

國立臺灣大學生農學院森林環境暨資源學系

碩士論文

School of Forestry and Resource Conservation

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

三種殼斗科樹種苗木在缺水逆境下之生長、  
光合作用及葉綠素螢光表現

Seedlings Growth, Photosynthesis and Chlorophyll  
Fluorescence of Three Fagaceae Species Grown under  
Water Deficit Stress

洪先禹

Hsien-Yu Hung

指導教授：郭幸榮 博士

Advisor: Shing-Rong Kuo, Ph.D.

中華民國 99 年 1 月

January, 2010

## 摘 要

本試驗於台大農場溫室進行，以森氏櫟 (*Cyclobalanopsis morii*)、三斗石櫟 (*Pasania hancei*)及狹葉櫟 (*Cyclobalanopsis stenophylloides*) 作為試驗樹種。目的在探討這 3 種樹種在所擬訂的缺水逆境歷經不同持續時間之後其生長形態、氣孔導度、光合作用速率、葉綠素螢光參數等之變化。生長介質水勢分為 3 種變級：充分澆水 (1-2 日澆水一次, C)、中度水逆境 (-90~-50 kPa, M)及重度水逆境 (-190~-130 kPa, S)，並依這 3 種變級及持續時間 1 或 2 個月組合成 5 種處理 (CC、CS、MM、MS 及 SS)，隨後又恢復正常澆水 1 個月，試驗期間從 2008 年 5 月持續到 2008 年 8 月。

結果顯示：各級缺水逆境處理的苗高、苗徑相對生長量皆幾停滯而與對照處理間有顯著差異，受害最深者為森氏櫟，重度缺水 2 個月後苗木全部死亡。葉部長/寬比例也有顯著變化，而變得較為狹長。葉綠素濃度在各逆境處理下的變化因樹種而異，森氏櫟及三斗石櫟不論中度或重缺水處理皆下降，狹葉櫟則只在重度缺水下才顯著下降。

受缺水處理苗木之淨光合作用( $P_n$ )率及氣孔導度( $g_s$ )皆下降，水分利用效率(WUE)雖有隨缺水處理而發生變化，三斗石櫟及狹葉櫟則只有重度缺水處理持續 2 個月後始有顯著差異，森氏櫟則在重度缺水 1 個月後即有顯著下降。螢光參數中之  $F_v/F_m$ 、 $F'_v/F'_m$ 、 $\Phi_{PSII}$  及  $q_p$  等依缺水程度及處理時間而呈現出 PS II 活性下降，此同時，NPQ 則上升以消散多餘的能量並保護 PS II 並使其減少受損。暗反應參數中， $R_d$  的上升顯示出碳水化合物的耗竭。光合作用速率亦隨著  $g_s$ 、 $V_{cmax}$  及  $J_{max}$  的下降而受到抑制，即是在中度或是重度缺水的處理中， $P_n$  同時受到氣孔與非氣孔限制因素之限制。

恢復供水後， $P_n$ 、 $g_s$  以及 WUE 除了森氏櫟之 SS 處理因苗木已死亡之外，其它樹種及處理均有不同程度之恢復。 $F_v/F_m$ 、 $F'_v/F'_m$ 、 $q_p$ 、 $\Phi_{PSII}$  及 NPQ 等螢光參數亦隨各處理之受損程度不同而有不同程度的復原。暗反應參數中， $R_d$  的復

原同時受到處理水勢及逆境持續期間的影響。 $V_{cmax}$  及  $J_{max}$  的表現則在各缺水處理仍與對照組有顯著差異。

關鍵字：森氏櫟、三斗石櫟、狹葉櫟、相對生長率、葉綠素濃度、氣孔導度、光合作用、葉綠素螢光、缺水逆境



## Abstract

This study investigated stomatal conductance, photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence parameters of Morii oak (*Cyclobalanopsis morii*), Nanban tanoak (*Pasania hancei*) and Arishan oak (*Cyclobalanopsis stenophylloides*) in response to simulated water deficits in the greenhouse of NTU, Taipei, Taiwan. This experiment classified the medium water potentials into three levels: non-stress (C), middle stress (-90~-50 kPa, M) and severe stress (-190~-130 kPa, S). Three levels were performed for 1 or 2 months and combined into five treatments of watering regimes (CC, CS, MM, MS, SS), and one month rewatering followed. This experiment was conducted from May 2008 to October 2008.

Result showed that the relative growth rates of both height and diameter were differed significantly between control and water stress treatments. The most appalling injury was appeared in Morii oak, the seedlings died after 2 months of severe stress. The leaf length/width ratios in three species were significantly increased. The concentrations of chlorophyll under stress varied according to species, which of Morii oak and Nanban tanoak were decreased significantly whether in middle or severe stresses but of Arishan oak were decreased only in severe stresses.

The net photosynthetic rates ( $P_n$ ) and stomatal conductances ( $g_s$ ) were decreased in the stressed seedlings of all three species. Significant differences of water use efficiency (WUE) appeared after two months of severe stress in Nanban tanoak and Arishan oak instead of one month in Morii oak. The fluorescence parameters,  $F_v/F_m$ ,  $F'_v/F'_m$ ,  $\Phi_{PSII}$ , and  $q_p$ , were significantly fell depending on the levels of water deficits or the lengths of treated periods, revealed the decreased activity of PS II; meanwhile, the rising of NPQ quenched excess energy to protect PS II from damage. The dark reaction parameter of photosystem,  $R_d$ , showed that more carbohydrate was

exhausted. The photosynthetic rates of stressed treatments were decreased due to decrease of  $g_s$ ,  $V_{cmax}$  and  $J_{max}$ , which indicated both of stomatal and non-stomatal limitations were occurred under middle and severe stress.

After rewatering,  $P_n$ ,  $g_s$ , and WUE were partially or mostly recovered in stress treatments except that the seedlings of SS treatment of Morii oak died. The fluorescence parameters,  $F_v/F_m$ ,  $F'_v/F'_m$ ,  $q_p$ ,  $\Phi_{PSII}$ , and NPQ were recovered according to the damage caused by treatments. The recovery of  $R_d$  was affected by both soil water potentials and the persistent period of stress. The performances of  $V_{cmax}$  and  $J_{max}$  were still significantly different between stress and control set.

Keywords: *Cyclobalanopsis morii*, *Pasania hancei*, *Cyclobalanopsis stenophylloides*, relative growth rate, chlorophyll concentration, stomatal conductance, photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence, water deficit stress



# 目錄

壹、 前言.....	1
貳、 前人研究.....	3
一、 土壤水勢 (water potential) 組成及其測定方法.....	3
二、 水分短缺的定義.....	4
三、 缺水逆境對植物之影響.....	5
參、 材料與方法.....	13
一、 試驗苗木的培育.....	13
二、 試驗時間及地點.....	14
三、 試驗設計及處理.....	14
四、 調查項目.....	17
肆、 結果.....	22
一、 試驗期間澆水量.....	22
二、 苗木形質生長.....	22
三、 苗木生理活性.....	25
伍、 討論.....	53
一、 苗木形質生長.....	53
二、 光合色素濃度之變化.....	54
三、 光合作用.....	55
陸、 結論.....	62
柒、 參考文獻.....	64



## 圖目錄

- 圖 1 生長介質之水分特性曲線，為試驗介質含水率與水勢之相對關係。..... 15
- 圖 2 處理流程示意圖。..... 16
- 圖 3 森氏櫟 (*C. morii*)、三斗石櫟 (*P. hancei*) 及狹葉櫟 (*C. stenophylloides*) 在不同水分條件處理下，苗高 (左排) 及苗徑 (右排) 相對生長率之表現 (mean±se)。長條柱以不同英文字母標示者為以 LSD 檢定處理間差異達 5% 顯著水準。..... 24
- 圖 4 三樹種在不同日期下葉部長寬比例 (葉長/葉寬) 之變化結果 (mean±se)。長條柱以不同英文字母標示者為以 LSD 檢定處理間差異達 5% 顯著水準。..... 25
- 圖 5 三樹種葉綠素 a (左上)、葉綠素 b (上) 及類胡蘿蔔素 (左) 濃度在不同處理下，不同時間之變化 (mean±se)。長條柱上以不同英文字母標示者為以 LSD 檢定處理間達 5% 顯著差異水準。..... 27
- 圖 6 三種樹種在不同水分處理後在 PAR 1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之氣孔導度值 (gs) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。..... 30
- 圖 7 三種樹種在不同水分處理後在 PAR 1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之淨光合作用速率 ( $P_n$ ) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。..... 31
- 圖 8 三種樹種在不同水分處理後在 PAR 1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之水分利用效率 (WUE) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。..... 32



- 圖 9 三種樹種在不同水分處理後之 PS II 潛在最大光量子收益 ( $F_v/F_m$ ) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。.....34
- 圖 10 三種樹種在不同水分處理後在 PAR 1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之 PS II 最大光量子效率 ( $F'_v/F'_m$ ) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。.....36
- 圖 11 三種樹種在不同水分處理後在 PAR 1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之 PS II 開啓比例 ( $q_p$ ) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。.....38
- 圖 12 三種樹種在不同水分處理後在 PAR 1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之 PS II 光利用效能 ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。.....40
- 圖 13 三種樹種在不同水分處理後在 PAR 1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之非光化學消散 (NPQ) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。.....42
- 圖 14 三種樹種在不同水分處理後光呼吸 ( $R_d$ , day respiration) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。.....44
- 圖 15 三種樹種在不同水分處理後 Rubisco 酵素最大羧化速率 ( $V_{\text{cmax}}$ , maximal Rubisco carboxylation rate) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母

標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。.....46

圖 16 三種樹種在不同水分處理後電子傳遞速率 ( $J_{\max}$ , maximal electron transport rate) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。.....47

圖 17 三種樹種控制組苗木 (實心圓, CC 及 6/16 之 CS) 及缺水處理苗木在缺水處理期間 (空心三角形, 6/16、7/17 測量) 及恢復供水期間 (實心三角形, 8/15 測量), 在 PAR  $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之淨光合作用速率 ( $P_n$ ) 與氣孔導度 ( $g_s$ ) 間的迴歸關係。.....49

圖 18 三種樹種控制組苗木 (實心圓, CC 及 6/16 之 CS) 及缺水處理苗木在缺水處理期間 (空心三角形, 6/16、7/17 測量) 及恢復供水期間 (實心三角形, 8/15 測量), 在 PAR  $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之淨光合作用速率 ( $P_n$ ) 與  $\Phi_{\text{PSII}}$  間的迴歸關係。.....50

圖 19 三種樹種控制組苗木 (實心圓, CC 及 6/16 之 CS) 及缺水處理苗木在缺水處理期間 (空心三角形, 6/16、7/17 測量) 及恢復供水期間 (實心三角形, 8/15 測量), 在 PAR  $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之淨光合作用速率 ( $P_n$ ) 與  $V_{\text{cmax}}$  間的迴歸關係。.....51

圖 20 三種樹種控制組苗木 (實心圓, CC 及 6/16 之 CS) 及缺水處理苗木在缺水處理期間 (空心三角形, 6/16、7/17 測量) 及恢復供水期間 (實心三角形, 8/15 測量), 在 PAR  $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之淨光合作用速率 ( $P_n$ ) 與  $J_{\max}$  間的迴歸關係。.....52



## 表目錄

表 1	試驗開始時各樹種之苗高、苗徑。.....	17
表 2	各螢光參數之計算式。.....	20
表 3	三樹種各處理於不同階段之總灌溉量。.....	22





## 壹、前言

在台灣，歷年來山地造林係以生產木材為導向，造林樹種以採用主幹通直的針葉樹種為主。致過去在森林伐採或林相變更時，乃建造紅檜、台灣扁柏、柳杉、杉木及二葉松等具木材市場價值針葉樹之同齡純林。隨林學知識之累積及經濟之發展，森林經營的理念已不再將木材生產視為造林之唯一目標，更進而期待森林有較為複雜之結構而能發揮更完整之生態功能，因此，近年來以建造多種原生樹種混生林為主要方案，在低海拔山區及平地造林乃以採用闊葉樹種為多。

森林自建造至成熟所歷經的時間為期數十年或數百年，受不同程度逆境(stress)之限制而降低其生理活性及生長乃不可避免。在諸多逆境中，水分缺乏 (water deficit) 為發生最頻繁而被眾多研究者所關注與探討的逆境，致累積豐碩的研究成果 (Kozlowski and Pallardy, 2002)。水分缺乏通常緣於降雨量不足或分配不均，最為熟知者為地中海型氣候區，年降雨量大多在 750 mm 以下，且集中在冬季，夏季則炎熱乾燥，水分嚴重不足，而限制植物生長及分布(Joffre *et al.*, 1999)。在北半球低緯度有季節風吹拂之地區，雨季隨季風而至或遠離，降雨量多出現在生長季節，但偶因乾季延長或雨季降雨不足也會引發水分缺乏逆境。分布在這一帶的植物通常會在水缺乏逆境時期進行生理調節 (physiological adjustment) 或改變形態來減少較為嚴重水逆境來臨時之傷害 (Larcher, 2002)。不同樹種間由於遺傳調控方式或能力的差異，避免或忍受水分缺乏逆境的能力也有所不同 (Freitas, 1997)。在台灣，山地區域降雨量較平地為多，但偶有缺水逆境，森林社會中主要組成樹種在長期演化過程是否孕育在水分缺乏逆境的生理調節能力，研究文獻尚為貧乏，乃引發本研究的興趣。

殼斗科樹種繁多，為台灣中低海拔森林社會的重要組成樹種，也為未來造林及森林復育之潛力樹種，本實驗以本研究室所培育的 3 種台灣原生樹種苗木：森氏櫟(*Cyclobalanopsis morii* Hay.)、狹葉櫟(*Cyclobalanopsis stenophylloides* Hay.)及三

斗石櫟(*Pasania hancei* Benth.)為研究對象，將其生長介質的水分作不同缺乏程度及歷程的調控，再恢復充分供水，調查各不同調控處理下之生長表現、光合作用速率及螢光釋放狀況，目的在探討：(1)苗木在不同水分調控環境下生理活性受抑制之程度；(2) 各樹種在中度水分缺乏逆境下是否具有馴化能力，以減輕隨後而至之較重度缺水逆境之傷害；(3) 在不同逆境程度及持續期缺水逆境後恢復供水，生理活性之恢復能力，供後續相關研究或造林樹種選擇之參考。



## 貳、前人研究

### 一、土壤水勢 (water potential) 組成及其測定方法

土壤或植物中的水液與純水之間的自由能差，稱為水勢 (water potential)。水分移動的方向係自高水勢處往低水勢處移動。土壤水勢 ( $\Psi_w$ ) 理論上由 4 種成分所組成，即滲透勢 (osmotic potential,  $\Psi_o$ ，又稱溶質勢 solute potential,  $\Psi_s$ )、壓力勢 (pressure potential,  $\Psi_p$ )、基質勢 (matric potential,  $\Psi_m$ ) 及重力勢 (gravitational potential,  $\Psi_g$ )，即  $\Psi_w = \Psi_o + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$ 。滲透勢 ( $\Psi_o$ ) 為土壤中離子與其他溶質對水所產生的引力；壓力勢 ( $\Psi_p$ ) 為對土壤體系施加壓力而提高的自由能；基質勢 ( $\Psi_m$ ) 為土壤顆粒對水分之附著與毛細管作用所產生之吸力；重力勢 ( $\Psi_g$ ) 為水分在土壤中因高低位差所產生之勢能。一般來說，壓力勢以及重力勢均甚小而忽略不計，故土壤水勢估算式可重新描述為： $\Psi_w = \Psi_o + \Psi_m$ 。又因為在一般在森林土壤中，滲透勢相對於基質勢乃微小，故通常以基質勢視為土壤水勢， $\Psi_w = \Psi_m$  (Kramer and Boyer, 1995)。

當土壤在水分飽和狀況下，土壤水勢趨近於 0。當土壤含水率下降，水勢的負值擴大，亦即此時土壤具有吸水而趨向飽和的傾向。土壤中的毛細管力與吸附力保持並控制水分移動，此負的潛勢稱為吸力 (suction) 或張力 (tension) (Hillel, 1971; Fredlund and Rahardjo, 1993)。張力之增減與土壤水分含量有關，土壤於張力平衡時所保持的水量為孔隙體積之函數，亦為基質吸力 (matrix suction) 之函數，此函數可以將不同土壤經測定水分含量及水勢變動後繪成曲線，稱為土壤水分特性曲線 (soil water characteristic curve)，該曲線可了解土壤質地、構造與某一張力下之土壤含水率。在傳統上，常用壓力鍋法測定，乃利用加壓將土壤水分擠壓出，並測得土壤所損失之水分重量，即可推算出土壤水分關係曲線 (Fredlund and Rahardjo, 1993)。



時域反射儀 (time domain reflectometry, TDR) 以電磁波測量，已證實土壤導電常數與體積含水量間具有密切關係 (Topp *et al.*, 1980)，為即時而準確測定土壤含水率之非破壞方法，是近 10 年來的田間試驗或模擬試驗中發展的技術。藉由相同技術所生產之 Equitensionmeter，可搭配同時測出土壤含水率與土壤水勢，擺脫傳統壓力鍋法在田間模擬試驗不易施行之限制 (Or and Wraith, 1999)。

## 二、水分短缺的定義

植物之水分吸收，乃因蒸散作用而使葉部產生相對較低之水勢，藉以形成植物體內之水勢梯度，以吸引根域附近具較高水勢梯度之水分進入植物體。土壤水勢為負值，即在 0 以下，所以土壤本身亦有吸水的傾向。通常情況下，當降水量低於蒸發散量的時候，土壤水勢就會因含水量下降而降低。此時根系吸收的水分無法平衡水勢梯度差距，即進入植物體的水分不足，為一般所稱之乾旱逆境 (drought stress)。廣義而言，水分逆境可分為造成土壤缺乏 O<sub>2</sub> 的淹水逆境 (flooding stress)，以及土壤缺水 (water deficit) 之乾旱逆境，惟通常情況下缺水逆境指的是乾旱逆境。因為乾旱逆境主要是緣於根系吸收水分量不足以平衡蒸散損失而起，致有時土壤水分雖充足但因空氣過度乾燥也可能發生。簡言之，缺水的逆境可分為土壤缺水及空氣缺水兩種，但空氣缺水的狀況不在本文討論之範圍，意即本文所稱之水分逆境係指土壤水分缺乏的狀況而言。

水分 (H<sub>2</sub>O) 在植物體內主要有下述幾項功能：(1) 良好的溶劑，大部分物質可藉由溶解於水中而進出植物體；(2) 維持植物體直立、形體或器官維持 (如氣孔的開合) 所需之膨壓；(3) 良好的溫度穩定性質，可使生物體內溫度保持穩定，各種酵素活動有效運行；(4) 光合作用的重要原料；(5) 細胞原生質的重要構成物質。因此，植物自種子發芽、生長到生殖，都必須要有足量的水分方可正常進行。當土壤水分缺乏的時候，植物體水分持續由蒸散作用散失，此時蒸散速率又大於吸收速率，植物體的水分含量持續減少，引發一系列如細胞膨壓降低，阻滯細胞增大、增生，

酵素失去活性等反應，最終造成植物永久凋萎 (Taiz and Zeiger, 2002)。

### 三、 缺水逆境對植物之影響

#### (一) 細胞水勢之變化

植物體內的水勢 ( $\Psi_w$ ) 組成與土壤不同，主要為來自細胞壁的壓力勢 ( $\Psi_p$ )、溶質所形成的溶質勢 ( $\Psi_s$ ) 及高低位差所形成之重力勢 ( $\Psi_g$ )，惟在論述細胞或組織水勢時， $\Psi_g$  略而不計。當植物體與外界進行水分交換時， $\Psi_w$ 、 $\Psi_s$  及  $\Psi_p$  均發生變化，使細胞的體積也隨之改變。在細胞缺水的過程中，原生質與細胞分離 (plasmolysis) 乍一出現時候，細胞的相對體積當作 1.0，並將此時的  $\Psi_p$  定為 0，所以細胞的水勢就等於溶質勢 ( $\Psi_w = \Psi_s$ )。當細胞吸水，體積隨之增大，細胞液稀釋，滲透勢增大，壓力勢也升高，致細胞吸水達到飽合時，溶質勢與壓力勢的絕對值相等 ( $|\Psi_s| = |\Psi_p|$ )，細胞水勢  $\Psi_w$  為 0，細胞不能再吸水 (Taiz and Zeiger, 2002)。

#### (二) 葉肉的反應

乾旱環境下，植物尚可進行較為微弱的光合作用以維持生命時，多將較高比例的光合作用產物投資於細胞壁之生產，增厚細胞壁以有效維持細胞的膨壓 (Marshall and Dumbroff, 1999)。但增厚之細胞壁也將限制細胞之增大，使葉片伸長度降低，葉面積縮小。在缺水環境時，植物各部位中通常以葉部最為敏感，當枝條水分狀態尚未有明顯的降低趨勢時，葉片的增長速率即已下降 (Hinckley *et al.*, 1991; Davies *et al.*, 1994)。

#### (三) 缺水對葉綠素含量的影響

光合作用的能量來源是太陽輻射能，葉綠素為植物吸收太陽輻射能之色素，致其含量的多寡會影響光合作用的能力 (Ottander *et al.*, 1995; Murchie and Horton, 1997)。植物長時間處於水逆境下會降低葉綠素含量，因此有研究者將葉綠素濃度作為生理狀況的判釋指標 (Pukacki and Kamińska-Rożek, 2005)。水分缺乏會導致葉綠素 a、b 及胡蘿蔔素含量的減少 (Pukacki and Kamińska-Rożek, 2005)，以免吸收過

量的光能而對植物造成傷害 (Colom and Vazzana, 2003; Pieters and Souki, 2005)。

#### (四) 在缺水逆境下光合作用活性之改變

生長在缺水逆境下的植物，最明顯的生理反應就是氣孔關閉而導致光合作用的速率降低。氣孔關閉可分為主動關閉及被動關閉二種，主動關閉可咎因於根部分泌 ABA 再運轉至地上部以進行一系列生理調控而誘導保衛細胞關閉氣孔腔；被動關閉則為葉部膨壓下降而使得氣孔關閉。一般而言，大氣濕度的大幅下降將會導致蒸散速率的增加，為了紓緩水分的損失，植物的最初反應就是關閉氣孔 (Manes *et al.*, 2006)，此種機制即為被動關閉。若是在乾季，土壤水分因蒸發散作用的耗損而不足，氣孔則以主動關閉為主 (Steudle, 2000)。

乾旱影響光合作用的生理機制目前仍爭論未歇。Tezara *et al.* (1999)認為植物若處於乾旱逆境，會使 RuBP 的生成受到抑制而減弱 ATP 的更新能力，導致光合速率衰減。Farquhar *et al.* (2002) 卻認為水分受到限制的植物，偏向將更多的氮分配給光合酵素 Rubisco (ribulos-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase)，以維持在缺水逆境下的光合作用速率。Warren *et al.* (2000) 也認為有一些澳洲樹種的 Rubisco 含量高出光合作用所需的最適量，當氣孔部份關閉的時候，高濃度的 Rubisco 可以進行高速率的光合作用以消耗光能來減少過剩光能抑制的傷害。事實上，在多年之前即有研究者認為儘管氣孔因子是造成光合作用能力下降的主要原因，但氣孔因子與非氣孔因子的衰減通常是併同發生，而不會只有氣孔限制單獨發生 (Collatz *et al.*, 1976)。

#### (五) 葉綠素螢光反應

植物行光合作用的光反應 (light reaction) 是在葉綠體 (chloroplast) 上的類囊體 (thylakoid) 進行。類囊體膜中含有由葉綠素和蛋白質組成的光合系統 (photosystems)。光合作用過程即由光合系統 II (PS II) 吸收光能並放出電子開始。光能被 PS II 的天線系統 (light-harvesting antenna) 吸收後，會匯集到反應中心 (reaction center)，也就是 P680。被激發的 P680 會進行電荷分離 (charge separation)，

傳送一個電子給其後的電子接受者 (electron acceptor)  $\text{Phe} \cdot \text{Phe}^-$  再將電子傳送給下一個電子接受者  $\text{Q}_A$ ，以進行後續的化學反應(chemical reaction)。葉綠素分子吸收光能而由基態 (ground state) 躍升到激發態 (excited state)，再由激發態降回基態的時候，一般認為經由 3 種路徑來釋放能量：(1) 光化學消散 (photochemical quenching,  $\Phi_P$ )：光能傳遞給反應中心再釋出電子，經電子傳遞鍊生成 ATP 及 NADPH 供暗反應使用；(2) 非光化學消散 (non-photochemical quenching,  $\Phi_D$ )：當電子傳遞鍊無法消費光化學消散所傳遞的電子時，過溢的能量有一部分會經由天線系統轉化為熱能釋出；(3) 螢光 (fluorescence,  $\Phi_F$ )：過溢的光能並未轉化為熱能消失，而以較吸收光更長波長的光重新輻射。在低光環境下，這 3 種消散途徑通常就能夠把吸收光能完全予以耗盡 ( $\Phi_P + \Phi_D + \Phi_F = 1$ )。但是在高光的環境下，吸收的光能大於這 3 種消散路徑而超載 ( $\Phi_P + \Phi_D + \Phi_F < 1$ )，過剩光能則會與氧分子結合，產生有害的活性氧，導致光合器官受到傷害，光合作用能力下降，即為光抑制作用 (Müller *et al.*, 2001; Kato *et al.*, 2003)。

上述 3 種能量消散路徑乃互相消長，在光合作用的效率較佳時，熱 ( $\Phi_D$ ) 與螢光 ( $\Phi_F$ ) 的散發量就相對減少。在相同的光合作用效率下，若熱的發散量減少就會有較多的能量以螢光的形式釋出 (Maxwell and Johnson, 2000)。光合系統 II 的光量子效能會影響螢光釋放量的強弱，另外，PSII 中的電子接受者  $\text{Q}_A$  的狀態也會影響電子傳遞鍊的平衡。從葉綠素天線系統到光合系統反應中心的過程是可逆的，即傳輸進入反應中心的激發能量有機會回到葉綠素的天線系統。在天線系統吸收光子後的  $10 \times 10^{-12} - 15 \times 10^{-12}$  sec 內，整個傳遞過程就已經達到平衡狀態。當  $\text{Q}_A$  存在於氧化態的比例越高則越利於接受電子 (進行還原)，能量往反應中心傳遞的比例就越高；反之，若越多的  $\text{Q}_A$  處於還原狀態，電子傳遞鍊被阻塞的程度就越嚴重，平衡會趨向天線系統，激發能停在葉綠素的時間越長，螢光釋放量也越多 (徐, 2002; Hall and Rao, 1999)。因此，由光合系統 II 釋出的螢光量可以推估  $\text{Q}_A$  的狀態及電子傳遞鍊是否順暢，是植物光能利用及光合系統效能的指標 (Krause and Weis

1991)，亦表示植物光合作用光反應系統的變化 (Heraud and Beardall, 2000)。

在暗適應狀態下 (dark adapted state)，一般在黑暗環境 20–30 分鐘之後，類囊體膜上的光化學電子傳遞會停止活動，PS II 反應中心的  $Q_A$  全部處於氧化狀態，而非光化學消散也處於最低狀態。此時若給予一道微弱的測量光 (measuring radiation, MR,  $<0.1-0.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )，則可以測得最低螢光 (minimum fluorescence yield,  $F_0$ )，此為天線系統的最小放射量。隨後再給予一道飽和的脈衝光 (saturating pulse, SP, 約  $3,000-10,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 可使  $Q_A$  迅速被還原，即 PS II 反應中心呈現完全關閉的狀態，此時可以測得最大螢光放射量 (maximum fluorescence yield,  $F_m$ )，代表天線系統及 PS II 反應中心放出的螢光總量。 $F_m$  與  $F_0$  的差值  $F_v$  (maximum variable fluorescence yield) 與  $F_m$  的比值 ( $F_v/F_m$ , maximum quantum yield of PS II photochemistry, maximum PS II photochemical efficiency) 則表示最大光化學潛能 (Roháček and Barták, 1999)。

當植物在光適應的狀態 (light adapted state) 即在有光照環境下，給予一連續不飽合的紅光 (actinic radiation, 約  $80-300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 可以觀測到葉綠素螢光明顯上升而達到  $F_p$ ，隨後便逐漸下降到穩定態螢光  $F_s$  (steady state fluorescence yield)，此時電子傳遞速率與相連接之碳還原循環中的生化反應間已達到平衡。在  $F_p$  到  $F_s$  的過程當中，光化學以及非光化學相關的反應同時發生 (Roháček, 2002)。與光化學相關的反應為電荷自 PS II 反應中心分離進行電子傳遞；而非光化學相關的反應則是形成 pH 梯度 (pH gradient) 而促進了類囊體膜上的非輻射能量以熱能消散 (non-radiative energy dissipation to heat)、光捕捉複合體 II 的磷酸化 (LHCII phosphorylation) 及 PS II 反應中心的光抑制等。隨後再開啓飽和脈衝光予以照射可以得到  $F'_m$  (maximum chlorophyll fluorescence yield in the light adapted state)，此時 PS II 的反應中心應完全關閉 ( $q_p=0$ )，但因為非光化學消散仍在進行 ( $q_N>0$ )，所以  $F'_m < F_m$ ；再將連續不飽合的紅光關閉，並施以遠紅光 (far-red radiation) 幫助  $Q_A$  完全開啓 ( $q_p=1$ )，得到  $F'_0$  (Lichtenthaler, *et al.*, 2005)。

組合以上的幾個基礎螢光數值，可定義出下述螢光參數：

1.  $q_p$  (proportion of open PS II)

$$q_p = \frac{F'_m - F_s}{F'_m - F'_0} = \frac{F'_m - F_s}{F'_v}$$

代表 PS II 反應中心將捕獲之光能用於光化學電子傳遞之比例，乃反映植物的光合作用對光能的利用效率，常用於估算 PS II 之  $Q_A$  存在於氧化態的比例，即將  $q_p$  視為 PS II 反應中心處於開放態的比例，與 PS II 反應中心的總數目有關 (Fracheboud and Leipner, 2003)。較高的  $q_p$  顯示 PS II 反應中心之電子受體  $Q_A$  處於氧化態比例較高，有利於光合作用之電子傳遞。 $q_p$  下降歸因於光照已達光合作用的飽和程度，致有一部份或所有反應中心處於還原態而關閉 (Maxwell and Johnson, 2000)。

2.  $F'_v/F'_m$  (maximum intrinsic efficiency of PS II)

$$F'_v / F'_m = \frac{F'_m - F'_0}{F'_m}$$

為光照下 PS II 有效光化學利用效率，代表 PS II 反應中心在開啓情況下的初始光能利用效率(激發能捕獲能力)，即從光捕捉複合體(light harvesting complex II, LHCII)到 PS II 反應中心能量轉換的效率(Rosenqvist and Kooten, 2003)。

3.  $\Phi_{PSII}$  (quantum yield of PS II; actual photochemical efficiency of PS II in the light)

$$\Phi_{PSII} = \frac{F'_m - F_s}{F'_m}$$

為葉綠素吸收光能後用在光化學消散的比例，代表 PS II 反應中心在有部份關閉情況下的實際初始光能利用效率，即  $\Phi_{PSII}=F'_v/F'_m \times q_p$ 。 $\Phi_{PSII}$  的大小取決於反應中心開啓 (氧化) 的比例 ( $q_p$ )，以及反應中心在光照條件下的實際效率 ( $F'_v/F'_m$ ) (Fracheboud and Leipner, 2003)。影響  $q_p$  的主要因子為光照強度是否到達光合作用的飽和度，而影響  $F'_v/F'_m$  的原因則可能是在逆境下發生光抑制所致 (Maxwell and Johnson, 2000)。

#### 4. ETR (electron transport rate)

$$ETR = \Phi_{PSII} \times PPF \times 0.5 \times 0.84$$

此參數係代表在光照下 PS II 的電子傳遞速率。式中  $\Phi_{PSII}$  的意義如前所述，PPFD (photosynthetic photon flux density) 為光照強度，常數 0.5 的意義係假設所吸收的光子會被兩個光系統 PS I 及 PS II 平均分配，常數 0.84 則為經驗數值，代表輻射到葉面的光能約有 84% 會被葉面吸收以供光合作用之用 (White and Critchley, 1999)。C<sub>3</sub> 植物光反應所產生的電子除了用於固碳之外，還用於光呼吸及氮代謝。用在非碳固定的電子傳遞，有助於消散過剩光能，防止固碳電子傳遞鏈的過度還原，提供光保護的作用 (Niyogi, 1999)。在低光時，隨著電子傳遞速率的增加，光合作用增加的幅度也較大，但在高光下，電子傳遞速率雖可持續增加，光合作用速率的增幅則會縮小，表示電子傳遞產生的能量用在光呼吸的比例增加 (Kurasová *et al.*, 2000)。

#### 5. NPQ (non-photochemical quenching) 或 $q_N$

$$NPQ = \frac{F_m - F'_m}{F'_m}, \quad q_N = \frac{F_m - F'_m}{F_m - F_0}$$

此參數用來表示光能消散的過程中非光化學消散的比例。常用的兩種表示參數為： $q_N = (F_m - F'_m) / (F_m - F_0)$  或  $NPQ = (F_m - F'_m) / F'_m$ 。兩者的主要差別在於  $q_N$  在高光下較不敏感，其數值介在 0-1 之間；而 NPQ 的數值，理論上可以從 0 到無限大，在飽和光度時，通常會落在 0.5-3.5 左右 (Maxwell and Johnson, 2000)。非光化學消散的能力，可以用來評估當植物吸收的光能過剩時是否能以熱的形式予以耗散，也就是植物消除多餘能量的能力。因此通常認為 NPQ 對植物的光合系統 II 具有某一程度的保護作用，可避免光傷害，亦可調節 PS II 光線系統的過剩激發能 (Rosenqvist and Kooten, 2003)。

#### (六) A-C<sub>i</sub> 曲線

在論述光合作用速率變化的相關文獻中最常見的兩種反應曲線，一為光合作用速率對光量改變對應的光反應曲線，另一為光合作用與葉肉間隙 CO<sub>2</sub> 濃度對應

的 A-C<sub>i</sub> 曲線 (Long *et al.*, 1996; Long and Hällgren, 1993)。A-C<sub>i</sub> 曲線主要是將受測的葉片放置在一系列不同濃度的 CO<sub>2</sub> 濃度中測量其淨光合作用速率。進行 A-C<sub>i</sub> 曲線測定的前題為假設 CO<sub>2</sub> 進入葉內與水汽自葉片擴散是經由相同的孔道，於是可藉由蒸散作用速率及葉片與大氣之間水汽壓差來計算 C<sub>i</sub> 之數值 (Long and Hällgren, 1993)：

$$C_i = C_a - A / g_l$$

式中 C<sub>i</sub> 為細胞間隙 CO<sub>2</sub> 濃度，C<sub>a</sub> 為大氣中的 CO<sub>2</sub> 濃度 (ambient CO<sub>2</sub> concentration)，A 為光合作用速率 (CO<sub>2</sub> assimilation rate)，g<sub>l</sub> 為 CO<sub>2</sub> 進入葉肉之傳導度 (leaf conductance)。藉由上式可以經由供給固定濃度的 C<sub>a</sub> 求得 C<sub>i</sub>。若直接採用 C<sub>a</sub> 來解讀葉片的光合作用能力，則存有誤差，原因是 CO<sub>2</sub> 的擴散會受到葉表面的介面層 (boundary layer)、氣孔導度 (g<sub>s</sub>, stomata conductance)、及葉肉導度 (g<sub>m</sub>, mesophyll conductance) 的影響。採用 C<sub>i</sub> 時係藉數學模式將介面層阻力及氣孔阻力予以排除，進而計算出葉肉細胞中 CO<sub>2</sub> 濃度之變化。實際上，C<sub>i</sub> 乃是細胞間隙之 CO<sub>2</sub> 濃度，並非葉綠體進行羧化作用所直接接觸到的 CO<sub>2</sub> 濃度，仍然會受到葉肉導度(g<sub>m</sub>)之影響而衰減，但傳統上均將葉肉導度的影響視為極小而忽略不計。近年來有研究者認為直接以 C<sub>i</sub> 估算各項光合作用相關參數仍存有偏差，將 g<sub>m</sub> 略而不計並不適當，而以傳統氣體交換測量及葉綠素螢光反應推估 g<sub>m</sub>，來消除誤差，排除影響因子(Loreto *et al.*, 1992; Bernacchi *et al.*, 2002)。

由 A-C<sub>i</sub> 曲線所估算之參數主要為 Rubisco 之最大羧化活性 (maximum carboxylation rate allowed by Rubisco, V<sub>cmax</sub>)、RuBP 更新所需最大電子傳遞速率 (maximum rate of photosynthetic electron transport (based on NADPH requirement), J<sub>max</sub>)、磷酸三碳糖利用效率 (TPU, triose-phosphate use efficiency, triose-phosphate utilization) 及光呼吸速率 (R<sub>d</sub>, day respiration rate, mitochondrial respiration in the light) 等。

在光飽合點下，碳同化速度主要是受到葉片內部 CO<sub>2</sub> 濃度的限制，而 CO<sub>2</sub> 濃



度則受氣孔導度之影響。此外，光合作用的羧化作用及 RuBP 的更新速率尚受其它生化因子的影響。氣孔與非氣孔因子之間何者的限制程度較強也因植物種類不同而異，藉由研究這些限制因子之間的關係，可供解釋植物生產力的不同，以及用以理解不同物種間資源運用策略的差異。此外，氣孔與非氣孔限制因子在不同物種所代表的意義，對於了解其在高濃度 CO<sub>2</sub> 下對 CO<sub>2</sub> 的吸收反應相當重要，可供探討各種樹種的生態特性 (Juárez-López *et al.*, 2008)。

通常認為植物存在於水分不足之逆境下，葉部氣孔導度會下降，大氣中 CO<sub>2</sub> 往葉肉細胞間隙擴散的速度也隨著降低，導致光合作用速率下降(Chaves, 1991)。另外，在缺水逆境初期，光合作用能力下降尚因 RuBP 的含量降低以及 ATP 的合成減少。若水逆境繼續存在，則 Rubisco 酵素活性的下降合併出現，以及光抑制的發生 (Flexas and Medrano, 2002a, 2002b; Bota *et al.*, 2004)。

當細胞間隙 CO<sub>2</sub> 濃度下降時，Calvin 循環所需的 CO<sub>2</sub> 供給不足，所以光合作用的暗反應速率也隨之下降。這時候 PS II 必須減少光能的吸收或將過剩的光能轉化為對光系統無害的產物，即 PS II 反應中心關閉以及天線系統將光能轉換成無害的熱能，都是保護 PS II 的機制 (Maxwell and Johnson, 2000)。事實上，保護機制會在缺水逆境中發生，而且隨著植物種類、生長歷程以及逆境的程度而各有不同的表現(Damesin and Rambal, 1995; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 1997; Tambussi *et al.*, 2002.)。

根據 Medrano *et al.* (2002) 所推測的調控模型，在缺水條件下最先發生的是氣孔的關閉，其次會降低 CO<sub>2</sub> 的同化作用，並且使得 CO<sub>2</sub>:O<sub>2</sub> 的比例下降，也因而增加光呼吸作用以及 Mehler 反應，即 R<sub>d</sub> 會上升。電子傳遞速率 (ETR) 的下降，非光化學的消散 (NPQ) 增加，F<sub>s</sub> 則會漸漸下降。從此調控模型，可以從各相關生理參數的改變來解讀受害的程度，進一步釐清苗木在缺水各階段的調適特性。

## 參、材料與方法

### 一、試驗苗木的培育

#### (一) 試驗樹種

本試驗之樹種為森氏櫟、狹葉櫟及三斗石櫟。

森氏櫟為常綠喬木，分布於海拔 1,600–2,400 公尺左右山區，頗為普遍，偶而形成小面積純林，多見於針闊葉混生林 (劉，1960)，為台灣中高海拔地區中重要闊葉樹種 (呂等，1999)。

狹葉櫟亦為常綠喬木，分布於海拔 900–2,600 公尺左右之山區，其生育地環境大多屬於較溼潤的中坡或溪谷地 (陳，1994；劉，1991；吳，1999)。陳 (2006) 認為狹葉櫟是銜接檜木林帶，以及闊葉林帶上部之指標樹種，是殼斗科樹種中分布海拔最高的少數樹種之一。

三斗石櫟為常綠喬木，多見於較陰濕避風之生育地，在海拔 500–3,000 公尺之山區均可生長，是台灣殼斗科樹種中海拔適應範圍最廣的一種 (呂等，1999)。

#### (二) 種子來源、播種

本實驗室於 2005 年 11 月自中部橫貫公路所採集之這三種樹種種子，於 2006 年 3 月於台大航測館前播種於盛裝珍珠石、蛭石、泥碳土及農地土壤等比例混合之苗籃。

森氏櫟：於鳶峰及翠峰-梅峰之間採得，海拔高約 2,400 m。

狹葉櫟：於合歡山、楠溪林道等處採得，海拔高約 2,000 m。

三斗石櫟：於梨山-德基之間取得，海拔高約 1,600 m。

#### (三) 苗木培育

2008 年 3 月將先前播種於苗籃而移植至在 1 L 軟盆之苗木，篩選較健壯、大小較均勻者移植至容積 5 L 之紅色硬盆 (口徑 20 cm，深 18 cm)，生長介質以珍珠

石、蛭石、泥炭土及農地土壤等體積混合，並施用市售好康多 2 號 (N: P: K=16: 5: 10) 180 天型緩效性肥料，每盆約 20 g，每天澆水。

## 二、試驗時間及地點

2008 年 5 月開始在台灣大學舟山路實驗農場玻璃溫室進行，室內光度約為全光之 75 %，以窗型風扇通氣及排除熱氣，避免溫度的過度上升，至 2007 年 8 月完成，共歷程 4 個月。

## 三、試驗設計及處理

### (一) 生長介質水分特性曲線之標定

採用 Equitensionmeter type EQ2 (Delta-T Devices Ltd, UK) 來標定生長介質在不同水分含量下之水勢。本儀器最佳的標定範圍為 -100 kPa -- -1000 kPa，適合作為水逆境監控之用，可經由 HH2 Moisture meter (Delta-T Devices Ltd, UK) 來顯示儀器與介質平衡後的電壓值，並經由原廠所附之電壓-潛勢校正表換算為介質水勢。

因EQ2 反應水勢需要較長的時間，而本實驗有需要對水勢做即時監控，致將試驗用之生長介質事前以EQ2 及Probe type ML2 (Delta-T Device Ltd, UK)建立介質水分含量與水勢之關係曲線—生長介質水分特性曲線 (medium water characteristic curve)。在試驗期間，以生長介質含水率測定儀之測值間接推定當時水勢來管制苗木根系的水分環境，當測值下降至擬訂的下限含水率時即予澆水，澆水量係以實測含水率與擬訂之上限含水率間的差距與介質體積計算而來。並藉由這曲線選擇 3 個水勢作為本次試驗之水分處理控制點 (圖 1)。

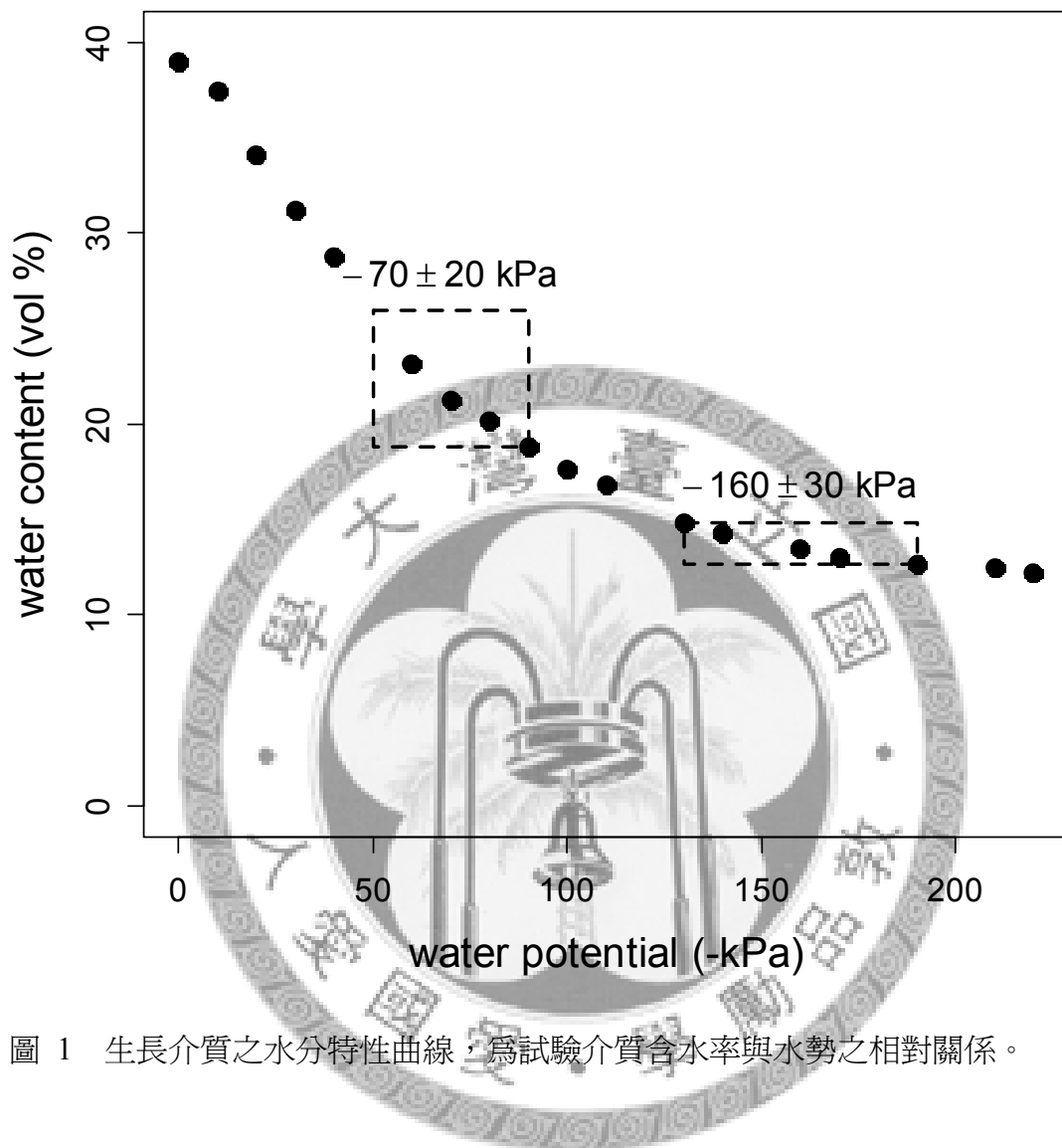


圖 1 生長介質之水分特性曲線，為試驗介質含水率與水勢之相對關係。

## (二) 水勢控制分級

依據生長介質之水分特性曲線，訂定 3 種水逆境程度之水勢控制範圍。分別為：

充分澆水 (control, C)：1-2 天充分澆水一次。

中度水逆境 (moderate water stress, M)：生長介質水勢控制範圍為 -50 kPa – -90 kPa。

重度水逆境 (severe water stress, S)：生長介質水勢控制範圍為 -130 kPa – -190 kPa。

### (三) 試驗水勢處理

以預定的 3 種水勢分級，搭配不同處理時序的排列組合，共有 5 種處理 (圖 2)：

CC：從試驗初期到結束 (5/12–8/15) 都充分澆水。

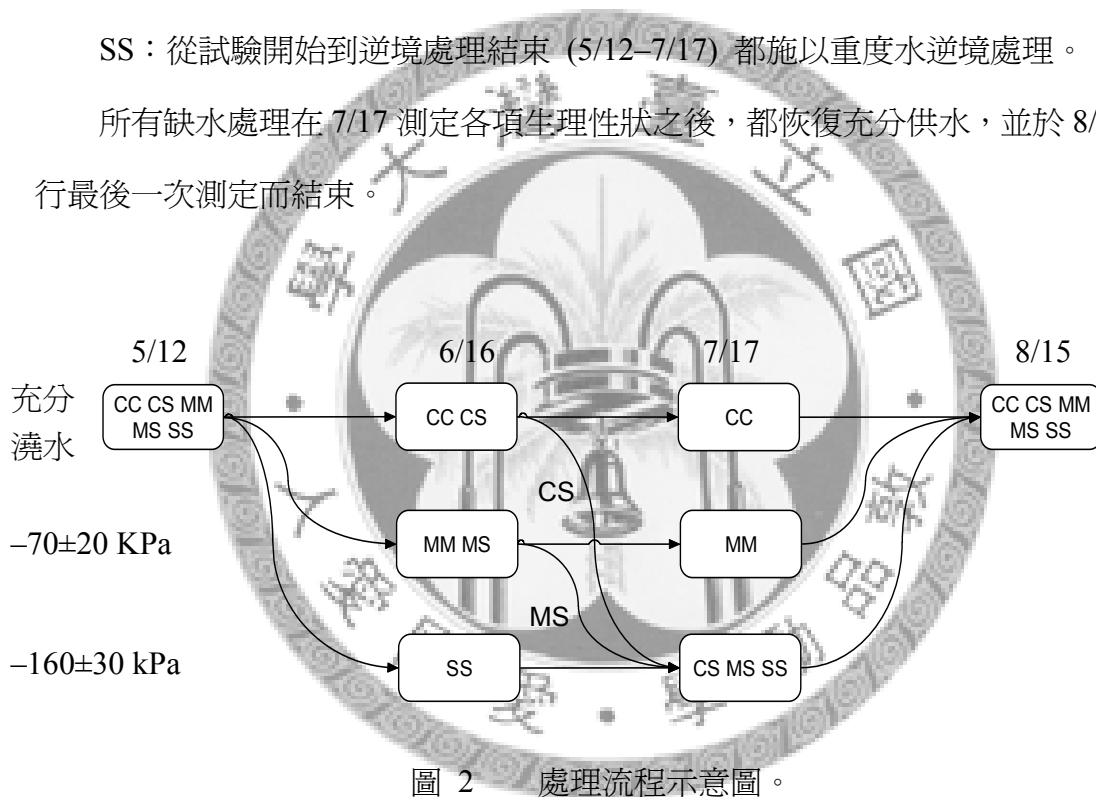
CS：試驗初期(5/12–6/16)充分澆水，試驗中期 (6/16–7/17) 轉為重度水逆境。

MM：從試驗開始到逆境處理結束 (5/12–7/17) 都施以中度水逆境處理。

MS：試驗初期(5/12–6/16)為中度水逆境處理，試驗中期 (6/16–7/17) 轉為重度水逆境。

SS：從試驗開始到逆境處理結束 (5/12–7/17) 都施以重度水逆境處理。

所有缺水處理在 7/17 測定各項生理性狀之後，都恢復充分供水，並於 8/15 進行最後一次測定而結束。



### (四) 苗木水分控制處理及排列

將同一樹種之外觀形態及大小一致的苗木，逢機分配至不同水分控制處理。

本試驗為單因子試驗，有 5 種水勢處理，每處理 13 株苗木，每株為 1 重複。3 樹種的試驗苗木總數為： $5 \times 13 \times 3 = 195$  株。試驗開始時之苗高及苗徑，見表 1。

表 1 試驗開始時各樹種之苗高、苗徑。

	森氏櫟	三斗石櫟	狹葉櫟
苗高 (cm)	55.36±0.23	53.78±0.26	53.56±0.27
苗徑 (mm)	7.41 ± 0.02	6.54 ± 0.02	7.46 ± 0.02

#### 四、調查項目

##### (一) 苗木生長及形質測定

###### 1. 苗高及苗徑

測定日期為水逆境處理前之 5/14，及處理後之 5/30、6/14、6/30 及 7/16，共 5 次。以相對生長率(relative growth rate, RGR)來表示生長反應。計算式為 (Garnier, 1992)：

$$\text{相對苗高(徑)生長率} = \frac{\text{新測苗高(徑)} - \text{前測苗高(徑)}}{\text{前測苗高(徑)} \times \text{日數}}$$

###### 2. 葉片長度與寬度

在 5/14，從各處理取 4 株，自樣苗梢頂往下數 5 片尚未完全成熟的葉片，若是不滿 5 片則從缺，測量其長度及寬度，比較各測定日期的長/寬比例變化。

##### (二) 生理性狀

###### 1. 葉色素之測定

在 5/12、6/16 及 7/17 自各樹種各處理逢機選取 4 株苗木，每株 1 片樣葉以 40°C 進行烘乾，以葉面積儀 LI-3000 (LI-COR, USA) 測定葉面積。

測定時先將烘乾後的樣葉以液態氮在試管中磨碎，並以 DMSO 溶解並萃取。將萃取液定量後以紫外光-可見光光譜儀 (Jasco, Model V-550) 在 645 nm、663 nm 波長進行吸光值測定。並以下式計算葉綠素含量 (Barnes *et al.*, 1992)：

$$\text{葉綠素a含量}(\text{mg}/\text{cm}^2) = (14.85 \times D_{663} - 5.14 \times D_{645}) \times V / A$$

葉綠素b含量( $\text{mg}/\text{cm}^2$ ) =  $(25.48 \times D_{645} - 3.36 \times D_{663}) \times V / A$

類胡蘿蔔素含量( $\text{mg}/\text{cm}^2$ ) =  $[(1000 \times D_{480} - 1.29 \times \text{Chl}_a - 3.78 \times \text{Chl}_b) / 220] \times V / A$

$D_\lambda$ ：萃取液在  $\lambda$  波長 (nm) 下之吸光度

V：萃取液總體積 (L)

A：葉片面積 ( $\text{cm}^2$ )

## 2. 光合作用參數測定

### (1) 取樣與測定時間

於上午 9 時至下午 5 時間測定。每處理取 4 株樣苗，每樣苗取 1 樣葉。以生長在主梢或側梢自梢端向下之第 5–8 片外觀已成熟且健康、完整的葉子予以標記，作為每次測定之樣葉。

### (2) 測定方法

測定儀器為可攜式光合作用測定系統 LI-6400 (portable photosynthesis system, LI-COR, USA)，測定在不同光量下的淨光合作用速率 (net photosynthetic rate,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )。測定之前，LI-6400 之 IRGA (infrared gas analyzer) 先啟動暖機 30 分鐘，再進行儀器的校正歸零 (flow rate, irga) 及環境參數設定，如下：

流速 (molar flow rate of air entering the leaf chamber, flow)： $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

葉溫 (leaf temperature, Tleaf)： $27^\circ\text{C}$

相對濕度 (relative humidity, RH\_S)： $55 \pm 10\%$

$\text{CO}_2$  ( $\text{CO}_2\text{-Ref}$ ) 濃度參考值： $380 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$

測定前以 PPF (photosynthetic photon flux density) 為  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  的光量激發葉片 10–15 min 使活化後進行測定，順序為 600–800–1,000–1,250–1,500–2,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。在各光度下誘導約 3–5 min 之後，若光合作用速率與氣孔導度已達穩定狀態，始進行紀錄。

## 3. 葉綠素螢光測定

葉綠素螢光釋放量測定分成光合作用電子傳遞鍊獲得充分休息後的暗適應

態，以及在光照環境下之光適應態 2 種。

### (1) 暗適應

暗適應測定時間為 17:00 之後，先將待測苗木置於完全黑暗的環境下適應 30 分鐘以上，使  $Q_A$  回到氧化態(徐，2002)。以 LI-6400 搭配螢光葉室 (6400-40 Leaf Chamber Fluorometer, LI-COR, USA) 予以測定。待樣本之螢光值穩定至  $\pm 5$  (相對單位)後，對葉面施以微弱光量 ( $< 1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 照射，測得輻射出的最小螢光 ( $F_0$ )；之後再利用遠超出植物行使光合作用所需之飽和脈衝光 ( $> 4,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 6400-40 套件使用的是  $> 7,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 630 nm 之可見光) 照射 0.6–0.8 sec，測得最大螢光值 ( $F_m$ )。

### (2) 光適應

光適應下各螢光數值之測定是在各光度下光合作用氣體參數紀錄之後進行。首先測定該光度級下穩定狀態的螢光  $F_s$ ；再以飽和脈衝光照射測得最大螢光值為  $F'_m$ ；最後關閉光合作用光源，使用遠紅外光照射葉面，此時 PS I 尚可消耗 PS II 所傳遞之電子，使 PS II 電子傳遞鏈進行最大傳導速率，致螢光消散能量的程度降到最小，此時其螢光值  $F'_0$ 。為探討螢光參數與最大光合作用光能利用之關聯性，本文各處理皆採用光合作用已飽和光度(約  $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )，之螢光生理參數 (Kitao *et al.*, 2006)。各螢光參數之計算式如表 2。



表 2 各螢光參數之計算式。

參數	計算式
$F_v/F_m$ (maximum PS II quantum yield)	$F_v / F_m = \frac{F_m - F_0}{F_m}$
$\Phi_{PSII}$ (effective photochemical efficiency of PS II)	$\Phi_{PSII} = \frac{F'_m - F_s}{F'_m}$
$F'_v/F'_m$ (photochemical efficiency of the open reaction center of PS II)	$F'_v / F'_m = \frac{F'_m - F'_0}{F'_m}$
qP (proportion of open PS II)	$q_P = \frac{F'_m - F_s}{F'_m - F'_0} = \frac{F'_m - F_s}{F'_v}$
NPQ (non-photochemical quenching)	$NPQ = \frac{F_m - F'_m}{F'_m}$

#### 4. 光合系統暗反應參數之估算

欲估算暗反應相關參數，需先測定細胞間隙不同濃度  $CO_2$  ( $C_i$ ) 下之光合作用速率 ( $A$ )，再以其反應曲線 ( $A-C_i$  curve) 之迴歸式估算相關參數。測定過程係將光源設定在飽和光量，再於不同  $CO_2$  濃度下測量  $CO_2$  的固定速率，環境參數設定為：

流速 (molar flow rate of air entering the leaf chamber, flow) :  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

葉溫 (leaf temperature,  $T_{\text{leaf}}$ ) :  $27^\circ\text{C}$

相對濕度 (relative humidity,  $RH_S$ ) :  $55 \pm 10\%$

光度 :  $1,200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

當光度飽和而  $CO_2$  濃度處在相對較低的時候，RuBP 的更新速率超出耗用量，光合作用羧化反應主要受到 Rubisco 活性的限制，故  $A-C_i$  反應曲線只受到一個因子，即  $CO_2$  濃度的影響而呈近似直線的樣式，依其斜率估算 Rubisco 的最大羧化速率 ( $V_{\text{cmax}}$ )，此亦決定了直線之初始斜率，此直線與縱軸交會之截距，即為在光照下消耗光合作用產物的呼吸作用 ( $R_d$ ，含 Mehler 反應及光呼吸作用)。可藉下列模式進行估算(Caemmerer, 2000)。

$$A_c = V_{cmax} \left[ \frac{C - \Gamma^*}{C + K_c(1 + O / K_o)} \right] - R_d$$

上式中  $V_{cmax}$  為 Rubisco 羧化的最大速率， $C$  為細胞間隙  $CO_2$  濃度， $K_c$  為 Rubisco 酵素對  $CO_2$  的 Michaelis 常數， $O$  是  $O_2$  的氣體分壓， $K_o$  則為 Rubisco 對  $O_2$  的 Michaelis 常數， $R_d$  則代表了光照下的呼吸速率， $\Gamma^*$  則是當 Rubisco 親氧反應為羧化反應速率 2 倍時的  $CO_2$  濃度。

在  $C_3$  植物中， $A-C_i$  曲線中當  $C_i$  值超過 200–300  $\mu mol CO_2 mol$  之後，碳同化速率的上升開始受到 RuBP 更新能力的影響。此時可以使用下式來描述碳同化速率的改變。

$$A_j = J \frac{C - \Gamma^*}{4C + 8\Gamma^*} - R_d$$

上式的  $J$  為電子傳遞速率，若是在飽和光度下所測得，則又可以寫成  $J_{max}$ ，即最大的電子傳遞速率。本模式的常數係假設每次羧化作用會耗用 4 個電子。一般常見的葉綠素螢光技術是藉由  $\Phi_{PSII}$  來估算電子傳遞速率 ( $ETR = \Phi_{PSII} \times I \times 0.5 \times 0.84$ )，而本模式因為使用了  $C_i$  而直接涉及暗反應的羧化作用，可估算真正用在  $NADP^+$  的生成且用在 RuBP 更新的電子 (Sharkey *et al.*, 2007)。

以上  $R_d$ 、 $V_{cmax}$  及  $J_{max}$  等參數的估算係以 LI-COR 公司所提供之光合作用反應曲線分析軟體。

### (三) 資料統計分析

本試驗測量苗木各項生長及生理參數皆以統計軟體 R (GNU S, v2.8.0) 進行變異數分析，並藉套件 agricolae 以 LSD 作處理間均值差異的顯著性檢測。

## 肆、結果

### 一、試驗期間澆水量

3種試驗樹種在不同水分處理下，不同階段每株苗木的平均澆水量列於表3。CC處理因每日澆水，不計澆水量。各水逆境的實際澆水量係依生長介質的水分特性曲線（圖1）估算所需之澆水量。

表3 三樹種各處理於不同階段之平均灌溉量。

階段	處理	森氏櫟	三斗石櫟	狹葉櫟
第一階段 5/12-6/16	CC	充分供水	充分供水	充分供水
	CS	充分供水	充分供水	充分供水
	MM	78.15±7.22 ml	78.55±7.34 ml	75.60±7.28 ml
	MS	77.74±7.12 ml	75.96±7.43 ml	74.34±7.63 ml
	SS	45.77±4.29 ml	56.14±6.45 ml	52.69±5.80 ml
第二階段 6/16-7/17	CC	充分供水	充分供水	充分供水
	CS	44.89±5.11 ml	50.14±4.66 ml	50.31±6.64 ml
	MM	78.37±7.04 ml	69.97±5.53 ml	74.08±6.75 ml
	MS	53.98±5.64 ml	50.64±5.62 ml	54.82±5.53 ml
	SS	45.06±4.11ml	56.30±5.48 ml	46.74±4.85 ml

### 二、苗木形質生長

#### (一) 苗高、苗徑相對生長量

觀察苗木接受不同程度缺水處理後的生長表現，三種試驗樹種表現類似的趨勢，在5/14至5/30之缺水逆境初期，MM及MS苗木的高生長速率已有下降現象（圖3）。而以SS處理者的下降最嚴重。在直徑生長方面，各逆境處理也皆衰退，惟處理間差異不顯著。5/30至6/16期間各逆境處理持續進行，苗木生長衰退情況與前期類似。6/16以後，CC、MM、SS的逆境程度未變，而CS由充分供水轉為重度

水逆境，MS則由中度轉為重度缺水逆境，這三種嚴重水逆境處理苗木的生長更為低劣，尤以MS及SS二處理的生長最劣。自 6/30 至 7/16 期間，逆境處理對苗木生長的不良效應更為明顯無論中度或重度水逆境，在統計上皆顯著劣於對照組，惟處理間差異不顯著。顯示逆境處理初期，生長受抑制程度因逆境程度而異，當逆境持續至一個半月後，則逆境程度間差異不顯著。

## (二) 葉部長寬比例變化

在 6/14 時，三種樹種經缺水逆境處理的苗木，其葉部的長/寬比例，已呈現逐漸增加的趨勢，至 7/16 時已因逆境程度加重及(或)時間延長，葉子皆變得更為狹長 (圖 4)，顯示這三種樹種的葉片形態皆在不同水分狀況下而有所不同。



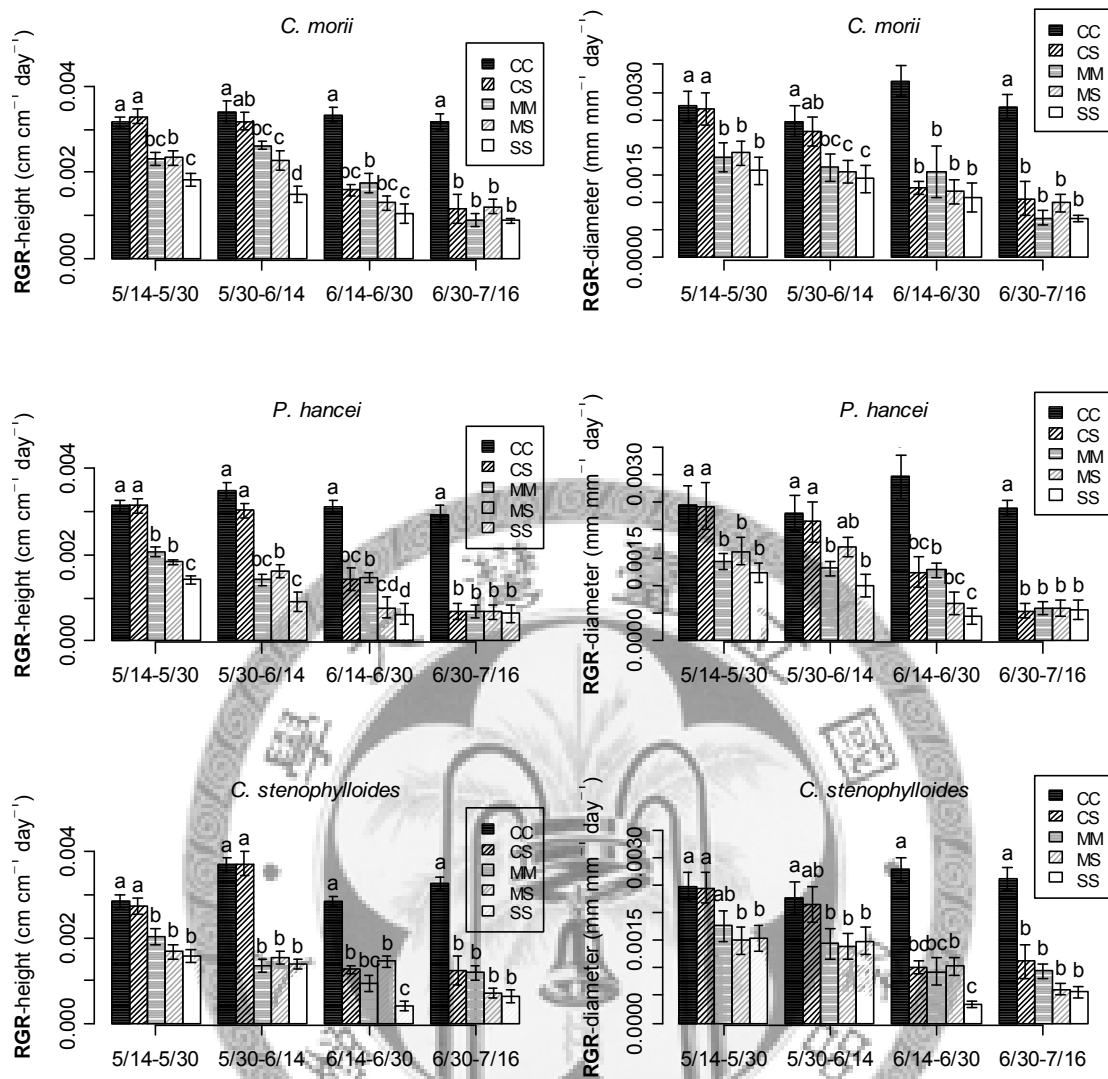


圖 3 森氏櫟 (*C. morii*)、三斗石櫟 (*P. hancei*) 及狹葉櫟 (*C. stenophylloides*) 在不同水分條件處理下，苗高 (左排) 及苗徑 (右排) 相對生長率之表現 (mean±se)。長條柱以不同英文字母標示者為以 LSD 檢定處理間差異達 5% 顯著水準。

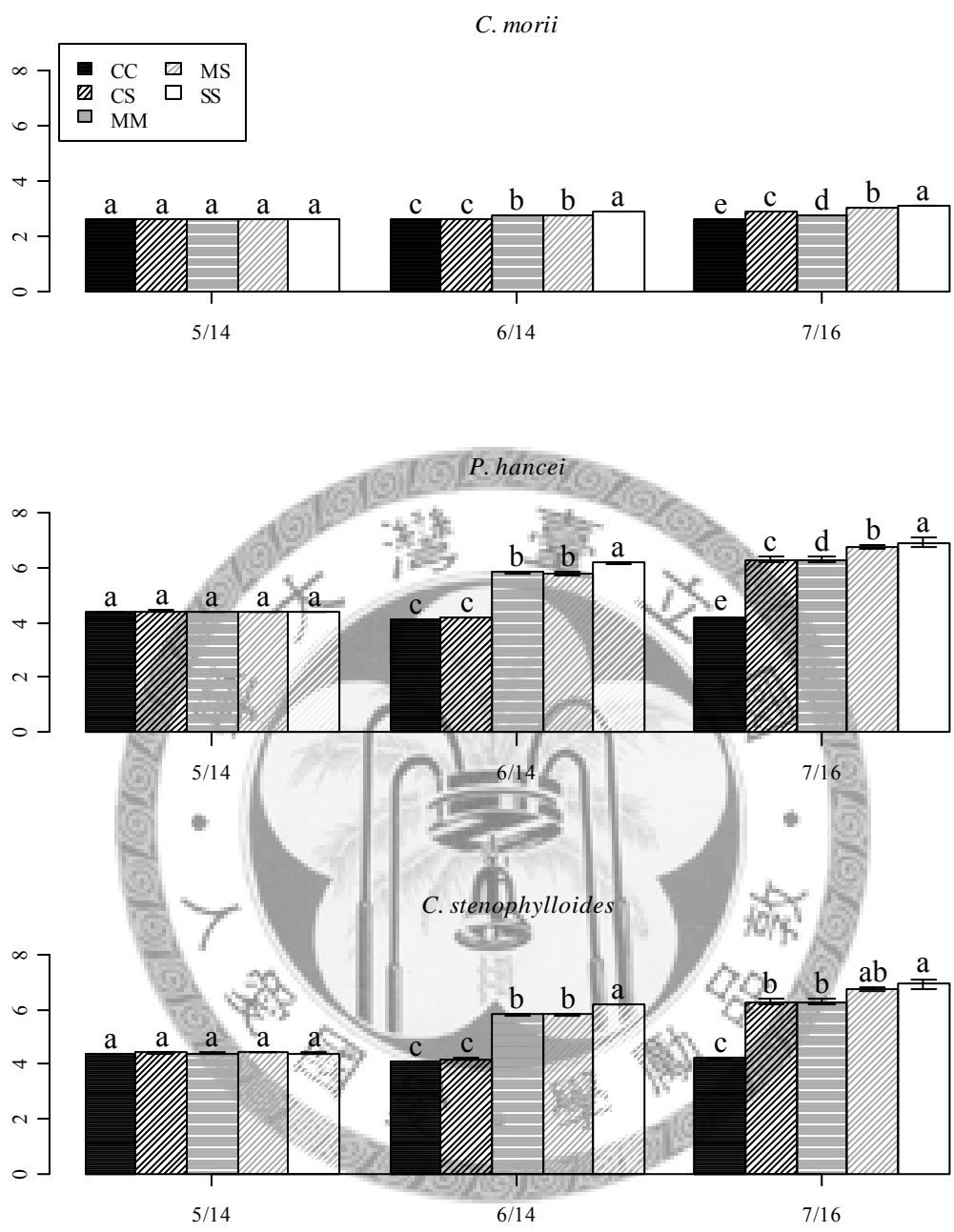


圖 4 三樹種在不同日期下葉部長寬比例 (葉長/葉寬) 之變化結果 (mean±se)。長條柱以不同英文字母標示者為以 LSD 檢定處理間差異達 5% 顯著水準。

### 三、苗木生理活性

#### (一) 葉綠素及胡蘿蔔素濃度的變化

Chl a 的變化趨勢與水逆境強度及處理時間長短有關，且因樹種而異。逆境處理 1 個月後 (6/16)，森氏櫟及三斗石櫟的水逆境處理組低於對照組，狹葉櫟則無此現象。在 7/17，除了狹葉櫟的 MM 及 MS 處理組外，三種樹種在水逆境下，無論只經一個月之 CS 或已歷經 2 個月之 SS 處理，皆明顯降低其 Chl a 濃度；至於 Chl b，其在各逆境處理組大致上也隨處理時間延長而下降，下降幅度最大者也是 SS 組。在類胡蘿蔔素的變化，森氏櫟及三斗石櫟受中、重度缺水處理的組別經 1 個月後，即在 6/14 類胡蘿蔔素濃度便有顯著下降；處理延長至 2 月後，森氏櫟 MS 處理的類胡蘿蔔素與對照組無顯著差異，其他各逆境處理則與對照組顯著差異。在狹葉櫟，接受缺水處理之期間，各處理之類胡蘿蔔素皆與對照組保持在同一層級，未有顯著差異，有別於森氏櫟及三斗石櫟。



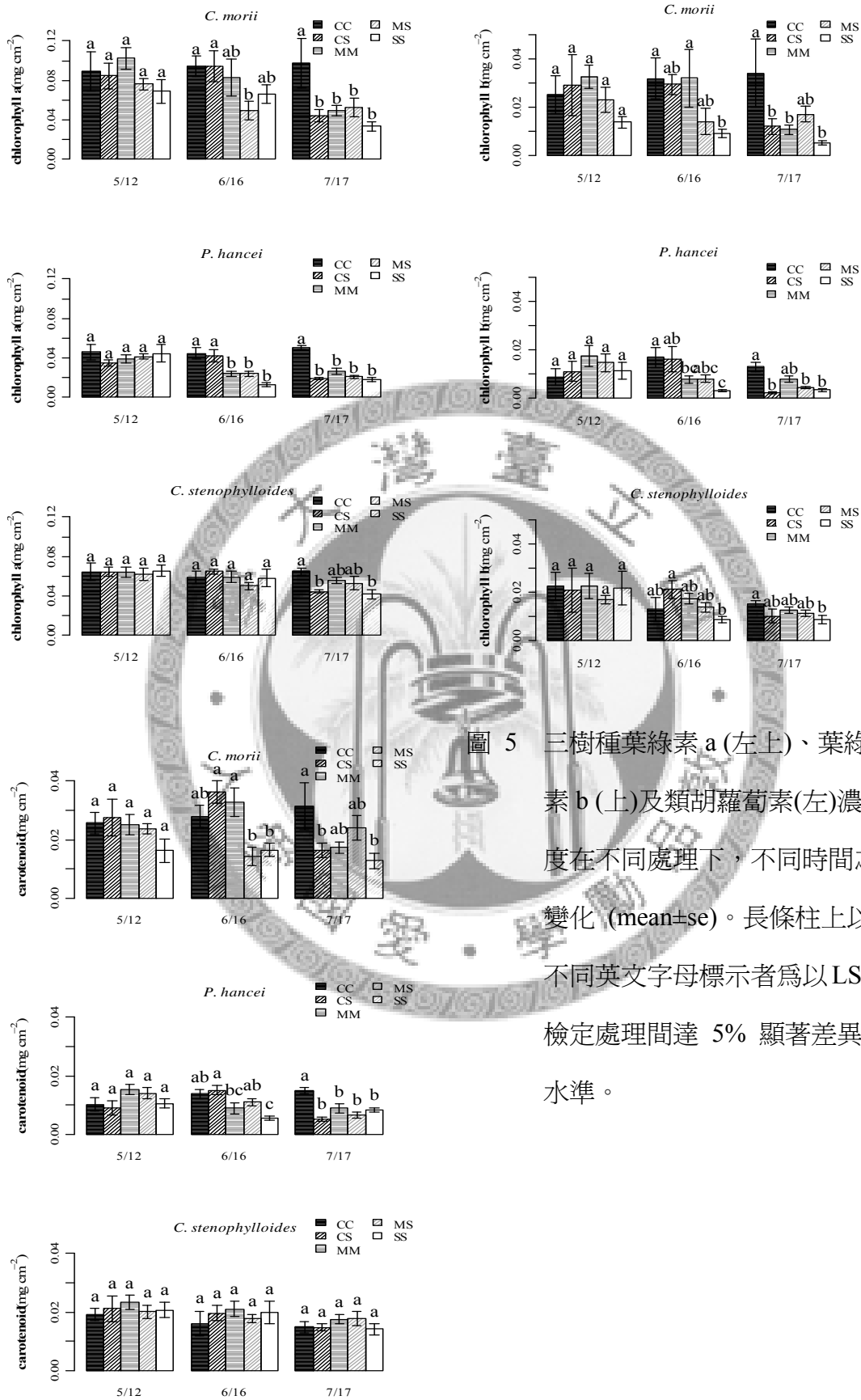


圖 5 三種葉綠素 a (左上)、葉綠素 b (上) 及類胡蘿蔔素 (左) 濃度在不同處理下，不同時間之變化 (mean±se)。長條柱上以不同英文字母標示者為以 LSD 檢定處理間達 5% 顯著差異水準。



## (二) 氣孔導度

氣孔導度 ( $g_s$ ) 的表現受缺水的抑制，經過缺水處理一個月後即 6/16，三樹種的MM、MS及SS處理的  $g_s$  皆顯著低於CC組，但這 3 缺水組間沒有顯著差異 (圖 6)。在 6/16 將原來充分灌溉之CS及原來中度缺水之MS施以重度缺水，經 1 個月再予測量，發現三樹種之CS均下降至SS之水準，致CS、MM、MS及SS間均無顯著差異。自 7/17 恢復供水後一個月，即 8/16 時，以三斗石櫟各逆境處理的 $g_s$ 恢復水準為最佳，而與CC組間差異不顯著。至於森氏櫟及狹葉櫟，強度逆境處理的恢復情況則不完全。

## (三) 光合作用

就PAR 1,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之淨光合作用速率 ( $P_n$ ) 來看，6/16 時三個樹種的對照組約為 6  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，缺水處理 (MM、MS、SS) 苗木則大幅下降至 2 或 3  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以下，而且與對照組顯著差異；MM及MS的水逆境強度雖然弱於SS組，但對光合作用的抑制和SS相近似，致三者間並沒有顯著差異 (圖 7)。當水逆境處理延續至 7/17 時，CS及MS二處理的 $P_n$ 皆下降至與SS及MM水準相近似，彼此間在統計上未達顯著差異。惟在 7/17 恢復供水至 8/15，即約經一個月後，各個樹種恢復的程度各異，三斗石櫟恢復的狀況雖以SS處理最小而低於其他處理，但各處理間差異不顯著；森氏櫟及狹葉櫟的淨光合作用之恢復能力，以逆境處理時間最短的CS為最佳，而與CC組差異不顯著，其餘逆境處理組雖有恢復一部分，但仍低於CC組。至於重度水逆境的致死性傷害則發生在森氏櫟的SS組，其苗木在處理 2 個月後雖恢復充分供水，但仍無法恢復生機而死亡。

## (四) 水分利用效率

水分利用效率 (WUE) 之變化以森氏櫟而言，無論是水逆境強度或持續時間皆有重大影響 (圖 8)，在 6/16 時不同處理間的WUE即已顯著差異，是時受害最重之SS處理即明顯低於其它各組；在三斗石櫟及狹葉櫟，則缺水處理對WUE的效應不顯著。於 7/17，逆境處理時間持續 2 個月後再予測量，森氏櫟WUE最佳者仍為

CC組，並與SS處理差異顯著；三斗石欖在此時的WUE，最高的為MM處理，亦與接受重度缺水 2 個月後的SS處理有顯著差異，但MM與其它各組間差異則不顯著；是時，狹葉欖WUE最高之處理則為MS處理，與SS處理間顯著差異，但MS與其它各組之差異則不顯著。自 7/17 恢復供水後一個月即於 8/15 再進行測量，三樹種之各處理間均無顯著差異，WUE在恢復供水後均有復原跡象。



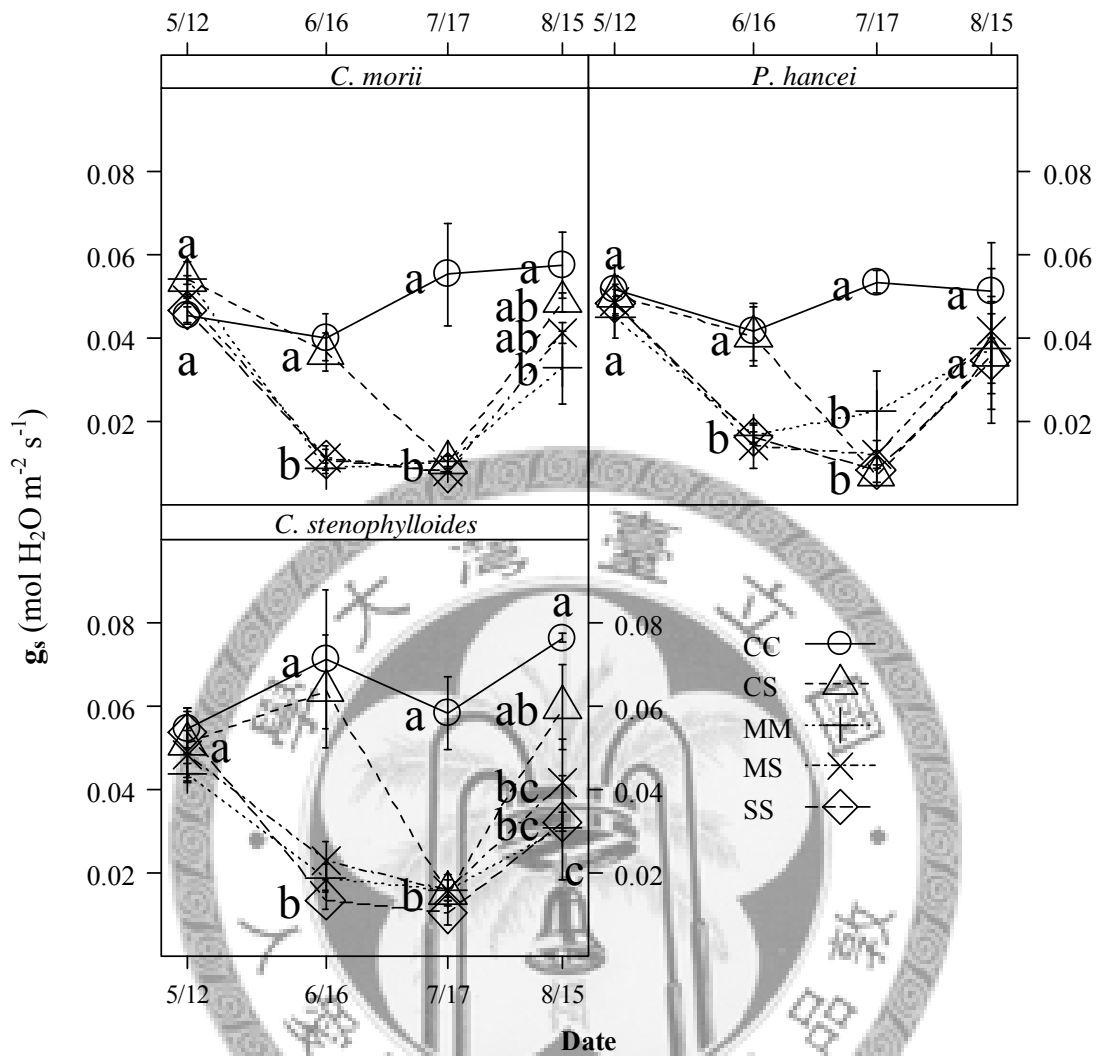


圖 6 三種樹種在不同水分處理後在 PAR 1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之氣孔導度值 ( $g_s$ ) 在不同觀測時間之變化 (mean $\pm$ se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。

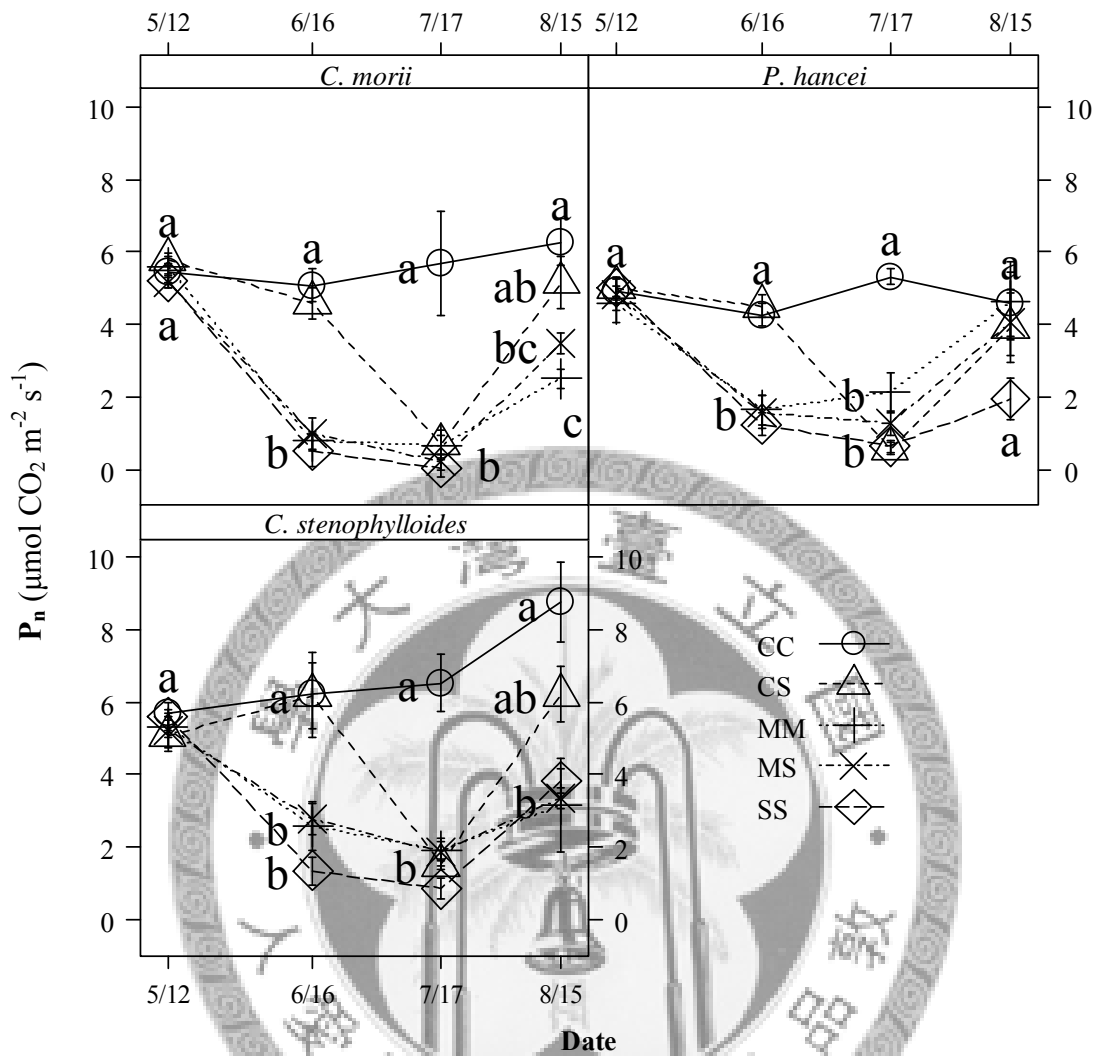


圖 7 三種樹種在不同水分處理後在 PAR  $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  下之淨光合作用速率 ( $P_n$ ) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。

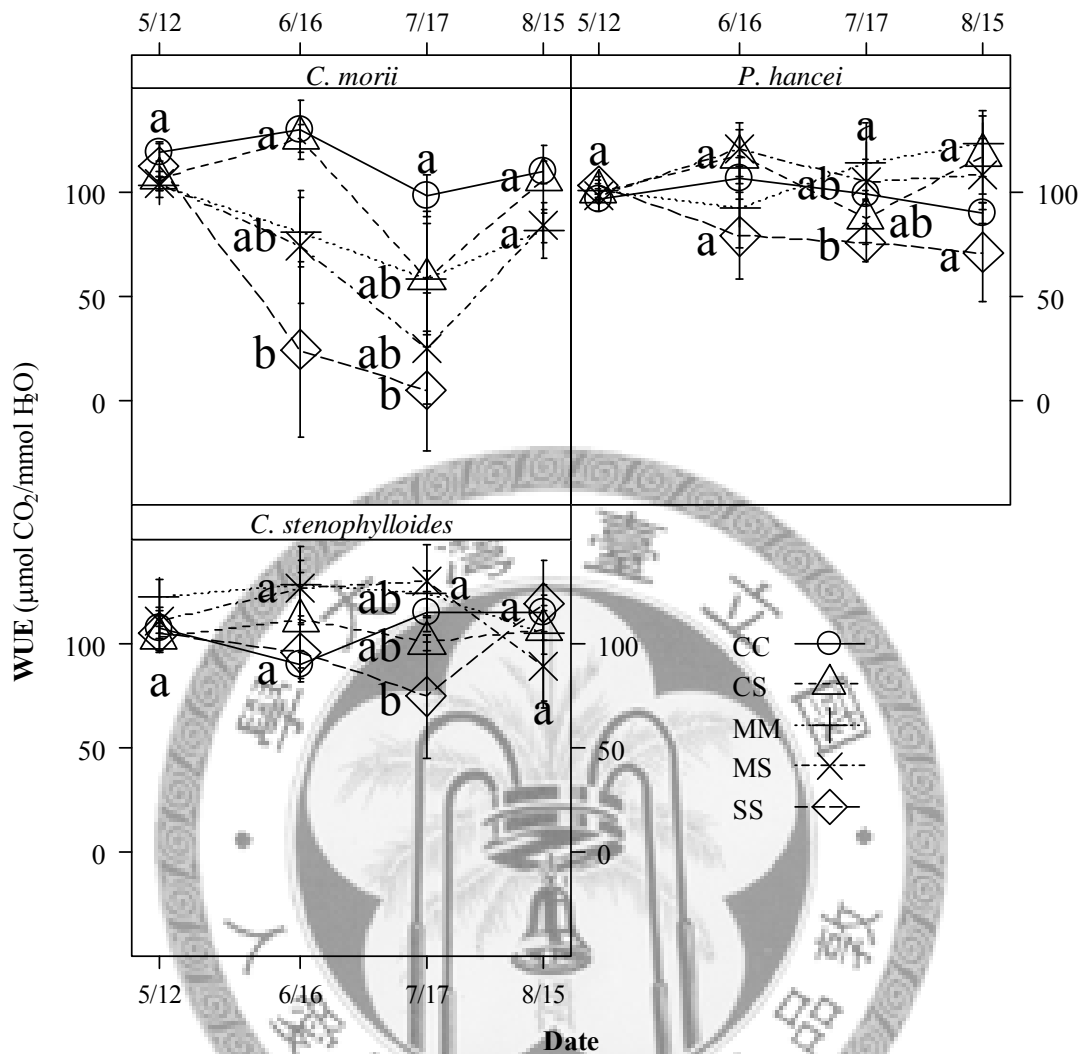


圖 8 三種樹種在不同水分處理後在 PAR 1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之水分利用效率 (WUE) 在不同觀測時間之變化 (mean $\pm$ se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。

## (五) PS II 的螢光釋放

### 1. $F_v/F_m$

在水逆境處理一個月，即 6/16，所有樹種的 SS 組之  $F_v/F_m$  皆顯著下降而低於 CC 組，即 PS II 在缺水逆境已受到光過剩的抑制傷害；MM 及 MS 的  $F_v/F_m$  雖也下降，但與 CC 差異不顯著。在此時，三樹種的  $F_v/F_m$  之表現均為 (CC·CS) > (MM·MS) > SS，

即中度缺水與重度間其PS II受光抑制程度，有顯著差異，而控制組與中度缺水間未有顯著差異(圖 9)。至 7/17，逆境處理兩個月後，森氏櫟的SS處理之 $F_v/F_m$ 雖自 0.63 上升至 0.75，而與它逆境處理組差異不顯著，但苗木仍已因受害過重而死亡。三斗石櫟之MM在 7/17 時其 $F_v/F_m$ 並未比 6/16 時下降，為 0.75 左右，CS及SS則受到較為嚴重的傷害而下降至 0.69 至 0.71 間，且在統計上SS顯著低於其它處理。狹葉櫟在 6/16 時，其 $F_v/F_m$ 下降的幅度以SS處理組最大，致與MM差異顯著；惟自 6/16 至 7/17 期間，MM、MS及CS的 $F_v/F_m$ 卻皆持續下降至與SS差異不顯著。

恢復供水一個月後，即 8/15，三樹種之缺水處理 (CS、MM、MS 及 SS) 均恢復到 CC 之水準。前期之光抑制傷害已恢復，惟森氏櫟的 SS 處理組苗木死亡為例外。



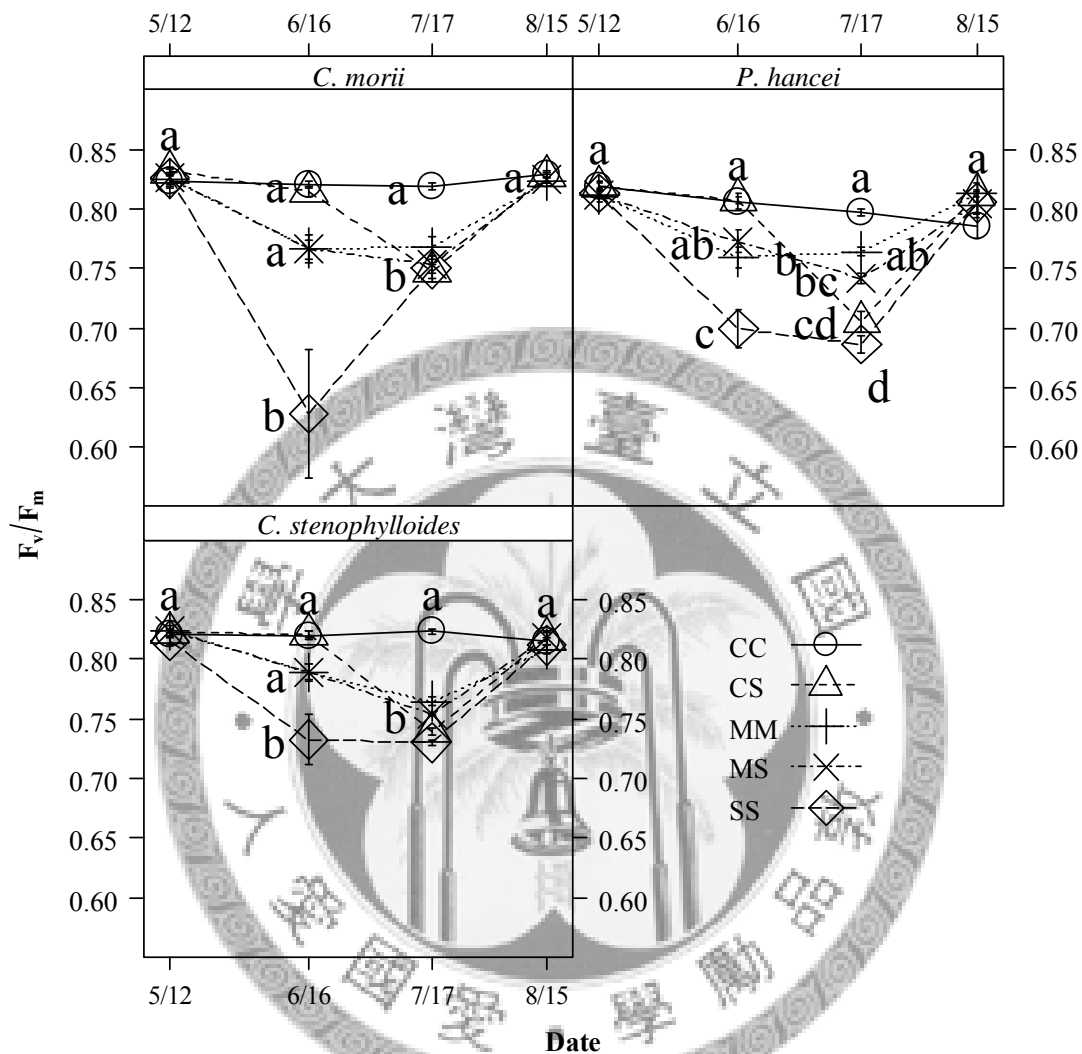


圖 9 三種樹種在不同水分處理後之 PS II 潛在最大光量子收益 ( $F_v/F_m$ ) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。

## 2. $F'_v/F'_m$

就苗木在光照環境下，所吸收之光能傳遞至 PS II 開放態反應中心之效率  $F'_v/F'_m$  而言，經過水逆境處理 1 個月，即在 6/16 時，三斗石櫟及狹葉櫟的缺水處

理苗木的光量子傳遞效率幾乎都落在一個等級之中，且顯著低於對照組；森氏櫟 SS 組也顯著低於 MM 組。至於處理後兩個月後，即 7/17 時，森氏櫟的 SS 及 MS 為最低的二處理，CS 及 MM 較高為另一群；三斗石櫟以 SS 為最低，且與其他逆境處理組差異顯著；狹葉櫟則所有水逆境處理間皆顯著低於 CC 組，且前者彼此間差異不顯著。至 8/15，即恢復供水 1 個月後，森氏櫟的 MS 及 MM 處理之恢復程度尚不完全而與 CC 組差異顯著，SS 組苗木則死亡；三斗石櫟的各處理組在恢復供水後  $F'_v/F'_m$  之表現均可恢復到 CC 組之水準，而沒有顯著差異；狹葉櫟之各處理亦有恢復，但恢復的程度較不一致，恢復程度  $CS > MS > MM > SS$ ，即處理期長或逆境度深者，PS II 功能的恢復較為緩慢。





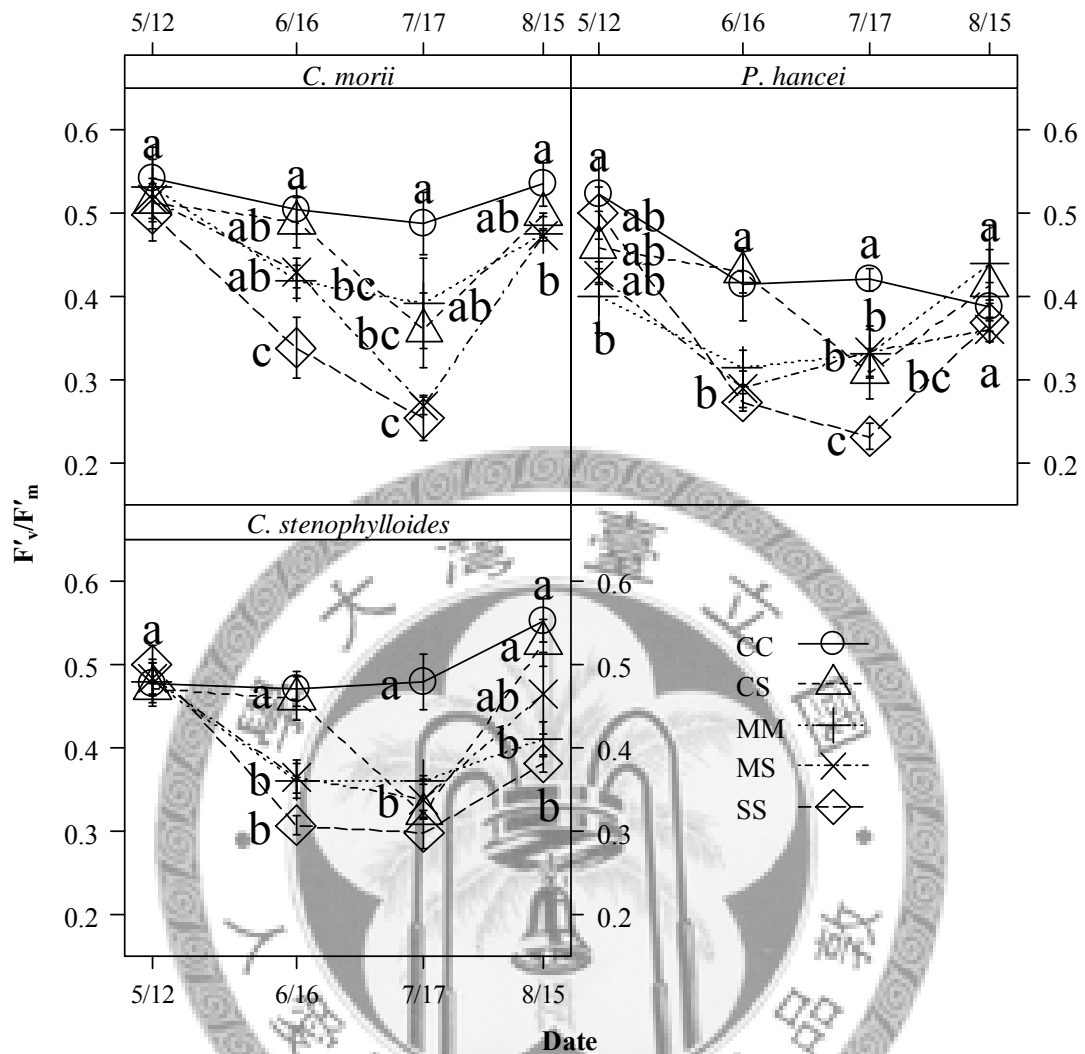


圖 10 三種樹種在不同水分處理後在 PAR  $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之 PS II 最大光量子效率 ( $F'_v/F'_m$ ) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。

### 3. $q_p$

在 6/16 時，各樹種缺水處理組的  $q_p$  皆顯著下降，尤以森氏櫟下降幅度最大，即 PS II 反應中心開放的比例最低。在 7/17 時，森氏櫟 MM、MS 及 MS 等處理的  $q_p$  大致持平，沒有大幅度變動，惟 CS 受到重度缺水之影響而大幅下降至與前述 3 種逆境處理組差異不顯著；三斗石櫟的  $q_p$  則是 MM、MS 及 SS 皆微幅下降，CS

卻大幅下降，致所有水逆境處理間差異不顯著；狹葉櫟各處理下降的樣式與三斗石櫟類似。在 8/15，即恢復供水一個月後，森氏櫟 SS 之處理，已經因逆境過重之傷害而死亡，其它逆境處理的  $q_p$  組雖有恢復，但經 2 個月中度水逆境之 MM 組仍低於對照組，即光抑制傷害尚未完恢復；三斗石櫟 SS 處理則幾乎無法恢復，其它處理組則恢復至與對照組差異不顯著；狹葉櫟各水逆境處理之  $q_p$  也恢復至與對照組差異不顯著的水準。



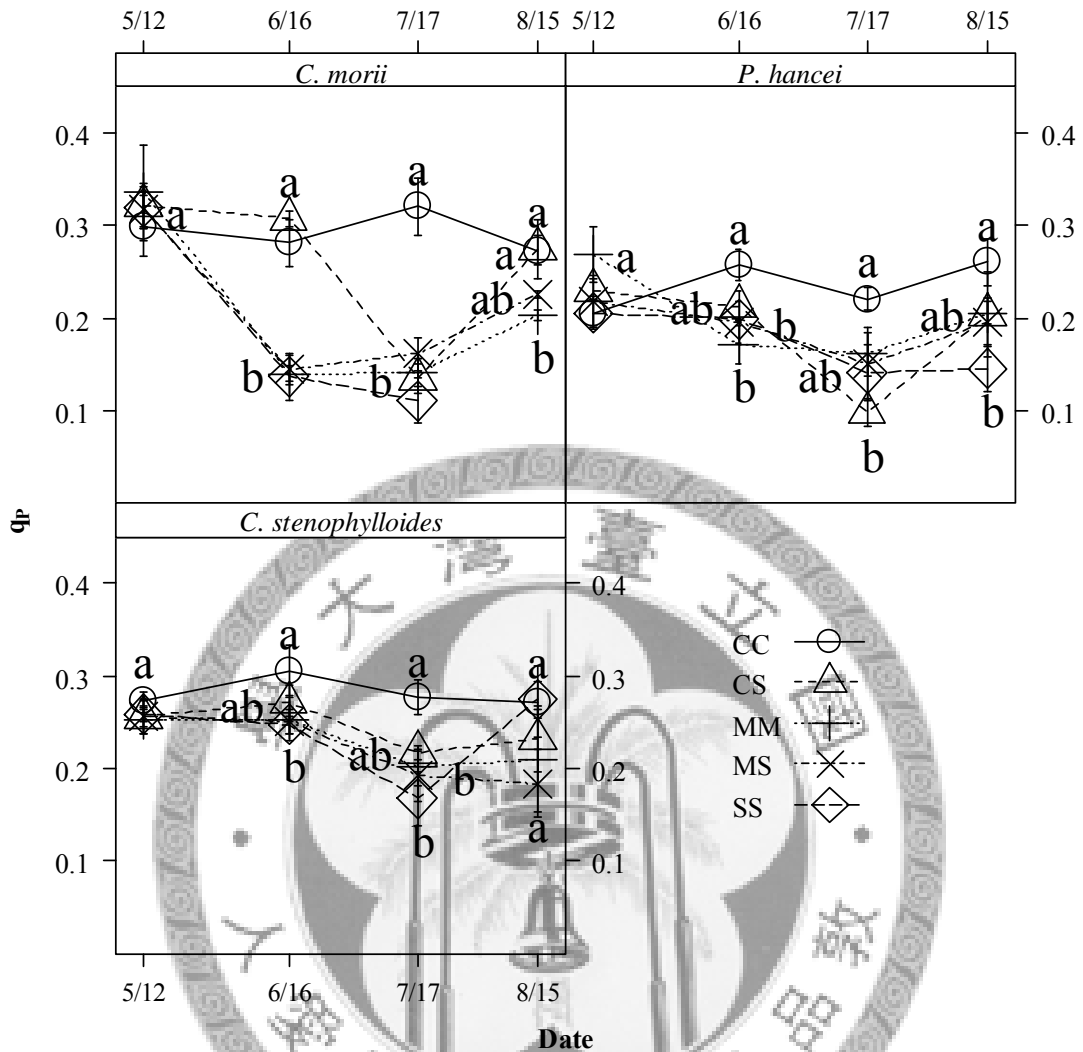


圖 11 三種樹種在不同水分處理後在 PAR 1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之 PS II 開啓比例 ( $q_p$ ) 在不同觀測時間之變化 (mean $\pm$ se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。

#### 4. $\Phi_{\text{PSII}}$

PS II 的實際光化學效率， $\Phi_{\text{PSII}}$  之表現，在 6/16 時試驗的三樹種皆因缺水處理受光抑制傷害而下降，即  $\Phi_{\text{PSII}}$  降低，而且不同缺水程度間的表現並無顯著不同 (圖 12)。至 7/17 時，各樹種中原為充分灌溉之 CS 及中度缺水之 MS 二處理，因在 6/16 以後施予重度缺水處理而大幅度下降，致與原來受害之 MM、MS 及 MS 間相近似而

未顯著差異。

在 8/15 即恢復供水 1 個月後，森氏櫟以 CS 恢復狀況最佳，雖仍低於 CC 組，但二者差異未達顯著水準，即 PS II 的實際光化學效率已自行修復；MM 及 MS 雖也有明顯恢復，卻仍顯著低於對照組。三斗石櫟之 CS、MM 及 MS 三處理組之恢復狀況也良好，均與 CC 接近而差異不顯著，只有 SS 之恢復狀況較差。至於狹葉櫟，其 CS 也是恢復最佳的處理，SS 處理也有相當程度的恢復，與 MM 及 MS 之表現相差不顯著。



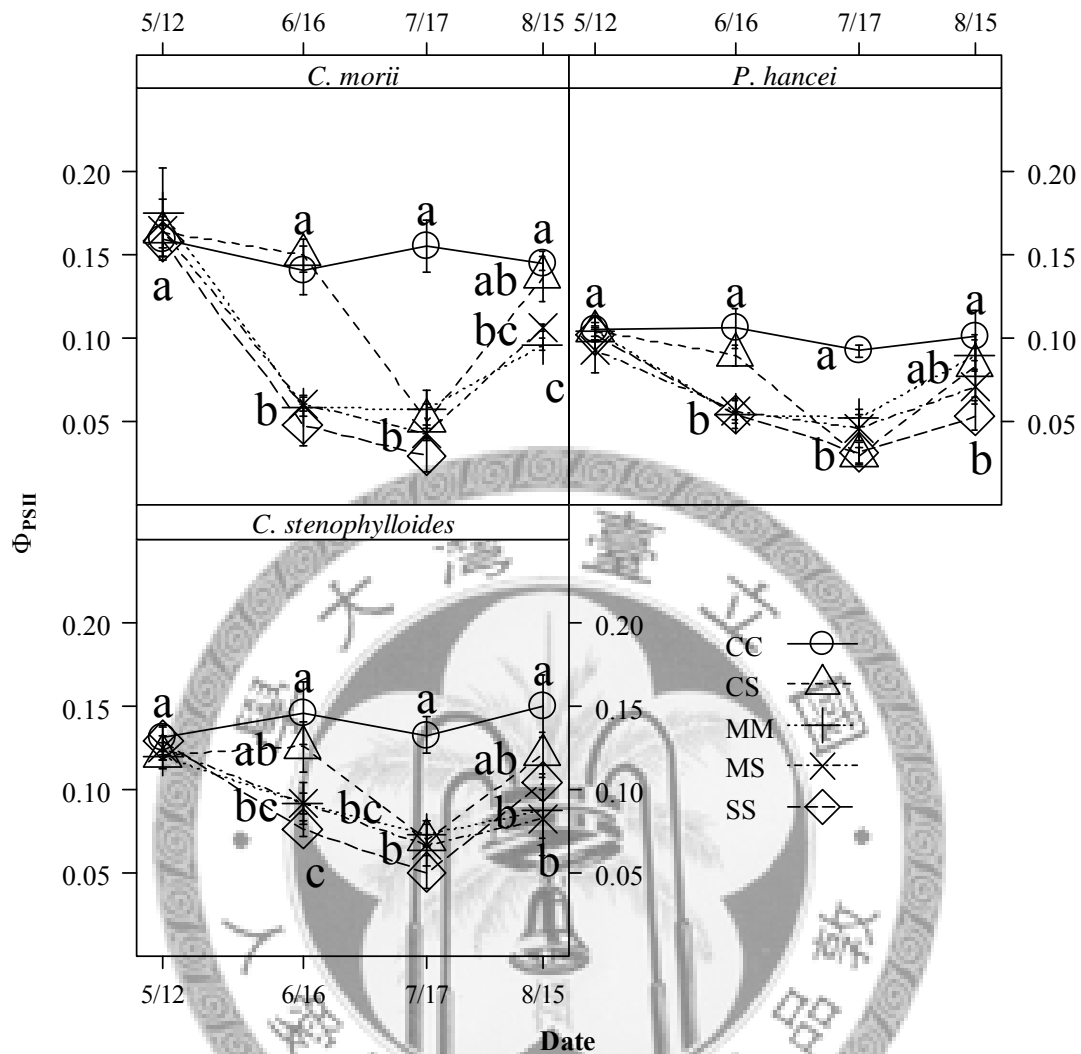


圖 12 三種樹種在不同水分處理後在 PAR 1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之 PS II 光利用效能 ( $\Phi_{PSII}$ ) 在不同觀測時間之變化 (mean $\pm$ se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。

## 5. NPQ

缺水處理一個月後，即 6/16，各樹種的 NPQ 受水逆境影響的變化樣式不同，森氏櫟之缺水處理組沒有明顯變化，即葉綠素所吸收的光能經由熱能消散的比例，並未因缺水處理而有明顯改變。三斗石櫟之反應為各缺水處理的 NPQ 均有明顯上升，其中以 MS 上升之幅度最大，MM 次之，SS 最小。狹葉櫟則是 MM、MS

及 SS 等 3 個處理上升之幅度相近似。

至 7/17, 即 MM 及 SS 已經處理 2 個月, 而 CS 及 MS 轉為重度缺水一個月後, 森氏櫟 CS 組之 NPQ 並未顯著上升, MM 也停留在與 CC 接近的範圍, MS 及 SS 則均升高, 即這二處理的苗木有較高比例的過剩光能經由熱能方式消散。三斗石櫟之 CS 在此期變化不明顯而與 CC 未有顯著差異; MS 則反而下降, MM 大致上沒有改變, SS 則持續上升而與其它水逆境處理組顯著差異。狹葉櫟的 CS 處理後 NPQ 的表現為上升, MS 的 NPQ 則沒有上升, MM 卻略有下降; SS 則持續上升, 以消散過剩的能量。

8/15 即恢復供水已 1 個月後, 森氏櫟原來 NPQ 最高的處理 MS 有明顯下降, 但仍與 CC 有顯著差異; 其它處理的變化則不明顯, 惟 CS 與 CC 間差異不顯著。三斗石櫟的熱能消散能力恢復狀況最明顯的是 MM 及 SS 二處理, 其它逆境處理則變化不明顯, 致處理間差異不顯著。狹葉櫟各逆境處理的 NPQ 皆有所降低, 但仍以 SS 為最高, 而與 CC 間差異顯著; 長期逆境處理的 MM, MS 及 SS 彼此間差異不顯, 短期處理的 CS 則恢復至與 CC 差異不顯著。



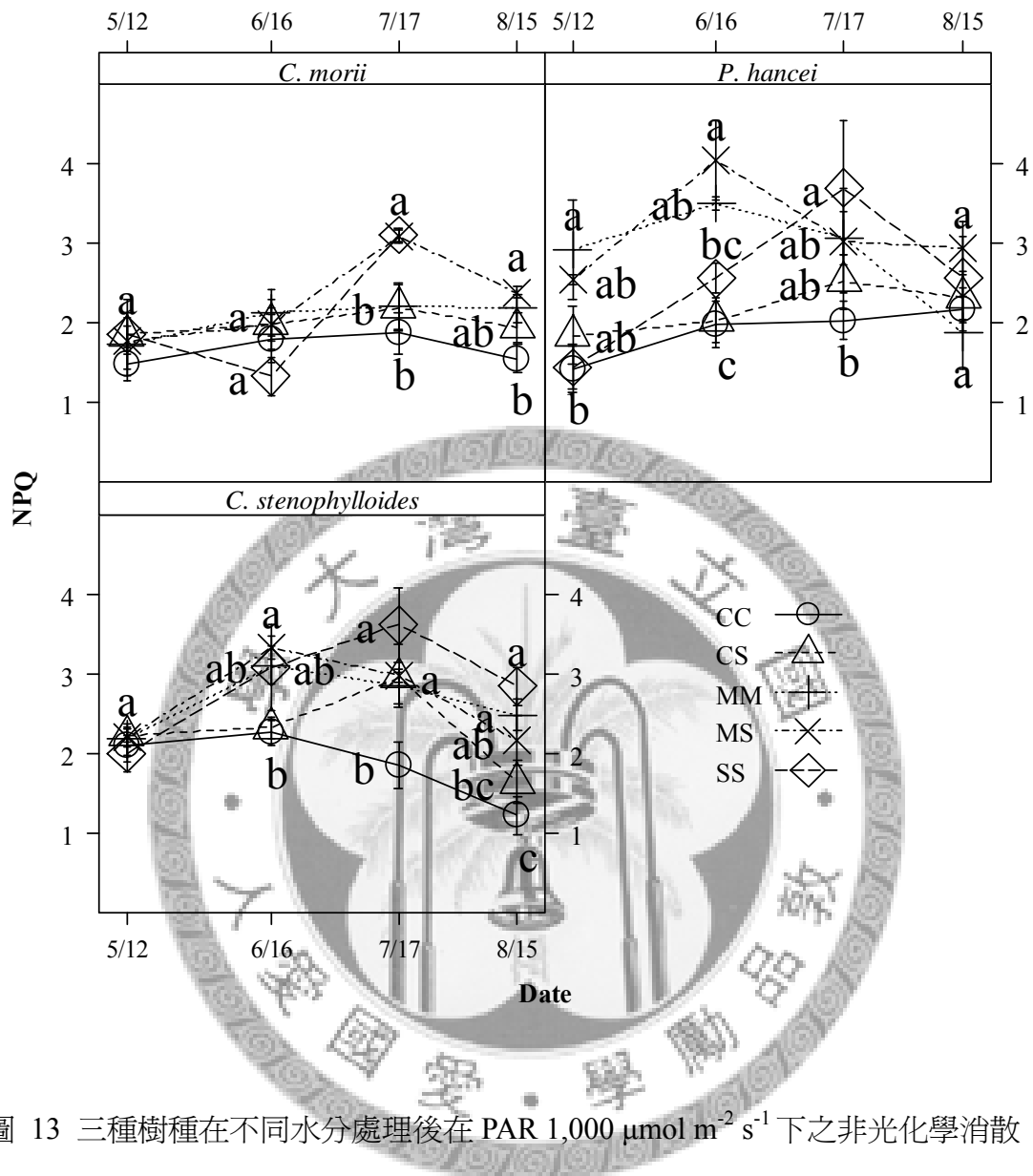


圖 13 三種樹種在不同水分處理後在 PAR 1,000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下之非光化學消散 (NPQ) 在不同觀測時間之變化 (mean $\pm$ se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。

## (六) $R_d$

在 6/16 時，MM、MS 及 SS 三種缺水處理經過一個月後，森氏櫟在光照下之呼吸速率  $R_d$  均上升，且輕、重度缺水處理間並無明顯差異。三斗石櫟受中度缺水之組別 MM 及 MS 沒有顯著變化，重度缺水的 SS 處理卻有明顯上升，而與 CC 組差異顯著。狹葉櫟 MM 及 MS 改變幅度不明顯，但 CC 組下降，而差異顯著；SS 有微幅上升，略高於 MM 及 MS。

在 7/17 CS 及 MS 改為重度缺水 1 個月後，森氏櫟的 CS 處理之  $R_d$  上升幅度最大，MS 及 SS 則均為小幅度上升，惟 MM 之變化不明顯，這些缺水處理皆與 CC 顯著差異。三斗石櫟之 CS 之處理也有大幅度之上升，MS 之上升較不明顯，MM 及 SS 則大致沒有改變，但各缺水處理皆與 CC 顯著差異。狹葉櫟之 CS 也有大幅度之上升，MS 則上升幅度較小，其它缺水處理則沒有明顯變化，而皆顯著高於 CC 組。

在 8/15，即恢復供水 1 個月後，森氏櫟所有逆境處理的  $R_d$  均有明顯下降，惟除了 CS 恢復後的結果較接近 CC 之表現，其它處理之均值仍與 CC 之表現有顯著差異。三斗石櫟的 SS 之  $R_d$  幾乎沒有復原，復原幅度最大者為 CS，其它缺水處理雖均有恢復，但幅度不大，致均未達到 CC 之水準。狹葉櫟之 SS 恢復狀況亦不佳，CS 亦為恢復程度最明顯之處理，MM 及 MS 也都有恢復之表現，其中 CS 及 MM 二處理有接近 CC 之表現。



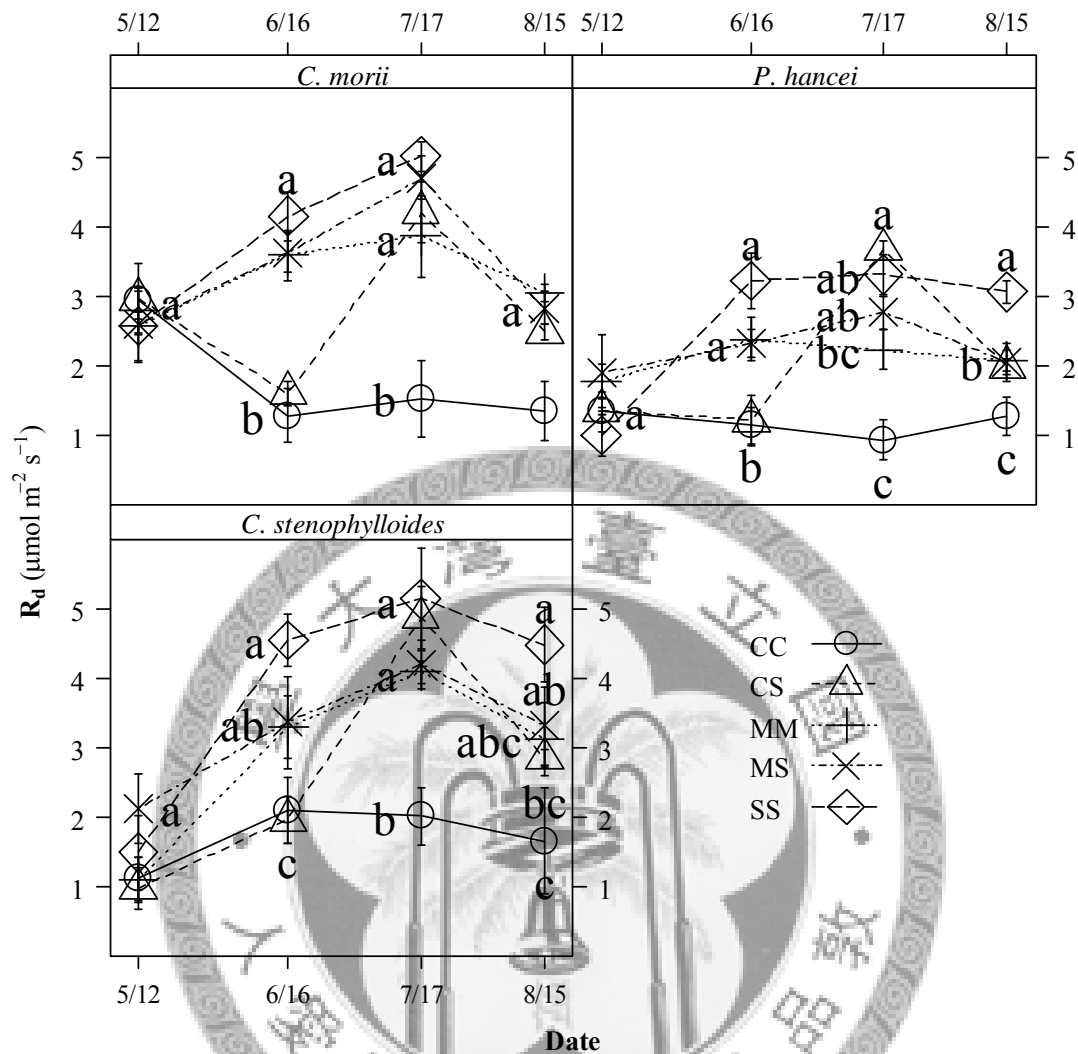


圖 14 三種樹種在不同水分處理後光呼吸 ( $R_d$ , day respiration) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。

### (七) $V_{\text{cmax}}$

6/16 時，三試驗樹種受到缺水處理的組別，Rubisco 之最大羧化速率  $V_{\text{cmax}}$  皆明顯下降，且中度與重度缺水組別間的差異並不明顯 (圖 15)。7/17 時，CS 及 MS 也進入重度缺水 1 個月後，三試驗樹種的各逆境處理皆成為同一水準，而顯著低於 CC 組。

8/15 於恢復供水 1 個月後，森氏櫟所有先前缺水處理者均有明顯恢復，其中

以 MM 恢復情況最差，但與 CS 及 MS 相較則差異不顯著。三斗石欖及狹葉欖恢復供水後，先前缺水之各處理組均有一定程度之復原，但距離 CC 處理則仍有一段距離而有顯著差異。

#### (八) $J_{\max}$

最大電子傳遞速率 $J_{\max}$ 在各缺水處理之時序反應趨勢與 $V_{\max}$ 之反應相類似（圖 15; 圖 16）。三樹種均在接受缺水處理 1 個月後，無論中、重度缺水，其 $J_{\max}$ 都受到抑制而降低，且缺水處理間都沒有顯著差異。

在 7/17，將 CS 及 MS 施以重度缺水一個月，3 樹種之 CS 處理的  $J_{\max}$  均迅速下降至與 MM 及 SS 組相似之水準。8/15，三樹種的恢復狀況均極為近似，在恢復供水一個月之後，受害之各處理都有一定程度的恢復，但與 CC 處理之表現仍有顯著差異。



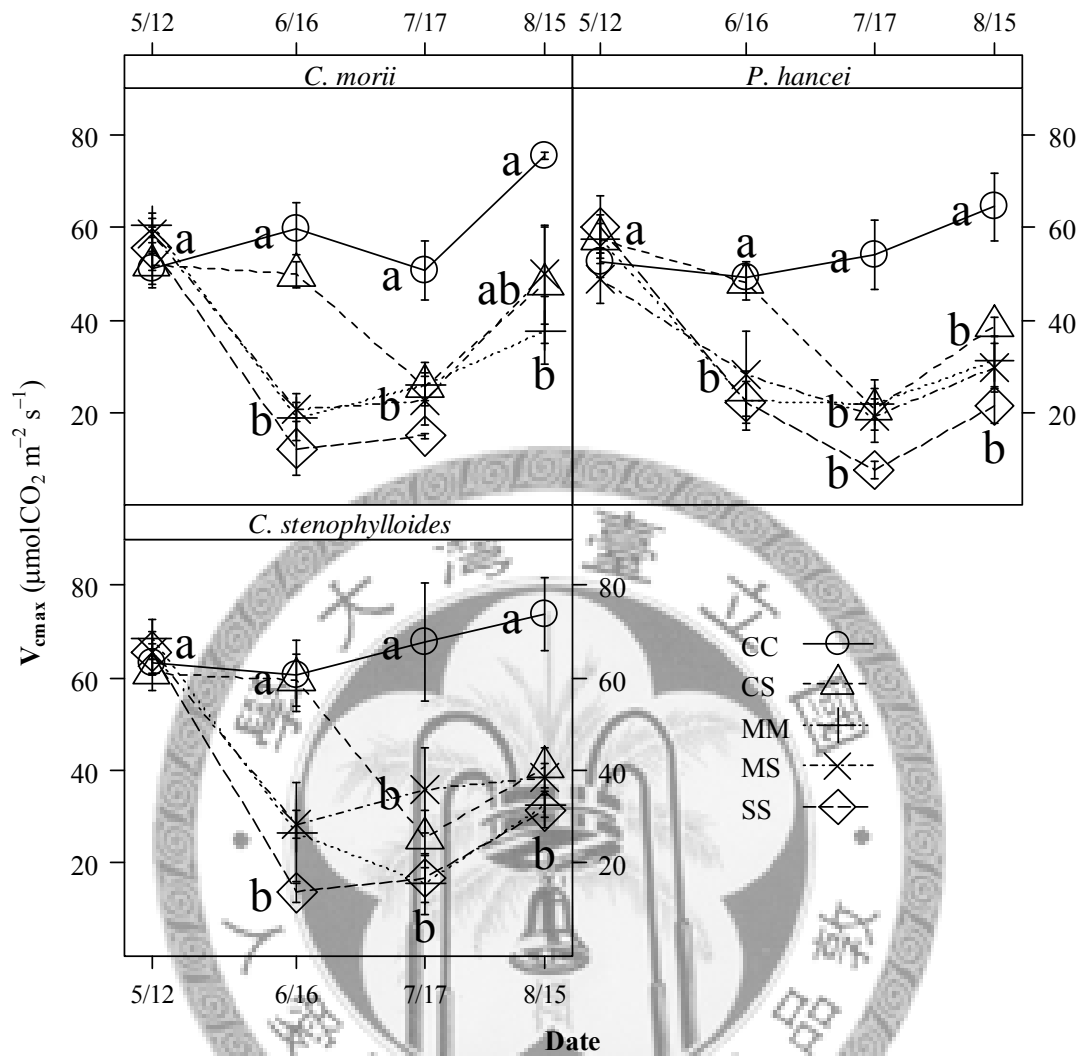


圖 15 三種樹種在不同水分處理後 Rubisco 酵素最大羧化速率 ( $V_{\text{max}}$ , maximal Rubisco carboxylation rate) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。

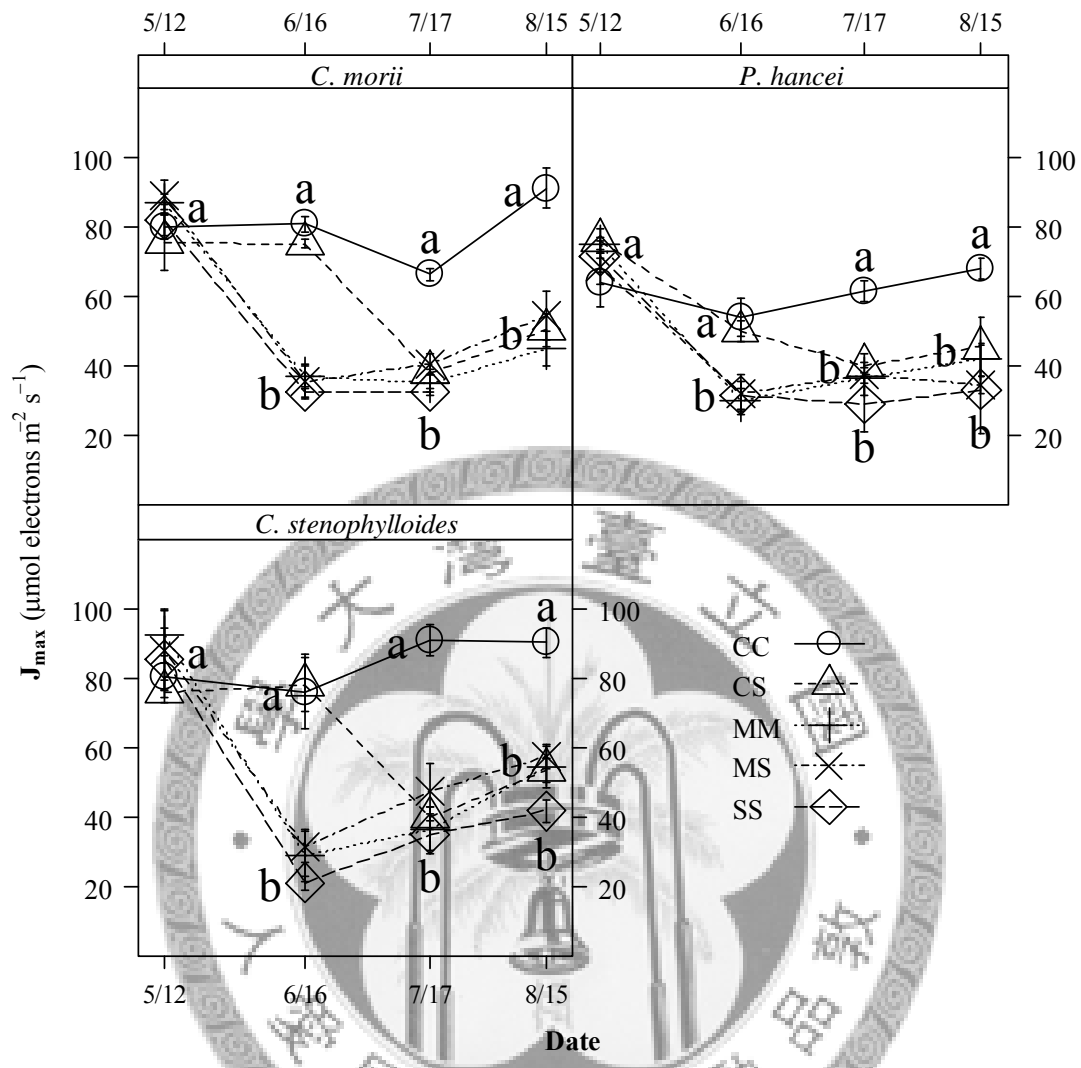


圖 16 三種樹種在不同水分處理後電子傳遞速率 ( $J_{max}$ , maximal electron transport rate) 在不同觀測時間之變化 (mean±se)。不同字母標示者代表在相同時間點不同處理經 LSD 檢定達 5% 顯著水準。森氏櫟之 SS 組之苗木在 8/15 已經死亡，故無資料。

(九)  $g_s$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $V_{cmax}$ 及 $J_{max}$ 對 $P_n$ 的影響

在本試驗中， $P_n$ 之表現同時受到氣孔( $g_s$ )及非氣孔因素( $\Phi_{PSII}$ 、 $V_{cmax}$ 、 $J_{max}$ )之影響 (圖 17，圖 18，圖 19，圖 20)。由決定係數  $R_{adj}^2$  可以看出， $g_s$ 對 $P_n$ 之相關性最為明顯，森氏櫟最高為 0.9051，其次為狹葉櫟之 0.8652，最低者為三斗石櫟之 0.8219

(圖 17)。 $\Phi_{PSII}$ 也與 $P_n$ 有不錯的相關性，惟各樹種的 $R_{adj}^2$ 均略低於氣孔導度之 $R_{adj}^2$ (圖 18)。而 $V_{cmax}$ 及 $J_{max}$ 對 $P_n$ 之 $R_{adj}^2$ 則較前二者為小(圖 19，圖 20)，即各處理 $P_n$ 最大值也受到 $V_{cmax}$ 及 $J_{max}$ 之限制，但在 $V_{cmax}$ 及 $J_{max}$ 在各缺水處理的變異較大。



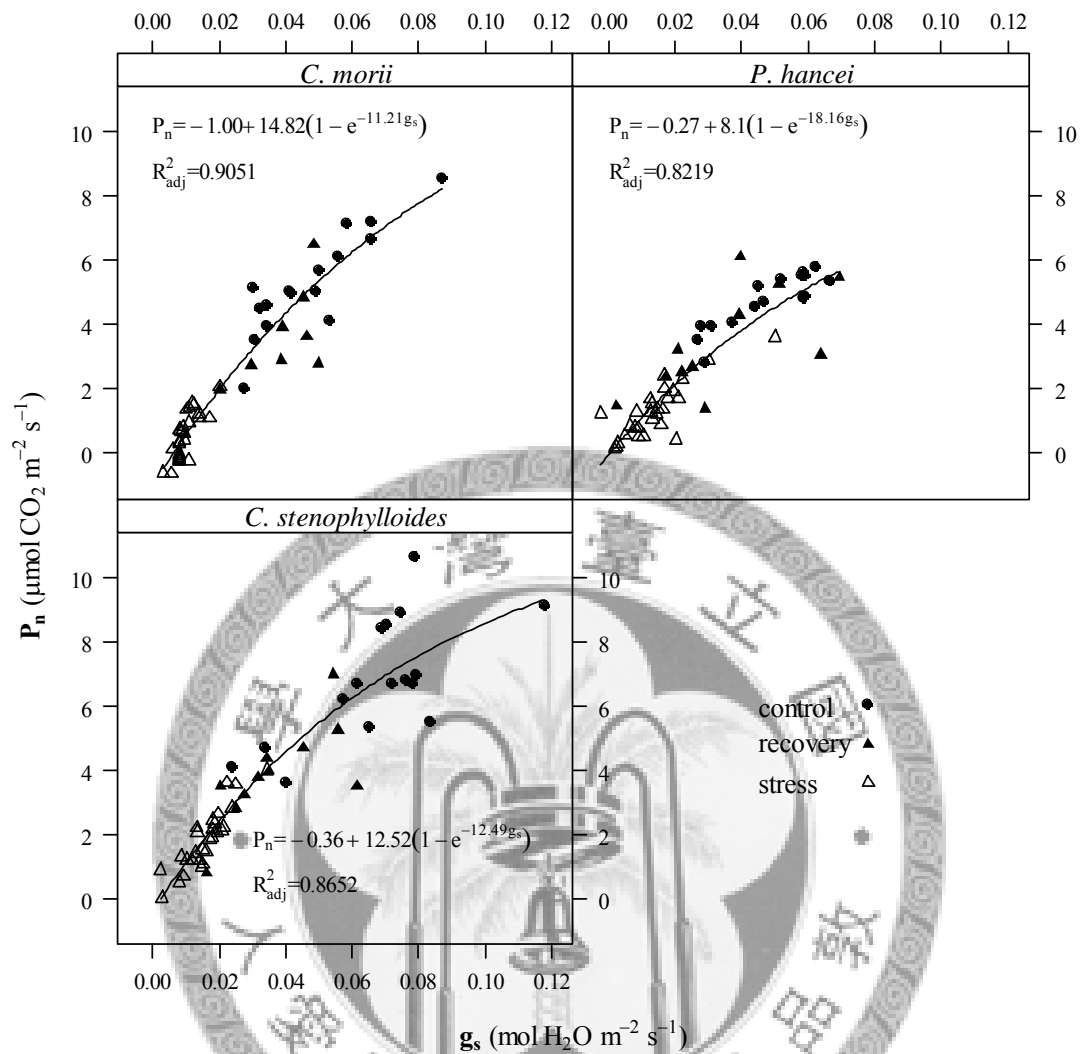


圖 17 三種樹種控制組苗木 (實心圓, CC 及 6/16 之 CS) 及缺水處理苗木在缺水處理期間 (空心三角形, 6/16、7/17 測量) 及恢復供水期間 (實心三角形, 8/15 測量), 在 PAR  $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  下之淨光合作用速率 ( $P_n$ ) 與氣孔導度 ( $g_s$ ) 間的迴歸關係。

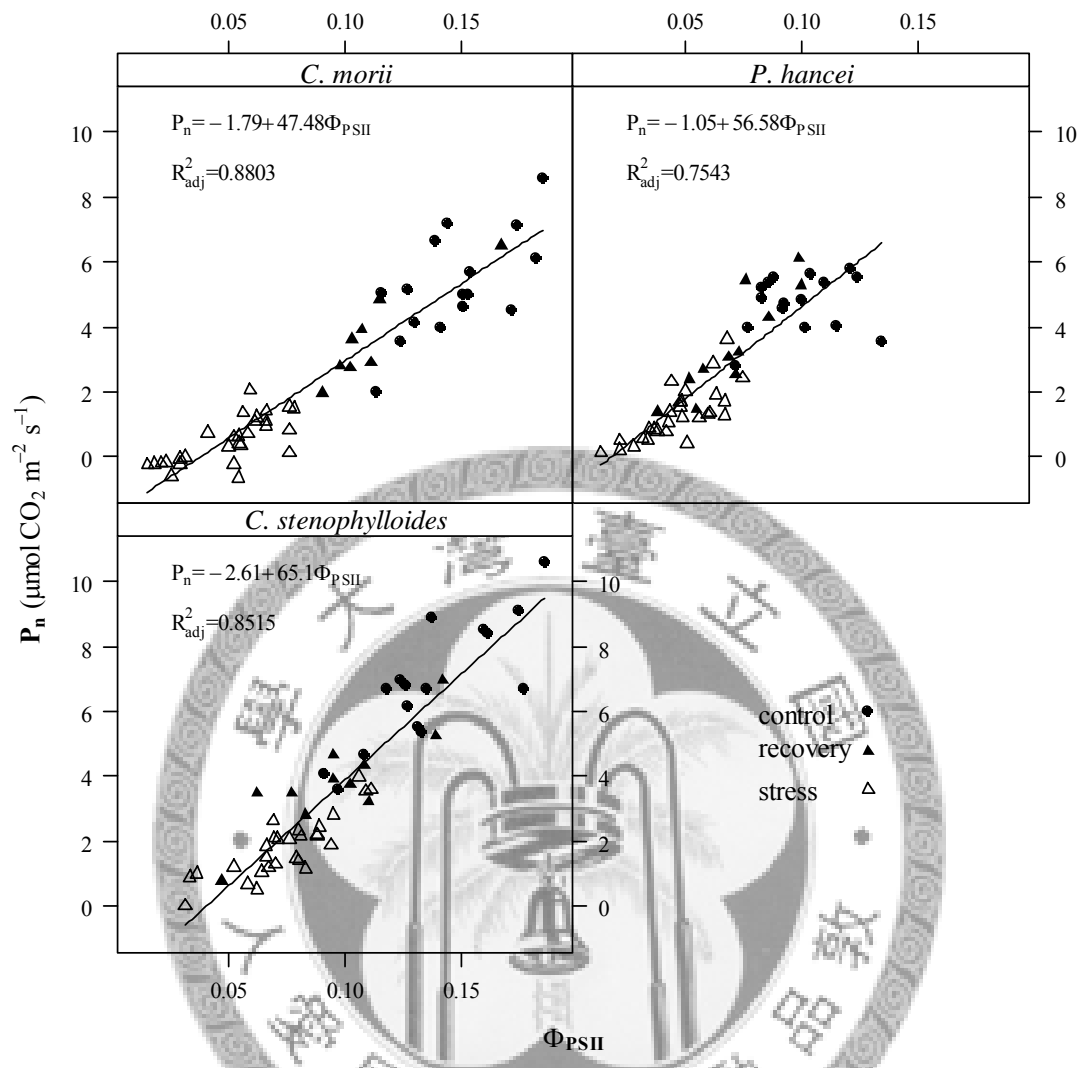


圖 18 三種樹種控制組苗木 (實心圓, CC 及 6/16 之 CS) 及缺水處理苗木在缺水處理期間 (空心三角形, 6/16、7/17 測量) 及恢復供水期間 (實心三角形, 8/15 測量), 在 PAR  $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  下之淨光合作用速率 ( $P_n$ ) 與  $\Phi_{\text{PSII}}$  間的迴歸關係。

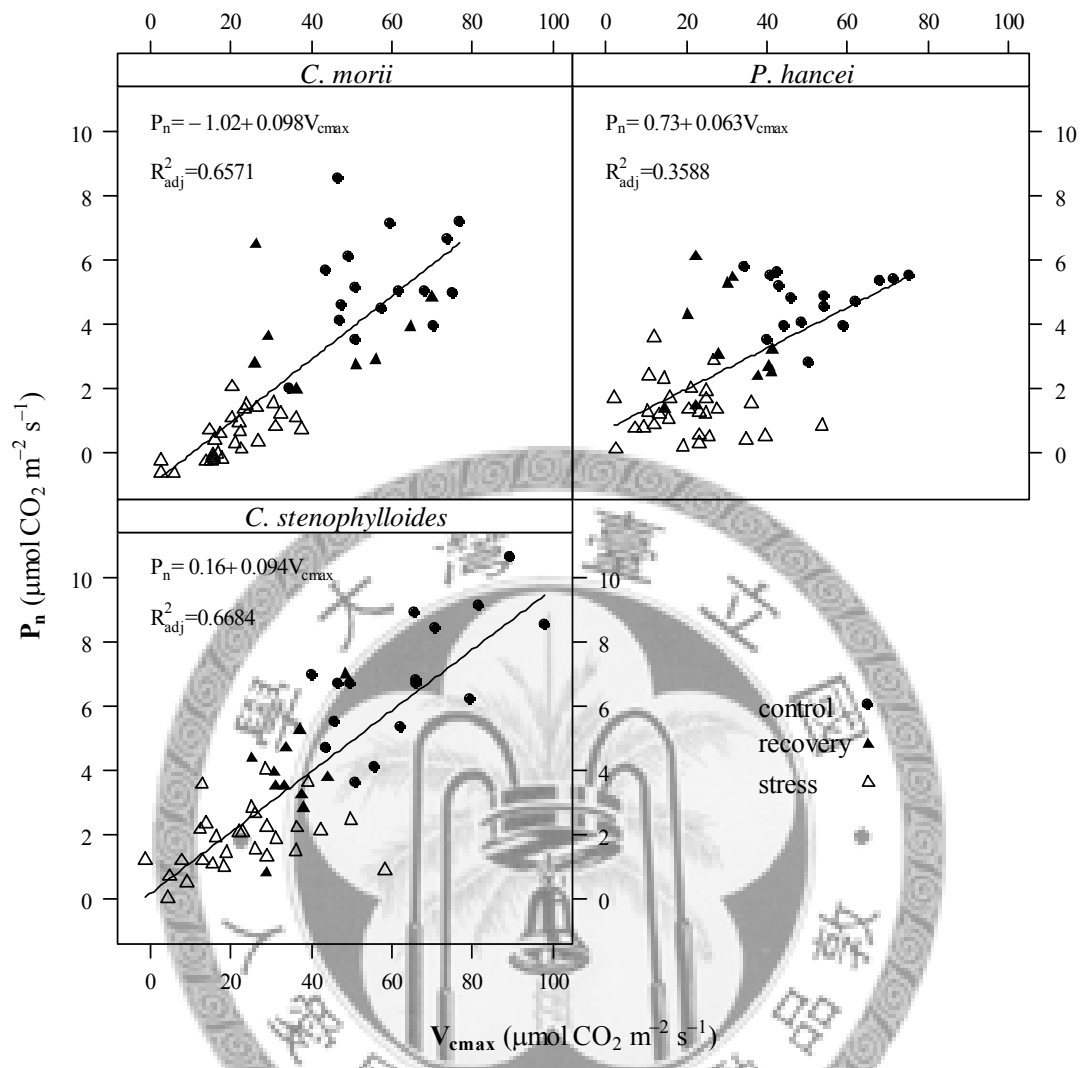


圖 19 三種樹種控制組苗木 (實心圓, CC 及 6/16 之 CS) 及缺水處理苗木在缺水處理期間 (空心三角形, 6/16、7/17 測量) 及恢復供水期間 (實心三角形, 8/15 測量), 在 PAR  $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  下之淨光合作用速率 ( $P_n$ ) 與  $V_{c\text{max}}$  間的迴歸關係。



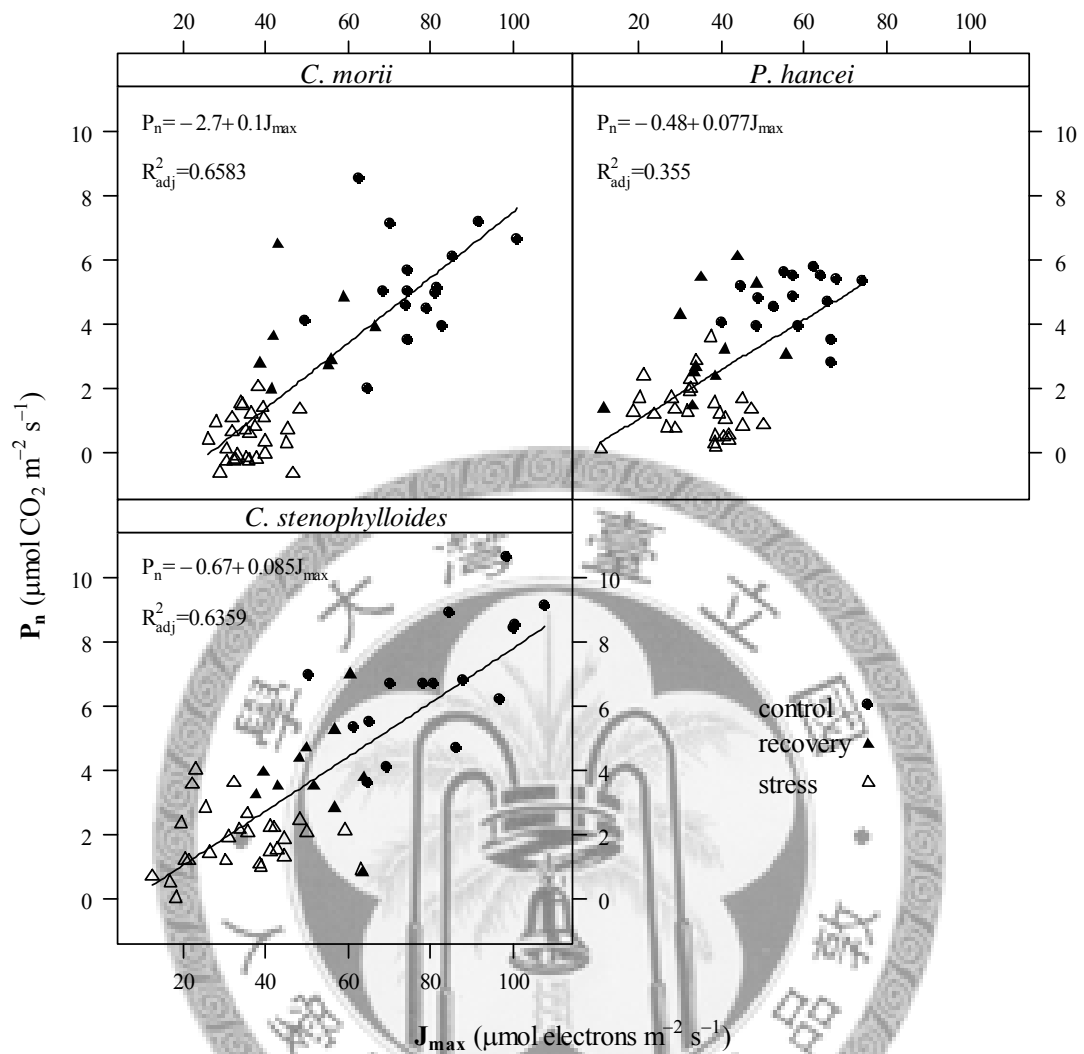


圖 20 三種樹種控制組苗木 (實心圓, CC 及 6/16 之 CS) 及缺水處理苗木在缺水處理期間 (空心三角形, 6/16、7/17 測量) 及恢復供水期間 (實心三角形, 8/15 測量), 在 PAR  $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  下之淨光合作用速率 ( $P_n$ ) 與  $J_{\text{max}}$  間的迴歸關係。

## 伍、討論

### 一、苗木形質生長

本試驗的三種樹種的形質生長對缺水逆境之反應趨勢均相類似，苗高及苗徑相對生長速率皆降低 (圖 3)，其作用機制則有多端。缺水逆境不僅限制了碳同化作用的能力 (圖 7)，而且可能改變碳水化合物於各部位之分配比例。在缺水環境下，植物投資於細胞壁生產之比例增加，以增厚細胞壁來有效維持細胞壁的膨壓 (Marshall and Dumbroff, 1999)；或增加生產有機溶質來降低滲透勢，以維持水分吸收與運輸功能，此生理程序的改變所耗用的碳水化合物資源將比藉積聚無機離子來降低水勢資源為多；或增加ABA的生產，改變各生長素間的平衡等。這些生理或細胞層級的改變皆不利於細胞的增大與分裂，進而影響生長，且形態也改變 (Fort *et al.*, 1998; Fotelli *et al.*, 2000; Gutierrez *et al.*, 2002)。本試驗證實這三種殼斗科樹種在生長季節縱使在中度的水分不足 (MM) 也顯著的降低淨光合作用能力 (圖 7)。且缺水時間愈為持久，其不良效應愈為嚴重，尤以重度缺水處理 2 個月(SS) 後苗木所受傷害的程度最為嚴重，雖隨後恢復供水 1 個月，其生理活性恢復程度皆最低，生長表現也顯著低於對照組 (CC)。森氏櫟是受重度缺水傷害最嚴重的樹種，其SS苗木在處理 2 個月後全數死亡，顯示此種缺水程度及持續的時間已超過其所能耐受之極限，若將深度缺水的時間縮短為 1 個月，即CS處理組，並未導致苗木死亡；或缺水程度較輕的MM組，處理期間雖同為 2 個月，也未使苗木陷入死亡的絕境。從這 3 種樹種在缺水逆境的反應觀之，缺水程度及持續期間確對苗木有不同程度的傷害，也顯示森氏櫟在相同的缺水逆境條件下受害程度深於另外二種樹種。

一般來說，在水分短缺的逆境下，葉部細胞的伸長及分裂也受到抑制，使得葉面積縮減而降低全株光合作用的能力。葉長/葉寬比例在缺水逆境下增加，使葉

形較為狹長 (圖 4)，而有別於水分充足的對照組，可供野外初步判釋生育地水分的供應狀態。對植物之生存而言，葉面積縮小及形狀狹長可以減少降雨的截留量及降低水分蒸散損失，有助於植物在缺水環境下減少水分的浪費，免於進一步的傷害，可視為乾旱逆境的一種適應機制 (Tardieu and Granier, 2000)。另外，地上部生長受到抑制後，可使光合作用產物轉化為不具毒性的有機溶質以行滲透調節 (osmotic adjustment) 及有更多的基質以提高呼吸速率(圖 14)來修補受傷害的膜層，渡過持續性或循環性乾旱環境，等待復水期的到來以恢復生長 (Alves and Setter, 2004)。自SS處理組的葉形態的變化及光合能力的降低而言，森氏櫟的葉片可塑性低於三斗石櫟及狹葉櫟，即在缺水逆境下馴化能力較低，為SS組苗木死亡的原因。

## 二、光合色素濃度之變化

葉綠素是葉片吸收光能的最主要色素，植物在水分短缺時，Chl a及Chl b濃度的降低(圖 5)及比例的改變而使得光合作用速率受到影響。葉綠素含量與淨光合作用能力具有正相關性，Chl a含量越多，光能吸收能力越高，螢光釋放越強，表示PS II光反應中之電子傳遞效率愈高 (Vertucci *et al.*, 1985)。一般來說，生存於缺水逆境中的植株，因光合作用速率下降，將藉類胡蘿蔔素來消散過剩的光能，為維護細胞功能完整之重要色素 (Martinez-Ferri *et al.*, 2004)。在本研究中，受缺水逆境之影響，森氏櫟及三斗石櫟之類胡蘿蔔素濃度均顯著下降，只有狹葉櫟之類胡蘿蔔素濃度得以維持，而未有顯著變化(圖 5)。自色素系統的功能而言，狹葉櫟藉類胡蘿蔔素來進行熱能消散的能力並未顯著下降，致可減少過剩光能之傷害，而另二樹種在這方面功能在缺水逆境卻減弱。

自葉綠素濃度下降現象(圖 5)觀之，水逆境確實導致這三種試驗樹種的葉綠素崩解，這可能是導致光合作用能力下降(圖 7)的非氣孔因素之一。惟從另外角度而言，降低葉綠素濃度因減少光能之吸收，則可降低過剩光能對PS II的傷害，為一種逆境中的保護機制 (Štroch *et al.*, 2004)，即以犧牲光合作用能力來交換減輕光能

過量的傷害 (Leverenz *et al.*, 1992)。惟此機制有其極限，森氏櫟的重度缺水處理組 SS，試驗苗木全部死亡，即過剩光能的傷害已越逾保護機制的極限。

### 三、光合作用

#### (一) 淨光合作用 ( $P_n$ ) 與氣孔導度 ( $g_s$ )

光合作用受環境變化的影響，如乾旱、低溫、強光及鹽害等逆境因子皆會抑制光合作用程序之進行，進而影響代謝程序之進行及植株之發育 (Demming-Adams and Adams III, 1992)。水逆境對於光合作用之抑制甚為明顯，主要原因為氣孔腔在缺水的短時間內縮小或關閉，使得氣體進出葉肉的交易程序受到阻礙，進而降低光合作用能力 (Flaxus and Medrano, 2002)。

在本試驗中，氣孔的關閉對供水狀況之反應極其明顯，三種樹種之 CC 組的  $g_s$  約在  $0.05\text{--}0.06\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  的範圍，而逆境的各處理， $g_s$  則均在  $0.02\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  以下，嚴重者近乎關閉狀態 (圖 6)，雖可減輕水分繼續損失的傷害，卻也限制了光合作用所需基質  $\text{CO}_2$  之供給及  $\text{O}_2$  之釋放。 $P_n$  的下降 (圖 7) 確與  $g_s$  的下降有關 (圖 17)。不同程度缺水處理對  $g_s$  的效應，不論在缺水後第一個月或第二個月，氣孔都接近關閉狀態，三試驗樹種皆然。其它研究者也曾指出缺水對苗木的生理活性之抑制作用，經由氣孔腔開度之限制而導致淨光合作用的速率的下降 (Francisco *et al.*, 2008)。廖 (2007) 曾以台灣原生的另三種殼斗科樹種進行生長介質水分控制之研究，短尾葉石櫟、烏來柯及赤皮苗木在缺水逆境下 ( $-120\text{--}160\text{ kPa}$ ) 第一個月時， $g_s$  甚微而近乎停止 ( $0.005\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ )， $P_n$  也近於零。但持續處理至 2 個月， $g_s$  則有部分恢復，約在  $0.02\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  左右，淨光合作用速率也有隨著部分恢復的趨勢，升高至  $2\text{--}3\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ，即這 3 種受試樹種具有缺水逆境馴化的能力，以降低逆境傷害。在本試驗，則未看見 MM 及 SS 處理之苗木在第二個月有恢復跡象，雖同為殼斗科樹種，卻未表現出相類似的表現，除了樹種間遺傳差異外，最可能原因為本試驗於生長季節實施，而廖 (2007) 之試驗則於生長晚期進行，時序上為即

將進入休眠期，致有不同的結果。季節效應的機制可能在於秋天日照時間縮短，生長速率減緩，而累積多量之光合作用產物，在逆境下轉化成有機溶質，以行滲透調節(osmotic adjustment)，使得苗木進行馴化程序，致與生長季對生長之抑制程度不同 (Letts *et al.*, 2008)。

恢復供水之後，森氏櫟SS處理的苗木，因為先前的缺水傷害過於嚴重導致無法恢復而全數死亡。其他缺水處理中， $P_n$ 及 $g_s$ 恢復最佳的處理在三種樹種中均為CS組，幾乎都能恢復至對照組之水準，而SS組為最差，可能的原因為CS組在缺水環境下的時間最短，可見重度缺水雖然傷害嚴重，惟若持續期只1個月左右，在恢復供水後，仍有逐漸恢復生理活性之可能，若缺水時間持續延長而達2個月之久，雖未導致三斗石櫟及狹葉櫟苗木之死亡，但需要較長時間及耗用更多能量予以修補受傷害的氣孔及光合作用系統 (圖 7；圖 6)；或是利用未耗盡之能量以萌發新葉的模式，彌補缺水期間葉面積生長量縮小及老葉提早脫落所損失之光合作用面積。至於中度缺水2個月之MM處理及中度缺水1個月隨後重度缺水1個月之MS處理組之恢復程度在樹種間有所不同，三斗石櫟之這2種處理組，其 $P_n$ 可恢復至近似CC處理的水準，而未有顯著差異，惟森氏櫟及狹葉櫟則仍與CC組間有顯著差異，顯示水逆境程度與持續期對這3種試驗樹種的光合作用系統構成錯綜複雜的影響，且受害及恢復能力在樹種間有所不同。

## (二) PS II之螢光釋放

$F_v/F_m$  為 PS II 的潛在最大光化學效率，比值越高表示天線色素將吸收之光能傳遞至 PS II 反應中心的效率越強(Taiz and Zeiger, 2002)，一般健康植物的  $F_v/F_m$  約在 0.75–0.85 之間(Maxwell and Johson, 2000)。處於逆境之植物，由於 PS II 電子傳遞鏈受到阻塞甚或傷害，則  $F_v/F_m$  降低，因此，在植物生理生態的研究中，會以此項參數作為描述逆境光抑制傷害程度的指標 (Krause and Weis, 1991)。

森氏櫟的SS處理組在 6/16 時， $F_v/F_m$  降至 0.628 (圖 9)，可見重度缺水 1 個月已對森氏櫟的光合作用系統造成極大傷害，雖然在 7/17 前曾恢復到 0.75，但在恢

復供水後仍然無法生存而全數死亡。在此期間 (6/16 至 7/16)，CS處理的 $F_v/F_m$ 自 0.814 大幅下降至 0.748，而與其它逆境處理未有顯著差異。因此，6/16 至 7/17 期間，SS處理苗木雖可能藉提高呼吸速率 (圖 14) 來進行PS II的修復，而使其 $F_v/F_m$ 上升，惟因 $g_s$ 尚未恢復， $P_n$ 也未相應提昇，仍然接近停止狀態(圖 7)，而未能彌補呼吸速率上升所耗損之碳水化合物，為導致死亡的原因。因此，處於嚴重缺水逆境的苗木，以光合作用速率的恢復程度來評估受害狀況將較以 $F_v/F_m$ 的表現更具實質意義。

三斗石櫟之 $F_v/F_m$ 在 6/16 時，受中度缺水的MM及MS與對照組CC間沒有顯著差異，然與重度缺水的SS之間有相當程度的不同(圖 9)，顯示中度缺水 1 個月對三斗石櫟之PS II尚未有實質的傷害。在 7/17 時，這 2 種缺水處理組已與CC組有顯著差異，即PS II的電子傳遞鏈已因缺水期延長而受到光抑制的實質傷害(Galmés *et al.* 2007)，但未達嚴重惡化程度，為恢復供水後 $P_n$ 能快速恢復 (圖 7) 的原因。另外，在 7/17 時本樹種之MS處理，並未下降至與CS及SS組相近之低值，再加諸其 $F'_v/F'_m$ 顯著高於SS處理組的表現 (圖 10)，似可視為PS II的電子傳遞鏈並未受到嚴重之光抑制傷害。雖然光抑制之傷害在各處理間有所不同，但在恢復供水一個月後，各處理之 $F_v/F_m$ 表現均恢復至與CC處理組間未有顯著差異之水準，即PS II所受之傷害，尚在可以自行修復的範圍，而在恢復供水 1 個月內修復。

狹葉櫟之 $F_v/F_m$ 在 6/16 時受中度缺水的MM及MS與重度缺水的SS之間，表現也有顯著差異，而且前二處理與充分澆水之間差異不顯著，表示中度缺水一個月對PS II的損害不顯著。及至 7/17 時，CS及MS處理其缺水程度加重後，PS II已受害，致 $F_v/F_m$ 皆下降，而MM的 $F_v/F_m$ 也持續下降，致所有缺水逆境處理之間其 $F_v/F_m$ 差異不顯著(圖 9)。從這些結果推測，中度水逆境處理延長為 2 個月，對PS II已造成明顯的傷害，幾與重度逆境無二致，但在恢復充分供水後，皆可自行修復PS II而與CC間無顯著差異。

綜合三試驗樹種  $F_v/F_m$  的變化，在處理為期 1 個月內，PS II 受害程度因缺水

的程度而異，惟若時間延長至 2 個月，則中、重度水逆境的傷害程度是相類似的。但樹種間則存有遺傳差異，以森氏櫟受重度缺水的傷害最為嚴重，致 SS 處理組苗木死亡，三斗石櫟及狹葉櫟的耐受性較強，在恢復供水後，具有自行修復 PS II 的能力，而恢復至與健康者相近似的狀態。

植物在光照環境下，葉片所吸收光能主要通過光化學消散及非光化學消散途徑來利用或消散。光化學消散中最主要的途徑就是光合作用的進行，可以藉 PS II 光化學利用效率 ( $\Phi_{PSII}$ ) 來估算 (Demming-Adams and Adams III, 1992; Maxwell and Johnson, 2000)。 $\Phi_{PSII}$  的高低主要受到  $Q_A$  開啓程度 ( $q_p$ ) 及其 PS II 的光能傳遞效率 ( $F'_v/F'_m$ ) 來決定 (Maxwell and Johnson, 2000)。森氏櫟在 6/16 時，其  $F'_v/F'_m$  在重度缺水下低於中度缺水之處理，然而尚維持部分功能 (圖 10)。 $q_p$  則在各逆境處理下皆顯著下降 (圖 11)，代表 PS II 的反應中心因光抑制作用而關閉的比例顯著上升，降低光化學消散的功能。對照此時的  $P_n$  已下降至近於停止狀態 (圖 7)，所吸收之光能若已超過光化學消散的需求，必須藉由提高熱能消散的比例以避免過剩光能之進一步傷害，即 NPQ 要提高 (Rosenqvist and Kooten, 2003)，然本試驗苗木的表現並非如此，SS 處理組的 NPQ 反而較其它處理組為低，雖未達顯著差異水準 (圖 13)，然而以熱來消散光能過剩的能力反而較低，導致 PS II 受到較為嚴重之傷害 (Fracheboud and Leipner, 2003)，前述  $F'_v/F'_m$  大幅度下降可作為佐證。若嚴重缺水逆境持續操控，即 SS 處理，PS II 所受傷害並沒有中止，致在 7/17 時， $\Phi_{PSII}$  呈現持續下降的趨勢。在此期間，雖然 NPQ 有大幅度的上升 (圖 13)，以消散過剩光能，但  $P_n$  並未有恢復，苗木也在恢復澆水後仍然死亡。至於 MM 處理，其  $F'_v/F'_m$  (圖 10)、 $q_p$  (圖 11) 及  $\Phi_{PSII}$  (圖 12) 未在 7/17 繼續下降，惟恢復供水 1 個月後仍無法恢復到 CC 之水準，顯示 PS II 反應中心的開放比例及其效率皆無法完全復原，從這些結果顯示森氏櫟對缺水甚為敏感而易受傷害。

三斗石櫟在 6/16 時，水逆境處理的  $F'_v/F'_m$  皆明顯下降，而與 CC 組間差異顯著。7/17 時，MS 處理之  $F'_v/F'_m$  並未因 6/16 以後將缺水程度加重處理 1 個月而繼續

下降，甚至有微幅上昇，致與SS間有顯著差異(圖 10)，這種表現可能是中度缺水馴化作用之結果。再比對該時期CS、MM及MS三處理的 $F'_v/F'_m$ ，均顯著高於SS，而且SS處理的 $F'_v/F'_m$ 還繼續下降，其 $F_v/F_m$ 也較低(圖 9)，顯示受害程度確實隨缺水程度及持續時間而異。中度缺水的條件似可誘導三斗石櫟進行健化，但門檻臨界水勢為何尚無法推定。本樹種之各處理在恢復供水後，PS II的光化學功能受缺水處理而受害者皆能恢復到對照組之水準，顯示其PS II穩定，在受缺水之害後仍具復原能力。

至於狹葉櫟，在 6/16 及 7/17 二次觀測結果，雖然所有接受缺水處理的 $F'_v/F'_m$ 、 $q_p$ 及 $\Phi_{PSII}$ 下降之程度都很相近似。惟在恢復供水後，MM及SS二處理未能恢復到與對照組無顯著差異之水準，MS 及CS反而較為靠近對照組，至於PS II的最大光化學效率( $F_v/F_m$ )卻可完全恢復。其原因可能在於逆境處理組並未對PS II造成實質的傷害，惟因 $g_s$ 及 $P_n$ 未完全恢復，在光照下仍有過剩光能對能量傳遞系統的抑制作用，而使 $F'_v/F'_m$ 較低，而此期間缺水處理組的NPQ高於對照組(圖 13)，具有保護PS II的功能，有助於PS II在澆水後的後續復原(Delinnocenti *et al.*, 2008)

### (三) 暗反應系統之變化

在 6/16 時，即進入第一階段的缺水條件 1 個月後，森氏櫟各缺水處理的 $R_d$ 已顯著上升，惟彼此間沒有顯著差異(圖 14)，即中、重度缺水的苗木，其暗反應中ATP的生產已經受到明顯的抑制，而使得Rubisco羧化/氧化酵素對 $CO_2$ 的親和力隨氣孔導度下降(圖 6)而下降，羧化/氧化的平衡因 $CO_2$ 供應的限制已向氧化傾斜(Flexas and Medrano 2002a, 2002b; Bota *et al.*, 2004)，使得光呼吸的速率在中度缺水下即已明顯上升。另自三斗石櫟及狹葉櫟的表現看來，在 6/16 時， $R_d$ 的表現還可以約略分別出中度缺水與重度缺水間的差異，即重度缺水組別對 $CO_2$ 的親和力已有改變。樹種間的遺傳差異也使 $R_d$ 的改變以森氏櫟較大，即ATP的生產比較容易受到缺水逆境之抑制。

在 7/17 時，將CS及MS處理改施以重度缺水 1 個月之後，森氏櫟SS及MS處理



的 $R_d$ 略有上升，CS則大幅上升(圖 14)，可知森氏櫟SS處理的苗木耗損碳水化合物速率最快，而使生理條件持續惡化，在隨後恢復供水的階段已無法恢復其生理程序而死亡。三斗石櫟的MM處理，此時的 $R_d$ 與CC之間較其它處理接近，即使發生中度缺水持續達 2 個月，仍然在可以忍受的範圍，是澆水後具有恢復能力的原因。而在同時，狹葉櫟之MM的表現近似SS處理，新進入重度缺水的CS及MS二處理的 $R_d$ 也相類於SS之表現，可知各逆境處理的效應相類似。顯示隨著植物種類及受害程度也有不同的表現。

恢復供水一個月後，三試驗樹種的  $R_d$  恢復均不完全，即尚有某種程度的傷害待自行修復，尤其是 SS 組的  $R_d$  仍在最高的狀態，耗能也最多，也影響  $P_n$  的恢復 (Bota *et al.*, 2004)。從上述  $R_d$  在各處理期的表現，本試驗之三種樹種存有種間的遺傳差異，此種結果也見諸於其他文獻(Damesin and Rambal, 1995; Sánchez-Rodríguez *et al.*, 1997)。

就 $V_{cmax}$ 而言，6/16 開始缺水處理 1 個月後，三樹種之缺水處理的 $V_{cmax}$ 都急劇下降 (圖 15)，即Rubisco酵素的羧化作用已實質受害，降低碳的同化效率(Medrano *et al.*, 2002; Long and Bernacchi, 2003)。顯示試驗的這三樹種，其暗反應系統對於缺水處理均極為敏感。氣孔關閉是植物在缺水逆境中首先反應之生理性狀， $CO_2$  的進入因而受到限制，羧化反應速率下降。綜合 $g_s$ 、 $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$ 及 $V_{cmax}$ 等參數的變化 (圖 6、圖 9、圖 12、圖 15)及 $P_n$ 的表現(圖 7)，缺水處理已對氣孔及光合作用系統全面性的傷害 (Medrano *et al.*, 2002)，致光合作用速率的下降係由氣孔因素及非氣孔因素二者因缺水所抑制的結果。在恢復供水後(8/15)，各樹種之受害處理恢復表現均不完全，推測rubisco的活性一旦受損雖可復原，但需要能量及足夠長的時間來進行。在恢復期， $P_n$ 不完全恢復(圖 7)亦與 $V_{cmax}$ 的不完全恢復有關，不僅緣自 $g_s$ 之未完全恢復 (圖 6)。

$J_{max}$ 乃表示用以RuBP再生所需的電子輸送量，也影響光合作用暗反應的過程，當 $J_{max}$ 下降，RuBP的再生即受到限制，碳的固定減緩(Long and Bernacchi, 2003);

Sharkey *et al.* 2007), 其表現受缺水抑制(圖 16)的趨勢相當類似於 $V_{cmax}$ , 緣於 $V_{cmax}$ 受到 $J_{max}$ 之影響。在 8/15, 恢復供水後 $J_{max}$ 仍然沒有復原完全, 與 $V_{cmax}$ 之不完全恢復狀況相類似, 二者具有不可分性 (Warren *et al.*, 2000)。



## 陸、結論

試驗的三種殼斗科樹種不論生長、形態及生理活性皆受到不同程度缺水逆境之影響，惟因樹種間的遺傳差異，致對缺水的反應也不全然相同，綜述如下。

### (一) 生長表現及葉形態變化

在缺水逆境下，苗木的高度及直徑之相對生長率皆顯著衰退，葉子也較為狹長，受害最深者為在嚴重缺水逆境持續 2 個月之森氏櫟，即其 SS 處理，苗木全部死亡。

### (二) 缺水逆境下之生理活性

在中度及重度水逆境下，氣孔導度( $g_s$ )、淨光合速率( $P_n$ )及螢光釋放均受到嚴重抑制。至於其受抑制之程度，因樹種而異，森氏櫟可耐受 1 個月左右的重度缺水，或是 2 個月以內的中度缺水，超過 2 個月的重度缺水將因光合作用停滯及呼吸作用上昇而導致苗木死亡。自氣孔導度而言，三樹種在受逆境處理後均有明顯下降之現象。至於光合作用系統各參數之表現，森氏櫟較其它二樹種敏感，顯示森氏櫟對土壤水勢之敏感度較高，長時間嚴重缺水的耐受性較低。三斗石櫟及狹葉櫟的  $P_n$ 、 $g_s$ 、及其 RGR 並未看出中度與重度缺水間的差異，中度缺水的程度已經使此二樹種氣孔完全關閉，葉綠素濃度下降及酵素活性減弱強烈妨礙光合作用對之進行，進而造成光合作用器官受強光之傷害，以及能量因之消耗，阻滯生長表現。

### (三) 逆境下之生理馴化

森氏櫟在本試驗的三樹種中，不僅受害最為嚴重，而且完全沒有馴化之表現。狹葉櫟受損程度輕於森氏櫟，並有較佳之生理調節，但仍未見有明顯之生理馴化。三斗石櫟之 MS 處理為本試驗中唯一呈現馴化跡象之處理，但仍未能推定苗木馴化之臨界水勢。

#### (四) 生理活性之恢復能力

試驗中三樹種各缺水處理在恢復供水後，其光合作用能力均有不同程度之恢復，然則受害較重者仍與對照組有顯著差異。各樹種之光合作用暗反應系統的表現，受抑制嚴重者在充分澆水 1 個月後仍未能完全恢復，顯示需要更長時間來修補。



## 柒、參考文獻

- 吳志昇。1999。台灣東部海岸山脈都蘭山之森林植群調查分析。國立台灣大學森林學研究所碩士論文。
- 呂福原、歐辰雄、呂金誠。1999。台灣樹木解說 (3)。行政院農業委員會。
- 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。
- 陳子英。1994。四種台灣紅樹林植物對光度與溫度之生理反應。中興大學森林系碩士論文。
- 陳玉峰。2006。物種生態誌(I)。台灣人文生態研究。8 (1): 1-190
- 廖國吟。2007。三種殼斗科樹苗在水逆境處理及恢復供水對生長、光合作用及葉綠素螢光表現之影響。國立台灣大學森林環境暨資源學系碩士論文。
- 劉棠瑞。1960。台灣木本植物圖誌。國立台灣大學農學院印行。
- 劉靜榆。1991。台灣大部沙裡仙溪集水區植群生態之研究 I 植群分析與森林演替之研究。國立台灣大學森林研究所碩士論文。
- Alves, A. A. C. and T. L. Setter. 2004. Response of Cassava leaf area expansion to water deficit: cell proliferation, cell expansion and delayed development. *Annals of Botany* 94: 605-613.
- Barnes, J. D., L. Balaguer, E. Manrique, S. Elvira and A. W. Davison. 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(2): 85-100.
- Bernacchi, C. J., A. R. Portis, H. Nakano, S. von Caemmerer S and S. P. Long. 2002. Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the

- determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis *in vivo*. *Plant Physiology*. 130 (4): 1992–1998.
- Bota, J., H. Medrano and J. Flexas. 2004. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress. *New Phytologist* 162: 671–681.
- Caemmerer, S. von. 2000. *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis*. CSIRO Publishing, Victoria, Australia, 165 pp.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2002. *Plant Physiology* (3<sup>rd</sup> ed). Sinauer Associates, Inc. USA, 690 pp.
- Chaves, M. M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42: 1–16.
- Collatz, J., P. J. Ferrar and R. O. Slatyer. 1976. Effects of water stress and differential hardening treatments on photosynthetic characteristics of a xeromorphic shrub, *Eucalyptus socialis*, F. Muell. *Oecologia* 23: 95–105.
- Colom, M. R. and C. Vazzana. 2003. Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping lovegrass plants. *Environmental and Experimental Botany* 49: 135–144.
- Damesin, C. and S. Rambal. 1995. Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytologist* 131: 159–167.
- Davies, W. J., F. Tardieu and C. L. Trejo. 1994. How do chemical signals work in plant that grow in drying soil? *Plant Physiology* 104: 309–314.
- Delínnocenti, E., L. Guidi, B Stevanovic, and F Navari. 2008. CO<sub>2</sub> fixation and chlorophyll a fluorescence in leaves of *Ramonda serbica* during a dehydration–rehydration cycle. *Journal of Plant Physiology*. 165 (7): 723–733.

- Demming-Adams, B. and W. W. Adams III. 1992. Photoprotection and other responses of plant to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43: 599–626.
- Farquhar, G. D., T. N. Buckley and J. M. Miller. 2002. Optimal stomatal regulation model and a biochemical model in explaining CO<sub>2</sub> exchange in field conditions. *Silva Fennica* 36: 625–637.
- Flaxus, J. and H. Medrano. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C<sub>3</sub> plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany* 89: 183–189.
- Flexas, J. and H. Medrano. 2002a. Drought inhibition of photosynthesis in C<sub>3</sub> plants: Stomatal and nonstomatal limitations revisited. *Annals of Botany* 89: 183–189.
- Flexas, J. and H. Medrano. 2002b. Energy dissipation in C<sub>3</sub> plants under drought. *Functional Plant Biology* 29: 1209–1215.
- Fort, C., F. Muller, P. Label, A. Granier and E. Dreyer. 1998. Stomatal conductance, growth and root signaling in *Betula pendula* seedlings subjected to partial drying. *Tree Physiology* 18: 769–776.
- Fotelli, M. N., K. M. Radoglou and H.-I.A. Constantinidou. 2000. Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiology* 20: 1065–1075.
- Fracheboud, Y. and J. Leipner. 2003. The application of chlorophyll fluorescence to study light, temperature, and drought stress. *in Practical Applications of Chlorophyll Fluorescence in Plant Biology* ed. by DeEll, J. R. and P. M. A. Toivonen. Kluwer Academic Publishers, Boston. P125-150.
- Francisco, J. J.-L., A. Escudero and S. Mediavilla. 2008. Ontogenetic changes in stomatal and biochemical limitations to photosynthesis of two co-occurring Mediterranean oaks differing in leaf life span. *Tree Physiology* 28: 367–374.

- Fredlund, D. G. and H. Rahardjo. 1993. Soil mechanics for unsaturated soils. John Wiley & Sons, Inc. New York, USA, 516 pp.
- Freitas, H. M. O. 1997. Drought. in Plant Ecophysiology ed. by Prasad. M. N. V. John Wiley & Sons. New York, USA, 542pp.
- Galmés, J., A. Abadia, H. Medrans, and J. Flexas. 2007. Photosynthesis and photoprotection responses to water stress in the wild-extinct plant *Lysimachia minoricensis*. Environmental and Experimental Botany 60:308–317.
- Garnier, E. 1992. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. Journal of Ecology 80: 665–675.
- Gutierrez, L., A. Casares, R. Sánchez-Tamés and J. Majada. 2002. Early growth, biomass allocation and physiology in three *Eucalyptus nitens* populations under different water regimes. Forestry 75: 139-148.
- Hall, D. O. and K. K. Rao. 1999. Photosynthesis. 6<sup>th</sup>. Cambridge University Press. UK.
- Heraud, P and J. Beardall. 2000. Changes in chlorophyll fluorescence during exposure of *Dunaliella tertiolecta* to UV radiation indicate a dynamic interaction between damage and repair processes. Photosynthesis Research 63(2): 123-134.
- Hillel, D. 1971. Soil and water: physical principles and processes. Academic Press, New York, USA, 288 pp.
- Hinckley, T. M., H. Richter and P. J. Schulte. 1991. Water Relations. in Physiology of Trees ed. By Raghavendra, A. S. John Wiley & Sons, Inc. New York, 509pp.
- Joffre, R., S. Rambal and C. Damesin. 1999. Functional attributes in Mediterranean-type ecosystems. In Pugnaire, F. I. And F. Valladares. (eds.) Handbook of Functional Plant Ecology Marcel Dekker, New York, USA, 347–380.
- Juárez-López, F. J., A. Escudero and S. Mediavilla. 2008. Ontogenetic changes in stomatal and biochemical limitations to photosynthesis of two co-occurring Mediterranean oaks differing in leaf life span. Tree Physiology 28: 367–374.



- Kato, M. C., K. Hikosaka, N. Hirotsu A. Makino and T. Hirose. 2003. The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms determines the rate of photoinactivation in photosystem II. *Plant and Cell Physiology* 44: 318-325.
- Kitao, M., T. T. Lei, T. Koile, H. Tobita and Y. Maruyama. 2006. Tradeoff between shade adaptation and mitigation of photoinhibition in leaves of *Quercus mongolica* and *Acer mona* acclimated to deep shade. *Tree Physiology* 26: 441-448.
- Kozlowski, T. T. and S. G. Pallardy. 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Botanical Review* 68(2): 270-334.
- Kramer, P. J. and J. S. Boyer. 1995. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press, New York, USA, 495pp.
- Krause, G. H. and E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis — the basics. *Annual Review of Plant Physiology* 42: 313-349.
- Kurasová I., M. Čajánek, J. Kalina and V. Špunda. 2000. Analysis of qualitative contribution of assimilatory and non-assimilatory de-excitation processes to adaptation of photosynthetic apparatus of barley plants to high irradiance. *Photosynthetica* 38 (4): 513-519.
- Larcher, W. 2002. *Physiologia Plant Ecology*. Springer, New York, USA. 506pp.
- Letts, M. G., Colleen A. P., D. R. E. Johnson And S. B. Rood. 2008. Seasonal photosynthetic gas exchange and leaf reflectance characteristics of male and female cottonwoods in a riparian woodland. *Tree Physiology* 28 (7): 1037–1408.
- Leverenz, J. W., G. Oquist and G. Wingsle. 1992. Photosynthesis and photoinhibition in leaves of chlorophyll b-less barley in relation to absorbed light. *Physiologia Plantarum* 85: 495-502.
- Lichtenthaler, H. K., C. Buschmann and M. Knapp. 2005. How to correctly determine the different chlorophyll fluorescence parameters and the chlorophyll fluorescence

- decrease ratio  $R_{Fd}$  of leaves with the PAM fluorometer. *Photosynthetica* 43 (3): 379-393
- Long, S. P. and C. J. Bernacchi. 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany* 392:2393-2401.
- Long, S. P. and J-E. Hällgren. 1993. Measurement of CO<sub>2</sub> assimilation by plants in the field and laboratory. In: Hall DO, Scurlock JMO, Bolhar-Nordenkampf HR, Leegood RC, Long SP, eds. *Photosynthesis and productivity in a changing environment: a field and laboratory manual*. London: Chapman and Hall, 129–167.
- Long, S. P., P. K. Farage and R. L. Garcia. 1996. Measurement of leaf and canopy photosynthetic CO<sub>2</sub> exchange in the field. *Journal of Experimental Botany* 47: 1629–1642.
- Loreto, F., P. C. Harley, G. D. Marco and T. D. Sharkey. 1992. Estimation of mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> flux by three different methods. *Plant Physiology* 98, 1437–1443.
- Manes F., M. Vitale, E. Donato, M. Giannini, and G. Puppi. 2006. Different ability of three Mediterranean oak species to tolerate progressive water stress. *Photosynthetica* 44 (3): 387-393.
- Marshall, J. G. and E. B. Dumbroff. 1999. Turgor regulation via cell wall adjustment in white spruce. *Plant Physiology* 119:313-319.
- Martinez-Ferri, E, E. Manrique, F. Valladares and L. Balaguer. 2004. Winter Photoinhibition in the field involves different processes in four co-occurring Mediterranean tree species. *Tree Physiology* 24: 981–990.
- Maxwell, K. and G. N. Johnson. 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51(345): 659-668.

- Medrano, H., J. M. Escalona, J. Bota, J. Gulías and J. Flexas. 2002. Regulation of photosynthesis of C<sub>3</sub> plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany* 89: 895-905.
- Müller, P., X. P. Li and K. K. Niyogi. 2001. Non-photochemical quenching - a response to excess light energy. *Plant Physiology* 125: 1558-1566.
- Murchie, E. H. and P. Horton. 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant Cell and Environment* 20: 438-448.
- Niyogi, K. K. 1999. Photoprotection revisited: Genetic and molecular approaches. *Annual Review of Plant Physiology* 50: 333-359.
- Or, D. and J. M. Wraith. 1999. A new soil matric potential sensor based on time domain reflectometry. *Water Resources Research* 35: 3399-3407.
- Ottander, C., D. Campbell and G. Öquist. 1995. Seasonal changes in photosystem II organization and pigment composition in *Pinus sylvestris*. *Planta* 197: 176-183.
- Pieters, A. J. and S. El Souki. 2005. Effects of drought during grain filling on PSII activity in rice. *Journal of Plant Physiology* 162: 903-911.
- Pukacki, P. M. and E. Kamińska-Rożek. 2005. Effect of drought stress on chlorophyll a fluorescence and electrical admittance of shoots in Norway spruce seedling. *Tree* 19:539-544.
- Roháček, K. 2002. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica* 40 (1): 13-29.
- Roháček, K. and M. Barták. 1999. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some applications. *Photosynthetica* 37 (3): 339-363.
- Rosenqvist, E. and O. V. Kooten. 2003. Chlorophyll fluorescence: a general description and nomenclature. *in* Practical Applications of Chlorophyll Fluorescence in Plant

Biology ed. by DeEll, J. R. and P. M. A. Toivonen. Kluwer Academic Publishers, Boston, USA, p31-78.

Sánchez-Rodríguez, J., R. Martínez-Carrasco and P. Pérez. 1997. Photosynthetic electron transport and carbon-reduction-cycle enzyme activities under long-term drought stress in *Casuarina equisetifolia* Forst. & Forst. *Photosynthesis Research* 52 (3): 255–262.

Sharkey, T. D., C. J. Bernacchi, G. D. Farquhar and E. L. Singsaas. 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curve for C<sub>3</sub> leaves. *Plant, Cell and Environment* 30: 1350–1040.

Stedle, E. 2000. Water uptake by roots: effects of water deficit. *Journal of Experimental Botany* 51 (350): 1531-1542.

Štroch, M., M. Cajanek, J. Kalina, and V. Spunda. 2004. Regulation of the excitation energy utilization in the photosynthetic apparatus of chlorine f2 barley mutant grown under different irradiances. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 75: 41-50.

Taiz, L. and E. Zeiger. 2002. *Plant Physiology* (3<sup>rd</sup> ed). Sinauer Associates, Inc., USA, 690 pp.

Tambussi, E. A., J. Casadesus, S. Munné-Bosch and J. L. Arous. 2002.

Photoprotection in water-stressed plants of durum wheat (*Triticum turgidum* var. *durum*): changes in chlorophyll fluorescence, spectral signature and photosynthetic pigments. *Functional Plant Biology* 29: 35–44.

Tardieu, F. and C. Granier. 2000. Quantitative analysis of cell division in leaves: methods, developmental patterns and effects of environmental conditions. *Plant Molecular Biology* 43: 555–567.

Tezara, W., V. J. Mitchell, S. D. Driscoll and D. W. Lawlor. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401: 914–917.

Topp, G. C., J. L. Davies and A. P. Annan. 1980. Electromagnetic determination of soil water content measurements in coaxial transmission lines. *Water Resources Research* 16: 574-583.

Vertucci, C. W., J. L. Ellenson and A. C. Leopold. 1985. Chlorophyll fluorescence characteristics associated with hydration level in pea cotyledons. *Plant Physiology* 79: 248-252.

Warren, C. R., M. A. Adams and Z. Chen. 2000. Is photosynthesis related to the concentrations of nitrogen and Rubisco in leaves of Australian native plants. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 407-416.

White, A. J. and C. Critchley. 1999. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research* 59: 63-72.

