 3600 \times 10^{-6}]}{2} \right\}$$

T_n 為上午某一整點時刻之溫度($^{\circ}\text{C}$)

L_n 為上午某一整點時刻之光度($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

於量測日之黎明前，隨機選取每種苗木4片外層之完全展開葉將之剪下，置於鋪有潮濕面紙之培養皿內，以葉片夾予以至少20分鐘暗適應後，量測其 F_m (maximum fluorescence in the dark-adapted state)、 F_o (minimum fluorescence in the dark-adapted state)，以計算PSII最大光化學效能(maximum quantum yield of PSII photochemistry; F_v/F_m)，隨後將供試葉片置於原相對光度處理下(5%)。另於中午葉綠素

螢光之量測前，同樣再以葉片夾予以至少20分鐘暗適應後測定其中午的 F_v/F_m ，結束暗適應約10分鐘後量測 F_o' (minimum fluorescence in the light-adapted state)、 F_m' (maximum fluorescence in the light-adapted state)及 F_s (the steady state fluorescence)，以計算非光化學消散(non-photochemical quenching; NPQ)、光化學消散比例(P)、熱消散比例(D)、過剩光能比例(E)等。葉綠素螢光參數之計算式如下(Demmig-Adams et al. 1996, Roháček 2002)：

$$F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m$$

F_o 與 F_m 為黎明前與中午時暗適應之最小與最大螢光放射量。

$$d F_v/F_m (\%) = [(黎明前F_v/F_m) - (中午F_v/F_m)] / (黎明前F_v/F_m)$$

$$NPQ = (F_m - F_m') / F_m'$$

F_m 為黎明前暗適應最大螢光放射量， F_m' 為中午光適應最大螢光放射量。

$$P = (F_m' - F_s) / F_m'$$

$$D = F_o' / F_m'$$

$$E = 1 - P - D$$

三、統計分析

以套裝軟體PASW Statistics 18與SigmaPlot 10.0進行分析。葉綠素螢光參數以單因子變異數分析(ANOVA)檢定各月分間是否有顯著差異。溫度因子與葉綠素螢光參數間以迴歸進行相關性分析。

結果

本研究試驗期間為2009年10月~2010年9月，共歷經一個冬夏循環；Fig. 1為霧峰、蓮華池及畢祿溪三地於各取樣量測日之上午最低溫、最高溫及整點累積溫溫的變化情況，三地之最低溫均在2009年12月，分別為16.5、13.7、2.0 $^{\circ}\text{C}$ ，最高溫均在2010年8月，分別為33.0、32.0、27.0 $^{\circ}\text{C}$ ，畢祿溪於2009年10月~2010年5月間之最低溫低於9.1 $^{\circ}\text{C}$ ，蓮華池與霧峰之低溫則在13.7 $^{\circ}\text{C}$ 以上；三地之上午最低溫出現時段為上午6~7點，而在上午10~12點間

達到最高溫。三地上午整點累積溫量亦於2009年12月時最低，分別為111.1、115.2、56.4°C，累積溫量最高則在2010年6、9及8月，分別為179.9、167.5及117.5°C。

Figure 2 為試驗期間之黎明前PSII潛在最

大光化學效能(Fv/Fm)，四種苗木在霧峰與蓮華池各月份之黎明前Fv/Fm均大於0.8 (蓮華池4月時之叢花百日青除外，為0.79)，桃實百日青(Fig. 2A)與叢花百日青(Fig. 2B)在霧峰與蓮華池之各月分間差異不顯著($p > 0.05$)，蘭嶼

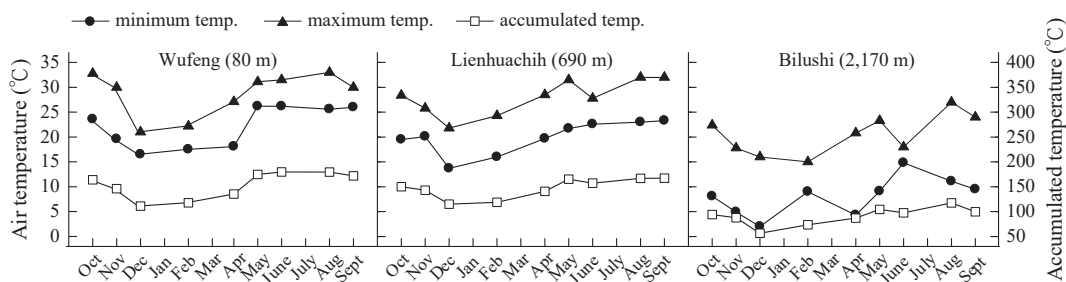


Fig. 1. Minimum (●) and maximum (▲) daily temperatures, and accumulated temperatures (□) of measuring days during October 2009 to September 2010 at Wufeng (80 m), Lienhuachih (690 m), and Bilushi (2,170 m).

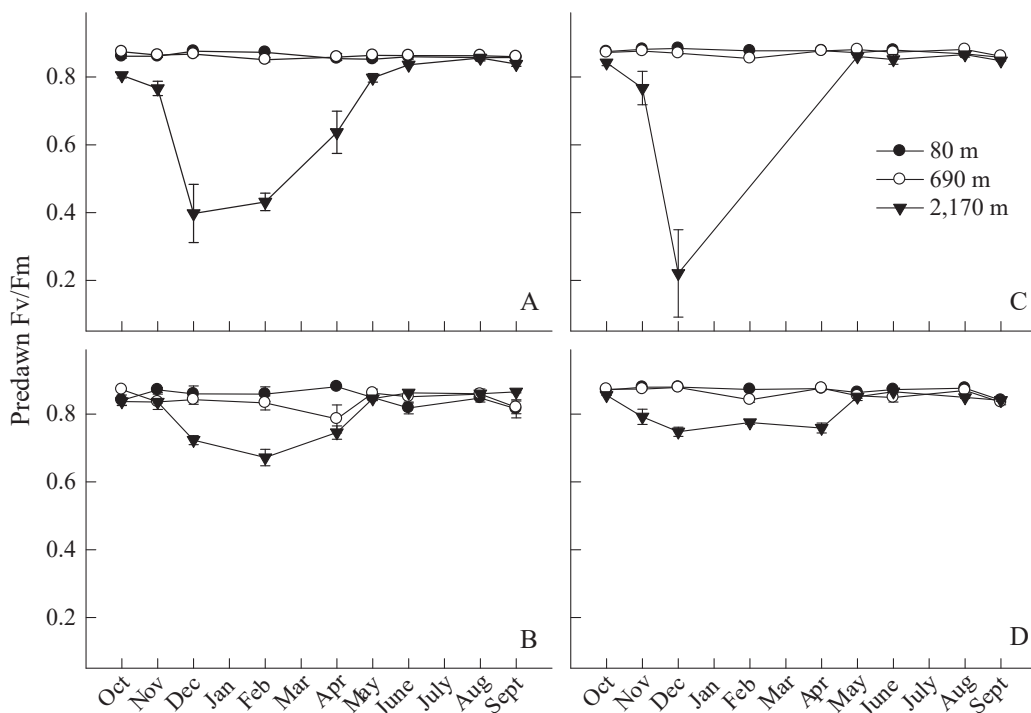


Fig. 2. Seasonal changes in potential photosystem (PS) II efficiency (Fv/Fm) of Podocarpaceae seedlings acclimated in shade (5% light intensity) at Wufeng (80 m, ●), Lienhuachih (690 m, ○), and Bilushi (2,170 m, ▼): (A) *Podocarpus nakaii*, (B) *P. fasciculatus*, (C) *P. costalis*, (D) *P. macrophyllus*. Values are the mean \pm SE ($n = 4$).

羅漢松(Fig. 2C)與羅漢松(Fig. 2D)在霧峰與蓮華池之各月分間差異顯著($p < 0.001$)，四樹種在畢祿溪之各月份間均差異顯著($p < 0.001$)；位於畢祿溪之桃實百日青(Fig. 2A)、蘭嶼羅漢松(Fig. 2C)黎明前Fv/Fm於12月時大幅下降；桃實百日青12月時最低(0.4)，12~2月間緩慢地恢復，2~6月恢復量增加，至6月時才恢復至0.8以上(0.84)；蘭嶼羅漢松在11月時已下降了8.9%，於12月時更劇降至0.22，而後因1月間持續低溫而全數死亡；叢花百日青(Fig. 2B)與羅漢松(Fig. 2D)均於入冬、氣溫逐漸下降時，黎明前Fv/Fm逐漸下降，二者分別於2月(0.67)與12月(0.75)時為最低，於5月時恢復至0.8以上。

由清晨低溫與黎明前Fv/Fm間的關係(Fig. 3)可以發現，桃實百日青在溫度低於 10.3°C 後，黎明前Fv/Fm將開始降至0.8以下，而後逐漸下降；蘭嶼羅漢松則至溫度低於 5.6°C 後，Fv/Fm始低於0.8，但之後Fv/Fm大幅下降；叢花百日

青與羅漢松則分別於溫度低於 6.1°C 與 5.4°C 後，Fv/Fm才降至0.8以下，試驗期間Fv/Fm最低仍分別維持在0.67與0.75以上。

中午Fv/Fm相對於黎明前Fv/Fm之下降比率與上午整點累積溫室間有密切關係(Fig. 4)。上午累積溫量大於 100°C 以上時，Fv/Fm下降率均小於10%，當累積溫小於 100°C ，Fv/Fm下降率逐漸增加，其中，蘭嶼羅漢松(Fig. 4C)之Fv/Fm下降率大幅增加，至累積溫小於 60°C 時，其下降率達59.9%，桃實百日青之下降率亦達51%，而叢花百日青與羅漢松，其下降率則分別僅18.8與17.5%。中午Fv/Fm下降率亦與中午NPQ呈線性正相關(Fig. 5)，四種苗木葉片之中午Fv/Fm的下降皆與中午非光學淬熄(NPQ)有關，NPQ越高，中午Fv/Fm下降情況越大；但最低溫的量測日(2009年12月畢祿溪)，四種苗木的中午Fv/Fm均大幅下降，NPQ值卻極低。

從中午之吸收光能分配情形與上午整點累

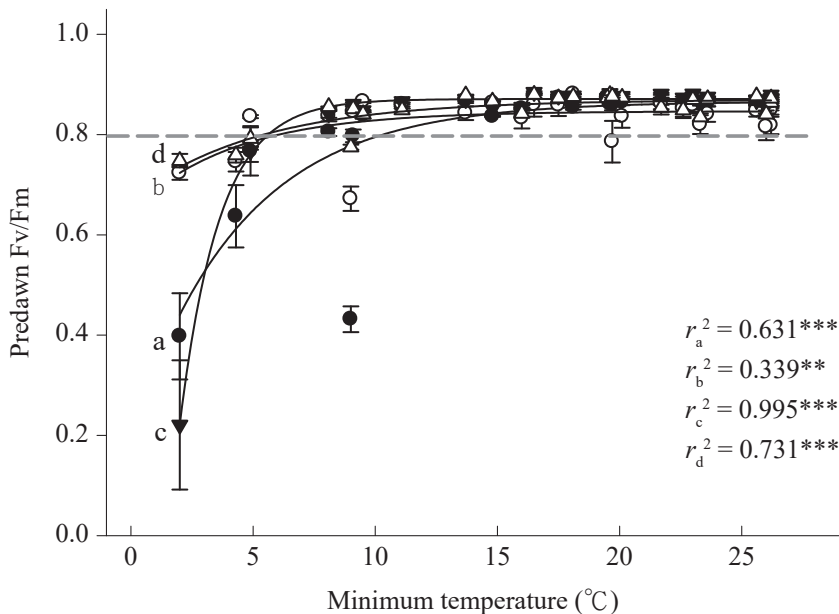


Fig. 3. Relationship between the potential photosystem (PS) II efficiency (Fv/Fm) and minimum temperatures of measuring days at predawn of seedlings of 4 *Podocarpus* species acclimated in the shade (5% light intensity); (●) *P. nakaii* (curve a: $y = 0.1999 + 0.6662 * [1 - \exp(-0.2239 * x)]$), (○) *P. fasciculus* (curve b: $y = 0.6476 + 0.1989 * [1 - \exp(-0.2398 * x)]$), (▼) *P. costalis* (curve c: $y = -1.3314 + 2.2023 * [1 - \exp(-0.6107 * x)]$), (△) *P. macrophyllus* (curve d: $y = 0.6721 + 0.1974 * [1 - \exp(-0.1921 * x)]$). ** $p < 0.01$, * $p < 0.001$.**

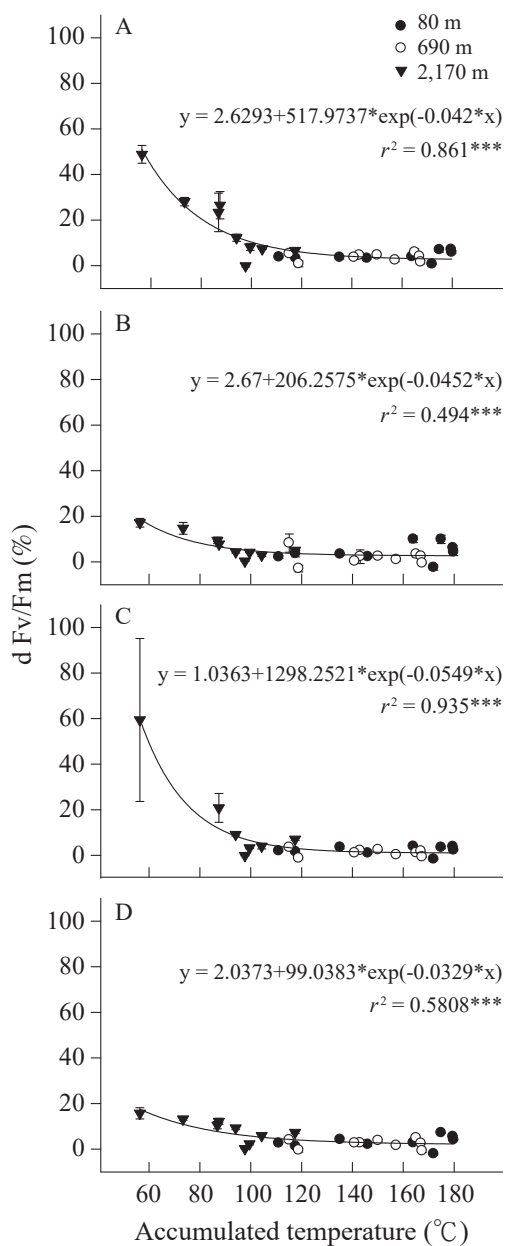


Fig. 4. Relationship between the declining rate of the potential photosystem (PS) II efficiency (Fv/Fm) at noon and accumulated temperatures in the morning of seedlings of 4 *Podocarpus* species acclimated in the shade (5% light intensity); (A) *P. nakaii*, (B) *P. fasciculus*, (C) *P. costalis*, (D) *P. macrophyllus*. * $p < 0.001$.**

積溫量的關係來看(Fig. 6), 桃實百日青在累積溫量大於110°C以上時, 吸收光能之分配比例穩定, 95~110°C之能量分配開始出現波動, 95°C以下時, 隨著累積溫量下降, 熱消散比例漸增, 其光化學消散漸減, 至80°C以下時, 其光化學比例降至0.3以下, 熱消散比例大於0.58。其他三種苗木在累積溫量大於95°C以上時, 吸收光能之分配比例穩定, 累積溫量低於95°C後, 隨著累積溫量下降, 熱消散比例亦漸增, 其光化學消散漸減, 尤其以蘭嶼羅漢松之光化學比例下降最明顯、下降程度最大(小於0.2), 熱消散比例則增至0.72, 而叢花百日青與羅漢松於累積溫量低於60°C時, 光化學比例仍分別維持0.54及0.57, 熱消散比例則分別增至0.40及0.36。四種苗木之過剩能量均在累積溫量低於95°C後逐漸增加, 過剩光能比例最大分別達0.18 (桃實百日青)、0.06 (叢花百日青)、0.10 (蘭嶼羅漢松)、0.07 (羅漢松)。

討論

台灣的羅漢松科植物種實大, 主要於母樹周圍天然下種更新, 其闊形葉有助於林下爭取陽光, 使有能力與闊葉樹競爭, 羅漢松科植物廣泛分布於溫帶至熱帶的森林中(Brodribb and Hill 1997), 溫度可能是影響其分布的主要因子之一。

Fv/Fm正常範圍在0.74~0.85之間(Lichtenthaler et al. 2005), 本試驗假定Fv/Fm = 0.8為慢性光抑制之臨界判斷值, 由結果可知, 適生於低海拔較高溫的桃實百日青與蘭嶼羅漢松, 當苗木移至高海拔之冬季低溫中會出現非常明顯之慢性光抑制現象(Fig. 2), 且蘭嶼羅漢松在1月份時即已死亡(畢祿溪1月月均溫為6.5°C), 而桃實百日青之黎明前Fv/Fm則緩慢地逐步恢復; Feng和Cao(2005)指出, 冬夜激冷(night chilling)會對熱帶植物ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) 活性造成損傷, 使得光合作用之慢性光抑制更加嚴重, 甚至對細胞膜系造成嚴重傷害, 而遮蔭可顯著緩和冬季夜晚冷激造成的負面效應

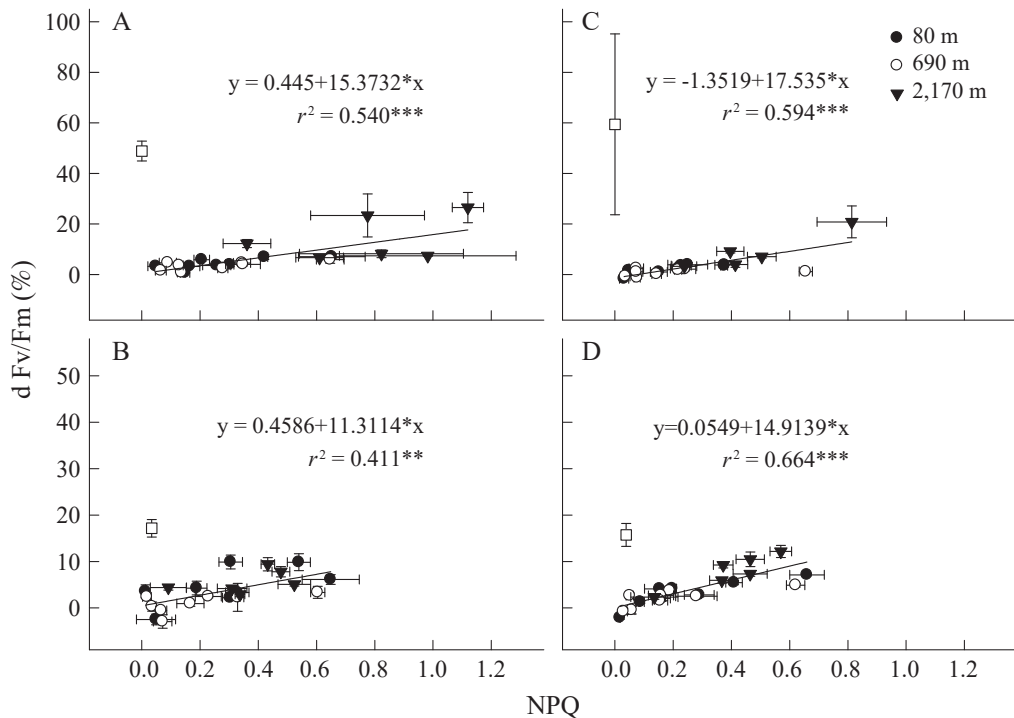


Fig. 5. Relationship between the declining rate of the potential photosystem (PS) II efficiency (Fv/Fm) at noon and non-photochemical quenching (NPQ) of seedlings of 4 *Podocarpus* species acclimated in the shade (5% light intensity); (A) *P. nakaii*, (B) *P. fasciculus*, (C) *P. costalis*, (D) *P. macrophyllus*. Data for the morning accumulated radiation were greater than 11 mol m^{-2} . □, Data from the coldest month (December 2009) on Bilushi (2,170 m). ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

(Feng and Cao 2005, Robakowski 2005)。蘭嶼羅漢松原生於熱帶低海拔，高海拔的冬季低溫可能對其酵素系統與膜系造成無法恢復之嚴重傷害，即使在極遮蔭環境中亦無法越冬存活。Robakowski (2005)指出，造成常綠針葉樹光抑制現象主要是受樹種、氣溫與光環境馴化等因子所影響，耐陰性樹種之 *Abies alba* 之冬季光抑制程度低於較不耐陰之 *Picea abies*。本研究之供試苗木屬具耐陰性的闊葉型羅漢松科植物，為模擬苗木於林下更新之光環境狀態在極遮蔭情況下進行試驗，在霧峰、蓮華池之低海拔遮蔭環境下，四種苗木冬季均未出現明顯慢性光抑制，於高海拔的畢祿溪冬季時才顯現出耐低溫之差異，高海拔分布之叢花百日青與廣泛分布的羅漢松，雖在高海拔低溫下亦出現慢性光抑制，但其受抑制程度卻被有效控制，

表示其能夠在海拔2,000 m以上之冬季下，抵抗低溫誘導的光抑制(Colom et al. 2003)，許多文獻指出，黎明前Fv/Fm與季節變化或海拔梯度之溫度有關(Dungan et al. 2003, Han et al. 2004, Katahata et al. 2005, Weng et al. 2005, Zhang et al. 2005, Weng et al. 2006)，由黎明前Fv/Fm顯著與黎明低溫顯著相關(Fig. 3)更可印證四種苗木之光合系統耐冷性的差別，叢花百日青、羅漢松與蘭嶼羅漢松均在黎明低溫5~6°C以上時，並未出現慢性光抑制，但在此溫度以下時，分布於熱帶低海拔的蘭嶼羅漢松很快地出現嚴重慢性光抑制，甚至是光傷害，葉表面已可直接觀察到變色狀況，但叢花百日青與羅漢松之慢性光抑制程度卻相對地小，而桃實百日青在10°C左右即出現慢性光抑制，雖顯示其對溫度較為敏感，但至2~3°C時，仍

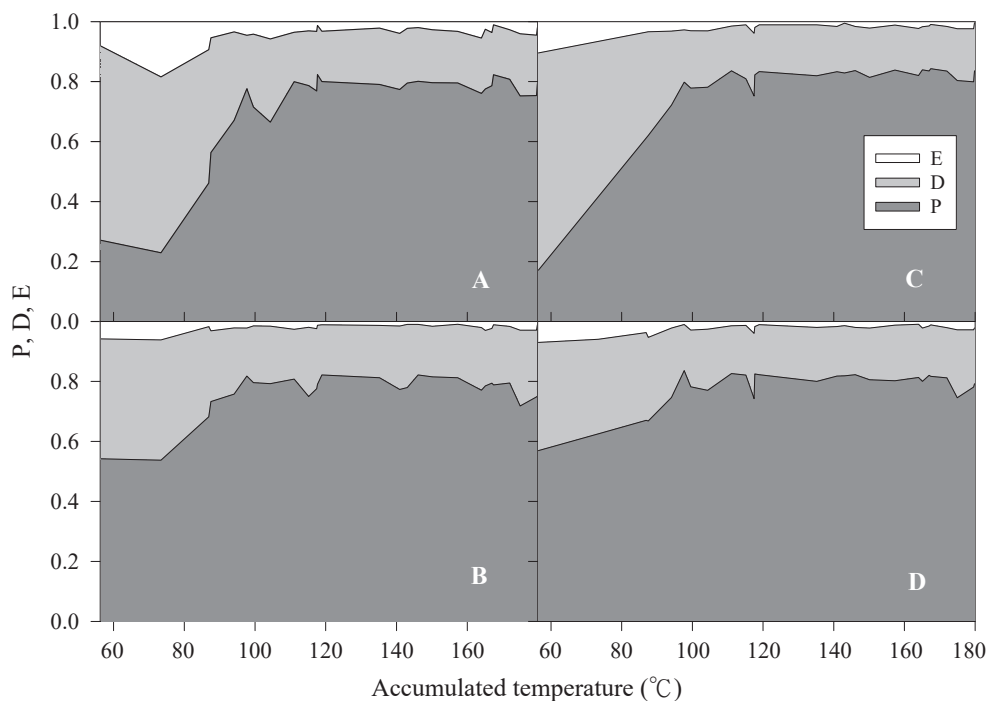


Fig. 6. Relationship between the allocation of absorbed light energy at noon and accumulated temperatures in the morning of seedlings of 4 *Podocarpus* species acclimated in the shade (5% light intensity); (A) *P. nakaii*, (B) *P. fasciculus*, (C) *P. costalis*, (D) *P. macrophyllus*. (P, the fraction of absorbed light energy utilized in photosystem (PS) II photochemistry; D, the fraction of absorbed light energy dissipated through non-photochemical quenching; E, the fraction of excess absorbed light energy).

一定程度地控制了光抑制的傷害，Corcuera等人(2005b)指出，植物在高海拔之低溫下為應付隨時可能的高光傷害，因而會在PSII天線系統中累積大量的花藥黃質(antheraxanthin, A)及玉米黃質(zeaxanthin, Z) (A+Z)，但在夏季時，夜晚並不會持續維持高比例的(A+Z)/(V+A+Z) (Corcuera et al. 2005a)，這是一種光保護反應，是調節熱消散的過程，使光合構造減少受到傷害(Corcuera et al. 2005b)，另外，對高海拔分布的物種叢花百日青來說，25°C以上時雖Fv/Fm略低於其他3樹種，但尚未構成慢性光抑制，顯示提高馴化溫度不一定代表額外的逆境，若能透過有效的光保護作用，仍可讓PSII維持最適功能(Štroch et al. 2010)。

雖說林下遮蔭環境可降低白天Fv/Fm下降的程度(Dungan et al. 2003, Yang et al. 2009)，

但在本試驗中，四種苗木即使在遮蔭之低光環境下，高海拔冬季之中午時Fv/Fm仍出現不同程度的下降，且下降程度與上午整點累積溫呈顯著相關(Fig. 4)，累積溫呈越低，Fv/Fm下降程度越大，顯示上午期間接受到的溫度越低，PSII光化學效能向下調節(動態光抑制)程度越大，四樹種苗木的動態光抑制程度之趨勢與慢性光抑制相同，亦為低溫時(累積溫呈小於100°C)蘭嶼羅漢松動態光抑制程度最大，桃實百日青次之，叢花百日青與羅漢松最小；Fv/Fm的下降反映了光合系統對吸收過剩光能之動態反應，光抑制也許會損失部分之生產力，但也保護了光合色素與電子傳遞構造免於遭到嚴重破壞，光抑制狀態快速恢復也許不一定需要D1 protein之合成，或許與葉黃素循環活性有關，即PSII的光不活化(photoinactivation)不一定與

D1 protein的淨損失相關(La Porta et al. 2005)，透過光捕捉複合體之結構調整，讓原本光捕捉功能轉換為能量消散中心，陰葉之PSII反應中心蛋白質磷酸化作用(phosphorylation)增加，使之能更迅速、可逆地的維持能量消散(Verhoeven et al. 2009)，故葉黃素循環的啟動在其中扮演重要的角色(La Porta et al. 2005)，而葉綠素螢光參數中的NPQ與葉黃素循環色素之去環氧化態色素有關(Reyes-Díaz et al. 2009)，可反映PSII非光化學消散之狀態，本試驗中可觀察到中午之動態光抑制過程與非光化學消散有關(Fig. 5)，屬於一種光保護作用，惟畢祿溪最冷月(2009年12月)時之非光化學消散未啟動，顯示畢祿溪最冷月時，四種苗木之動態光抑制現象屬於光傷害。葉黃素循環若未能發揮能量消散作用的功效，則PSII對低溫的耐受性可能取決於是否能在黑暗中恢復PSII活性，或在光照下透過D1 protein之降解與生合成來修補受損之PSII反應中心(Mohanty et al. 2007)。從吸收光能分配對累積溫量的關係來看(Fig. 6)，亦印證上述觀點，遮蔭下之四種苗木的多數能量(約70~80%)均進入光合作用電子傳遞鏈，平均約20%能量為熱消散形式，其中，叢花百日青在較高之累積溫量時，熱消散比例有稍微提高之趨勢，顯示叢花百日青之光合系統對光能的利用偏好稍低的溫度環境；熱消散比例(D)越高通常表示葉黃素循環中有更多的去環氧化態的色素存在以進行熱消散(Štroch et al. 2010)，顯示四種苗木在溫度逐漸下降時，其能量分配逐漸趨向於熱消散形式，藉此減少低溫帶來的光傷害程度，但在畢祿溪最冷月時，雖可見熱消散比例相對較高，但實際上之非光化學消散並未啟動(Fig. 5)，顯示上午整點累積溫量低於60°C時，無論光化學與光保護能力，均已受到嚴重影響。

結論

本試驗以羅漢松科中屬闊型葉但地理分布截然不同的四種苗木為對象，透過海拔梯度與季節變化來營造較全面且可充分馴化之溫度梯度，觀察其PSII光化學效能於溫度梯度上之變

化，結果顯示四種苗木在低光馴化下之PSII光化學效能，與其地理分布相吻合。低海拔分布之桃實百日青的PSII光化學效能對溫度敏感，10°C以下低溫即逐漸影響其光化學效能，但可透過非光化學消散等方式度過冬季低溫(0°C以上)；熱帶低海拔之蘭嶼羅漢松的PSII光化學效能能在遮蔭環境雖可忍受較桃實百日青更低之溫度，但其光化學效能卻隨更低溫度的出現而劇烈衰減，顯示其PSII光化學效能雖對台灣低海拔氣溫不敏感，但卻不耐低溫，即使在遮蔭環境亦難以抵消低溫對其光合構造的傷害；中高海拔分布之叢花百日青與廣泛分布於溫帶至亞熱帶之羅漢松，其PSII光化學效能對溫度適應範圍廣，接近0°C低溫時之仍可維持相當程度，又可透過非光化學消散等方式消散部分過剩能量，使之更有能力於林下度過較高海拔或高緯度的冬季。

引用文獻

- Ashraf M, Harris PJC. 2013. Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica* 51(2):163-90.
- Bertamini M, Zulini L, Muthuchelian K, Nedunchezian N. 2007. Low night temperature effects on photosynthetic performance on two grapevine genotypes. *Biol Plant* 51(2): 381-5.
- Brodribb T, Hill RS. 1997. Light response characteristics of a morphologically diverse group of southern hemisphere conifers as measured by chlorophyll fluorescence. *Oecologia* 110:10-7.
- Cavender-Bares J. 2007. Chilling and freezing stress in live oak (*Quercus* section *Virantes*): intra- and inter-specific variation in PS sensitivity corresponds to latitude of origin. *Photosynth Res* 94:437-53.
- Close DC, Beadle CL, Hovenden MJ. 2001. Cold-induced photoinhibition and foliar pigment dynamics of *Eucalyptus nitens* seedlings

during establishment. *Aust J Plant Physiol* 28:1133-41.

Colom MR, Pini Prato E, Giannini R. 2003. Chlorophyll fluorescence and photosynthetic response to light in 1-year-old needles during spring and early summer in *Pinus leucodermis*. *Trees* 17:207-10.

Corcuera L, Morales F, Abadía A, Gil-Pelegrin E. 2005a. Seasonal changes in photosynthesis and photoprotection in a *Quercus ilex* subsp. *ballota* woodland located in its upper altitudinal extreme in the Iberian Peninsula. *Tree Physiol* 25:599-608.

Corcuera L, Morales F, Abadía A, Gil-Pelegrin E. 2005b. The effect of low temperatures on the photosynthetic apparatus of *Quercus ilex* subsp. *ballota* at its lower and upper altitudinal limits in the Iberian Peninsula and during a single freezing-thawing cycle. *Trees* 19:99-108.

Demmig-Adams B, Adams III WW, Barker DH, Logan BA, Bowling DR, Verhoeven AS. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipating of excess excitation. *Physiol Plant* 98:253-64.

Dungan RJ, Whitehead D, McGlone M, Duncan RP, Allen RB. 2003. Cold-induced photoinhibition and winter leaf-loss in the broad-leaved tree *Aristotelia serrata* (Elaeocarpaceae). *Funct Plant Biol* 30:543-50.

Feng YL, Cao KF. 2005. Photosynthesis and photoinhibition after night chilling in seedlings of two tropical tree species grown under three irradiances. *Photosynthetica* 43(4):567-74.

Franco AC, Matsubara S, Orthen B. 2007. Photoinhibition carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. *Tree Physiol* 27:717-25.

García-Plazaola JI, Esteban R, Hormaetxe K, Fernández-Marín B, Becerril JM. 2008.

Photoprotective responses of Mediterranean and Atlantic trees to the extreme heat-wave of summer 2003 in southwestern Europe. *Trees* 22:385-92.

Hall DO, Rao KK. 1999. *Photosynthesis*. 6th. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.

Han Q, Katahata S, Kakubari Y, Mukai Y. 2004. Seasonal changes in the xanthophylls cycle and antioxidants in sun-exposed and shaded parts of the crown of *Cryptomeria japonica* in relation to rhodoxanthin accumulation during cold acclimation. *Tree Physiol* 24:609-16.

Huang W, Zhang SB, Cao KF. 2010. The different effects of chilling stress under moderate light intensity on photosystem II compared with photosystem I and subsequent recovery in tropical tree species. *Photosynth Res* 103:175-82.

Katahata S, Naramoto M, Kakubari Y, Mukai Y. 2005. Photosynthetic acclimation to dynamic changes in environmental conditions associated with deciduous overstory phenology in *Daphniphyllum humile*, an evergreen understory shrub. *Tree Physiol* 25:437-45.

La Porta N, Bertamini M, Nedunchezian N, Raddi P, Muthuchelian K. 2005. Photoinhibition of photosynthesis in needles of two cypress (*Cupressus sempervirens*) clones. *Tree Physiol* 25:1033-9.

Lichtenthaler HK, Buschmann C, Knapp M. 2005. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence decrease ratio Rfd of leaves with the PAM fluorometer. *Photosynthetica* 43(3):379-93.

Lichtenthaler HK, Burkart S. 1999. Photosynthesis and high light stress. *Bull J Plant Physiol* 25(3-4):3-16.

Lin KH, Hwang WC, Lo HF. 2007. Chilling stress and chilling tolerance of sweet potato as sensed by chlorophyll fluorescence. *Photosynthetica* 45(4):628-32.

- Maxwell K, Johnson GN. 2000.** Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *J Exp Bot* 51: 659-68.
- Mohanty P, Allakhverdiev SI, Murata N. 2007.** Application of low temperatures during photoinhibition allows characterization of individual steps in photodamage and the repair of photosystem II. *Photosynth Res* 94:217-24.
- Reyes-Díaz M, Ivanov AG, Huner NPA, Alberdi M, Corcuera LJ, Bravo LA. 2009.** Thermal energy dissipation and its components in two developmental stages of a shade-tolerant species, *Nothofagus nitida*, and a shade-intolerant species, *Nothofagus dombeyi*. *Tree Physiol* 29:651-62.
- Robakowski P. 2005.** Species-specific acclimation to strong shade modifies susceptibility of conifers to photoinhibition. *Acta Physiol Plant* 27:255-63.
- Roháček K. 2002.** Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica* 40(1):13-29.
- Sage RF, Kubien DS. 2007.** The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. *Plant Cell Environ* 30:1086-106.
- Štroch M, Špunda V, Kurasová I. 2004.** Non-radiative dissipation of absorbed excitation energy within photosynthetic apparatus of higher plants. *Photosynthetica* 42:323-37.
- Štroch M, Vrábl D, Podolinská J, Kalina J, Urban O, Špunda V. 2010.** Acclimation of Norway spruce photosynthetic apparatus to the combined effect of high irradiance and temperature. *J Plant Physiol* 167:597-605.
- Verhoeven A, Osmolak A, Morales P, Crow J. 2009.** Seasonal changes in abundance and phosphorylation status of photosynthetic proteins in eastern white pine and balsam fir. *Tree Physiol* 29:361-74.
- Verhoeven AS, Adams III WW, Demmig-Adams B. 1996.** Close relationship between the state of the xanthophylls cycle pigments and photosystem II efficiency during recovery from winter stress. *Physiol Plant* 96:567-76.
- Verhoeven AS, Adams III WW, Demmig-Adams B. 1999.** The xanthophylls cycle and acclimation of *Pinus ponderosa* and *Malva neglecta* to winter stress. *Oecologia* 118:277-87.
- Weng JH, Chen YN, Liao TS. 2006.** Relationships between chlorophyll fluorescence parameters and photochemical reflectance index of tree species adapted to different temperature regimes. *Funct Plant Biol* 33:241-6.
- Weng JH, Liao TS, Sun KH, Chung JC, Lin CP, Chu CH. 2005.** Seasonal variations in photosynthesis of *Picea morrisonicola* growing in the subalpine region of subtropical Taiwan. *Tree Physiol* 25:973-9.
- Werner C, Correia O, Beyschlag W. 2002.** Characteristic patterns of chronic and dynamic photoinhibition of different functional groups in a Mediterranean ecosystem. *Funct Plant Biol* 29:999-1011.
- Williams EL, Hovenden MJ, Close DC. 2003.** Strategies of light energy utilization, dissipation and attenuation in six co-occurring alpine heath species in Tasmania. *Funct Plant Biol* 30:1205-121.
- Yang L, Liu N, Ren H, Wang J. 2009.** Facilitation by two exotic *Acacia*: *A. auriculiformis* and *A. mangium* as nurse plants in South China. *For Ecol Manage* 257:1786-93.
- Yang YP, Lu SY. 1994.** Podocarpus. In: Editorial Committee of Flora of Taiwan (2nd edition), *Flora of Taiwan* (2nd ed.), Vol. 1. Taipei, Taiwan: Editorial Committee of the Flora of Taiwan, 2nd Edition. p 561-5.
- Zhang SB, Zhou ZK, Hu H, Xu K, Yan N, Li SY. 2005.** Photosynthetic performances of *Quercus pannosa* vary with altitude in the Hengduan Mountains, southwest China. *For Ecol Manage* 212:291-301.