

國立臺灣大學生物資源暨農學院農藝學系碩士論文



Department of Agronomy

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

溫度誘導光抑制對麻瘋樹幼苗光生理指標之影響

The effects of temperature-induced  
photoinhibition on photophysiology indexes  
of *Jatropha curcas* L.

研究生：林柏齡 (Po-Ling Lin)

指導教授：黃文達 博士 (Dr. Wen-Dar Huang)

楊棋明 博士 (Dr. Chi-Ming Yang)

中華民國 102 年 7 月

July, 2013



## 誌謝

論文的完成，首先要感謝黃文達老師、楊棋明老師，在實驗架構及論文撰寫給予我最踏實的建議，同時也謝謝張新軒老師、常玉強老師、王淑珍老師、林順福老師、鄭誠漢技正、黃秀鳳技士適時的鼓勵，使我能順利的在兩年內完成碩士畢業的目標。

碩士班的求學生涯中，特別要感謝黃文達老師及楊棋明老師專業又耐心的指導，兩位老師幽默風趣又實事求是的科學家混搭風格，無論在實驗上或日常生活，都啟發我看待許多事情的不同角度，有時對於實驗的深度及廣度，都仰賴兩位老師的當頭棒喝。此外，要感謝皇家光生理實驗室的大總管盟元學長、執行長昶彰學長、常來串場的群山學長總是給予實驗各方面的協助，Robert 家的紅酒牛排聚餐始終令人懷念，到了碩二快結束才發現原來是同學的美女助理啟元，而另外三個碩二夥伴，元慶、傑君、流水更是我修課及平日無聊時不可或缺的心靈調劑品，使我碩班生涯充滿愉悅，可愛的 Amber、雅臻、秋月學姊則讓 405 休息室彷彿成為了人間福地，還有不知道是要坐在 308 還是 405 的哥德風芷陶學妹，以及 meeting 時才相聚的學弟妹奎廷、怡夙，總之，謝謝實驗室大家陪伴我度過充實的碩班生活。

最後，感謝一直陪我吃午餐的龐靖，以及始終在背後支持我的女友佳容，還有總是忙碌的母親及哥哥，謝謝你們總是給我最豐富的關懷。



## 摘要

麻瘋樹 (*Jatropha curcas* L.)，為目前世界上認為最具開發潛力之新興能源作物，為大戟科麻瘋樹屬落葉灌木或小喬木，性喜光，原產熱帶美洲，今廣泛分佈在亞洲、非洲之熱帶及亞熱帶地區，因此冬季與早春低溫仍會抑制其生長與發育。為了瞭解麻瘋樹在不同溫度下受光抑制脅迫之生理反應，本論文以麻瘋樹扦插繁殖幼苗為材料，研擬步驟，逐一探討，包括調查低溫寒害對麻瘋樹色素合成與植生相關指數之影響；探討不同溫度強光脅迫下，對麻瘋樹螢光相關參數、光化學反射指數以及植生指數之影響；另探討高低溫持續期與強光脅迫對麻瘋樹光生理指標之影響。

結果顯示低溫寒害造成麻瘋樹葉片老化，葉色由綠轉黃而褐，葉片葉綠素及類胡蘿蔔素(Car)含量逐漸減少。反射光譜顯示葉片寒害過程中，可見光波段反射率呈現增加，而近紅外光波段反射率呈現減少的趨勢。以近紅外光波段如750 nm反射率與紅光臨界705 nm反射率來計算植生指數，並與葉片葉綠素含量進行迴歸分析，可得到葉綠素含量估算模式( $R^2 > 0.9$ )；以531、570 nm反射率計算光反射指數PRI則與Car含量有顯著相關( $R^2 > 0.85$ )。

麻瘋樹幼株在不同溫度處理後強光脅迫下，除外觀表現差異，在葉片反射光譜上亦有明顯變化，如綠光波段與近紅外光、光生理指數等；另一方面，葉片之葉綠素螢光(chlorophyll fluorescence)，亦可反應植株當時的生理狀態。本研究進行麻瘋樹幼株不同溫度試驗 (7、14、21、28、35、42°C)，處理24小時後測定以反射光譜計算常態化差異植生指數(NDVI, normalized difference vegetation index)、並於1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPF光強照光前、後計算光化學反射指數(PRI, photo-chemical reflectance index)及葉綠素螢光，以期瞭解麻瘋樹於不同溫度下其光生理指標之變化。試驗結果顯示，不同溫度處理下其NDVI值約為0.7~0.8，無顯著差異；而42°C高溫處理組，照光前PSII最大光化學潛能(Fv/Fm)、 $\Phi\text{PSII}$ 、ETR、qP與PRI值均顯著下降，NPQ值顯著上升，其中PSII最大光化學潛能下降幅度更達40~50%，而7°C



低溫處理組各螢光參數在照光後的趨勢大致與42°C相似。高低溫持續期後強光脅迫實驗則延續前項不同溫度實驗，將7、42°C處理天數持續期改為1、2、3天，並測量葉綠素螢光參數、光飽和曲線參數、手持式光生理指數，結果顯示，三天內NDVI值皆無差異，三天內照光前後PRI值變動量以42°C較多，7°C的淨同化速率(Pn)在第二天即近於0，而42°C則在第三天才顯著下降，整體表現以42°C之耐受性較高，又綠素螢光之 $\Phi$ PSII和Pn有高度相關性( $R^2 > 0.754$ ,  $P < 0.0001$ )。

總結本研究顯示利用反射光譜計算植生指數及光化學反射指數，非破壞性地估算麻瘋樹葉片葉綠素、類胡蘿蔔素含量之變化，為有效可行的方法，並且以迅速又方便的葉綠素螢光亦可代表淨同化速率(Pn)變化趨勢，進而快速監測麻瘋樹在不同溫度環境之生理狀況。



## Summary

Physic nut (*Jatropha curcas* L.) is one of the main crops which could provide biodiesel as an energy crop. It originates from tropical America and widely distributes in tropical and subtropical areas of Asia and Africa. Low temperatures in winter and early spring will inhibit the growth and development of physic nut. To understand the physiological responses such as photoinhibition of physic nut at different temperatures with high light intensity, cut stems of physic nut were used for propagation in this research.

First, the pigment contents and the reflectance spectral properties of yellowing leaves subjected to winter cold stress. Second, chlorophyll fluorescence, photochemical reflectance index and vegetation index at different temperatures with high light intensity were evaluated. Third, photo-physiological indexes of young plants of physic nut treated at 7 or 42°C for 1, 2 and 3 days was tested.

In the first experiment, the regression analysis of pigment contents and vegetation indexes by spectral reflectance was applied. When the leaves were senescent and yellow, the Chl and Car contents decreased significantly with the yellowing levels. The reflectance spectra showed that the reflectance of visible band was increased and the reflectance of NIR band was decreased. The normalized difference vegetation index (NDVI) was calculated by reflectance at 705 nm and 750 nm and significantly correlated with Chl concentrations (correlation  $R^2 > 0.9$ ). The photo-chemical reflectance index (PRI) was calculated by reflectance at 531 nm and 570 nm and significantly correlated with Car concentrations (correlation  $R^2 > 0.85$ ).

Second, the young plants of physic nut under different temperatures with high light



intensity would show different morphologies, photo-physiological index, reflectance spectral properties, and chlorophyll fluorescence also could represent different physiological status. In this study the physic nut plants were treated in dark environment at 7,14,21,28,35 and 42°C for one day. The NDVI calculated by reflectance spectra showed no difference between all temperature treatments with the values between 0.7 to 0.8. The PRI calculated by reflectance spectra and chlorophyll fluorescence were measured before and after 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light treatment. The results showed that levels of Fv/Fm,  $\Phi\text{PSII}$ , ETR, qP and PRI decreased, and NPQ increased significantly at 42°C before light treatment. Levels of Fv/Fm were decreased significantly to 40 to 50%. The trend of chlorophyll fluorescence of physic nut at 7°C under 1,800 PPFD equals to those tested at 42°C.

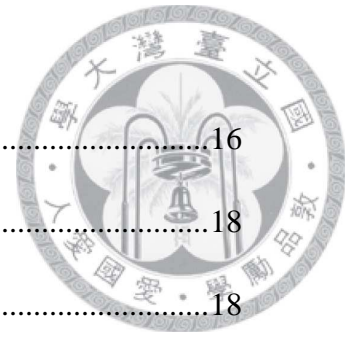
Third, young plants of physic nut were tested at 7 or 42°C treatment for 1,2 and 3 days. The results showed that NDVI had no difference between all temperatures and day durations. The PRI variation before and after illumination were higher in the 42°C treatment for 1,2 and 3 days than those in the 7°C treatments. The net CO<sub>2</sub> assimilation rate (Pn) approached zero at 7°C for the second day, and the Pn decreased significantly at 42°C for the third day. Physic nut was more tolerant at 42°C than 7°C. The  $\Phi\text{PSII}$  of chlorophyll fluorescence was significantly correlated with Pn ( $R^2 > 0.754$ ,  $P < 0.0001$ ).

From the results, we could use the NDVI and PRI, calculated by reflectance spectra, to estimate the contents of Chl and Car in the young plants of physic nut. We could also quickly monitor the physiological status of physic nut plants at different temperatures by the levels of chlorophyll fluorescence for the high correlation between  $\Phi\text{PSII}$  and Pn.



# 目錄

口試委員會審定書 .....	#
誌謝 .....	i
摘要 .....	ii
Summary.....	iv
目錄 .....	vi
圖目錄 .....	viii
表目錄 .....	xi
<b>第一章 前言 .....</b>	<b>1</b>
<b>第二章 材料與方法 .....</b>	<b>4</b>
一、低溫寒害對麻瘋樹幼苗之影響.....	4
二、不同溫度後強光脅迫之影響.....	4
三、高、低溫持續期後強光脅迫之影響.....	5
四、分析方法.....	5
<b>第三章 結果 .....</b>	<b>9</b>
一、 低溫寒害對麻瘋樹幼苗之影響 .....	9
(一)葉綠素生合成崩解途徑產物 .....	9
(二)葉片反射光譜 .....	11
二、 不同溫度後強光脅迫之影響 .....	14
(一)葉綠素螢光參數 .....	14



(二) 葉片反射光譜 .....	16
三、 高、低溫後強光脅迫之影響 .....	18
(一) 葉綠素螢光參數 .....	18
(二) 光生理指標 .....	20
(三) 光飽和曲線參數 .....	20
<b>第四章 討論 .....</b>	<b>24</b>
<b>第五章 總論與展望 .....</b>	<b>33</b>
<b>第六章 參考文獻 .....</b>	<b>34</b>





## 圖目錄

圖 1. 癩瘋樹生長環境。 .....	41
圖 2. 冬季低溫寒害實驗癩瘋樹五種不同黃化程度葉片。 .....	42
圖 3. 冬季低溫寒害對癩瘋樹不同黃化程度葉片葉綠素 a、b 含量及比例之影響。 .....	43
圖 4. 冬季低溫寒害對癩瘋樹不同黃化程度葉片 PPIX、MGPP、Pchl <sub>ide</sub> 含量及吡啉 百分比之影響。 .....	44
圖 5. 冬季低溫寒害對癩瘋樹不同黃化程度葉片脫鎂葉綠素 a、b 含量及比例之影 響。 .....	45
圖 6. 冬季低溫寒害對癩瘋樹不同黃化程度葉片脫植醇葉綠素 a、b 含量及比例之 影響。 .....	46
圖 7. 冬季低溫寒害對癩瘋樹不同黃化程度葉片脫鎂葉綠素/脫植醇葉綠素比例之 影響。 .....	47
圖 8. 冬季低溫寒害對癩瘋樹不同黃化程度葉片含植醇與脫植醇色素含量與比例 之影響。 .....	48
圖 9. 冬季低溫寒害對癩瘋樹不同黃化程度葉片類胡蘿蔔素含量、類胡蘿蔔素/葉 綠素比例之影響。 .....	49
圖 10. 冬季低溫寒害對癩瘋樹不同黃化程度葉片極性、非極性類胡蘿蔔素含量與比 例之影響。 .....	50
圖 11. 冬季低溫寒害對癩瘋樹不同黃化程度葉片反射光譜特性之影響。 .....	51

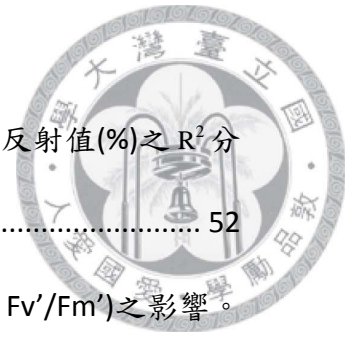
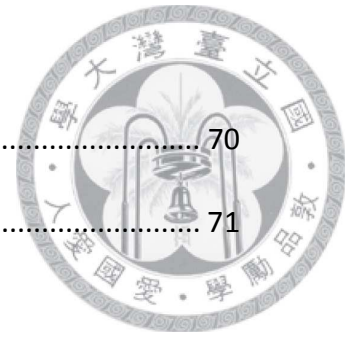


圖 12. 痲瘋樹冬季低溫寒害實驗葉綠素及類胡蘿蔔素對原始光譜反射值(%)之 $R^2$ 分析。 .....	52
圖 13. 不同溫度強光脅迫對痲瘋樹 PSII 最大光化學潛能( $F_v/F_m$ OR $F_v'/F_m'$ )之影響。 .....	53
圖 14. 不同溫度強光脅迫對痲瘋樹 PSII 光化學消散(qP)之影響。 .....	54
圖 15. 不同溫度強光脅迫對痲瘋樹 PSII 實際光量子效能( $\Phi_{PSII}$ )之影響。 .....	55
圖 16. 不同溫度強光脅迫對痲瘋樹 PSII 相對電子傳遞速率(ETR)之影響。 .....	56
圖 17. 不同溫度強光脅迫對痲瘋樹 PSII 非光化學消散(NPQ)之影響。 .....	57
圖 18. 不同溫度強光脅迫對痲瘋樹葉片反射光譜特性之影響。 .....	58
圖 19. 不同溫度或高低溫持續期對痲瘋樹植生指數 $NDVI_{740\ 660}$ 之影響。 .....	59
圖 20. 不同溫度強光脅迫對痲瘋樹光化學反射指數 PRI 及 $\Delta PRI$ 之影響。 .....	60
圖 21. 高低溫持續期後強光脅迫對痲瘋樹 PSII 最大光化學潛能( $F_v/F_m$ OR $F_v'/F_m'$ )之影響。 .....	61
圖 22. 高低溫持續期後強光脅迫對痲瘋樹 PSII 光化學消散(qP)之影響。 .....	62
圖 23. 高低溫持續期後強光脅迫對痲瘋樹 PSII 實際光量子效能( $\Phi_{PSII}$ )之影響。 .....	63
圖 24. 高低溫持續期後強光脅迫對痲瘋樹 PSII 相對電子傳遞速率(ETR)之影響。 .....	64
圖 25. 高低溫持續期後強光脅迫對痲瘋樹 PSII 非光化學消散(NPQ)之影響。 .....	65
圖 26. 高低溫持續期對痲瘋樹植生指數 $NDVI_{740\ 660}$ 之影響。 .....	66
圖 27. 高低溫持續期後強光脅迫對痲瘋樹光化學反射指數 PRI 及 $\Delta PRI$ 之影響。 .....	67
圖 28. 高低溫持續期對痲瘋樹淨同化速率( $P_n$ )之影響。 .....	68
圖 29. 高低溫持續期對痲瘋樹蒸散速率( $T_r$ )之影響。 .....	69

圖 30. 高低溫持續期對麻瘋樹氣孔導度(g<sub>s</sub>)之影響。..... 70

圖 31. 高低溫持續期對麻瘋樹葉肉細胞內 CO<sub>2</sub> 濃度(C<sub>i</sub>)之影響。..... 71





## 表目錄

表 1. 常用植生指數及光化學反射指數公式及波長。.....	72
表 2. 冬季低溫寒害麻瘋樹植生指數與色素之 $R^2$ 分析。.....	73
表 3. 麻瘋樹不同溫度強光脅迫在特定波長之反射值(R%)。.....	74
表 4. 不同溫度強光脅迫對麻瘋樹植生指數與葉綠素螢光參數之 $R^2$ 影響。.....	75
表 5. 高低溫持續期後強光脅迫對麻瘋樹植生指數與葉綠素螢光參數之 $R^2$ 影響。 .....	76
表 6. 高低溫持續期後強光脅迫對麻瘋樹光飽和曲線參數與葉綠素螢光參數之 $R^2$ 影響。 .....	77



## 第一章 前言

日光是光合作用的能量來源，植物利用光能固定CO<sub>2</sub>以行暗反應與其他光合作用相關的合成反應 (Taiz *et al.*, 2002)。光合色素主要由葉綠素a (chlorophyll a; Chl a)、葉綠素b (chlorophyll b; Chl b) 及類胡蘿蔔素 (carotenoid; Car) 等組成，其中Chl a、Chl b為吸收及傳遞紅、藍光，而Car除吸收藍光外，亦有將多餘光能消散之作用。

照射到葉片的光能大部分會被Chl a、b吸收，少部分由葉片反射或穿透而流失。Chl a、b吸收光能後，能量由基態 (ground state) 轉變為激發態 (excited states)，而Chl將能量傳遞至反應中心 (reaction center) 而恢復為基態，過程中能量轉換可能之路徑：(1)光合作用，在此以光化學消散 (photochemical quenching) (Demmig-Adams and Adams, 1996) 表示；(2)非光化學消散 (Non-photochemical quenching; NPQ)，過多光能以熱的形式消散；(3)螢光放射，約3至5%能量由植株自體螢光放射消散。過多光能若未能及時消散，則PSII (photosystem II) 會有嚴重的光抑制和光傷害反應，例如產生有害的活化氧族 (reactive oxygen species; ROS)，造成光合器官損傷 (Niyogi, 1999)、脂質過氧化等影響。

植物為防止過剩光能的傷害，其光合器官發展了多種防禦機制，其中主要的三種防禦機制為：(1)葉黃素循環 (Pfündel and Bilger, 1994; Demmig-Adams and Adams, 1996) 可將PSII的過量光能以熱消散 (xanthophyll cycle)；(2) water-water cycle，即葉綠體內酵素性和非酵素性抗氧化物組成的 Mehler-peroxidase 路徑上之非同化性光合作用的電子傳遞；(3)光呼吸作用 (photorespiration)。另外如抗氧化酵素 catalase (CAT)、ascorbate peroxidase (APX)及 superoxide dismutase (SOD)三者活性可有效去除逆境下產生的活化氧族(ROS)，以避免光合作用系統之破壞。

葉黃素循環係植株在過量光照下，造成葉綠體類囊膜內H<sup>+</sup>累積，而後Ascorbate (AsA)協助活化葉綠體類囊膜之葉黃素去環氧化酶(violaxanthin de-epoxidase; VDE)，促使雙環氧的紫黃素 (violaxanthin; V) 逐步去環氧化，形成單環氧的花藥黃素 (antheraxanthin; A)，再轉變為無環氧的的玉米黃素(zeaxanthin; Z)的反應



過程(Demmig -Adams, 2003)。葉黃素循環中三種色素的含量和比值，常用  $(A + Z) / (V + A + Z)$  或  $(A + 2Z) / (V + A + Z)$  來表示葉黃素循環中的去環氧化程度 (de-epoxidation index ; DEI)，通常植株遇到過強光能會使葉黃素循環消散過剩光能的程度上升，此時葉黃素循環的去環氧化程度亦較高，故推論得  $(A + Z) / (V + A + Z)$  與NPQ 常有顯著正相關 (Havaux *et al.*, 2000)。而葉黃素循環間V、A、Z的轉換，可由葉片反射光譜的531 nm 波段及以570 nm為背景值計算之光化學反射指數 (photochemical reflectance index ; PRI) 的變動值加以偵測(Gamon *et al.*,1997)。研究報告指出，在不同季節及光環境下PRI 與葉綠素螢光係數，如Fv/Fm (Winkel 等, 2002)、 $\Phi$ PSII、ETR(Stylinski *et al.*,2002)、NPQ (Guo and Cao, 2004)間有顯著相關，並皆可敏感偵測。由 $\delta$ PRI(暗馴化或清晨PRI值減照光後PRI值)估算葉黃素循環的變化量，可以得到不同光強對葉黃素循環的影響趨勢(Weng *et al.*,2006)。

Water-water cycle 的作用不只是清除  $O_2^-$  和  $H_2O_2$ ，並且會利用調控  $H^+$  使得類囊膜的 pH 值降低，激化葉黃素循環的去環氧作用，增加  $(A + Z) / (V + A + Z)$  比例(DEI)來促進植株散熱(Asada, 1999)。water-water cycle 除了幫助 PSII 散失過量光能外，亦調控 ATP 到 NADPH 等光產物的還原比例 (Naoki *et al.*, 2004)。

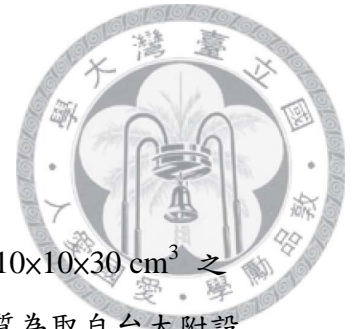
當植株處於不利生長之環境時，其體內色素含量及分佈會受到影響。許多光譜衍生植生指數如NDVI被證實可用來估算植物體內的葉綠素含量(Yoder and Waring, 1994; Maxwell and Johnson, 2000 ; Lamb *et al.*,2002 ; Zarco-Tejada *et al.*,2003 ; 許, 2003 ; 江, 2007)；而一次微分光譜則可看出不同生長條件，如氮素造成植株的光譜差異性(Kochubey and Kazantsev,2007)。此外，缺乏其他營養元素對植株的影響，亦可由反射光譜的變動而觀察(Kochubey *et al.*,1990; Filella *et al.*,1995)

葉綠素螢光的ETR、qP等和光飽和曲線參數的淨光合作用速率(  $CO_2$  assimilation rate; Pn)亦有顯著相關(姚 等, 2007)。因此，可利用葉綠素螢光、反射光譜等快速、非破壞性且高靈敏度的偵測方式，追蹤各種環境逆境對植物的光抑制程度、光合作用相關指標之影響變化。



麻瘋樹 (*Jatropha curcas* L.; physic nut) 為大戟科麻瘋樹屬，落葉灌木或小喬木。性喜光，屬熱帶植物，原產熱帶美洲，今廣泛分佈在亞洲、非洲熱帶及亞熱帶地區。聯合國認為種植麻瘋樹可改善或增進第三世界地區人民的福祉，並建議將之列為碳吸存造林樹種，且其種子油脂可作為生質柴油料源，播種後一年開始產果實，生產壽命可長達40-50年(Kumar *et al.*, 2011)。其根系發達，可在條件惡劣、少雨的土地生長，為近年非糧食作物開發生質柴油的主流作物。

不同逆境處理對於麻瘋樹(如高溫、低溫、淹水、鹽害、鹽熱、乾旱及乾熱)所引起之生理生化反應不盡相同。與高溫逆境相比，乾旱更會影響麻瘋樹光合系統II (PSII)的活性，其葉部的二氧化碳同化速率 ( $P_n$ )、氣孔導度 ( $G_s$ )皆顯著下降，並且亦造成更嚴重的光生理傷害如脂質過氧化等(Silva *et al.*, 2010)。而溫度低於18°C時麻瘋樹葉片生長即會開始趨緩且枯黃掉葉(Matós *et al.*, 2012)。本研究以麻瘋樹幼株為研究材料，探討其在台灣冬季低溫之光生理變化，以及了解其在不同溫度、高低溫下強光脅迫之光生理表現，並利用反射光譜、葉綠素螢光等方式快速偵測。



## 第二章 材料與方法

本研究以麻瘋樹為試驗材料(圖1)，於2012年4月單本插植於 $10 \times 10 \times 30 \text{ cm}^3$ 之盆鉢後置於台大農場溫室(各插植苗皆自同一母株繁殖)，栽培介質為取自台大附設農場之田土，並施用肥料 $\text{N}:\text{P}_2\text{O}_5:\text{K}_2\text{O} = 0.1:0.2:0.3 \text{ g/盆}$ ；生長期間每日供應水分 $100 \text{ ml/盆}$ ，生長至12月進行低溫寒害實驗，而後麻瘋樹植株全株落葉，隔年3月起新葉生長，5月再進行不同溫度強光脅迫實驗及高低溫強光脅迫實驗。

### 一、低溫寒害對麻瘋樹幼苗之影響

#### (一)處理前環境

麻瘋樹插植苗置於台大農場溫室生長，此時為台灣冬季12月，臺大環境平均溫度約 $17.8^\circ\text{C}$ ，相對濕度平均65%，最大光照約 $800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD，每日日照時間約9.5小時。

#### (二)長期低溫誘導葉片老化處理

當氣溫低於 $18^\circ\text{C}$ ，麻瘋樹葉片生長速率變緩，並發生葉片黃化脫落現象(Matoss等,2012)；依葉片枯黃褐化程度分為五等級，level 1 為翠綠程度高的黃化初期健康葉片，至 level 5 則為完全枯黃葉(圖 2)，實驗先測定葉綠素生合成崩解途徑產物含量，後測定 400-800nm 反射光譜並計算衍生之光生理指標，包括常態化差異植生指數(normalized difference vegetation index；NDVI)、簡易植生指數(simple ratio vegetation index；SRVI)、光化學反射指數(photo-reflectance index；PRI)。

### 二、不同溫度後強光脅迫之影響

#### (一)處理前環境

過冬後新葉生長之麻瘋樹插植苗置於台大農場溫室生長，此時為台灣春、夏季5月，平均溫度 $28^\circ\text{C}$ ，相對濕度平均75%，最大光照約 $1,100 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD，每日日照時間約12小時。





## (二)不同溫度級距試驗

溫度分為 7、14、21、28、35、42°C 共 6 組，以生長箱控溫做 24 小時黑暗溫度處理，再暗馴化 30 分鐘後測定光生理指標之葉綠素螢光 PAM，並測定 400-900 nm 反射光譜及衍生之光生理指標，包括常態化差異植生指數 NDVI、簡易植生指數 SRVI、光化學反射指數 PRI。測量取樣點為每處理至少 3 株，每株 1 葉(由莖頂向下第 5 片完全展開葉)，每葉 1 至 3 點；而照光 ( $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 10 分鐘) 後測定項目除 NDVI 未做，其餘測量參數同暗馴化。

## 三、高、低溫持續期後強光脅迫之影響

### (一)處理前環境

與前項不同溫度級距試驗前之環境相同。

### (二)高或低溫持續期後強光脅迫試驗：

實驗組分別為 7°C 1 天、7°C 2 天、7°C 3 天、42°C 1 天、42°C 2 天組、42°C 3 天共 6 組，並以 28°C 1 天為對照組；以生長箱控溫做黑暗溫度處理，實驗材料分兩批測定，第一批未暗馴化而直接操作 Licor-6400 測定光飽和曲線參數，測量取樣點為每處理至少 2 株，每株 1 葉，每葉 1 點；第二批材料分別在暗馴化 30 分鐘後及照  $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 強光 10 分鐘後測定光生理指標之葉綠素螢光 PAM，並以手持式常態化差異植生指數計 PlantPen NDVI 300 測得植生指數  $\text{NDVI}_{740\ 660}$ ，以及手持式光化學反射指數計 PlantPen PRI 200 測得光化學反射指數  $\text{PRI}_{531\ 570}$ ，測量取樣點為每處理至少 3 株，每株 1 葉(由莖頂向下第五片完全展開葉)。

## 四、分析方法

### (一)葉綠素合成崩解途徑產物

癩瘋樹樣品以液態氮急速冷凍，再以研鉢磨成細粉後進行冷凍乾燥，並根據 Yang 等(1998)所建立之方法進行測定，其步驟簡述如下：



### 1、葉綠素(Chl)及類胡蘿蔔素(Car)的測定

秤取0.01 g 樣品細粉，以80%丙酮(acetone)萃取色素，在4,500 rpm 離心5 分鐘，取上清液，以Hitachi U-2000 分光光度計(spectrophotometer)測定 $A_{663.6}$ 、 $A_{646.6}$ 、 $A_{440.5}$ 的吸收值。三者分別為Chl a、Chl b 及Car 的強吸收處。依據Porra 等(1989)的公式計算Chl a 與Chl b 的含量；以Holm (1954)的方法計算Car 的含量。

### 2、不同極性崩解物的分離

以同體積正己烷(n-hexane)與前述丙酮萃取液混合，以震盪器激烈混合後靜置，直到明顯分層。此時上層為極性較弱的正己烷層，下層為極性較強的丙酮層，分別含不同極性的各類色素。

### 3、含植醇或酯化色素(phytylated or esterified pigments)的測定

取前段所處理過程之正己烷上層液測 $A_{661}$ 的吸收值，此為含植醇色素的綜合吸收值(Shioi and Sasa, 1986)。

### 4、脫植醇或未酯化色素(dephytylated or nonesterified pigments)的測定

取下層液丙酮層測 $A_{666}$ 的吸收值，此即為脫植醇色素之吸收值(Shioi and Sasa, 1986)。

### 5、PPIX、MGPP及Pchl<sub>id</sub>e的測定

丙酮層的 $A_{575}$ 、 $A_{590}$ 、 $A_{628}$ 之吸收值分別是PPIX、MGPP 及Pchl<sub>id</sub>e 的吸收值，以Kahn 等(1976)之公式計算其濃度。

### 6、Chlide a及Chlide b的測定

丙酮層的 $A_{667}$ 及 $A_{650}$ 分別是已脫植醇的Chlide a及Chlide b 之吸收值，其計算公式是根據測定chlorophyllase活性的方法(McFeeters *et al.*, 1971)。該方法以測定生成物Chlide a及Chlide b的吸收值後利用Beer-Lamb公式換算出兩生成物的莫耳濃度。



## 7、MP Car的測定

丙酮層的 $A_{440.5}$ 是相對極性較大的類胡蘿蔔素(MP Car)之吸收值，再利用 Holm (1954)及Porra (1989)等的方法計算MP Car的含量。

## 8、LP Car的測定

將正己烷層液體以氮氣吹乾後，以80%丙酮充分溶解並加25  $\mu$ L的12.5% HCl 破壞 Chl 後，測定  $A_{665.4}$ 、 $A_{653.4}$  及  $A_{470}$  的吸收值。 $A_{665.4}$ 、 $A_{653.4}$  分別是未脫植醇的 Phe a 及 Phe b 的吸收值，亦利用公式換算出兩物的莫耳濃度。 $A_{470}$  是相對極性較小的類胡蘿蔔素(LP Car)之吸收值(Lichtenthaler, 1987)。

### (二)常態化差異植生指數 NDVI

以配備積分球(integrating sphere)套件 Hitachi U-3010 光譜儀(spectrophotometer) 測定取得 400 至 800 nm 波長之反射光譜，進而計算常態化差異植生指數， $NDVI=(R_{NIR}-R_{red})/(R_{NIR}+R_{red})$ ；或以手持式常態化差異植生指數計 PlantPen NDVI 300(PSI, Drasov, Czech)直接夾取葉片得讀值。

### (三)光化學反射指數 PRI

以配備積分球(integrating sphere)套件 Hitachi U-3010 光譜儀(spectrophotometer) 測定取得 400 至 800 nm 波長之反射光譜，並計算光化學反射指數， $PRI = (R_{531}-R_{570})/(R_{531}+R_{570})$ ；或以手持式光化學反射指數計 PlantPen PRI 200 (PSI, Drasov, Czech) 直接夾取葉片得讀值。

### (四)葉綠素螢光 PAM

使用葉綠素螢光之測定儀〔Walz Teaching-PAM fluorometer (PAM-200)〕或 Junior-PAM 測量最小( $F_0$ )和最大( $F_m$ )螢光值，及光照下之最小( $F_0'$ )及最大 ( $F_m'$ )與穩定( $F_t$ )螢光放射值。將以上各項指標測出，並根據 Demming-Adams and Adams (1996)公式來求得能代表生理意義之各項螢光參數如下：



- 1、  $F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m$ ，其為光合系統 II( PS II)的最大光化學潛能，可觀察到光抑制的程度。
- 2、  $F_v'/F_m' = (F_m' - F_o') / F_m'$ ，其為光照下 PS II 最大光化學效能。
- 3、  $NPQ = F_m / F_m' - 1$ ，其為非光化學消散，代表植物吸收光能以後，補光天線系統將過多能量以熱的形式消散。
- 4、  $qP = (F_m' - F_t) / F_m'$ ，為光化學消散及光合系統 II 中心開放程度。
- 5、  $\Phi_{PSII} = F_v' / F_m' \times qP$ ，為光合系統 II 實際光量子效能。
- 6、  $ETR = 0.5 \times 0.85 \times PAR \times \Phi_{PSII}$ ，為相對電子傳遞速率。

#### (五)光飽和曲線參數

使用 Licor-6400 分析儀器，夾取選定的麻瘋樹葉片，測定時間由實驗日當天 09:00 至 15:00 止，操作環境溫度控制在 26 至 28°C，CO<sub>2</sub> 濃度設定在 400  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ，光合作用有效能量(PAR)設定為 2,000、1,500、1,000、500、250、120、60、30、15、0  $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ ，得到如下參數：淨同化速率(Pn)、蒸散速率(E)、氣孔導度(g<sub>s</sub>)、葉肉細胞內 CO<sub>2</sub> 濃度(C<sub>i</sub>)。



## 第三章 結果

### 一、低溫寒害對麻瘋樹幼苗之影響

#### (一)葉綠素合成崩解途徑產物

麻瘋樹葉片依目視辨識葉色翠綠及枯黃程度，再依序分為五種不同黃化程度級距，level 1 為健康及翠綠程度最高葉片，level 5 為幾近死亡及完全枯黃葉片(圖2)。後續色素含量分析如下：

#### 1、葉綠素(Chlorophyll, Chl)

Chl a、Chl b、或Chl a+b含量變化趨勢一致，皆以level 1的麻瘋樹葉片最高，level 5最低，且皆依等級呈顯著性遞減；以Chl a+b而言，level 1、2、3、4、5含量分別為為8,898、5,405、3,819、2,382、221  $\mu\text{g/g}$ ，其中level 1為level 2的1.6倍，又為level 5的40倍；而level 1、2、3、4、5的葉綠素a、b比值(Chla/b)分別為2.84、2.86、2.97、3.17、1.43，在level 1至4之間並不顯著，僅呈上升趨勢，唯level 5比值顯著性下降(圖3)。

#### 2、吡啉(Porphyrins)

吡啉總含量及各別3種組成份PPIX、MGPP、Pchlde含量皆以level 1為最高，level 5最低，以吡啉總含量為例，level 1至5依序為15,230、6,124、3,836、3,237、1,725 nmole/g DW，變化趨勢和葉綠素含量趨勢相似，唯僅level 1、2、3有顯著性下降，而level 3至5之間僅呈下降趨勢但不顯著；個別吡啉莫耳百分比(mole percentage of porphyrins)的變化趨勢方面，PPIX莫耳百分比由level 1至5依序為56%、55%、59%、65%、80%，依黃化level遞增而增加，由56%上升至80%，至level 5呈顯著性增加；而MGPP莫耳百分比由level 1至5依序為31%、32%、30%、29%、19%，在level 1至4之間大致維持在30.5%左右，level 5呈顯著性下降至19%；Pchlde莫耳百分比由level 1至5依序為12%、12%、10%、5%、0%，在level 1至3之間約11%，level 3、4間無顯著性差異，level 5呈顯著性下降至0%(圖4)。



### 3、脫鎂葉綠素(Pheophytin, Phe)與脫植醇葉綠素(Chlorophyllide, Chlide)

個別Phe a、Phe b或Phe a+b含量變化趨勢方面，整體而言皆依黃化level上升呈下降趨勢。以Phe a+b而言，level 1、2、3、4、5含量分別為為899、827、705、378、70  $\mu\text{g/g DW}$ ，其中level 1至2之間無顯著差異，至level 3、4、5才呈顯著下降；Phe a含量在level 1至3無顯著差異，至level 4、5才呈顯著下降；Phe b含量除level 2至3之間無顯著差異外，整體依level上升呈顯著下降；而level 1、2、3、4、5的Phe a、b比值(Chlide a/b)分別為1.83、2.65、2.66、3.76、4.56，level 2至5之間呈上升趨勢但無顯著差異，唯level 1比值顯著性下降(圖5)。

Chlide a、Chlide b、或Chlide a+b含量變化趨勢一致，皆以level 1的麻瘋樹葉片最高，level 5最低，除level 3、4間僅呈下降趨勢但不顯著外，整體而言皆依黃化level上升呈顯著性遞減。以Chlide a+b而言，level 1、2、3、4、5含量分別為為13.4、5.8、3.4、2.4、0.24  $\mu\text{mole/g DW}$ ，其中level 1為level 2的2.3倍，為level 5的55倍；而level 1、2、3、4、5的Chlide a、b比值(Chlide a/b)分別為1.18、1.13、1.12、1.15、0.67，在level 1至4之間無顯著變化趨勢，唯level 5比值顯著性下降(圖6)。

### 4、脫鎂葉綠素/脫植醇葉綠素(Phe /Chlide)比值

level 1、2、3、4、5的Phe a/Chlide a、Phe b/Chlide b、Phe a+b/Chlide a+b比值，整體而言皆以level 1為最低，其餘level 2至5之間僅能觀察比值皆上升，但無明顯趨勢變化，但若比較Chlide a/Phe a、Chlide b/Phe b、Chlide a+b/Phe a+b比值的變化，得level 1分別是level 2的42%、63%、48%(圖7)。

### 5、含植醇與脫植醇色素(Phytylated and dephytylated pigments)

含植醇色素即為酯化色素，包含Chlorophyll 及脫鎂葉綠素Pheophytin；而脫植醇色素為未酯化色素，包含脫植醇葉綠素Chlorophyllide及脫鎂葉綠酸Pheophorbide (Shioi and Sasa, 1986)。五種黃化level葉片之含植醇與脫植醇色素總含量(Phytylated and dephytylated pigments)變化趨勢與Chl a+b含量變化趨勢相似，即隨黃化level上升而呈顯著下降，其中level 1為level 2的1.7倍，為level 5的47倍；Phytylated pigments而言，level 1至3含量較高，至level 4、5呈顯著下降；而Dephytylated pigments趨勢



和植醇與脫植醇色素總含量極相似，僅level 3、4間無顯著但呈下降趨勢；Phytylated /dephytylated 比值方面，level 1顯著性下降，其於4個level間無顯著差異，亦可得到較不健康及黃化的葉片，其Phytylated /dephytylated 比值上升較大的原因是 dephytylated pigments 含量減少速率遠大於phytylated pigments所致(圖8)。

## 6、類胡蘿蔔素(Carotenoids, Car)

癩瘋樹葉片level 1至5 Car含量分別為3,513、2,791、2,411、2,388、639  $\mu\text{g/g}$  DW，Car總含量僅level 2至4間無顯著變化，但整體而言係隨黃化level上升而呈下降趨勢；Car/Chl 比值level 1至5分別為0.39、0.51、0.63、1、3.14，依黃化level上升呈上升趨勢，至level 5呈顯著上升(圖9)；LP Car 與MP Car 含量大致依黃化level上升呈上升趨勢，而LP/MP Car比值在level 1至level 2之間顯著增加，自level 2起即隨老化程度上升而有下降趨勢，level 4、level 5呈顯著下降(圖10)。

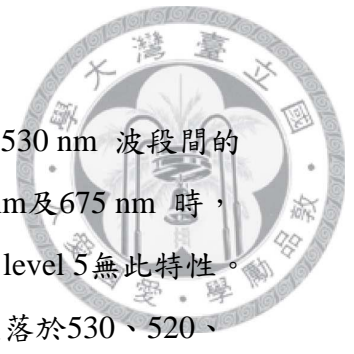
## (二)葉片反射光譜

### 1、反射光譜

癩瘋樹葉片的反射光譜(圖 11)中，level 1(健康、翠綠葉)至 level 5(枯黃葉)的最大反射率皆發生在近紅外光約 750 nm 以上之波段，其中 level 2 至 level 4 近紅外光反射率幾乎相同，約 51%；而 level 1 近紅外光反射率比 level 2 至 level 4 大約 7%，level 5 則比 level 2 至 level 4 少約 1 到 10%，故大致上可觀察近紅外光反射率依黃化 level 上升而呈下降趨勢。綠光波段(500-600 nm)反射率方面，level 1 至 4 反射率最高峰依序為 9.83、17.06、21.58、25.96%，而 level 5 反射率則一路攀升而無明顯高峰。藍光吸收波段(400-500 nm)反射率方面，level 1 至 4 幾乎相同，皆約 4 到 5%，level 5 葉片則反射率自 400nm 始就高於其他葉片，並一路攀升之趨勢。紅光吸收波段(600-700 nm)反射率方面，level 1 明顯反射率低於其他 level，而 level 1 至 4 在 685nm 波段附近有最低反射率，約 4 至 6%，level 5 則依然為反射率一上升之趨勢，而無呈現波峰趨勢。

### 2、一次微分光譜

五種不同黃化程度的原始反射光譜經過微分後(圖11)，更能擴大其差異性。在



level 1至4之間，隨著Chl a+b含量的減少，一次微分曲線在500至530 nm 波段間的斜率明顯地增加，而level 5則無明顯增加斜率趨勢。在波長555 nm及675 nm 時，level 1至4的癩瘋樹葉片之一次微分曲線交會並且改變其正負向，level 5無此特性。又一次微分反射率在500至530 nm波段間的峰值由level至4分別坐落於530、520、519、519nm，此峰值隨著葉綠素含量的減少，而往短波長的方向移動，亦即產生藍位移現象(blue-shift)，波長在大於此一反射率峰值後，一次微分反射率快速降低，至約555 nm 時，level 1至4葉片一次微分反射曲線交會，且其值為0，而level 5無此特性。在波長約675 nm時，因為葉綠素的強吸收致使level 1至4的反射率皆低，皆約4至6%，且斜率幾近為0，大於675 nm 的波段後，黃化level越高葉片(level 5除外)，其一次微分反射率增加趨勢越大，且其峰值隨著Chl a+b含量的減少而往短波長的方向移動，此一現象為紅光臨界的藍位移(blue-shift of red edge)。level 1至4葉片一次微分曲線在約705 nm 時再次交會，此後其一次微分斜率值變化趨勢大致相等。

### 3、反射光譜標準差

藉由分析反射光譜中反射率的變異量，可瞭解光譜變化趨勢及對色素含量的敏感度。五種癩瘋樹不同黃化程度葉片光譜反射率之標準差(standard deviation, STD)如圖11所示。在波長500 nm以下對色素變異之敏感度低；波長500 nm至694 nm間敏感度一路攀升，而694 nm後則開始下降，整體而言以紅光波段600至700 nm的敏感度變化較大。

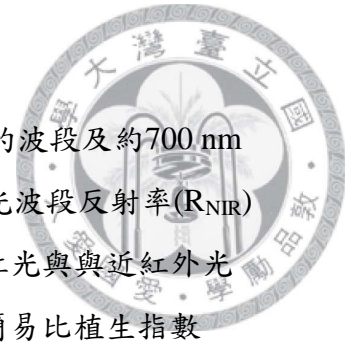
### 4、反射光譜與色素含量相關性

由400至800nm反射率與Chl a+b、Car含量分別做 $R^2$ 相關圖(圖12)，首先Chl a+b方面，得到三個 $R^2$ 相對高峰值分別在705、588及515nm，其 $R^2$ 值分別為0.936、0.883及0.813，而相對低峰在731、675及537nm，其 $R^2$ 值分別為0.0006、0.435及0.449；而Car方面，2個相對高峰值分別在696及507 nm，其 $R^2$ 值分別為0.867及0.778，而相對低峰值在728及537 nm，其 $R^2$ 值分別為0.0029及0.125。

### 5、光生理指標與色素含量相關性

本研究將利用適當波段計算植生指數，並和色素含量做相關性分析，唯其波段必須對色素含量具有高敏感度，且不易受其他因子影響。影響波段反射率之主





因即為各種色素如Chl、Car、花青素等，一般而言，530至640 nm 的波段及約700 nm 附近之波段對色素含量具有高敏感度，750 至900 nm 之近紅外光波段反射率( $R_{NIR}$ )對色素含量變化敏感度低(許, 2003)，故植生指數之計算多使用紅光與近紅外光之比值或差值，常用之指數包括常態化差異植生指數(NDVI)及簡易比植生指數(SRVI)；而光反射指數(PRI)一般使用對光照強度敏感之531 nm，並利用570 nm做為背景值(Gamon *et al.*, 1997；Stylinski *et al.*, 2002)。

本研究所使用之SRVI、NDVI及PRI種類見表1，將與Chl a、Chl b、Chl a+b、Chl a/b、Car、Car/Chl等資料做 $R^2$ 相關性分析(表2)。以近紅外光波段 $R_{750}$  及綠光波段 $R_{555}$  計算 $SRVI_{green}$ 及 $NDVI_{green}$ ，其中 $NDVI_{green}$ 僅與五種不同黃化程度葉片之Chl a、Chl b、Chl a+b含量的相關性稍高，其 $R^2$ 值依序為0.72、0.743、0.727，和其他常用植生指數相比仍較低；而 $SRVI_{green}$ 與 $NDVI_{green}$ 趨勢一致，其 $R^2$ 亦較低；而一般常用的近紅外光波段 $R_{750}$  及紅光波段 $R_{705}$  計算 $NDVI_{750\ 705}$ 及 $SRVI_{750\ 705}$ ，其中 $NDVI_{750\ 705}$ 與Chl a、Chl b、Chl a+b之相關性較高，其 $R^2$ 值可分別達0.967、0.951、0.964，對於Car相關性則稍低，其 $R^2$ 值僅0.791。 $SRVI_{750\ 705}$ 整體相關性趨勢亦與 $NDVI_{750\ 705}$ 一致。本研究利用原始光譜模擬常用手持式PlantPen NDVI 300之遠紅光波段740 nm及紅光波段660 nm，計算得 $NDVI_{740\ 660}$ 及 $SRVI_{740\ 660}$ ，其中 $NDVI_{740\ 660}$ 與Car、Car/Chl之相關性較高， $R^2$ 值達0.814、0.97，與Chl a/b相關性稍低， $R^2$ 僅0.762，反而與Chl a、Chl b、Chl a+b相關性不高。而 $SRVI_{740\ 660}$ 則與Chl a、Chl b、Chl a+b及Car/Chl相關性稍高，唯 $R^2$ 值僅約0.74至0.82間。再論高空及衛星遙測之非單一波長地面植冠反射光譜，本研究利用原始反射光譜，模擬SPOT衛星遙測取紅光波段XS2 (610~680 nm)及近紅外光波段XS3 (790~890 nm)而得 $NDVI_{broad}$ 及 $SRVI_{broad}$ ，其中 $NDVI_{broad}$ 僅與Car、Car/Chl相關性較高，其 $R^2$ 值為0.863、0.915，而Chl a、Chl b、Chl a+b、相關性稍低， $R^2$ 為0.736、0.692、0.725，但P-value皆小於0.0001，而 $SRVI_{broad}$ 之相關性除與Chl a/b、Car/Chl之相關性低，其餘趨勢和 $NDVI_{broad}$ 同，但與Chl a、Chl b、Chl a+b之敏感度更佳，其 $R^2$ 值可達0.932、0.912、0.928。本研究以Chl a+b、Car分別與原始光譜反射率(R%)做 $R^2$ 相關圖所得之相對高低峰值，取其中峰值波段731、705得 $NDVI_{731\ 705}$ 及 $SRVI_{731\ 705}$ ，波段728、696得 $NDVI_{728\ 696}$ 及 $SRVI_{728\ 696}$ ，其中 $NDVI_{731\ 705}$ 與Chl a、Chl b、Chl a+b、Car之相關性皆佳，其 $R^2$ 值可分別達0.9666、



0.949、0.963、0.81。而SRVI<sub>731 705</sub>整體趨勢和NDVI<sub>731 705</sub>相似，僅敏感度較NDVI<sub>731 705</sub>稍差。NDVI<sub>728 696</sub>除與Chl a/b相關性較低，其它Chl a、Chl b、Chl a+b、Car、Car/Ch之相關性皆尚可，R<sup>2</sup>值可達0.86、0.823、0.851、0.887、0.847。SRVI<sub>728 696</sub>則與Chl a、Chl b、Chl a+b之相關性較高，且其3個R<sup>2</sup>值皆比NDVI<sub>728 696</sub>高；與光保護機制相關的PRI<sub>531 570</sub>指標，其與Car、Car/Chl之相關性較高，R<sup>2</sup>值分別為0.858、.0893，而與Chl a、Chl b、Chl a+b亦有一定之相關性，唯R<sup>2</sup>值僅約0.741至0.775左右。

## 二、不同溫度後強光脅迫之影響

### (一)葉綠素螢光參數

癩瘋樹幼株以 7、14、21、28、35、42°C 等六種溫度黑暗處理一天後，先給予 30 分鐘的暗馴化，測量一次各種葉綠素螢光參數後，再以 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 強光照射 10 分鐘，並再次測量螢光參數。

#### 1、光合系統II最大光化學潛能及光照下PSII最大光化學效能(Fv/Fm & Fv'/Fm')

不同溫度對於 Fv/Fm or Fv'/Fm' 的影響見圖 13，在暗馴化後(即未照光前)，7、14、21、28、35、42°C 的 Fv/Fm 值分別為 0.830、0.823、0.827、0.806、0.803、0.490，大抵而言，僅 42°C 為顯著下降，其餘 5 種溫度差異不大，皆在 0.8 至 0.83 之間，但以較低溫處理(7、14、21°C)的 Fv/Fm 微高於較高溫處理(28、35°C)。而照 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 強光 10 分鐘後，7、14、21、28、35、42°C 的 Fv'/Fm' 值分別為 0.256、0.396、0.377、0.350、0.304、0.122，整體而言，癩瘋樹幼株在 7、42°C(極低、高溫)的處理後 Fv'/Fm' 值呈較顯著的下降，而 14、21、28、35°C 在照光後的最大光化學效能則無差異。

#### 2、光化學消散及光合系統II中心開放程度(qP)

不同溫度對於 qP 的影響見圖 14，暗馴化後 7、14、21、28、35、42°C 的 qP 值分別為 0.799、0.779、0.810、0.665、0.723、0.577，大抵而言，僅 42°C 為顯著下降，其餘 5 種溫度差異較小，但以較低溫處理(7、14、21°C)的 qP 微高於較高溫處理(28、35°C)。而照 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 強光 10 分鐘後，7、14、21、28、35、42°C 的 qP 值分別為 0.217、0.922、1.000、0.563、0.480、0.132；7 及 42°C 的 qP



值呈顯著下降(兩者間不顯著), 而 28、35°C 照光前後 qP 稍下降, 僅 14、21°C 在照光後的 qP 值上升。

### 3、光合系統 II 實際光量子效能 ( $\Phi_{PSII}$ )

不同溫度對於  $\Phi_{PSII}$  的影響見圖 15, 暗馴化後 7、14、21、28、35、42°C 的  $\Phi_{PSII}$  值分別為 0.623、0.603、0.611、0.552、0.564、0.115。大抵而言, 42°C 為顯著下降, 其餘 5 種溫度差異較小, 但以較低溫處理(7、14、21°C)的  $\Phi_{PSII}$  微高於較高溫處理(28、35°C)。而照 1,800 PPFD 強光 10 分鐘後, 7、14、21、28、35、42°C 的  $\Phi_{PSII}$  值分別為 0.094、0.176、0.231、0.324、0.278、0.046。其中 7、42°C 的 qP 值呈顯著下降(兩者間不顯著), 且 7°C 照光前後的差值最大, 42°C 則照光前後無差異, 其值皆低, 而 14、21、28、35°C 照光後讀值無顯著差異, 觀察趨勢以較高溫(28、35°C)下降幅度較小, 而較低溫(14、21°C)下降幅度較大。

### 4、相對電子傳遞鏈速率 (ETR)

不同溫度對於 ETR 的影響見圖 16, 暗馴化後 7、14、21、28、35、42°C 的 ETR 值分別為 56.75、54.75、55.33、50.87、52.50、10.75, 大抵而言, 42°C 為顯著下降, 其餘 5 種溫度差異較小, 但以較低溫處理(7、14、21°C)的 ETR 微高於較高溫處理(28、35°C); 而照 1,800 PPFD 強光 10 分鐘後, 7、14、21、28、35、42°C 的 ETR 值分別為 6.16、16.66、21.62、29.91、25.5、4.12, 其中 7、42°C 的 ETR 值呈顯著下降(兩者間不顯著), 且 7°C 照光前後的差值最大, 42°C 則照光前後無差異, 其值皆低, 而 14、21、28、35°C 照光後讀值無顯著差異, 觀察趨勢以 28°C 下降幅度最少, 漸高溫或漸低溫則下降幅度變多趨勢, 整體以較高溫(28、35°C)下降幅度較小, 而較低溫(14、21°C)下降幅度較大。

### 5、非光化學消散(NPQ)

不同溫度對於 NPQ 的影響見圖 17, 暗馴化後 7、14、21、28、35、42°C 的 NPQ 值分別為 0.547、0.590、0.774、0.703、0.547、2.193, 大抵而言, 42°C 照光前 NPQ 即顯著高於其他處理, 其餘 5 種溫度則差異較小, 僅 35°C 顯著小於 21°C; 而照 1,800 PPFD 強光 10 分鐘後, 7、14、21、28、35、42°C 的 NPQ 值分別為 2.528、



3.573、3.844、3.068、3.148、3.196，整體觀察 6 種溫度間皆不顯著，而較低溫的 14、21°C 其 NPQ 則比較高溫的 3 種溫度略高的趨勢，而 7°C 的 NPQ 值標準差較大，無法得到和 qN 值相似趨勢。

## (二) 葉片反射光譜

### 1、原始光譜

癩瘋樹葉片的原始反射光譜(圖 18A、D)中，7、14、21、28、35、42°C 等六種溫度處理一天後，首先觀察暗馴化 30 分鐘後的原始反始光譜，其最大反射率皆發生在近紅外光約 750 nm 以上之波段。而綠光波段(500-600 nm)反射率方面，7、14、21、28、35、42°C 反射率最高峰依序為 16.86、16.1、16.43、15.5、17.4、19.3%，可看出除 28°C 反射波峰較低，而往低溫(7、14、21°C)時其波峰上升較小，而往高溫(35、42°C)時其波峰上升幅度較大。藍光吸收波段(400-500 nm)反射率方面，六種溫度幾乎相同，皆約 4 到 5%。紅光吸收波段(600-700 nm)反射率方面，除 42°C 反射率較高，28°C 反射率較低之外，其他 4 種溫度無差異，而六種溫度在 675 nm 波段附近有最低反射率，約 4.8 到 5%；而六種溫度在照射 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPF 強光 10 分鐘後測定之反射光譜，發現 14、28°C 在近紅光波段反射率較照光前上升，其餘 4 種溫度無變化。在綠光波段(500-600 nm)反射率方面，7、35、42°C 的波峰有較顯著的下降，而 14、21、28°C 僅小幅度下降，六種溫度波峰依序為 15.13、15.63、16.23、16、14.16、17.53 %。故整體而論較高溫(35、42°C)及較低溫(7°C)處理會造成波峰明顯降低，其他波段則同一溫度下照光前後測定無變化趨勢。

### 2、原始光譜一次微分

六種不同溫度處理並暗馴化的原始反射光譜經過一次微分後(圖 18B、E)，曲線幾乎完全重疊，僅 35、42°C 在 500 至 530 nm 波段間的斜率稍微地增加；在波長 555 nm 及 675 nm 時，六種溫度的癩瘋樹葉片之一次微分曲線交會並且改變其正負號；而照光 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPF 後其曲線亦幾乎完全重疊，僅 42°C 在 500 至 530 nm 波段間的斜率稍微地增加，其餘特性和暗馴化(照光前)一致。

### 3、原始光譜標準差



藉由分析原始反射光譜中反射率的變異量，可瞭解光譜變化趨勢(圖18C、F)。六種麻瘋樹不同溫度處理及暗馴化後葉片光譜反射率之標準差(standard deviation, STD)，整體而言在波長變動程度皆小，僅500至550nm、690 nm後幅度微起伏上升，且照光前後曲線變化大致相同。

#### 4、光生理指標與葉綠素螢光參數相關性

本研究將利用適當波段(表3)計算六種不同溫度處理一天的照光前後植生指數NDVI、SRVI及光化學反射指數PRI，並與其葉綠素螢光參數相關性分析，其中再選取NDVI<sub>740 660</sub>(圖19)、PRI<sub>531 570</sub>(圖20)作圖。

本研究所使用之NDVI、SRVI及PRI種類(表1)，將與Fv/Fm(或Fv'/Fm')、ΦPSII、ETR、qP、NPQ等資料做R<sup>2</sup>相關性分析(表4)。以近紅外光波段R<sub>750</sub>及綠光波段R<sub>555</sub>計算NDVI<sub>green</sub>及SRVI<sub>green</sub>，其中NDVI<sub>green</sub>與六種不同溫度麻瘋樹葉片之葉綠素螢光參數的相關性皆低，其R<sup>2</sup>值依序為0.054、0.009、0.014、0.067、0.057、0.093，而SRVI<sub>green</sub>與NDVI<sub>green</sub>趨勢一致，其R<sup>2</sup>亦低。而一般常用的近紅外光波段R<sub>750</sub>及紅光波段R<sub>705</sub>計算NDVI<sub>750 705</sub>及SRVI<sub>750 705</sub>，其相關性比NDVI<sub>green</sub>與SRVI<sub>green</sub>更低；本研究利用原始光譜模擬常用手持式PlantPen NDVI 300之遠紅光波段740 nm及紅光波段660 nm，計算得NDVI<sub>740 660</sub>及SRVI<sub>740 660</sub>，整體而言相關性較NDVI<sub>green</sub>與SRVI<sub>green</sub>稍高，但依然不顯著，其R<sup>2</sup>值僅約0.016至0.123間；再論高空及衛星遙測之非單一波長地面植冠反射光譜，本研究利用原始反射光譜，取紅光波段XS2(610~680 nm)及近紅外光波段XS3(790~890 nm)而得NDVI<sub>broad</sub>及SRVI<sub>broad</sub>，計算其R<sup>2</sup>仍低，其餘趨勢和NDVI<sub>broad</sub>同；而以本研究麻瘋數冬季低溫寒害誘導葉片黃化章節取得波段731、705 nm得NDVI<sub>731 705</sub>及SRVI<sub>731 705</sub>，波段728、696得NDVI<sub>728 696</sub>及SRVI<sub>728 696</sub>，其相關性亦低；與光保護機制相關的PRI<sub>531 570</sub>指標，其與Fv/Fm(或Fv'/Fm')、ΦPSII、ETR、qP、NPQ之相關性較高，R<sup>2</sup>值分別為0.532、0.431、0.360、0.363、0.265，其中Fv/Fm(或Fv'/Fm')、ΦPSII、ETR、qP之P-value小於0.01，而NPQ之P-value小於0.05。



### 三、高、低溫後強光脅迫之影響

#### (一)葉綠素螢光參數

麻瘋樹幼株以 7、42°C 溫度持續處理 1、2、3 天後(以 28°C 為第 0 天對照組)，先給予 30 分鐘的暗馴化，測量一次各種葉綠素螢光參數後，再以 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 強光照射 10 分鐘，並再次測量螢光參數，結果如後。

#### 1、光合系統II最大光化學潛能及光照下PSII最大光化學效能(Fv/Fm & Fv'/Fm')

高、低溫持續期對 Fv/Fm and Fv'/Fm' 的影響見圖 21A、B，暗馴化後 28°C 的 Fv/Fm 值為 0.806，而 7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天的 Fv/Fm 值分別為 0.817、0.814、0.823、0.558、0.352、0.230。7°C 持續期並未下降，甚至第 3 天有上升趨勢，但值皆在 0.8 至 0.83 之間。而 42°C 第 2 天即有 Fv/Fm 顯著下降，且第 1 天 Fv/Fm 值就顯著低於 7°C。而照 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 強光 10 分鐘後，測得 28°C 的 Fv'/Fm' 值為 0.350，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天 Fv'/Fm' 值分別為 0.256、0.063、0.036、0.239、0.172、0.066，在 7°C 第 2 天起照強光處理後 Fv'/Fm' 值即呈顯著下降且比 42°C 低，而 42°C 間照光後讀值在第 3 天持續期才呈現顯著下降。

#### 2、光化學消散或光合系統II中心開放程度(qP)

高、低溫持續期對 qP 的影響見圖 22A、B，在暗馴化後 28°C 的 qP 值為 0.831，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天的 qP 值分別為 0.825、0.788、0.768、0.732、0.725、0.730，整體而言兩種溫度及持續期間的 qP 值僅第 1 天的 7°C 比 42°C 值顯著性高，其餘天數皆不顯著，而各溫度間持續期內僅呈下降趨勢但不顯著；而照 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 強光 10 分鐘後，測得 28°C 的 qP 值為 0.812，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天 qP 值分別為 0.145、0.027、0.036、0.146、0.036、0.088，兩種溫度間在第 1 天無顯著差異，並且第 2 天起 qP 值皆顯著下降，但 42°C 下降程度較 7°C 小。

#### 3、光合系統 II 實際光量子效能 ( $\Phi\text{PSII}$ )



高、低溫持續期對  $\Phi_{PSII}$  的影響見圖 23A、B，在暗馴化後 28°C 的  $\Phi_{PSII}$  值為 0.535，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天的  $\Phi_{PSII}$  值分別為 0.623、0.518、0.507、0.232、0.093、0.087，整體而言  $\Phi_{PSII}$  值在 7°C 持續期間皆顯著高於 42°C，而 7°C 持續期內第 2 天起顯著下降，42°C 持續期內第 2 天起亦顯著下降，第 3 天因標準差稍大而與第 1 天相比僅呈下降趨勢而無顯著差異；而照 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 強光 10 分鐘後，測得 28°C 的  $\Phi_{PSII}$  值為 0.287，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天  $\Phi_{PSII}$  值分別為 0.094、0.009、0.0153、0.097、0.090、0.026，兩種溫度間在第 1 天無顯著差異，而 7°C 第 2 天起  $\Phi_{PSII}$  值皆顯著下降，但 42°C 至第 3 天才呈顯著下降，並且下降程度較 7°C 小。

#### 4、相對電子傳遞速率 (ETR)

高、低溫持續期對 ETR 的影響見圖 24A、B，在暗馴化後 28°C 的 ETR 值為 38.42，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天的 ETR 值分別為 42.20、41.31、40.47、18.5、7.44、6.96，整體而言 ETR 值在 7°C 持續期間皆顯著高於 42°C，而 7°C 持續期內僅呈下降趨勢但不顯著，42°C 持續期內第 2 天起即顯著下降；而照 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 強光 10 分鐘後，測得 28°C 的 ETR 值為 29.91，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天 ETR 值分別為 7.00、0.75、1.20、7.55、6.94、2.08，兩種溫度間在第 1 天無顯著差異，而 7°C 第 2 天起 ETR 值皆顯著下降，但 42°C 至第 3 天才呈顯著下降，並且下降程度較 7°C 小。

#### 5、非光化學消散(NPQ)

高、低溫持續期對 NPQ 的影響見圖 25A、B，在暗馴化後 28°C 的 NPQ 值為 0.534，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天的 NPQ 值分別為 0.635、0.625、0.442、2.036、2.086、1.823，42°C 持續期間皆顯著高於 7°C，而 7°C 持續期內僅呈下降趨勢但不顯著，42°C 持續期內皆不顯著；而照 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 強光 10 分鐘後，測得 28°C 的 NPQ 值為 3.021，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天 NPQ 值分別為 1.559、2.181、1.523、2.788、2.500、3.078，因 42°C 標準差較大，兩種溫度間在第 1 天無顯著差異，但仍可觀察 42°C 讀值較大，整體組間趨勢以 42°C 較 7°C 大，而組內比較則 7、42°C 在 3 天內無明顯趨勢。



## (二) 光生理指標

### 1、手持式常態型植生指數NDVI<sub>740 660</sub>

高、低溫持續期對 NDVI<sub>740 660</sub> 的影響見圖 26A、B，在暗馴化後 28°C 的 NDVI 值為 0.805，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天的 NDVI<sub>740 660</sub> 值分別為 0.805、0.808、0.799、0.801、0.790、0.802。整體而言，持續期間無論組間或組內數值皆無顯著及變化趨勢。

### 2、手持式光反射指數 PRI<sub>531 570</sub>

高、低溫持續期對 PRI 的影響見圖 27A、B、C、D，在暗馴化後 28°C 的 PRI 值為 0.0755，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天的 PRI 值分別為 0.0712、0.0762、0.0686、0.0812、0.0743、0.0657，整體而言 7、42°C 持續期 2 天內無顯著差異，皆在第 3 天有下降趨勢。而照 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 強光 10 分鐘後，測得 28°C 的 PRI 值為 0.0473，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天 PRI 值分別為 0.0524、0.0512、0.0516、0.0468、0.0431、0.0443。兩種溫度間在 3 天內無顯著差異，但仍可觀察 42°C 讀值照光前後變動幅度較大，而以  $\delta \text{PRI}(\text{PRI}_{\text{dark}}-\text{PRI}_{\text{light}})$  表示則更能突顯 42°C 照光前後的幅度確實比 7°C 較大，但不顯著。

### 3、光生理指標與葉綠素螢光參數相關性

將上述所得 NDVI<sub>740 660</sub> 及 PRI<sub>531 570</sub> 分別與葉綠素螢光參數 Fv/Fm(或 Fv'/Fm')、 $\Phi\text{PSII}$ 、ETR、qP、NPQ 等資料做 R<sup>2</sup> 相關性分析(表 5)。NDVI<sub>740 660</sub> 相關性皆不顯著，其 R<sup>2</sup> 值僅約 0.007 至 0.140 間；而與光保護機制相關的 PRI<sub>531 570</sub> 指標，其與 Fv/Fm(或 Fv'/Fm')、 $\Phi\text{PSII}$ 、ETR、qP、NPQ 之相關性較高，R<sup>2</sup> 值分別為 0.473、0.312、0.267、0.499、0.331，其中 Fv/Fm(或 Fv'/Fm')、qP、NPQ 之 P-value 小於 0.0001，而與  $\Phi\text{PSII}$ 、ETR 之 P-value 小於 0.0005。

## (三) 光飽和曲線參數

### 1、淨同化速率( net CO<sub>2</sub> assimilation rate; Pn)

高、低溫持續期對 Pn 的影響見圖 28。以 28°C 做為對照組，7°C 處理 1 至 3 天及 42°C 處理 1 至 3 天為探討的實驗組，首先觀察 28°C 的 Pn 值在光強度為 0、

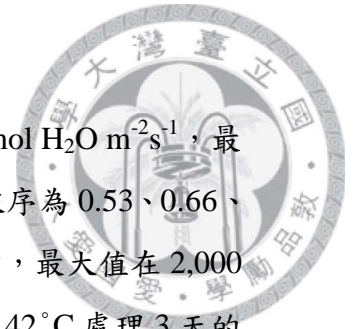




15、30、60、120、250、500、1,000、1,500、2,000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 時依序為-0.87、0.35、1.41、2.97、5.56、8.92、11.44、12.18、11.01、6.98  $\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，並得到光飽和點在 1,000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD，最大 Pn 值為 12.18；低溫部分，7°C 處理 1 天的 Pn 值依序為-0.89、0.10、0.69、1.49、2.25、2.46、1.93、1.24、0.58、0.28  $\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，並得到光飽和點在 250  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD，最大 Pn 值為 2.46，而 7°C 處理 2 天的 Pn 值依序為 0.81、0.25、0.34、0.06、0.08、0.09、0.12、0.04、0.01、0.35  $\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，7°C 處理 3 天的 Pn 值依序為-1.48、-0.37、-0.23、-0.01、0.08、0.24、0.33、0.41、0.54、0.28  $\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，得到 7°C 持續 2 天時光飽和曲線已無明顯光飽和點趨勢，其 Pn 值皆近於 0，而第 3 天值和第 2 天已無顯著差異。高溫部分，42°C 處理 1 天的 Pn 值依序為-0.65、0.003、0.51、1.28、2.26、3.67、4.68、4.96、4.09、3.10  $\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，並得到光飽和點在 1,000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD，最大 Pn 值為 4.96，而 42°C 處理 2 天的 Pn 值依序-0.54、0.10、0.61、1.40、2.76、4.07、5.21、5.44、4.99、4.15 為  $\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，光飽和點在 1,000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD，最大 Pn 值為 5.44，又第一天與第二天曲線無顯著差異，而 42°C 處理 3 天的 Pn 值依序為-0.62、-0.07、0.37、1.07、2.12、3.05、3.26、2.76、2.02、1.42  $\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，光飽和點在 250  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD，最大 Pn 值為 3.26，且曲線和第 1、2 天比較呈顯著下降。

## 2、蒸散速率(transpiration rate; Tr or E)

高、低溫持續期對 Tr 的影響見圖 29。首先觀察 28°C 的 Tr 值在光強度為 0、15、30、60、120、250、500、1,000、1,500、2,000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 時依序為 0.54、1.46、1.56、1.60、1.61、1.63、1.64、1.66、1.54、1.03  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ；觀察 Tr 在 1,000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 有最大值 1.66。低溫部分，7°C 處理 1 天的 Tr 值依序為 0.05、0.11、0.17、0.23、0.28、0.27、0.22、0.17、0.12、0.10  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，並在 120  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 有最大值 0.28，而 7°C 處理 2 天的 Tr 值依序為 0.049、0.055、0.051、0.049、0.054、0.055、0.058、0.066、0.083、0.101  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，7°C 處理 3 天的 Tr 值依序為 0.086、0.065、0.063、0.068、0.073、0.076、0.082、0.095、0.140、0.133  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，得到 7°C 持續 2 天時，其 Tr 值已皆近於 0，最多至 0.1，而第 2、3 天值已無顯著差異。高溫部分，42°C 處理 1 天的 Tr 值依序為



0.57、1.04、1.08、1.08、1.09、1.10、1.09、1.06、0.92、0.95  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，最大值在  $250 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 為 1.10；而  $42^\circ\text{C}$  處理 2 天的 Tr 值依序為 0.53、0.66、0.73、0.79、0.88、0.97、1.03、1.11、1.12、1.13  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，最大值在  $2,000 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 為 1.13，又第 1 天與第 2 天曲線無顯著差異；而  $42^\circ\text{C}$  處理 3 天的 Tr 值依序為 0.53、0.67、0.68、0.68、0.67、0.64、0.58、0.51、0.47、0.46  $\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，最大值在  $60 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 為 0.68，且曲線和第 1、2 天相比呈顯著下降。

### 3、氣孔導度(stomatal conductance $g_s$ )

高、低溫持續期對  $g_s$  的影響見圖 30，首先觀察  $28^\circ\text{C}$  的  $g_s$  值在光強度為 0、15、30、60、120、250、500、1,000、1,500、2,000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 時依序為 0.055、0.093、0.101、0.107、0.114、0.118、0.114、0.107、0.085、0.032  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，觀察  $g_s$  在  $250 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 有最大值 0.118。低溫部分， $7^\circ\text{C}$  處理 1 天的  $g_s$  值依序為 0.003、0.007、0.010、0.014、0.017、0.016、0.013、0.009、0.006、0.005  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，並在  $120 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 有最大值 0.017，而  $7^\circ\text{C}$  處理 2 天的  $g_s$  值依序為 0.002、0.003、0.003、0.003、0.003、0.003、0.003、0.004、0.004、0.005  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ， $7^\circ\text{C}$  處理 3 天的  $g_s$  值依序為 0.005、0.004、0.004、0.004、0.004、0.004、0.005、0.005、0.006、0.006  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，得到  $7^\circ\text{C}$  持續 2 天時，其  $g_s$  值已皆近於 0，最多至 0.006，而第 2、3 天值已無顯著差異。高溫部分， $42^\circ\text{C}$  處理 1 天的  $g_s$  值依序為 0.038、0.073、0.076、0.077、0.077、0.076、0.073、0.068、0.058、0.059  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，最大值在  $60 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 為 0.077，而  $42^\circ\text{C}$  處理 2 天的  $g_s$  值依序為 0.041、0.051、0.056、0.060、0.066、0.071、0.073、0.074、0.072、0.069  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，最大值在  $1,000 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 為 0.074，又第 1 天與第 2 天曲線無顯著差異，而  $42^\circ\text{C}$  處理 3 天的  $g_s$  值依序為 0.033、0.045、0.045、0.045、0.044、0.041、0.036、0.030、0.026、0.024  $\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，最大值在  $30 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 為 0.045，且曲線和第 1、2 天相比呈顯著下降。

### 4、葉肉細胞內 $\text{CO}_2$ 濃度(intercellular $\text{CO}_2$ concentration; $C_i$ )

高、低溫持續期對  $C_i$  的影響見圖 31，首先觀察  $28^\circ\text{C}$  的  $C_i$  值在光強度為 0、15、30、60、120、250、500、1,000、1,500、2,000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 時依序為 431、



386、370、349、314、268、226、204、193、180  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ，得到隨光強上升而  $C_i$  有逐漸下降趨勢。低溫部分，7°C 處理 1 天的  $C_i$  值依序為 820、364、280、219、178、140、145、172、241、296  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ，觀察到隨光強上升至 1,000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 間  $C_i$  有逐漸下降趨勢，但在 1,000 至 2,000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 其  $C_i$  又逐漸上升，而 7°C 處理 2 天的  $C_i$  值依序為 962、665、600、475、439、390、360、314、269、376  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ，在 1,500  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 前  $C_i$  值有依光強上升而下降趨勢，但整體  $C_i$  值皆高於 7°C 處理 1 天，而 7°C 處理 3 天的  $C_i$  值依序為 1,196、561、489、465、419、416、375、409、366、366  $\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，其  $C_i$  亦有隨光強上升而下降，但  $C_i$  值又比 7°C 處理 2 天更高。高溫部分，42°C 處理 1 天的  $C_i$  值依序為 420、392、375、348、306、258、228、217、231、257  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ，42°C 處理 2 天的  $C_i$  值依序為 482、391、365、332、294、269、242、240、241、256  $\mu\text{mol}$ ，又第 1 天與第 2 天曲線無顯著差異，而 42°C 處理 3 天的  $C_i$  值依序為 418、390、378、361、339、307、280、264、257、281  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ，與第 1、2 天曲線相比呈顯著上升。

##### 5、光飽和曲線參數與葉綠素螢光參數相關性

取光飽和曲線中 1,500、2,000  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 光照的淨同化速率  $P_n$  值，並以內插法計算得 1800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD 之  $P_n$  值，再與葉綠素螢光參數  $F_v/F_m$  (或  $F_v'/F_m'$ )、 $\Phi\text{PSII}$ 、ETR、 $qP$ 、NPQ 等資料做  $R^2$  相關性分析(表 6)，得到  $R^2$  值為分別為 0.219、0.754、0.570、0.652、0.245，其中  $\Phi\text{PSII}$ 、 $qP$  之  $P < 0.0001$ ，而 ETR 之  $P < 0.0005$ ， $F_v/F_m$  (或  $F_v'/F_m'$ )、NPQ 之  $P < 0.05$ 。



## 第四章 討論

### 一、低溫寒害對癡瘋樹之影響

#### (一)葉綠素生合成崩解途徑產物

五種不同黃化level的癡瘋樹葉片中(圖2)，level 1至4的Chl a/b比值都接近3，與一般正常狀況高等植物葉片之Chl a/b比值相似，顯示在其冬季長期低溫導致葉片枯黃化的過程中，其Chl a/b比例變化不大，僅完全枯黃的level 5時其Chl a/b明顯低於3；而Chl a、Chl b、Chl a+b方面，則很明確地觀察出其含量隨著黃化程度的上升而呈顯著的級距下降，綜合上述，推論在葉片黃化晚期，Chl a的生合成速率隨著黃化level增加而比Chl b慢，或可能因為於Chl a的崩解速率隨著葉片黃化level增加而比Chl b快，或是前二項因素之綜合效應(圖3)。

癡瘋樹葉片吡啉莫耳含量、總含量及百分比的變化趨勢方面(圖4)，在5種黃化level葉片中，可觀察到level 1的翠綠葉片，其總含量明顯多於level 2(2倍)，再論個別PPIX、MGPP、Pchlide，level 1含量亦為level 2的2倍，至於level 2至5之間，無論是總含量亦或個別含量，雖呈下降趨勢，但整體顯著性並不大；而百分比的變化中，大致走向為PPIX隨黃化level增加而呈上升趨勢，而MPGG百分比除level 5顯著下降外，level 1至4無顯著變化，Pchlide趨勢則和MGPP一致，又無論係何種level葉片，其百分比皆以PPIX最多，約60至70%，次為MPGG，約30至35%，再次為Pchlide，約0至7%；總論吡啉除個別含量及總含量受老化程度影響甚大，其百分比在level 1至4間無太大影響，可推論低溫葉片黃化前期其三種吡啉的生合成速率都保持著一定的動態平衡，此與大部分正常植物綠葉類似，即正常高等植物此三種吡啉生合成速率都維持著動態平衡(Hsu, 1995; Chen *et al.*, 1996)；而level 5則為幾近死亡的枯黃葉片，其PPIX百分比顯著上升，Pchlide顯著下降為0，推論係低溫寒害後期癡瘋樹葉綠素崩解速率遠大於生合成速率，使得生合成途徑中PPIX→MGPP→Pchlide兩過程皆受負回饋之抑制。

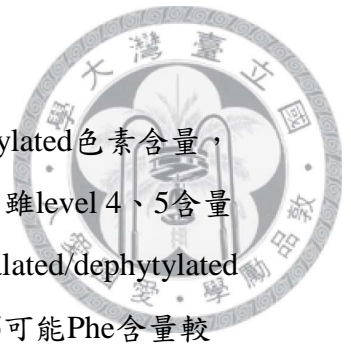
Chl 崩解轉化為脫鎂葉綠酸(Pheophorbide; Pho)有兩種可能之途徑，又每一途



徑亦含二個步驟，其一為先經由葉綠素酶(chlorophyllase)催化反應去掉植醇鏈(phytol chain)而生成Chlorophyllide (Chlide)，再去掉鎂離子而生成Pheophorbide (Pho)，或者先經由Mg-dechelataase 催化反應去掉鎂離子而生成Pheophytin (Phe)，再去掉植醇鏈而生成Pho (Hendry *et al.*, 1987; Matile *et al.*, 1996)。而甘藷在正常葉片老化過程中，隨著葉片老化、黃化level增加，Chlide a+b、Chlide a、Chlide a+b含量皆同步降低，且level 1無論係在總含量、個別含量皆為level 2的2至3倍，又Chlide a/b在level 1至4間維持在1.15至1.2間，僅level 5顯著下降，此顯示在葉片黃化接近死亡之前，其葉綠素崩解過程中Chlide a的降解速率比Chlide b更快，此現象和Chl a、Chl b、Chl a+b、Chl a/b的變化有一定的關聯性。Phe a、Phe b、Phe a+b、Phe a/b方面，亦隨著葉片老化程度上升而有個別含量、總含量下降，比值上升之趨勢；唯可觀察Phe a在老化level 1至3降解速率並不明顯，至level 4、5含量才顯著下降；而Phe b雖然明顯地依黃化level上升而造成含量級距性下降，不過其絕對含量在各個黃化level皆比Phe a少。所以整體而言Phe a+b含量在level 1、2之間不顯著，至level 3後才顯著性的下降。而Phe a/b 除黃化前期的level 1外，其餘level 2至5僅看出有比值上升的趨勢，而事實上並不顯著，都維持在固定的範圍內(圖5、6)。

除黃化level 5葉片其各種色素含量如Phe a、Phe b、Chlide a、Chlide b因崩解而含量太低，以至計算Phe a/Chlide a、Phe b/Chlide b、Phe a+b/Chlide a+b等比值易造成標準差過大之外，整體而論，葉片之Phe a/Chlide a、Phe b/Chlide b、Phe a+b/Chlide a+b比值僅在level 1至2明顯上升，在黃化level 2至5之間並無太大變動趨勢，在此稍推論葉片老化初期之癩瘋樹葉片其Chl 崩解傾向以Chl→Chlide→Pho 為主要崩解途徑(major route)，而以Chl→Phe→Pho 為次要途徑(minor route)；但黃化level較高葉片則相反，可能改變以Chl→Phe→Pho 為主要崩解途徑，而以Chl→Chlide→Pho 為次要途徑(圖7)，而甘藷較成熟葉片其Chl 崩解亦傾向以Chl→Chlide→Pho 為主要崩解途徑(許, 2003)，兩種作物此特性一致。

另外主要及次要崩解途徑的改變亦可由phytylated色素含量(chlorophyll、Pheophytin)及dephytylated色素 (Chlorophyllide、pheophorbide)含量分析推論，如dephytylated色素含量在黃化初期的level 1顯著高於level 2至5，即可能初期Chl崩解



以Chlide途徑較多，但level 2之後則推論Chlide含量大減；而phytylated色素含量，在黃化level 2卻比level 1多，推論Phe 含量在level 2後開始增加，雖level 4、5含量皆低，但彼時已為黃化末期，含量降低為正常現象。另觀察phytylated/dephytylated色素比值，即可推論僅level 1的Childe含量較Phe多，至level 2至5可能Phe含量較多，但絕對性有待商榷，因未探討Chl及Pho等生合成及崩解途徑產物之影響(圖8)。

Car含量增加會收到Chl 累積的影響而增加(Oelmullar and Mohr, 1985)，而Car 的崩解亦會導致Chl 的崩解(Mayfield and Taylor, 1984)，而5種黃化葉的Car含量變化亦受到Chl 含量的影響，兩者間有密切相關。觀察其Car/Chl比值隨黃化level 上升呈增加之趨勢而論，可推論雖Car含量隨Chl含量一同遞減，唯Chl降解速率較Car迅速，亦即癩瘋樹葉片黃化晚期其Car仍保持一定含量(圖9)。

## (二)葉片反射光譜

葉綠素在紅光及藍光波段而類胡蘿蔔素在藍光波段都具有強吸收的特性，故一般非突變種之正常植物葉片在這兩個波段的反射率最低。而在本研究低溫寒害誘導葉片黃化實驗中，黃化初期level 1的原始反射光譜即有上述特性。而秋季落葉植物為材料的研究中顯示，葉片黃化過程致使Chl含量減少，可觀察原始反射光譜在510-600 nm及690 nm以上波段之反射率明顯增加現象(Gitelson and Merzlyak, 1996)，在本研究的黃化level 2至4葉片，僅觀察到510-600 nm波段反射值較level 1高，且以老化level增加而上升，690nm以上波段仍以level 1反射值為最高，可解釋為level 1較能正常反射遠紅光；level 5幾近枯黃死亡葉片其原始反射光譜已無正常或逆境葉片特性，曲線由400 nm起一路攀升(圖11A)。

而一次微分曲線方面，本研究觀察除level 5外，其餘4種黃化level葉片在500及675 nm 附近斜率皆增加，而波長500 nm附近一次微分反射率的增加與葉綠素、類胡蘿蔔素及花青素的吸收有關，而波長675 nm 一次微分反射率的增加僅與葉綠素之吸收相關(Gitelson and Merzlyak, 1994)。又觀察一次微分曲線在波段500至530 nm之間產生的藍位移現象(blue-shift)，以及大於675 nm 的波段，不同程度的黃化葉因葉綠素含量的減少而產生紅光臨界的藍位移(blue-shift of red edge)現象，且位移



程度除level 5外皆依黃化程度上升而有增加之趨勢，推論可能為花青素、類黃酮、多酚類、Car 及Chl 等綜合含量之影響(圖11B)。

675 nm 附近之波段為 Chl 強吸收之波段，前人研究曾以此進行 Chl 含量之估算(Chappelle *et al.*, 1992)，此波段對低濃度之 Chl 含量變化有較高的敏感度，唯對於較高濃度 Chl 含量變化之敏感度則較低(Gitelson and Merzlyak, 1994, 1996, 1997)。本研究利用 Chl a+b、Car 等色素和原始光譜做  $R^2$  相關性圖，結果顯示在 5 種黃化 level 葉片中， $R_{675}$  對 Chl a+b、Car 色素含量變化之相關性較低，其  $R^2$  值僅為 0.435、0.726，故本研究另由原始反射光譜找尋與 Chl a+b、Car 敏感度較高的波段，其中 Chl a+b 取 705 nm，而 Car 則取 696 nm，又為後續計算各種植生指數，取敏感度較低波段，Chl a+b 取 731 nm，而 Car 取 728 nm (圖 12)。

在各種植生指數方面，在許多研究中顯示，以綠光波段計算之植生指數可做為葉綠素含量的指標(Gitelson and Merzlyak, 1996)。例如  $R_{800}/R_{550}$  比值對 Chl a 含量亦具有高相關性( $R^2 > 0.88$ ) (Buschmann and Nagel, 1993)。以多種無相關聯之植物為材料的研究顯示， $R_{750}/R_{550}$  與葉綠素含量具有高度的直線相關，而  $NDVI_{green}$  則與葉綠素量具有高度的指數曲線相關(Gitelson and Merzlyak, 1997)。本研究之  $NDVI_{green}$  綠光波段取 555 nm，經計算僅 Chl a、Chl b、Chl a+b 的 P-value 小於 0.0001， $SRVI_{green}$  亦同，但  $R^2$  值皆稍低，僅約 0.73 左右；本研究中，以寬波段反射率計算之植生指數  $SRVI_{broad}$  對 Chl a、Chl b、Chl a+b 有良好之敏感度，對 Car 亦有一定程度的敏感度，而  $NDVI_{broad}$  則僅對 Car、Car/Chl 較敏感，對於 Chl a、Chl b、Chl a+b 敏感度則低於  $SRVI_{broad}$ 。而一般常用野外手持式 NDVI 儀器 PlantPen NDVI 300，本研究模擬其波段並計算得  $NDVI_{740\ 660}$ 、 $SRVI_{740\ 660}$ ，經  $R^2$  相關性分析後僅與 Chl a/b、Car、Car/Chl 相關性較高，與原預期結果不符合，推論長期低溫逆境影響下，癩瘋樹較不適用此波段反應植株葉部色素含量變化趨勢。而一般常用之植生指數  $NDVI_{750\ 705}$ 、 $SRVI_{750\ 705}$  則與 Chl a、Chl b、Chl a+b 之敏感度較高，而對於 Car 亦有一定程度的敏感度。本研究另找波段所得之  $NDVI_{731\ 705}$ 、 $SRVI_{731\ 705}$ 、 $NDVI_{728\ 696}$ 、 $SRVI_{728\ 696}$ ，其中  $NDVI_{731\ 705}$  其對於 Chl a、Chl b、Chl a+b 之敏感度和  $NDVI_{750\ 705}$  表現一樣良好，又其對 Car 亦有一定之敏感度，而  $SRVI_{731\ 705}$  對 Chl a、Chl b、Chl a+b



之敏感度亦佳，再來NDVI<sub>728 696</sub>整體表現較平均，敏銳度不如NDVI<sub>731 705</sub>，而SRVI<sub>728 696</sub>對Chl a、Chl b、Chl a+b之敏感度比SRVI<sub>731 705</sub>更好；光反射指數PRI<sub>531 570</sub>則如預期與Car有較高度相關性，另本次研究與Chl a、Chl b、Chl a+b亦有一定程度之相關性。整體而論，各項NDVI與SRVI指數主要因係針對葉綠素的敏感度，唯某些例如NDVI<sub>731 705</sub>、NDVI<sub>728 696</sub>等植生指數同時對Chl及Car皆具有一定程度之敏感度，唯此特性應係Car的含量受到Chl在葉片黃化崩解期間一起崩解導致，故難以預期在短期逆境處理下仍有此良好的敏感度(表2)。

本研究得到上述各類之植生指數並非皆適合運用於癩瘋數非破壞性估算葉片色素含量計算，如敏感度較低之植生指數NDVI<sub>green</sub>、SRVI<sub>green</sub>或許不適當，其綠光波段之讀值可能受花青素、類黃酮、多酚類、單寧等物質影響；而NDVI<sub>750 705</sub>、NDVI<sub>731 705</sub>、NDVI<sub>728 696</sub>、SRVI<sub>750 705</sub>、SRVI<sub>broad</sub>、SRVI<sub>731 705</sub>、SRVI<sub>728 696</sub>、PRI<sub>531370</sub>則較適合做色素含量估算。

## 二、不同溫度後強光脅迫之影響

### (一)葉綠素螢光參數

Fv/Fm代表光合系統II的最大光化學潛能，由葉綠素螢光參數中的Fv/Fm 值，可推估植株葉片在各種不同逆境下其光合系統的光抑制或受損程度 (Maxwell and Johnson, 2000；Demmig-Adams and Adams, 1996)。本研究發現六種不同溫度(7、14、21、28、35、42°C)處理一天再暗馴化30分鐘後，僅42°C有明顯的光抑制現象，其Fv/Fm值已顯著下降至約0.49；其餘五種溫度則大致與常溫28°C無差異。此即可推論高溫會誘導癩瘋樹幼株之光保護機制，避免其在照光後受到更嚴重的光傷害，而照1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ PPFD強光後的Fv'/Fm'則發現7、42°C下降後的值較其他四種溫度低，則可說明較極端的溫度對於癩瘋樹幼株而言，會造成其光合系統II的潛能降低，甚至會影響其光合作用能力(圖13)。

qP代表光化學消散及光合系統II中心開放程度，而逆境造成qP值的下降，則推論係因過多的能量無法由光反應及熱消散完全作用，造成光合系統II中心的不活





化，此特性亦為一種保護機制(Kato *et al.*,2003)。而本研究不同溫度後強光脅迫實驗中，即可發現42°C在暗馴化後呈現較低數值，可推論已達痲瘋樹幼株啟動光保護機制之門檻。而照1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD強光後觀察到7、42°C下降後的值較其他四種溫度低，而35°C和常溫28°C無差異，而21°C則qP值呈上升趨勢，但qP值並無法代表光合作用效能，故僅推測痲瘋樹幼株在21°C處理並照強光後有促進光合系統II反應中心更開放之趨勢(圖14)。

$\Phi\text{PSII}$  代表光合系統II的實際光量子效能，是實際觀察逆境對於光合作用能力影響的指標；而ETR則是由 $\Phi\text{PSII}$ 計算的相對電子傳遞速率，皆可發現42°C在暗馴化後呈現較低數值。而照1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD強光後觀察到7、42°C下降後的值較其他四種溫度低，而35°C和28°C則表現較14、21°C好，則推測痲瘋樹幼株還是較適合在稍高溫的環境生長，其光合作用能力較高將影響其生長速率等要素(圖15、16)，亦印證Matos 等(2012)說明溫度低於18°C時痲瘋樹葉片生長開始趨緩之論述，並可推論生長趨緩與光合系統效能降低程度有明顯關聯。

NPQ代表非光化學消散，為補光天線系統將過多光能以熱的形式消散的指標，一般認為較高的NPQ 為一種光保護機制，可避免植株受到嚴重之光傷害(Feng *et al.*,2002)。本研究發現42°C在暗馴化後呈現顯著高數值，可推論極高溫亦造成痲瘋樹幼株啟動光保護機制進行散熱；而照1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD強光後，六種溫度之NPQ值則無顯著差異，推論六種溫度處理在照光後其非光化學消散能力並無太大差異(圖17)。

## (二)葉片反射光譜

葉綠素在紅光及藍光波段及類胡蘿蔔素在藍光波段都具有強吸收的特性，在本研究不同溫度後強光脅迫之影響實驗中，六種不同溫度一天且照強光前後的原始反射光譜亦有上述特性，但整體而論六種溫度的原始光譜、一次微分、標準差圖在照光前後其實並太明顯之變化趨勢，其中原始光譜在近紅外光波段僅14、28°C在照光後有些許上升趨勢，而7、35、42°C在在照光後的500-600 nm的波峰有較顯著的下降，推論係與光保護機制中葉黃循環色素比例變化導致。此推論與冬季低溫寒害葉片黃化實驗並不同，因冬季寒害係較長期影響植株內葉綠素的崩解合



成，進而造成較明顯的吸收光譜差異特性，而六種不同溫度實驗僅探討短期溫度一天處理後照光前後之影響，故對其光譜特性影響亦較小，探討標的亦不同(圖18)。

### (三)葉綠素螢光與光生理指標之關係

在各種原始光譜衍生光生理指標之植生指數NDVI與SRVI皆與葉綠素螢光參數的 $F_v/F_m$ (或 $F_v'/F_m'$ )、 $\Phi PSII$ 、ETR、qP、NPQ無相關性(表4)，此結果係可預期的，因以上植生指數皆應和葉綠素含量的變動有顯著相關性，但六種不同溫度照強光實驗之時間僅1天，並不足以影響葉綠素含量之波動，故推論各項NDVI及SRVI僅能代表當下植株葉綠素含量及營養狀況，較無法表現短期溫度或照光前後之變動趨勢(圖19)。

光反射指數 $PRI_{531\ 570}$ 方面，以 $1600$ 至 $2100\ \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFDF強光照射向日葵10分鐘後，其葉片531 nm反射值(R%)與葉黃素循環的去環氧化態( $EPS = (A + 2Z)/(V + A + Z)$ )間呈線性正相關(Gamon *et al.*, 1997)，之後Gamon以570nm 波段做為531nm 波段的背景值，提出PRI 指數 $[PRI = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})]$ ，並推論得PRI指數與葉黃素含量間的變化已有極明確的相關性。許多研究將PRI 指數結合葉黃素循環，探討其和葉綠素螢光參數間之相關性，如PRI與qP (Peñuelas *et al.*, 1995, 1998; Gamon *et al.*, 1997; Méthy, 2000; Styliniski *et al.*, 2002; Guo and Cao, 2004)、NPQ (Logan *et al.*, 1998; Evain *et al.*, 2004; Guo and Cao, 2004)、 $F_v/F_m$  (Winkel *et al.*, 2002)、ETR (Styliniski *et al.*, 2002)間都有良好相關性。而本研究光反射指數 $PRI_{531\ 570}$ 則與 $F_v/F_m$ (或 $F_v'/F_m'$ )、 $\Phi PSII$ 、ETR、qP、NPQ皆有一定程度相關性(表4)，由冬季低溫寒害實驗已得癡瘋樹幼株之光反射指數 $PRI_{531\ 570}$  與Car含量有相關性，而Car又包含葉黃素循環之V、A、Z等色素，且葉黃素循環係在極短照光時間內即可啟動，進而將過多能量以熱的形式消散(NPQ)，並且 $PRI_{531\ 570}$  與光抑制指標 $F_v/F_m$ 亦有相關性，故本研究推論可藉由手持式 $PRI_{531\ 570}$ 偵測癡瘋樹幼株在短期溫度處理照光前後之光生理變化，並且由 $\delta PRI$  (Gamon and Surfus, 1999)推論六種溫度中偏高溫(28、35、42°C)處理在照光後較能有效啟動葉黃素循環，進而將過多光能以熱的形式消散(圖20)。



### 三、高、低溫持續期後強光脅迫之影響

#### (一)葉綠素螢光參數

Silva 等(2010)以21天癩瘋樹幼株為材料，並以43°C處理6小時，實驗結果顯示在ΦPSII和ETR表現並未因高溫而下降，而NPQ亦無明顯增加，整體表現和常溫環境植株一致。

首先以本研究Fv/Fm and Fv'/Fm'而論，發現42°C持續3天影響較7°C小，雖在暗馴化後42°C之Fv/Fm值皆因光抑制而下降，但植株在正常環境有光源變化。故探討其照1,800 μmolm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> PPFD強光後之Fv'/Fm'值發現7°C在第2天即顯著降至幾乎0，而42°C則至第3天才顯著下降，且其值亦較7°C在第3天高，推論低溫對癩瘋樹幼株造成較嚴重之光抑制(圖21)。

以qP而論，本研究發現42°C持續3天影響較7°C小，首先在暗馴化後qP值無太大變化及顯著性，但照1,800 μmolm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> PPFD強光後之qP值發現7°C在第2天即顯著下降，而42°C則至第3天才顯著下降，推論低溫使癩瘋樹幼株光合系統II反應中心關閉程度上升，除光合作用能力可能降低外，亦是其光保護機制之一(圖22)。

而ΦPSII和ETR在高或低溫持續期後照光前、後整體趨勢和Fv/Fm and Fv'/Fm'一致，則更明確地推論7°C對癩瘋樹幼株光合作用抑制較多，整體光合作用能力亦下降(圖23、24)。

以NPQ而論，在暗馴化後42°C處理1至3天的NPQ值皆顯著高於7°C，但照1,800 μmolm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> PPFD強光後之NPQ值發現7°C處理3天內值皆顯著小於42°C，而42°C處理3天內NPQ值皆與28°C無差異，推論7°C低溫可能較抑制癩瘋樹幼株葉黃素循環，使得散熱能力下降，但觀察7°C處理2天之幼株發現其葉片有捲縮現象(未附圖)，亦推論係避免植株於低溫逆境時受到過多光能的保護機制；而42°C處理3天內則仍可以葉黃素循環將過多能量以熱型式消散(圖25)。



## (二)光生理指標

高、低溫持續期對手持式  $NDVI_{740\ 660}$  的影響無差異，推論 3 天持續期對於癩瘋樹幼株葉綠素含量無影響(圖 26)；手持式  $PRI_{531\ 570}$  計算得  $\delta PRI$ ( $PRI_{dark} - PRI_{light}$ )， $42^{\circ}C$  照光前後的幅度確比  $7^{\circ}C$  大，但顯著性不明顯。而各溫度三天內部之  $\delta PRI$  亦不顯著，但仍可推論  $42^{\circ}C$  較能驅動癩瘋樹幼株葉黃素循環之趨勢(圖 27)。

而光生理指標  $NDVI_{740\ 660}$ 、 $PRI_{531\ 570}$  與葉綠素螢光參數相關性整體結果與不同溫度後強光脅迫實驗相似， $NDVI_{740\ 660}$  與  $Fv/Fm$ (或  $Fv'/Fm'$ )、 $\Phi PSII$ 、 $ETR$ 、 $qP$ 、 $NPQ$  皆無相關性，而  $PRI_{531\ 570}$  則皆有一定程度相關性，故本研究推論可藉由手持式  $PRI_{531\ 570}$  偵測癩瘋樹幼株在短期溫度處理三天內之照光前後光生理變化(表5)。

## (三)光飽和曲線

以  $28^{\circ}C$  之  $Pn$ 、 $gs$ 、 $Ci$ 、 $Tr(E)$  曲線做對照組，探討  $7^{\circ}C$ 、 $42^{\circ}C$  處理 1 至 3 天持續期對光飽和曲線參數之影響； $42^{\circ}C$  處理 1 至 2 天氣孔導度  $gs$  除  $2,000\ \mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$  PPF 時較  $28^{\circ}C$  高，其餘光強皆小於  $28^{\circ}C$ ，又其  $Ci$  值略高於  $28^{\circ}C$ ，以及  $Pn$  值低於  $28^{\circ}C$ ，可推論其光合作用相關之生理生化反應受抑制。而  $42^{\circ}C$  處理第 3 天之  $Ci$  值低於 1、2 天推論係其  $gs$  值更顯著下降導致，而  $Tr$  趨勢大至與  $Pn$  趨勢一致； $7^{\circ}C$  處理 1 天氣孔導度  $gs$  及  $Pn$  值即顯著低  $42^{\circ}C$  的第 3 天，且第 2 天起其即降低幾近 0，又第 1 天之  $Ci$  值在  $250\ \mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$  PPF 後逐漸上升，推論已有光抑制現象，而  $Ci$  值在第 2、3 天顯著高於  $28^{\circ}C$ 、 $42^{\circ}C$ ，但前述已知其  $gs$  已幾近為 0，故推測其  $Ci$  濃度係由夜間呼吸作用累積，且照射光線後啟動光合作用能力已大幅減弱，故無法消耗所致，而  $Tr$  趨勢亦與  $Pn$  趨勢一致(圖 28~31)。

而光飽和曲線參數與葉綠素螢光參數相關性方面，則得到  $Fv/Fm$ (或  $Fv'/Fm'$ )、 $\Phi PSII$ 、 $ETR$ 、 $qP$ 、 $NPQ$  對於  $Pn$  皆有一定程度之相關性，其中以  $\Phi PSII$  為最高 ( $R^2=0.754, P < 0.0001$ )，推論使用葉綠素螢光儀器能得到可快速估算癩瘋樹幼株光合作用效率的在高低溫逆境下之指標(表6)。



## 第五章 總論與展望

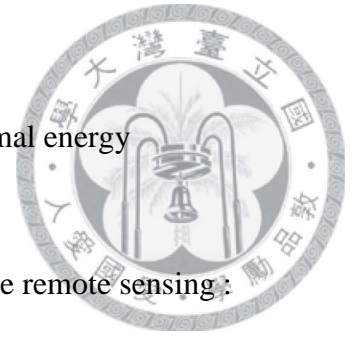
本研究發現麻瘋樹插植苗幼株在低溫寒害造成葉片枯黃老化過程中，不同色素含量變化及反射光譜特性和葉片黃化程度有很顯著的差異，對於日後利用反射光譜計算光生理指數 NDVI、PRI 以估算葉綠素、類胡蘿蔔素等色素含量係可利用之工具。

又針對不同溫度及高低溫後強光脅迫實驗發現亦可利用反射光譜計算的光化學反射指數 PRI 與葉綠素螢光有一定程度之相關性，並發現葉綠素螢光的  $\Phi_{PSII}$  與光飽和曲線參數中淨光合作用(Pn)亦有關連，對於日後利用葉綠素螢光進行麻瘋樹幼株在不同溫度的光生理反應，如是否因溫度造成植株的光抑制等，皆可快速、非破壞性的判讀，以期達成農業應用之實務性。



## 第六章 參考文獻

- 江忠穎。2007。不同葉色甘藷的葉綠素螢光及葉片反射光譜特性。國立中興大學生命科學系碩士論文。
- 姚銘輝、陳守泓、漆匡時。2007。利用葉綠素螢光估算作物之光合作用。台灣農業研究。56:224-236。
- 許明晃。2003。甘藷葉片色素含量與反射光譜關係之研究。國立台灣大學農藝系博士論文。
- 楊志維。2001。衛星遙測與灰系統理論應用於水稻(*Oryza sativa* L.)營養生長期之監測。國立台灣大學農藝系碩士論文。
- Asada K (1999) The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50:601–639.
- Buschmann, C. and Nagel, E. (1993) *In vivo* spectroscopy and internal optics of leaves as basis for remote sensing of vegetation. *Int. J. Remote Sens.* 14:711-722.
- Chappelle, E. W., Kim, M. S. and McMurtrey III, J. E. (1992) Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): An algorithm for the remote estimation of the concentrations of chlorophyll a chlorophyll b, and carotenoids in soybean leaves. *Remote Sens. Environ.* 39:239-247.
- Chen, H. Y., Lu, Y. K., Chou, C. H. and Yang, C. M. (1996) Analysis of pigment degradation in exocarp of papaya during late ripening. *J. Chinese Agric. Chem. Soc.* 34:460-468.
- Demmig-Adams, B., and Adams, III W.W. (1996) Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta* 198:460-470.



- Demmig-Adams, B. (2003) Linking the xanthophylls cycle with thermal energy dissipation. *Photosynthesis Research* 76:73-80.
- Evain, S., Flexas, J., and Moya, I. (2004) A new instrument for passive remote sensing: 2 Measurement of leaf and canopy reflectance changes at 531 nm and their relationship with photosynthesis and chlorophyll fluorescence. *Remote Sensing of Environment* 91:175-185.
- Feng, Y.L., Cao, K.F., and Feng, Z.L. (2002) Thermal dissipation, leaf rolling and inactivation of PSII reaction centres in *Amomum villosum*. *Journal of Tropical Ecology* 18:865–876.
- Filella, J., Serrano, L., Serra, J. and Peñuelas, J. (1995) Evaluating Wheat Nitrogen Status with Canopy Reflectance Indices and Discriminant Analysis. *Crop Sci.* 35:1400-5.
- Gamon, J.A., Peñuelas, J., and Field, C.B. (1992) A narrow-waveband spectral Index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sensing of Environment* 41:35-44.
- Gamon, J.A., Serrano, L., and Surfus, J.S. (1997) The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. *Oecologia* 112:492-501.
- Gamon, J.A., and Surfus, J.S. (1999) Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytologist* 143:105-117.
- Gitelson, A. A. and Merzlyak, M. N. (1994) Quantitative estimation of Chlorophyll a using reflectance spectra: Experiments with autumn chestnut and maple leaves. *J. Photochem. Photobiol. (B)* 22:247-252.
- Gitelson, A. A. and Merzlyak, M. N. (1996) Signature analysis of leaf reflectance spectra: algorithm development for remote sensing of chlorophyll. *J. Plant*

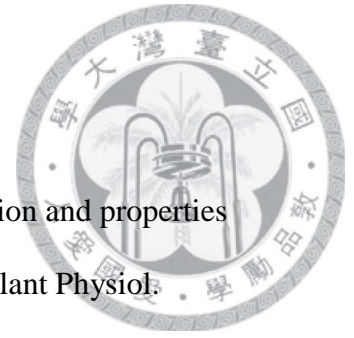


- Physiol. 148:494-500.
- Gitelson, A. A. and Merzlyak, M. N. (1997) Remote estimation of chlorophyll content in higher plant leaves. *Int. J. Remote Sens.* 18:2691-2697.
- Guo, Y.H., and Cao, K.F. (2004) Effect of night chilling on photosynthesis of two coffee species grown under different irradiances. *Journal of horticultural Science Biotechnology* 79:713-716.
- Havaux, M., Bonfils, J. P., Lutz, C., and Niyogi, K.K. (2000) Photodamage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf developmental stage in the npq1 Arabidopsis mutant deficient in the xanthophylls cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase. *Plant Physiology* 124:273-284.
- Hendry, G. A. F., Houghton, J. D. and Brown, S. B. (1987) The degradation of chlorophyll – a biological enigma. *New Phytol.* 107:255-302.
- Holm, G. (1954) Chlorophyll mutations in barley. *Acta Agric. Scand.* 4:457-461.
- Hsu, J. C., Lu, Y. K. and Yang, C. M. (1995) Analysis on pigments in the exocarp of orange fruit. *Taiwania* 40:83-90.
- Kahn, V. M., Avivi-Bieise, N. and von Wettstein, D. (1976) Genetic regulation of chlorophyll synthesis analyzed with double mutants in barley. In: Bhuchler, T. (ed.). *Genetics and Biogenesis of chloroplasts and Mitochondria*: 119-131.
- Kato, M.C., Hikosaka, K., Hirotsu, N., Makino, A., and Hirose, T. (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 cell physiology* 44:318-325.
- Kochubey, S. M., Kobets, N.I. and Shadchina T.M.(1990)Spectral properties of plants as a base of distant diagnostic methods.Kyiv:Naukova Dumka.





- Kochubey, S. M., and T. A. Kazantsev (2007) Changes in the first derivatives of leaf reflectance spectra of various plants induced by variations of chlorophyll content. *Journal of plant Physiology* 164(12):1648-1655.
- Kumar S., Chaube A., Jain S.K. (2011) Post Copenhagen Summit Scenario: Attainment of Sustainable Energy Regime in India by *Jatropha* Biodiesel. *Energy & Environment* 22:877-889.
- Lamb, D.W., M.Steyn-Ross, P. Schaars, M.M. Hanna, W. Silverster, A. Steyn-Ross.(2002) Estimating leaf nitrogen concentration in ryegrass. *Int. J. Remote Sens.*23:3619-48.
- Lichtenthaler,H. K. (1987) Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembrane. *Methods Enzymol.* 148: 350-382.
- Logan, B.A., Demmig-Adams, B., Adams, WW III., and Grace, S.C. (1998) Antioxidant and Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation in *Cucurbita pepo* L. and *Vinca major* L. acclimated to four growth PPFs in the field. *Journal of Experimental Botany* 49:1869-1879.
- Matile, P., Hortensteiner, S., Thomas, H. and Krautler, B. (1996) Chlorophyll breakdown in senescent leaves. *Plant Physiol.* 112:1403-1409.
- Matos,F.S.,Oliveria, L.R.,Galão, F.,Evaristo,A.B.,Missio,R.F.,Olivia, C.,Santos,L.A. (2012) Physiological characterization of leaf senescence of *Jatropha curcas* L. populations. *biomass and bioenergy* 45(2012):57-64.
- Maxwell, K., and Johnson, G.N. (2000) Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51:659-668.
- Mayfield, S. P. and Taylor, W. C. (1984) Carotenoid-deficient maize seedling fail to accumulate light-harvesting chlorophyll a/b binding protein (LHCP) mRNA. *Eur.*



J. Biochem. 144:79-84.

McFeeters, R. F., Chichester, C.O. and Whitaker, J.R. (1971) Purification and properties of chlorophyllase from *Ailanthus altissima* (Tree-of-Heaven). *Plant Physiol.*

47:609-618.

Méthy, M. (2000) Analysis of photosynthetic activity at the leaf and canopy levels from reflectance measurements: a case study. *Photosynthetica* 38(4):505-512.

Naoki H, Amane M, Ayuko U and Tadahiko M (2004) Changes in the thermal dissipation and the electron flow in the water–water cycle in rice grown under conditions of physiologically low temperature. *Plant Cell Physiol.* 45: 635–644.

Niyogi, K.K. (1999) Photoprotection revisited: Genetic and molecular approaches. *Annual Review of Plant Physiology* 50:333-359.

Oelmuller, R. and Mohr, H. (1985) Carotenoid composition in milo (*Sorghum vulgare*) shoots as affected by phytochrome and chlorophyll. *Planta* 164:390-395.

Peñuelas, J., Filella, I., and Gamon, J.A. (1995) Assessment of photosynthetic radiation use efficiency with spectral reflectance. *New Phytology* 131:291-296.

Peñuelas, J., Filella, I., Llusà, J., Siscart, D., and Piñol, J. (1998) Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Journal of Experimental Botany* 49(319):229-238.

Pfündel, E., and Bilger, W. (1994) Regulation and the possible function of the violaxanthin cycle. *Photosynthesis Research* 42:89-109.

Porra, R.J., Thompson, W.A. and Kriedelman, P.E. (1989) Determination of accurate extraction and simultaneous equation for assaying chlorophyll a and b extracted with different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards



- by atomic absorption spectroscopy. *Biochim. Biophys. Acta* 975: 384-394.
- Shioi, Y. and Sasa, T. (1986) Purification of solubilized chlorophyllase from *Chlorella protothecoides*. *Methods Enzymol.* 123: 421-427.
- Silva EN, Silva SLF, Fontenele ADV, Ribeiro RV, Viegas RA, Silveira JAG(2010) Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. *Journal of Plant Physiology* 167 (2010),pp : 60-67.
- Sims,D.A. and Gamon, J.A. (2002) Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and development stages. *Remote Sensing Environment* 81: 337-354.
- Stylinski, C.D., Gamon, J.A., and Oechel, W.C. (2002) Seasonal patterns of reflectance indices, carotenoid pigments and photosynthesis of evergreen chaparral species. *Oecologia* 131:366-374.
- Taiz, L., and Zeiger, E. (2002) *plant physiology* 3rd ed. pp 114, 137-162. Sinaure Associates Inc., Sunderland, Massaxhusetts.
- Weng, J.H., Liao, T.-S., Hwang, M.Y., Chung, C.C., Lin, C.P., and Chu, C.H. (2006) Seasonal variation in photosystem II efficiency and photochemical reflectance index of evergreen trees and perennial grasses growing at low and high elevations in subtropical Taiwan. *Tree Physiology* 26:1097-1104.
- Winkel, T., Méthy, M., and Thénot, F. (2002) Radiation use efficiency, chlorophyll fluorescence, and reflectance indices associated with ontogenic changes in water-limited *Chenopodium quinoa* leaves. *Photosynthetica* 40(2):227-232.
- Yang, C.M., Chang, K. W., Yin, M.H. and Huang, H.M.(1998) Methods for determination of the chlorophylls and their derivatives. *Tawania* 43(2):116-122.



Yoder, B.J. and Waring, R.H. (1994) The normalized difference vegetation index of small Douglas-fir canopies with varying chlorophyll concentration. *Remote Sensing Environment* 49: 81-91.

Zarco-Tejada, P.J., Pushnik, J.C., Dobrowski, S., Ustin, S.L. (2003) Steady-state chlorophyll a fluorescence detection from canopy derivative reflectance and double-peak red-edge effects. *Remote Sensing of Environment* 84 (2003) 283–294.



圖 1. 痲瘋樹生長環境。

Figure 1. The growth environment of the physic nut (*Jatropha curcus* L.).

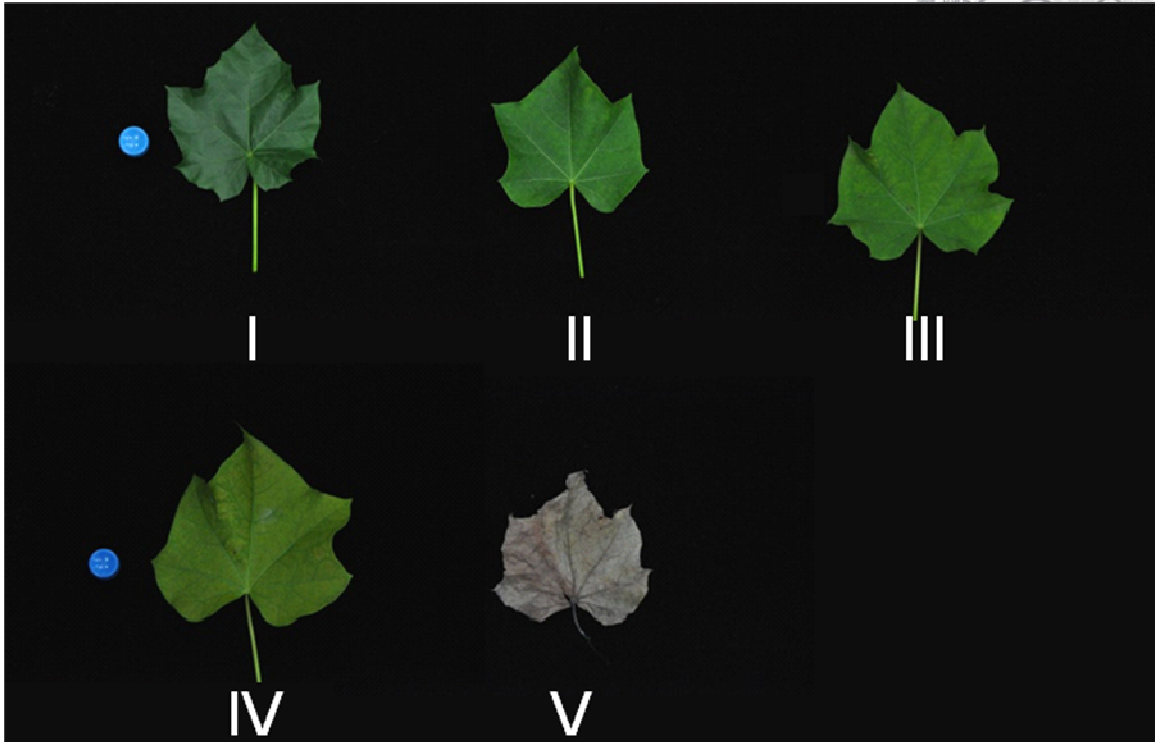


圖 2. 冬季低溫寒害實驗麻瘋樹不同黃化程度葉片。

Figure 2. The morphology of physic nut leaves at five stages during the experiment. I, the healthy leaf; V, the nearly dead leaf.

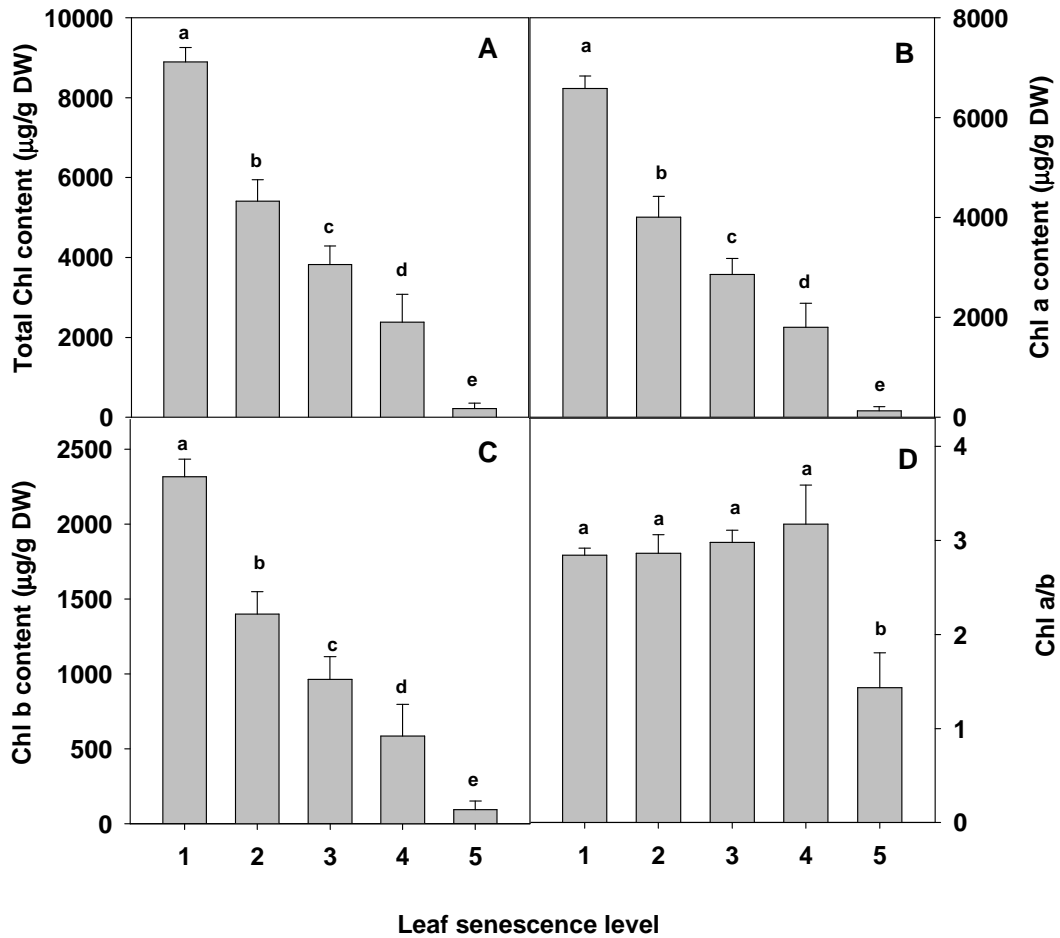
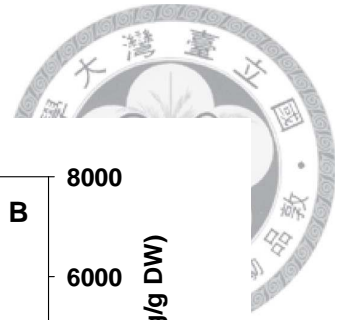


圖 3. 冬季低溫寒害對麻瘋樹不同黃化程度葉片葉綠素 a、b 含量及比例之影響。

Figure 3. The change of (A) total Chl content, (B) Chl a content, (C) Chl b content and (D) Chl *a/b* ratio at different level of senescence leaves of physic nut during natural winter of north Taiwan. Bars indicate the standard deviation (n=3 or 4).

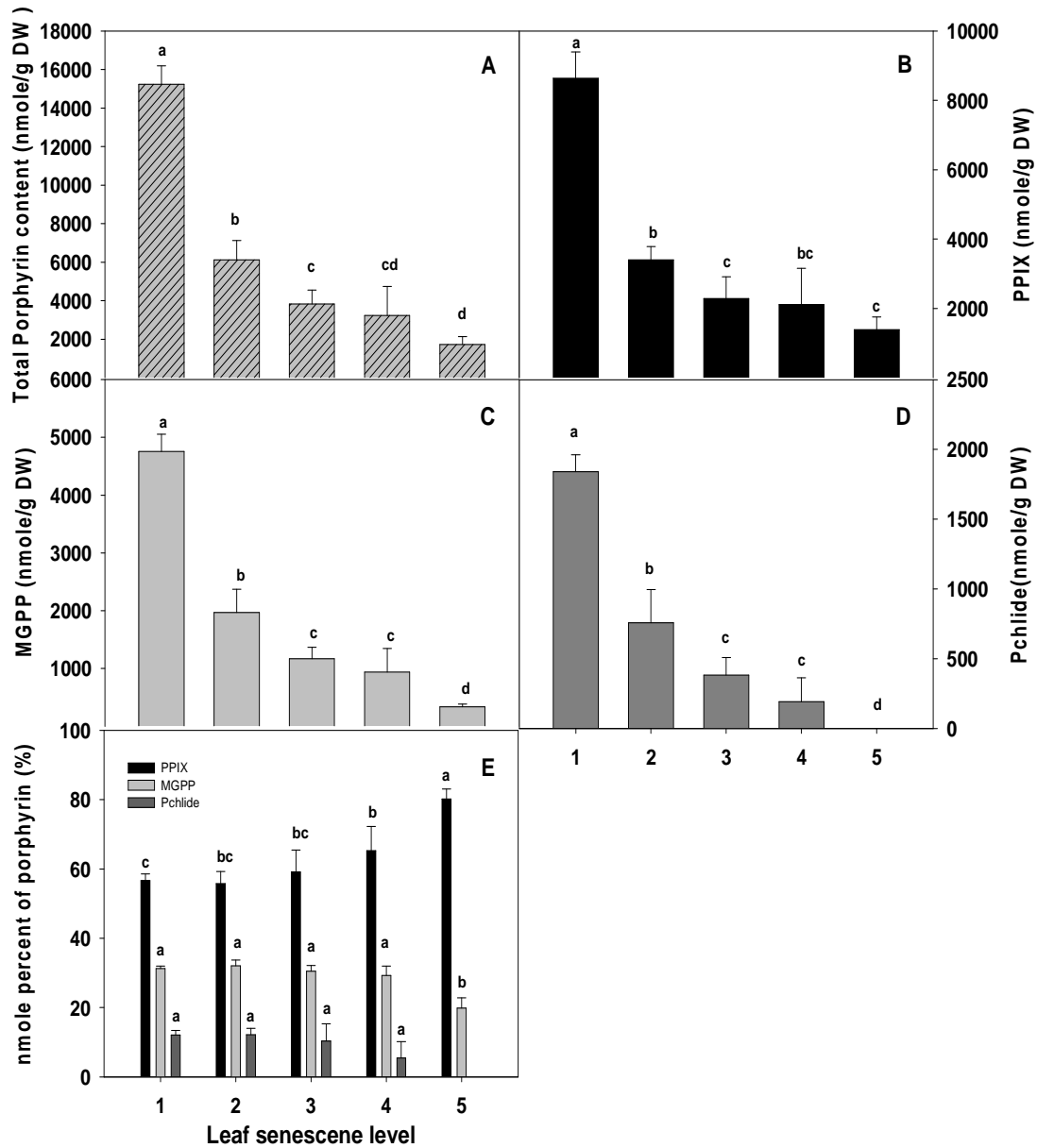
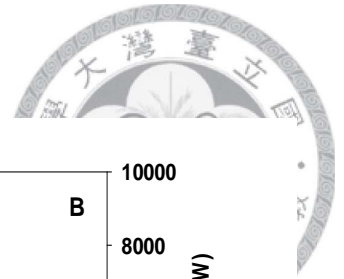


圖 4. 冬季低溫寒害對麻瘋樹不同黃化程度葉片 PPIX、MGPP、Pchlide 含量及吡啉百分比之影響。

Figure 4 . The change of (A) total porphyrin content, (B) PPIX content, (C) MGPP content, (D) Pchlide content and (E) percentage of porphyrin at different level of senescence leaves of physic nut during natural winter of north Taiwan. Bars indicate the standard deviation (n=3 or 4).



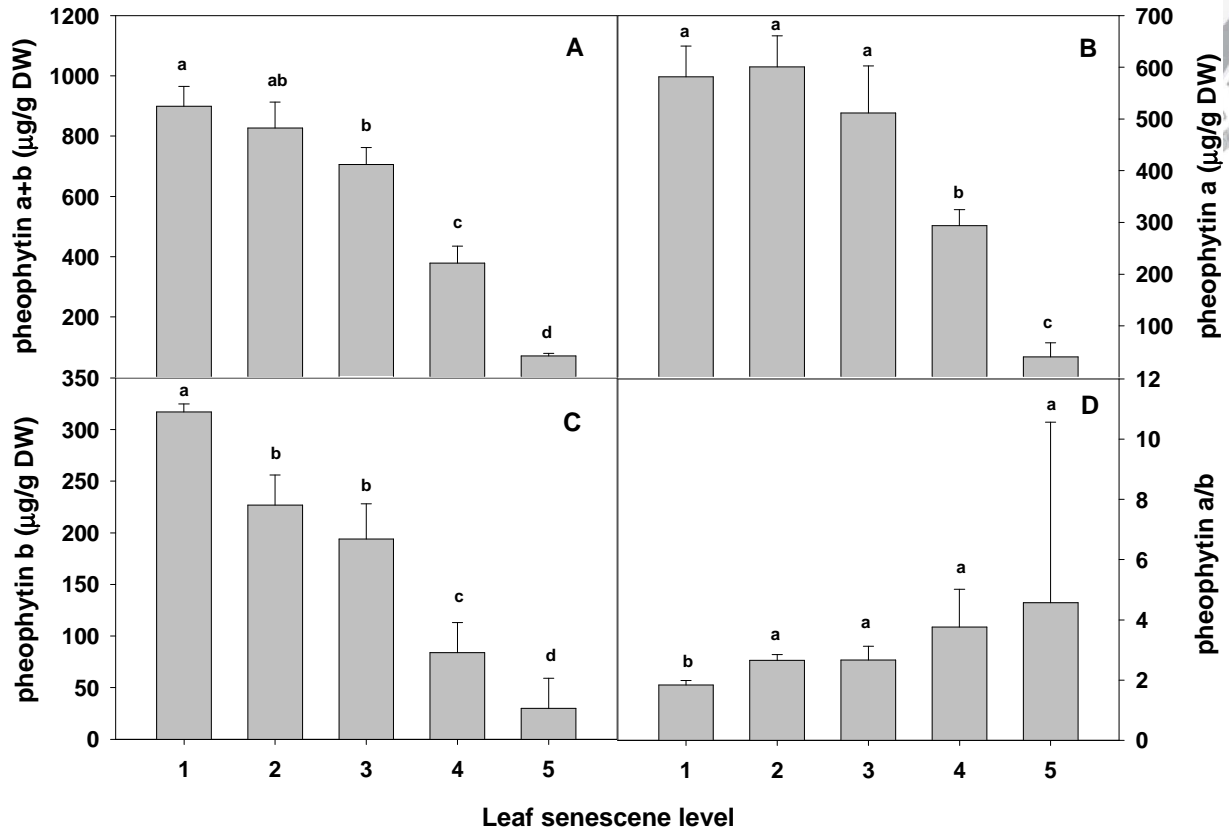
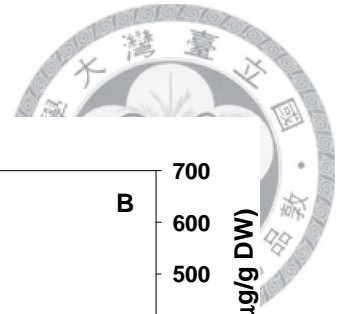


圖 5. 冬季低溫寒害對麻瘋樹不同黃化程度葉片脫鎂葉綠素 a、b 含量及比例之影響。

Figure 5. The change of (A) Pheophytin a+b content, (B) Pheophytin a content, (C) Pheophytin b content and (D) Pheophytin *a/b* ratio at different level of senescence leaves of physic nut during natural winter of north Taiwan. Bars indicate the standard deviation (n=3 or 4).

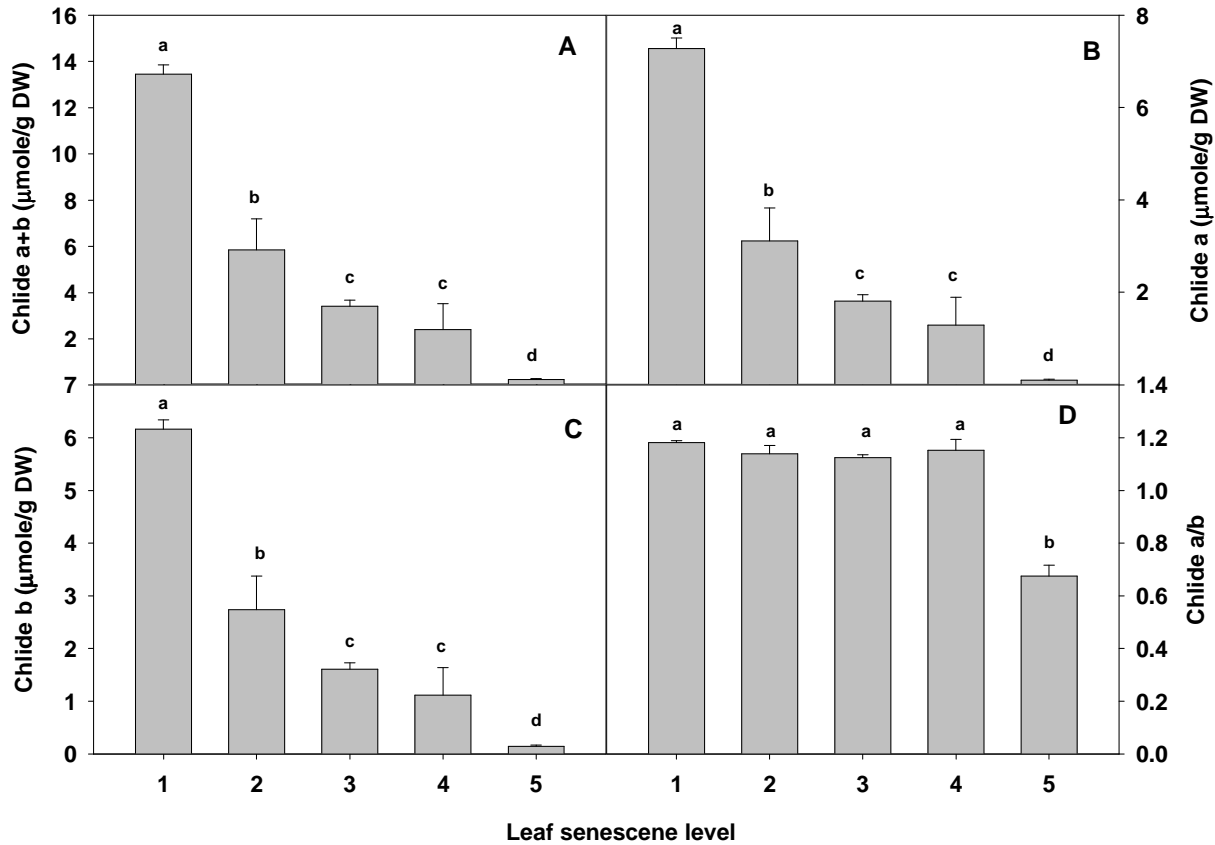
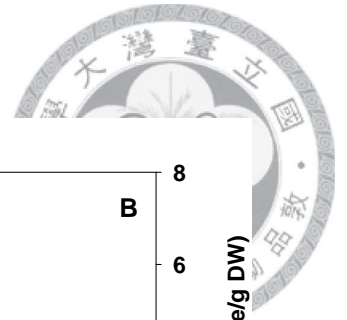


圖 6. 冬季低溫寒害對麻瘋樹不同黃化程度葉片脫植醇葉綠素 a、b 含量及比例之影響。

Figure 6. The change of (A) Chlide a+b content, (B)Chlide a content, (C)Chlide b content and (D) Chlide *a/b* ratio at different level of senescence leaves of physic nut during natural winter of north Taiwan. Bars indicate the standard deviation (n=3 or 4).

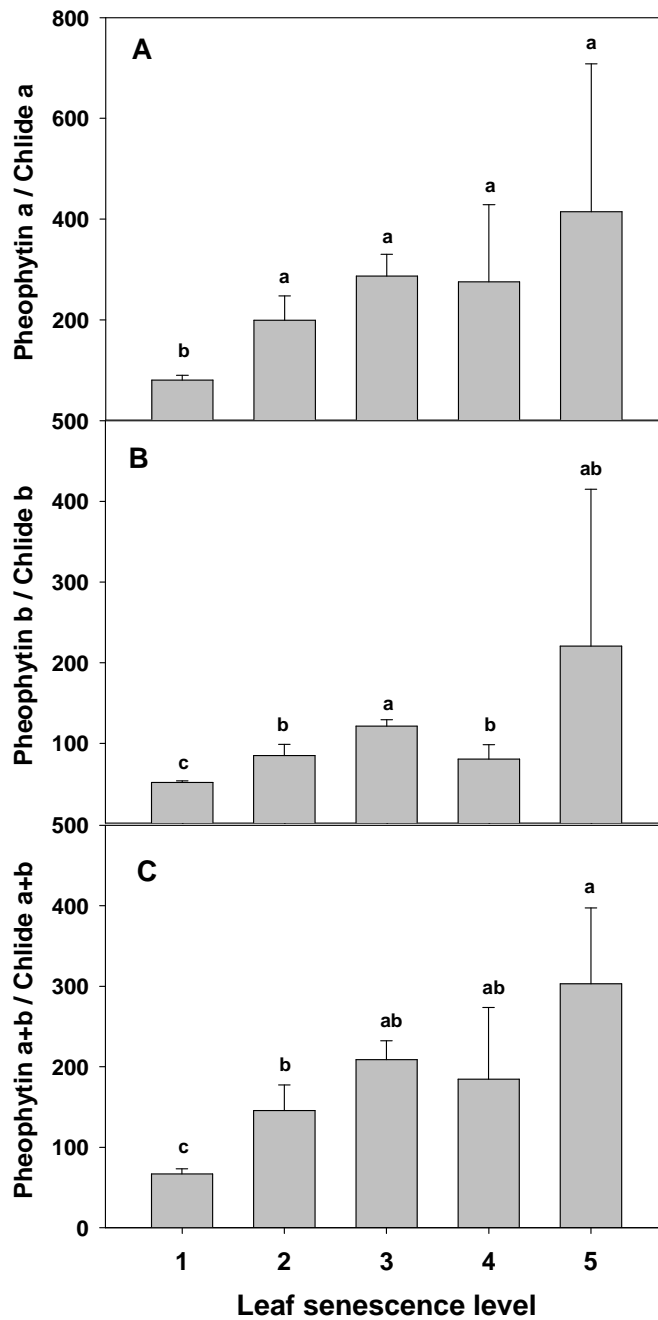


圖 7. 冬季低溫寒害對麻瘋樹不同黃化程度葉片脫鎂葉綠素/脫植醇葉綠素比例之影響。

Figure 7. The change of Pheophytin/ chlorophyllide ratios at different level of senescence leaves of physic nut during natural winter of north Taiwan. Bars indicate the standard deviation (n=3 or 4).

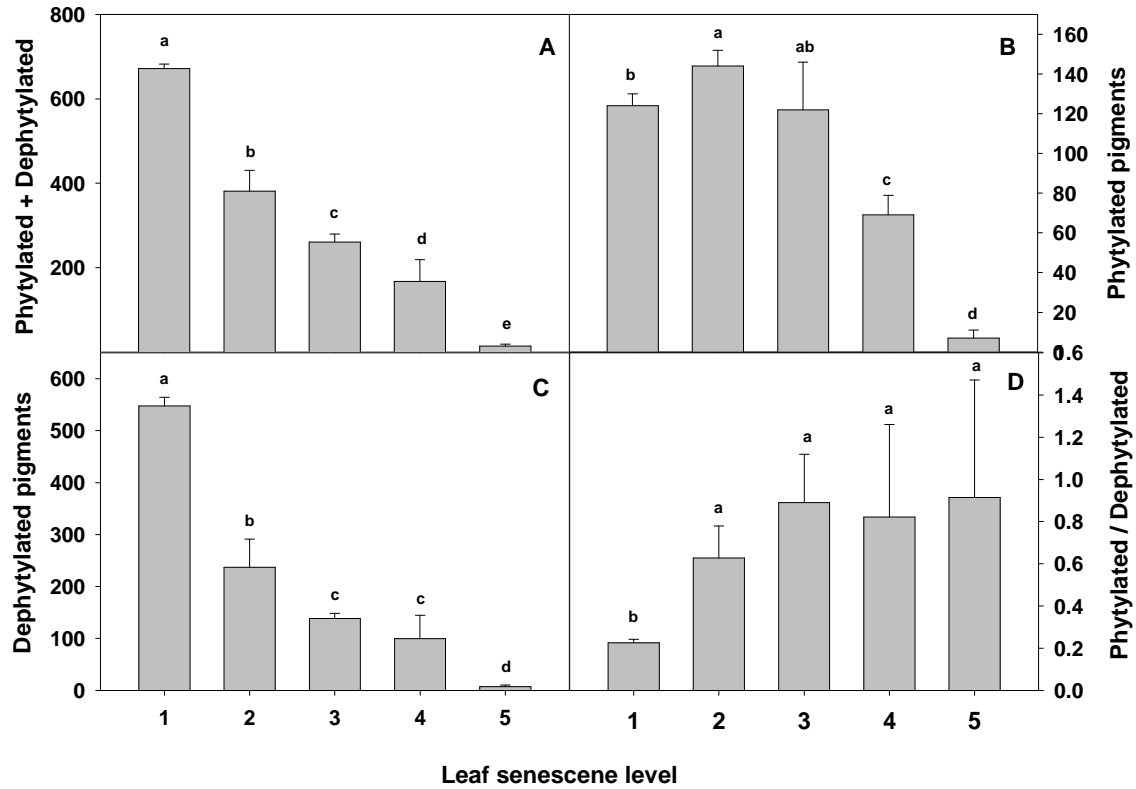
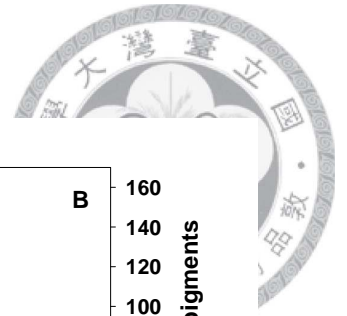


圖 8. 冬季低溫寒害對麻瘋樹不同黃化程度葉片含植醇與脫植醇色素含量與比例之影響。

Figure 8. The change of phytylated and dephytylated pigments content and their ratio at different level of senescence leaves of physic nut during natural winter of north Taiwan.

Bars indicate the standard deviation (n=3 or 4).

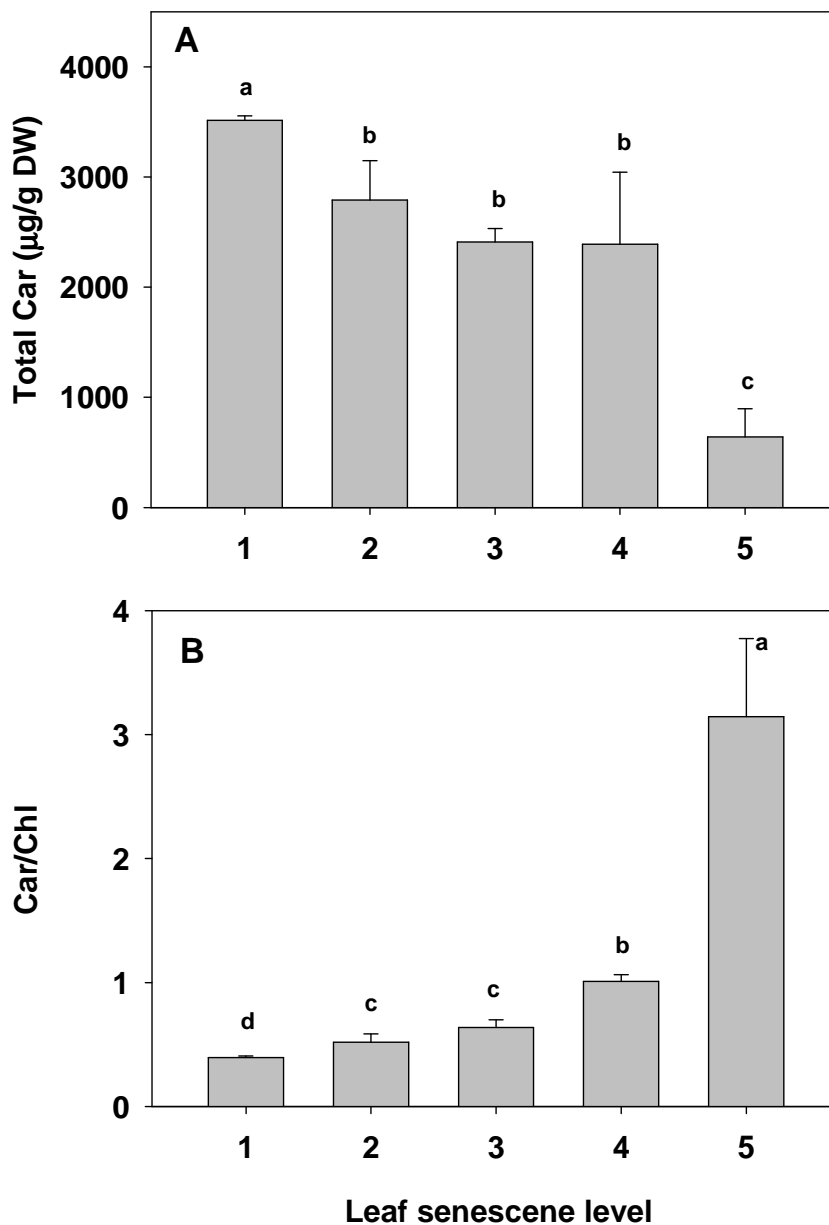


圖 9. 冬季低溫寒害對麻瘋樹不同黃化程度葉片類胡蘿蔔素含量、類胡蘿蔔素/葉綠素比例之影響。

Figure 9. The change of (A) Car content and (B) Car/ Chl ratio at different level of senescence leaves of physic nut during natural winter of north Taiwan. Bars indicate the standard deviation (n=3 or 4).

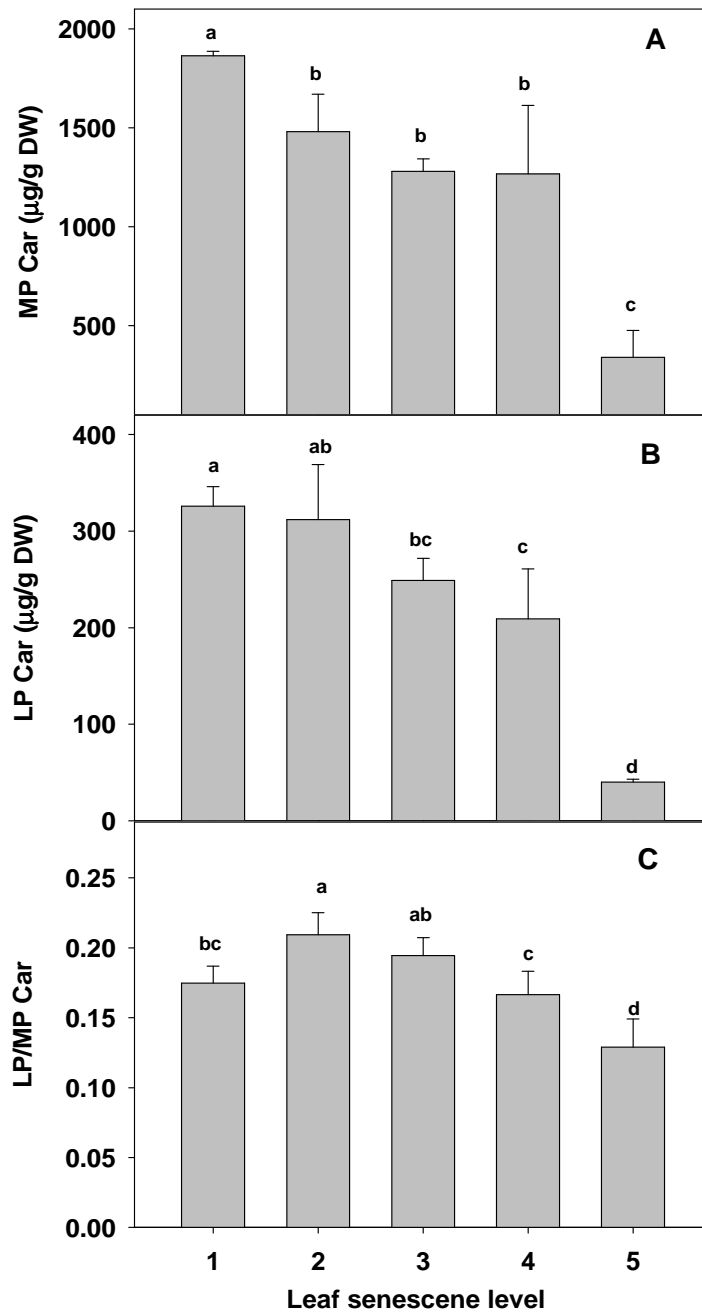


圖 10. 冬季低溫寒害對麻瘋樹不同黃化程度葉片極性、非極性類胡蘿蔔素含量與比例之影響。

Figure 10. The change of MP Car and LP Car content and their ratio at different level of senescence leaves of physic nut during natural winter of north Taiwan. Bars indicate the standard deviation (n=3 or 4).

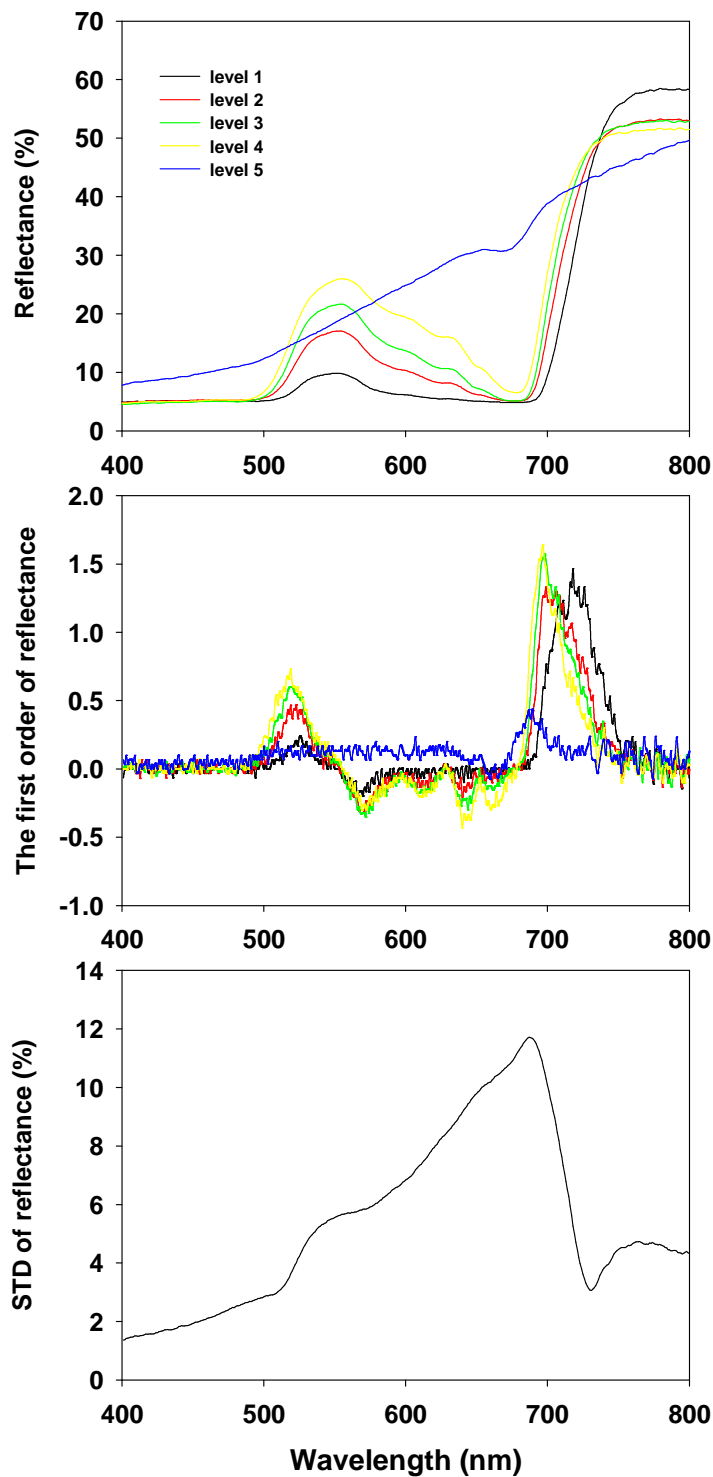


圖 11. 冬季低溫寒害對麻瘋樹不同黃化程度葉片反射光譜特性之影響。

Figure 11. The (A) original reflectance spectra, (B) first order derivative of reflectance spectra and (C) standard deviation (STD) of reflectance spectra at different level of senescent physic nut leaves detected from 400 to 800 nm. (n=3 or 4 or 16).

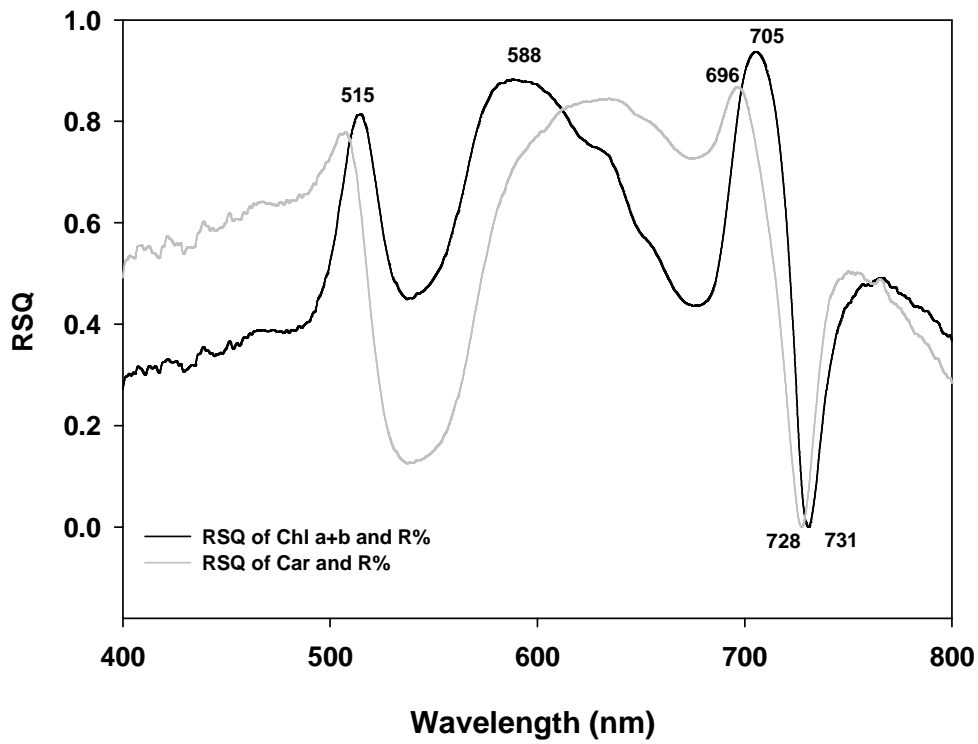


圖 12. 癩瘋樹冬季低溫寒害實驗葉綠素及類胡蘿蔔素對原始光譜反射值(%)之  $R^2$  分析。

Figure 12. The  $R^2$  of Chl a+b to R% and Car to R% detected from 400 to 800 nm of physic nuts (n=16).



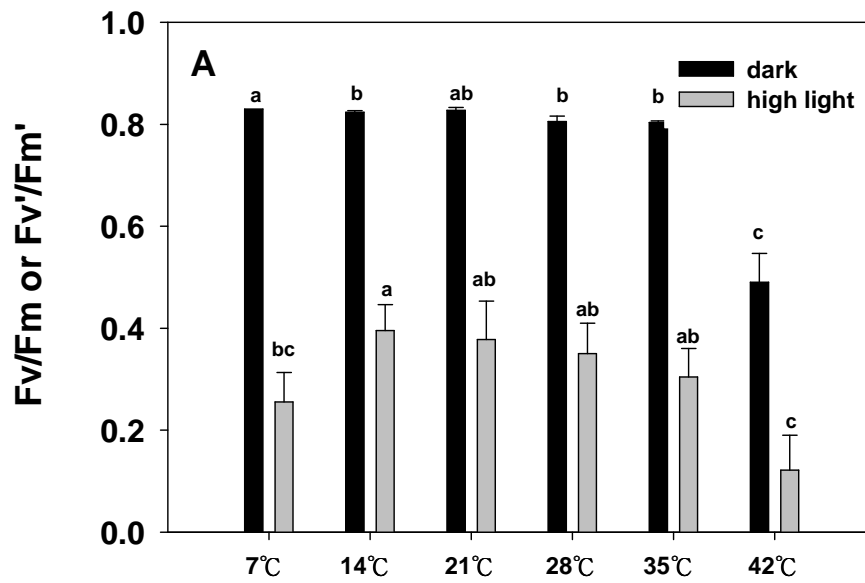


圖 13. 不同溫度強光脅迫對麻瘋樹 PSII 最大光化學潛能( $F_v/F_m$  or  $F_v'/F_m'$ )之影響。

Figure 13. The influence of temperature on maximum quantum yield ( $F_v/F_m$ , dark adapted), and harvesting efficiency ( $F_v'/F_m'$ , light adapted with  $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light) of physic nuts. Bars represent means  $\pm$  SE ( $n=3$ ). Groups are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Duncan range test.

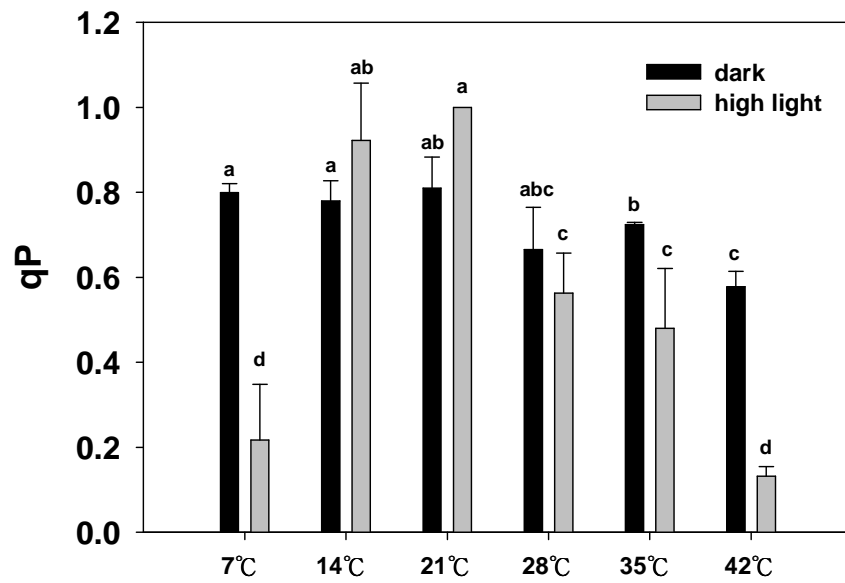


圖 14. 不同溫度強光脅迫對麻瘋樹 PSII 光化學消散(qP)之影響。

Figure 14. The photochemical quenching (qP) of PSII on physic nuts after one day of various temperature treatment measured before and after  $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light. Bars represent means $\pm$ SE (n=3). Groups are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Duncan range test.

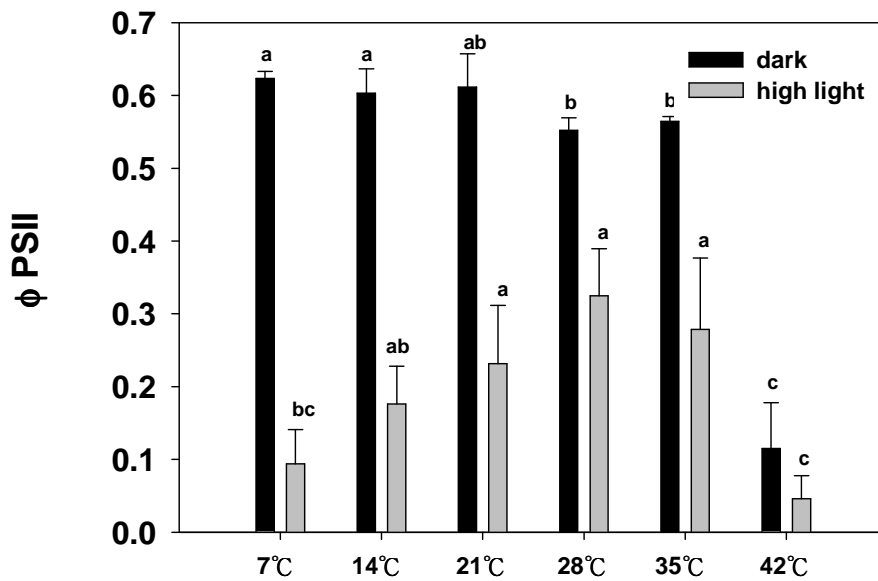


圖 15. 不同溫度強光脅迫對麻瘋樹 PSII 實際光量子效能( $\Phi$ PSII)之影響。

Figure 15. The actual quantum yield( $\Phi$ PSII) of PSII on physic nuts after one day of various temperature treatment measured before and after  $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light. Bars represent means $\pm$ SE (n=3). Groups are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Duncan range test.

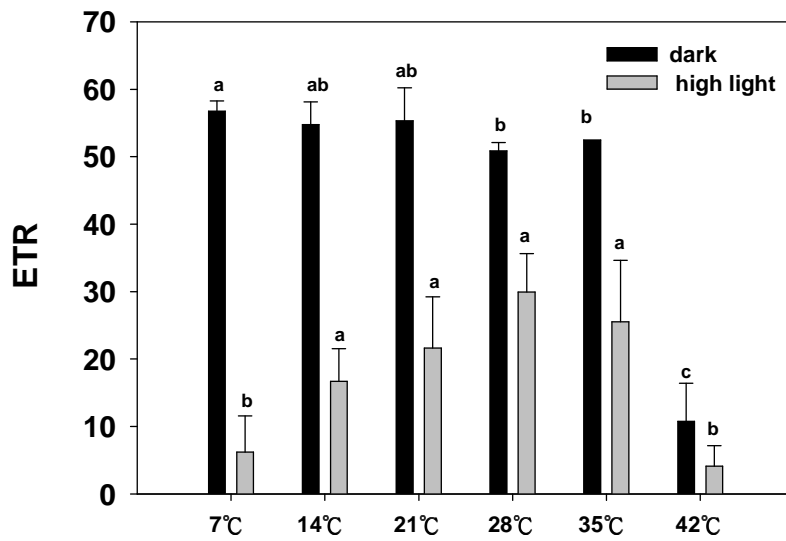


圖 16. 不同溫度強光脅迫對麻瘋樹 PSII 相對電子傳遞速率(ETR)之影響。

Figure 16. The electron transport rate(ETR) of PSII on physic nuts after one day of various temperature treatment measured before and after  $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light. Bars represent means $\pm$ SE (n=3). Groups are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Duncan range test.

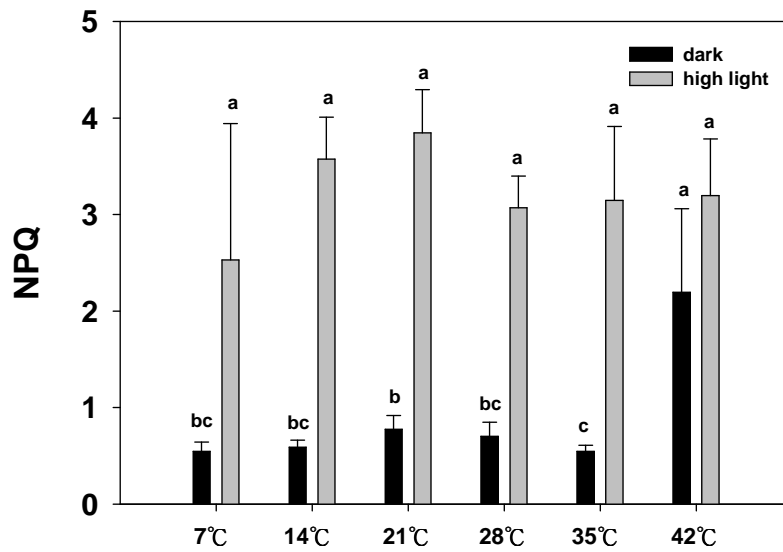


圖 17. 不同溫度強光脅迫對麻瘋樹 PSII 非光化學消散(NPQ)之影響。

Figure 17. The non-photochemical quenching(NPQ) of PSII on physic nuts after one day of various temperature treatment measured before and after  $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light. Bars represent means $\pm$ SE (n=3). Groups are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Duncan range test.

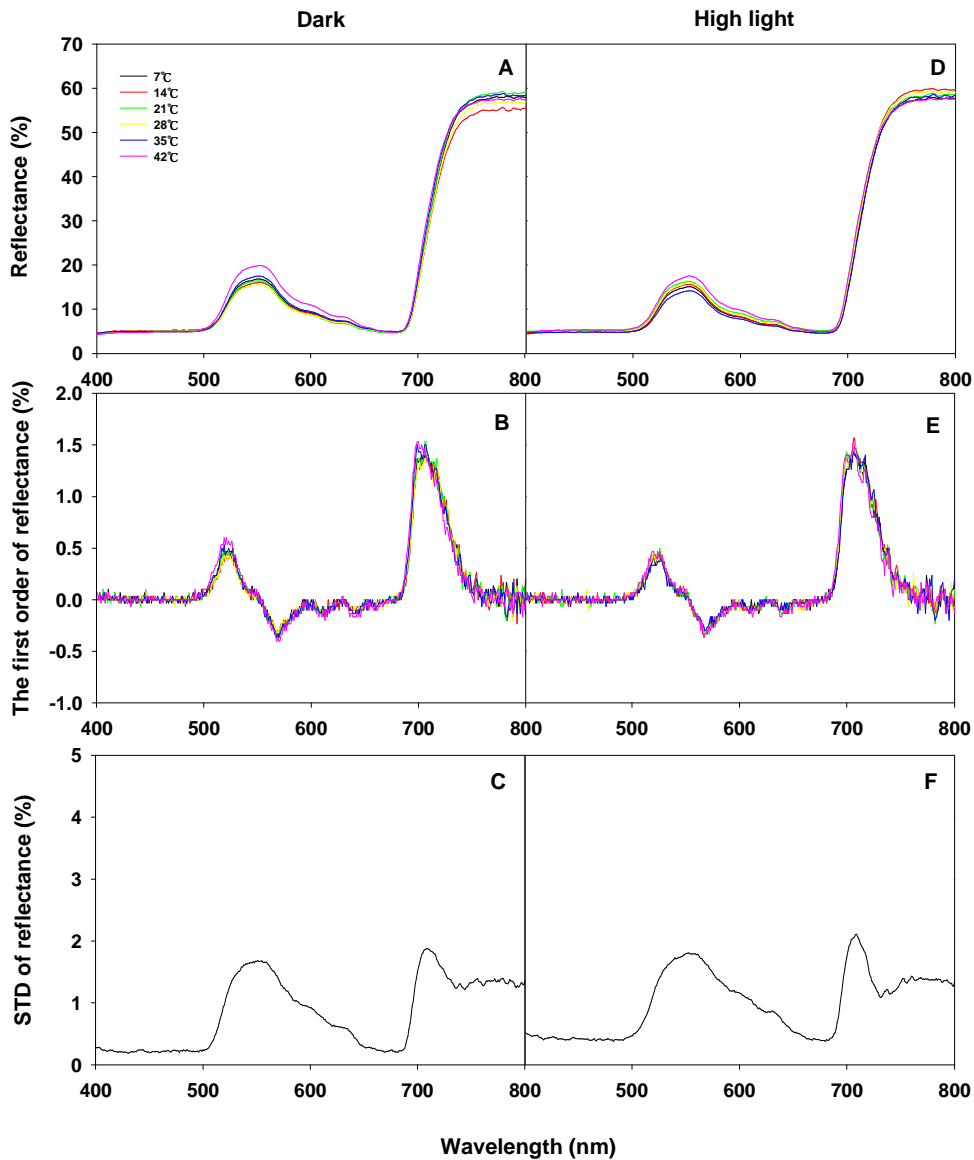
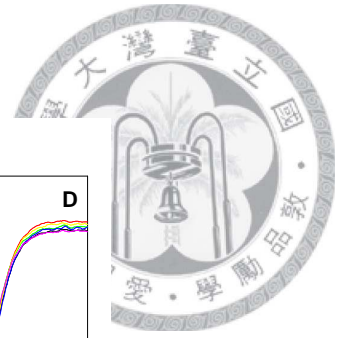


圖 18. 不同溫度強光脅迫對麻瘋樹葉片反射光譜特性之影響。

Figure 18. The original reflectance spectra and the first order derivative of reflectance spectra and Standard deviation(STD) of reflectance spectra of 6 level of temperature treatment on physic nut leaves detected after dark acclimation (A、B、C) and  $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD high light (D、E、F) from 400 to 800 nm. (n=3 or 18).

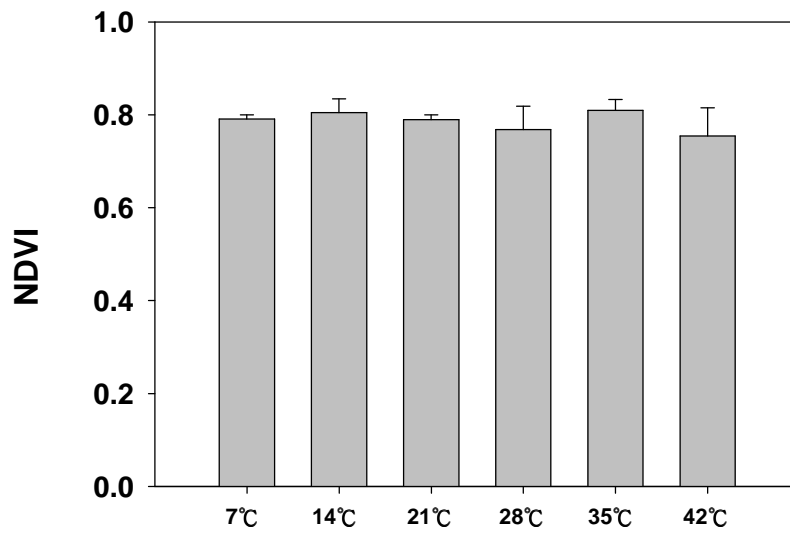


圖 19. 不同溫度強光脅迫對麻瘋樹植生指數  $NDVI_{740\ 660}$  之影響。

Figure 19. The  $NDVI_{740\ 660}$  of physic nuts after one day of various temperature treatment (A) and after three days of 7°C (B)–42°C (C) treatment measured after dark acclimation. Bars represent means $\pm$ SE (n=3). Groups are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Duncan range test.

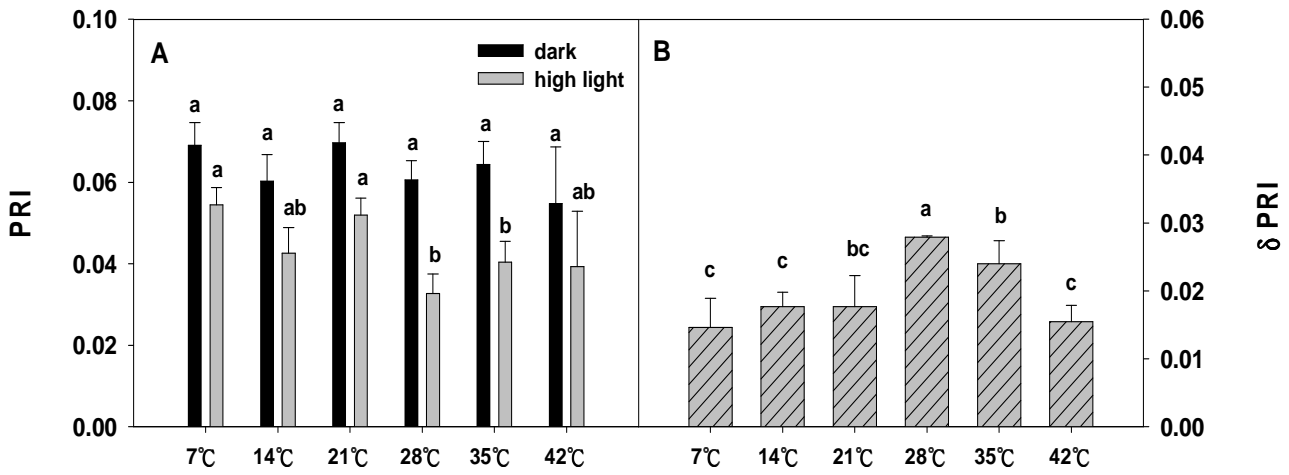


圖 20. 不同溫度強光脅迫對麻瘋樹光化學反射指數 PRI 及  $\delta$  PRI 之影響。

Figure 20. The PRI and  $\delta$  PRI on physic nuts after one day of various temperature treatment(A、B) measured before and after  $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light. Bars represent means $\pm$ SE (n=3). Groups are significantly different (p<0.05) according to Duncan range test.



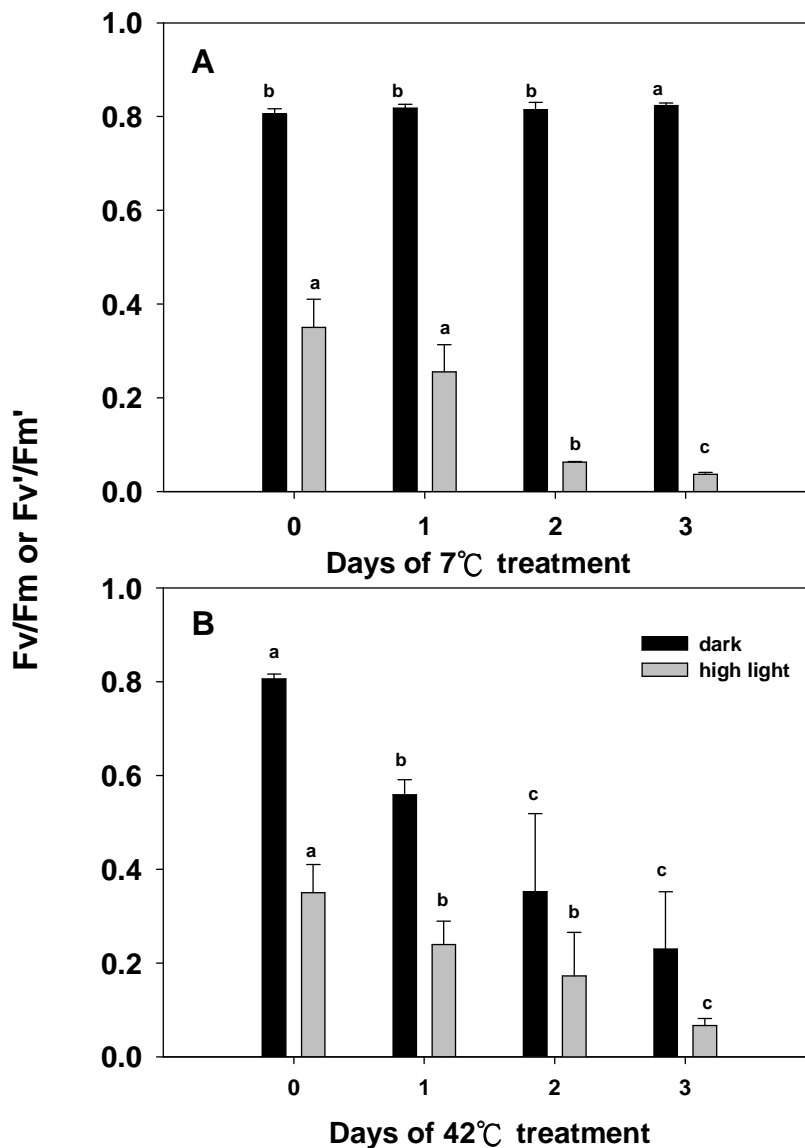


圖 21. 高低溫持續期後強光脅迫對麻瘋樹 PSII 最大光化學潛能( $F_v/F_m$  or  $F_v'/F_m'$ ) 之影響。

Figure 21. The maximum quantum yield( $F_v/F_m$ ) and harvesting efficiency ( $F_v'/F_m'$ ) of PSII on physic nuts after three days of 7°C (A)、42°C (B) treatment measured before and after 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light. Day 0 means the 28°C treatment for one day. Bars represent means $\pm$ SE (n=3). Groups are significantly different ( $p<0.05$ ) according to Duncan range test.

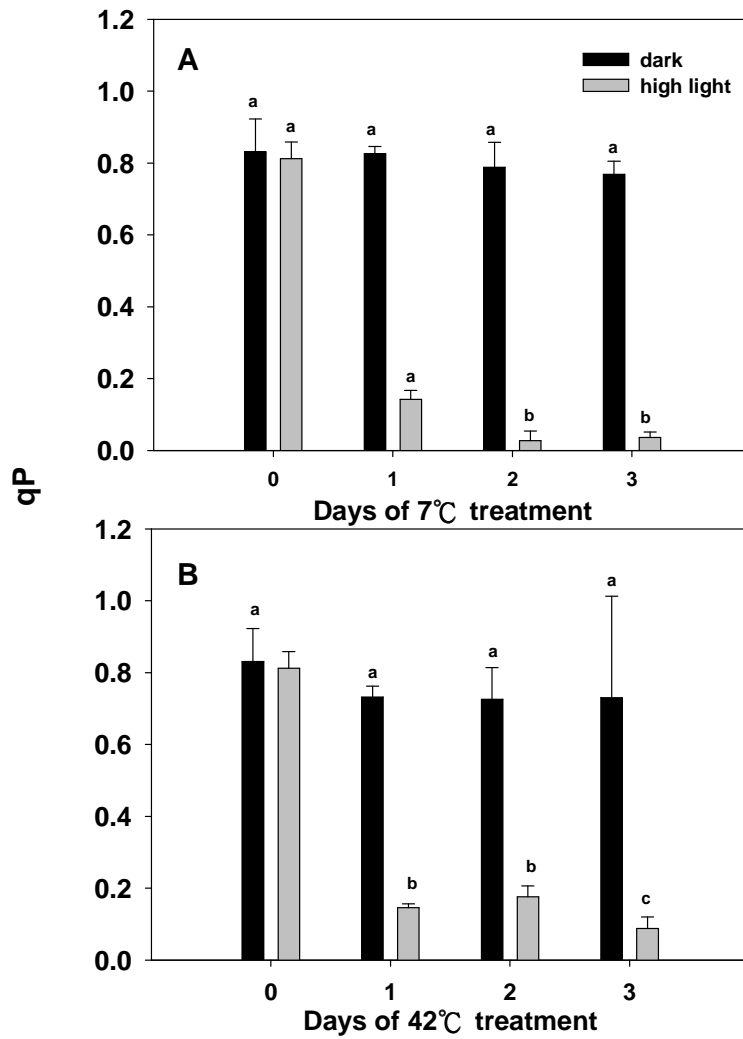


圖 22. 高低溫持續期後強光脅迫對麻瘋樹 PSII 光化學消散(qP)之影響。

Figure 22. The photochemical quenching(qP) of PSII on physic nuts after three days of 7°C(A)、42°C(B) treatment measured before and after 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light. Day 0 means the 28°C treatment for one day. Bars represent means $\pm$ SE (n=3). Groups are significantly different ( $p<0.05$ ) according to Duncan range test.

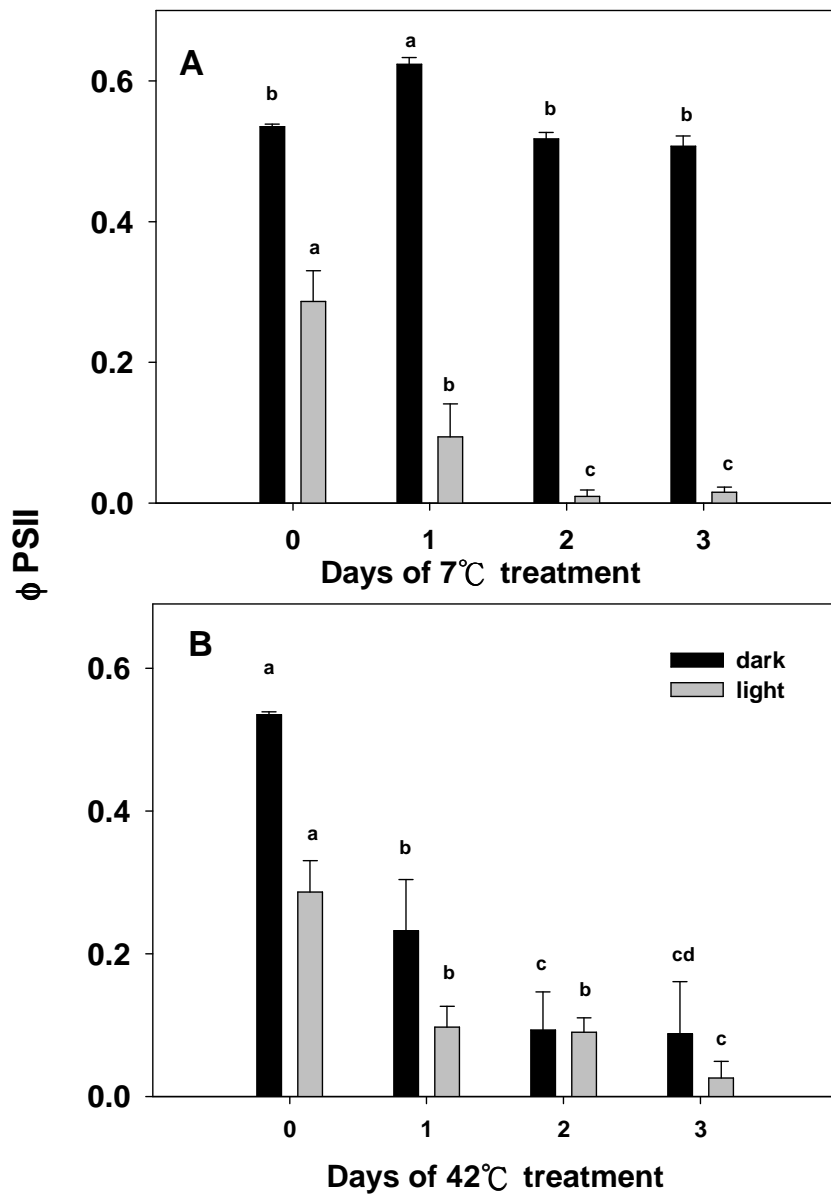


圖 23. 高低溫持續期後強光脅迫對麻瘋樹 PSII 實際光量子效能( $\Phi_{PSII}$ )之影響。

Figure 23. The actual quantum yield( $\Phi_{PSII}$ ) of PSII on physic nuts after three days of 7 °C(A) 、42°C(B) treatment measured before and after  $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light. Day 0 means the 28°C treatment for one day. Bars represent means $\pm$ SE (n=3). Groups are significantly different (p<0.05) according to Duncan range test.

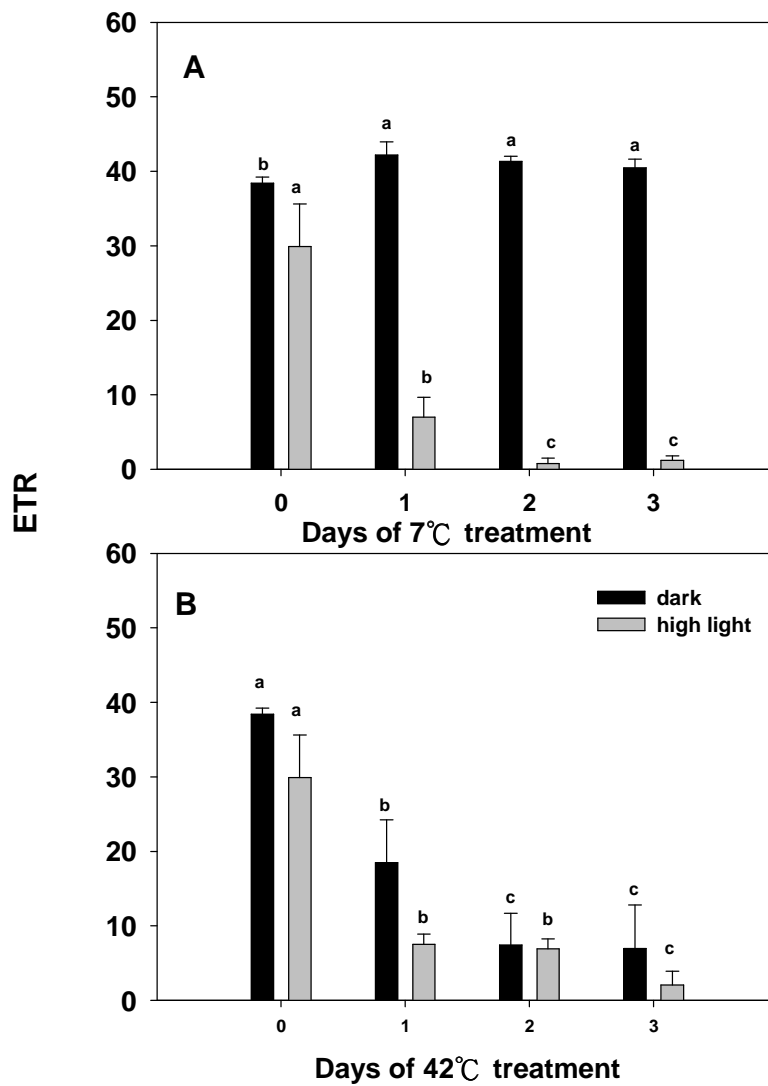


圖 24. 高低溫持續期後強光脅迫對麻瘋樹 PSII 相對電子傳遞速率(ETR)之影響。

Figure 24. The electron transport rate(ETR) of PSII on physic nuts after three days of 7 °C(A)、42°C(B) treatment measured before and after  $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light. Day 0 means the 28°C treatment for one day. Bars represent means $\pm$ SE (n=3). Groups are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Duncan range test.

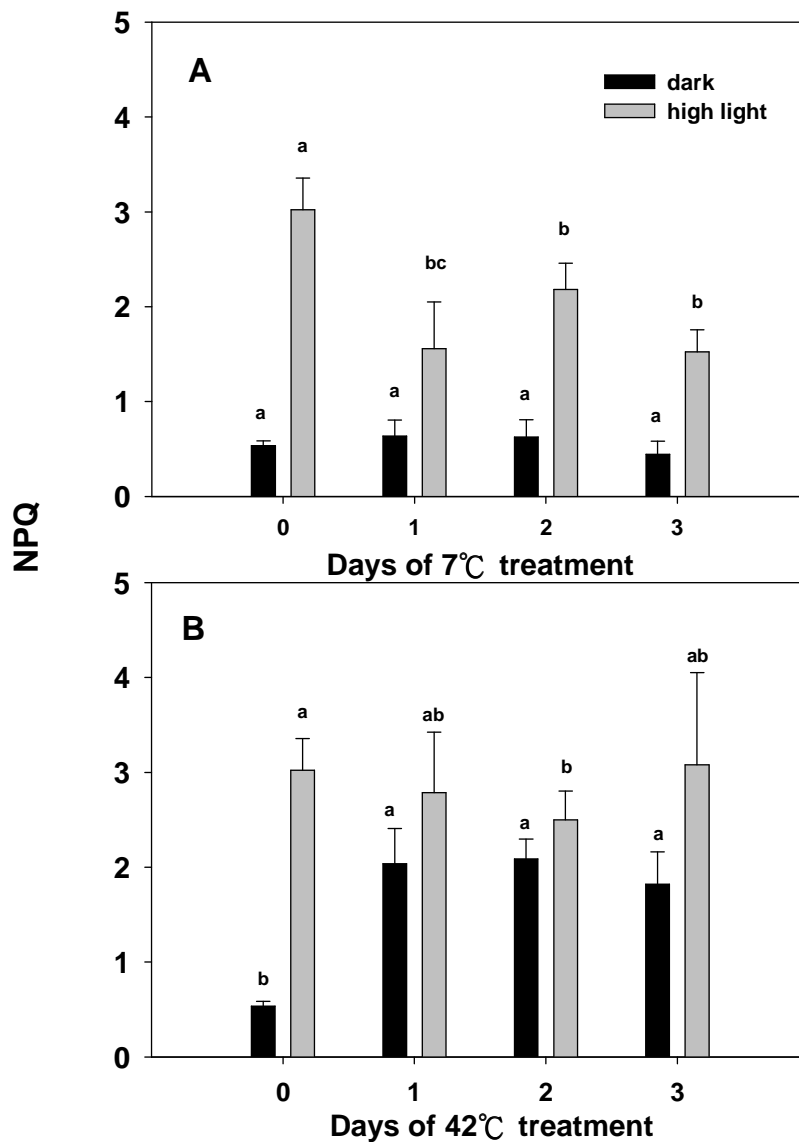


圖 25. 高低溫持續期後強光脅迫對麻瘋樹 PSII 非光化學消散(NPQ)之影響。

Figure 25. The non-photochemical quenching(NPQ) of PSII on physic nuts after one day of various temperature treatment(A) and three days of 7°C(B)、42°C(C) treatment measured before and after  $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPF light. Day 0 means the 28°C treatment for one day. Bars represent means $\pm$ SE (n=3). Groups are significantly different ( $p<0.05$ ) according to Duncan range test.

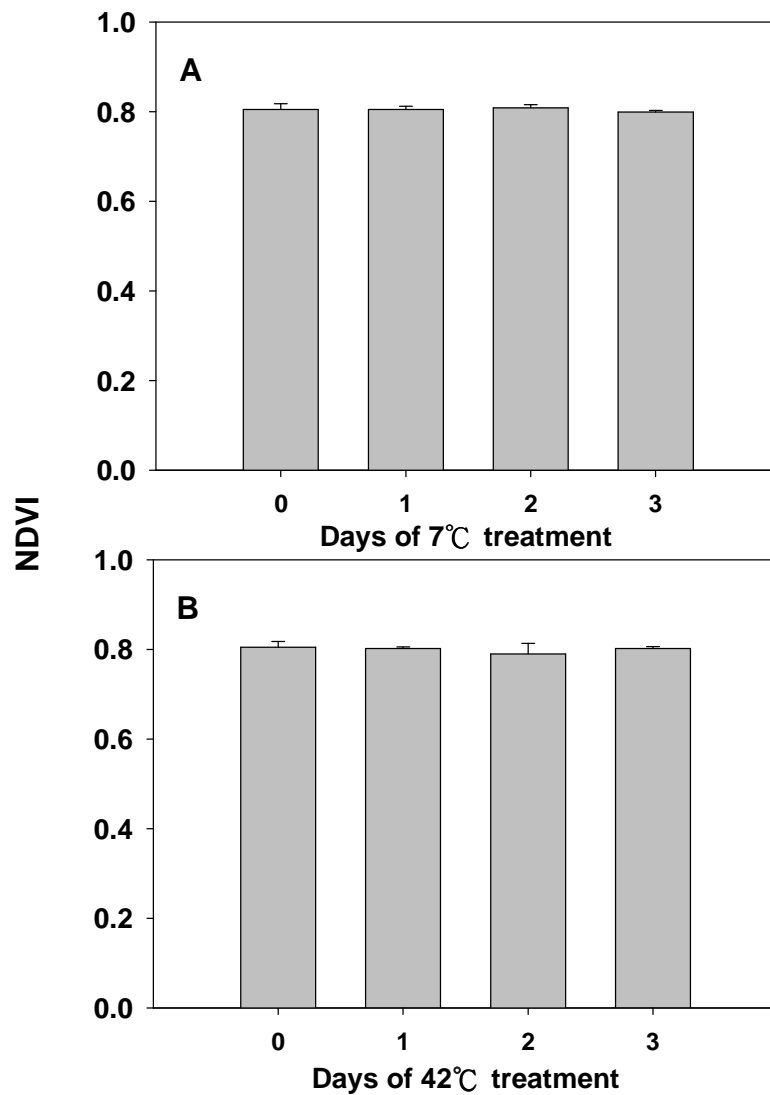


圖 26. 高低溫持續期對麻瘋樹植生指數  $NDVI_{740\ 660}$  之影響。

Figure 26. The  $NDVI_{740\ 660}$  of physic nuts after three days of 7°C (A) · 42°C (B) treatment measured after dark acclimation. Day 0 means the 28°C treatment for one day. Bars represent means $\pm$ SE (n=3). Groups are significantly different ( $p<0.05$ ) according to Duncan range test.

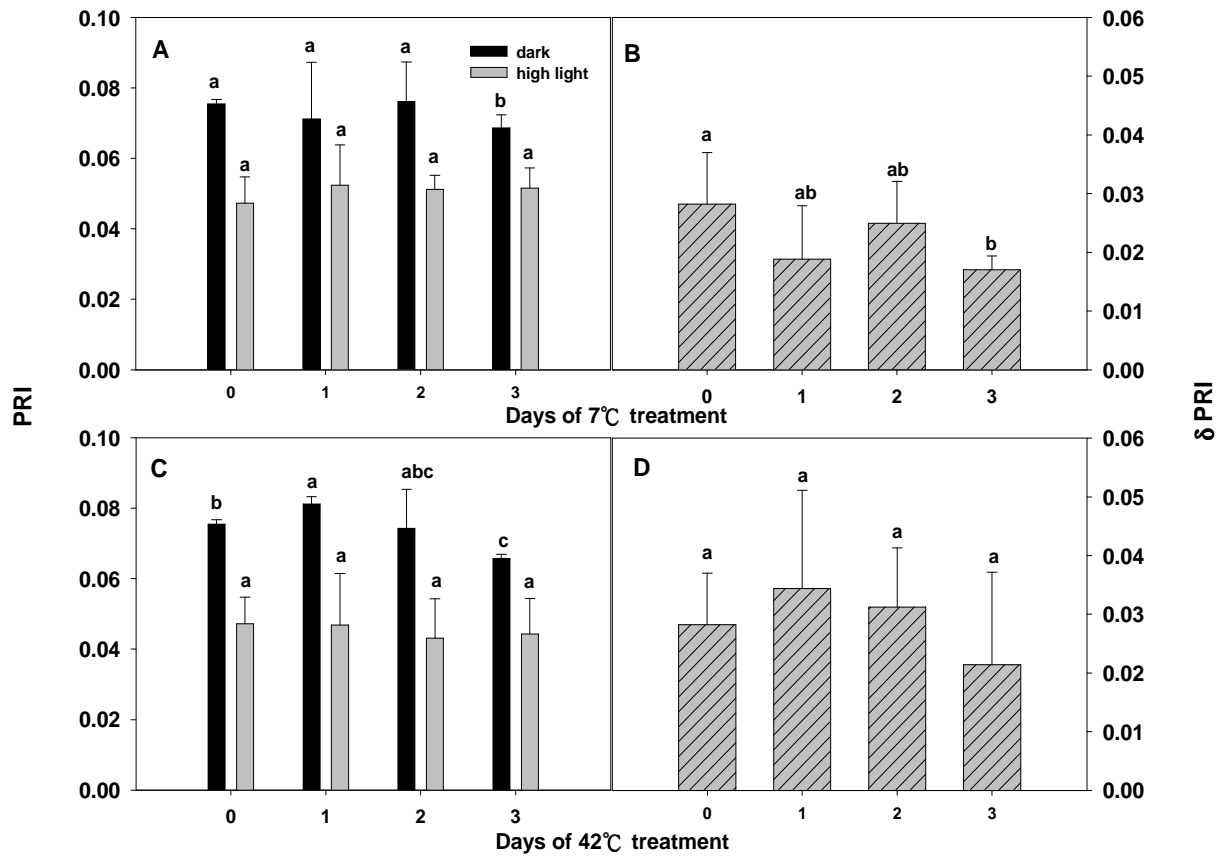


圖 27. 高低溫持續期後強光脅迫對麻瘋樹光化學反射指數 PRI 及  $\delta$  PRI 之影響。

Figure 27. The PRI and  $\delta$  PRI on physic nuts after three days of 7°C (A、B)、42°C (C、D) treatment measured before and after  $1,800 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light. Day 0 means the 28 °C treatment for one day. Bars represent means  $\pm$  SE (n=3). Groups are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Duncan range test.

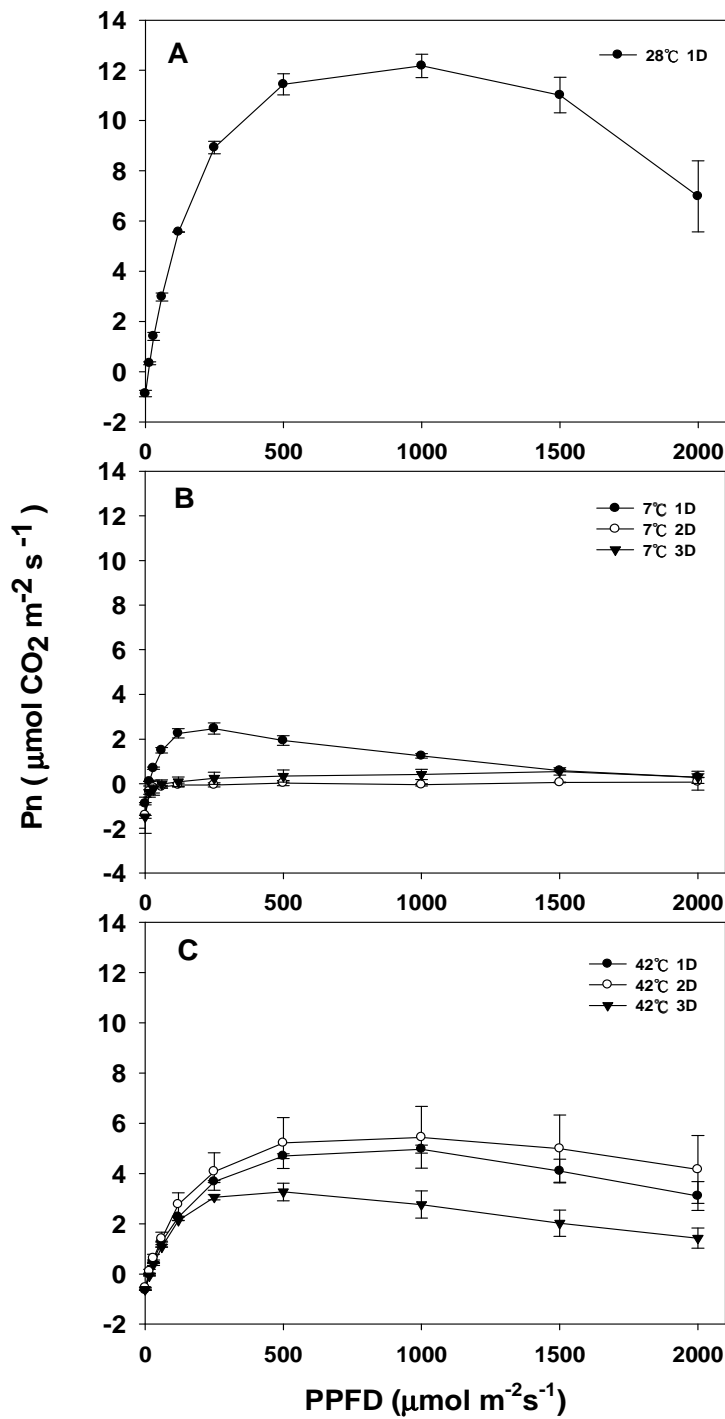


圖 28. 高低溫持續期對麻瘋樹淨同化速率(Pn)之影響。

Figure 28. The net photosynthesis rate (Pn) of physic nuts after one day of 28°C treatment(A) and three days of 7°C(B) and 42°C(C) treatment. Bars represent means $\pm$ SE (n=2)



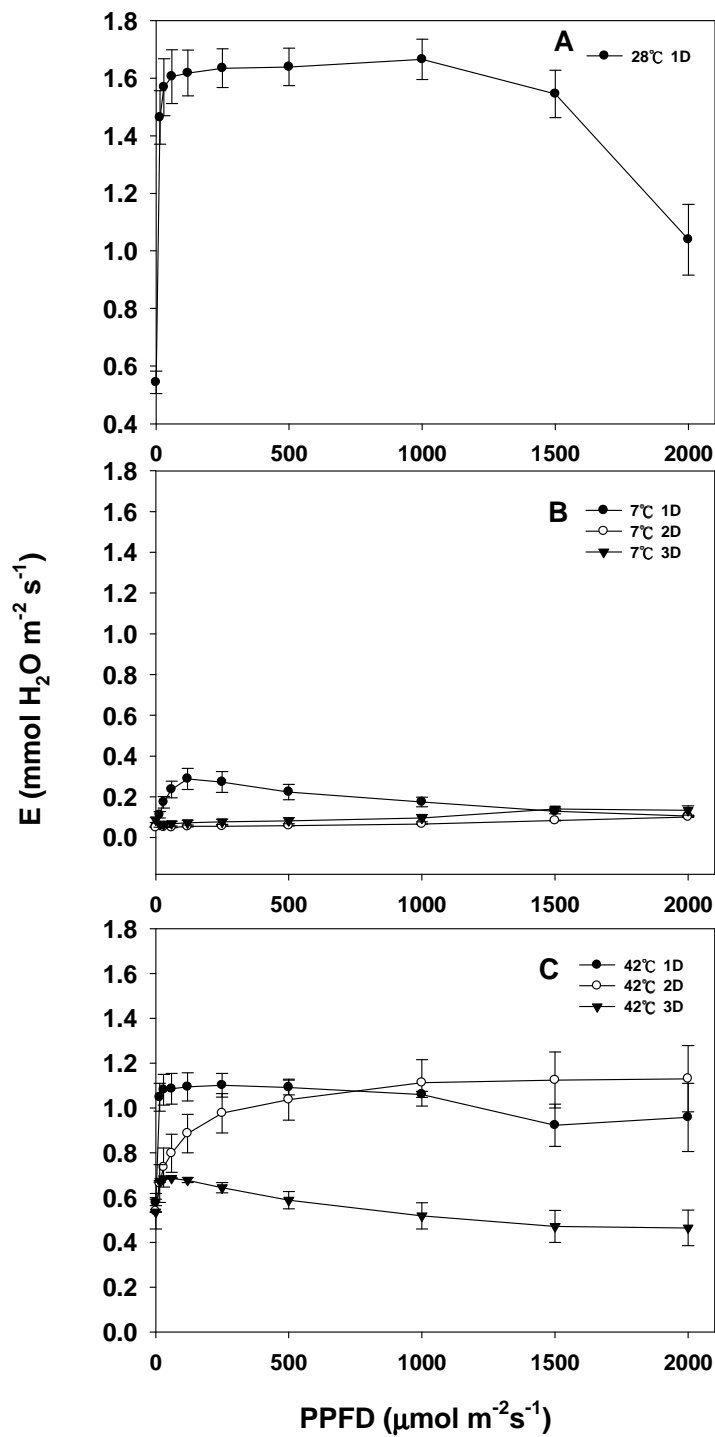


圖 29. 高低溫持續期對麻瘋樹蒸散速率(Tr)之影響。

Figure 29. The transpiration rate (E) of physic nuts after one day of 28°C treatment(A) and three days of 7°C(B) and 42°C(C) treatment. Bars represent means±SE (n=2)

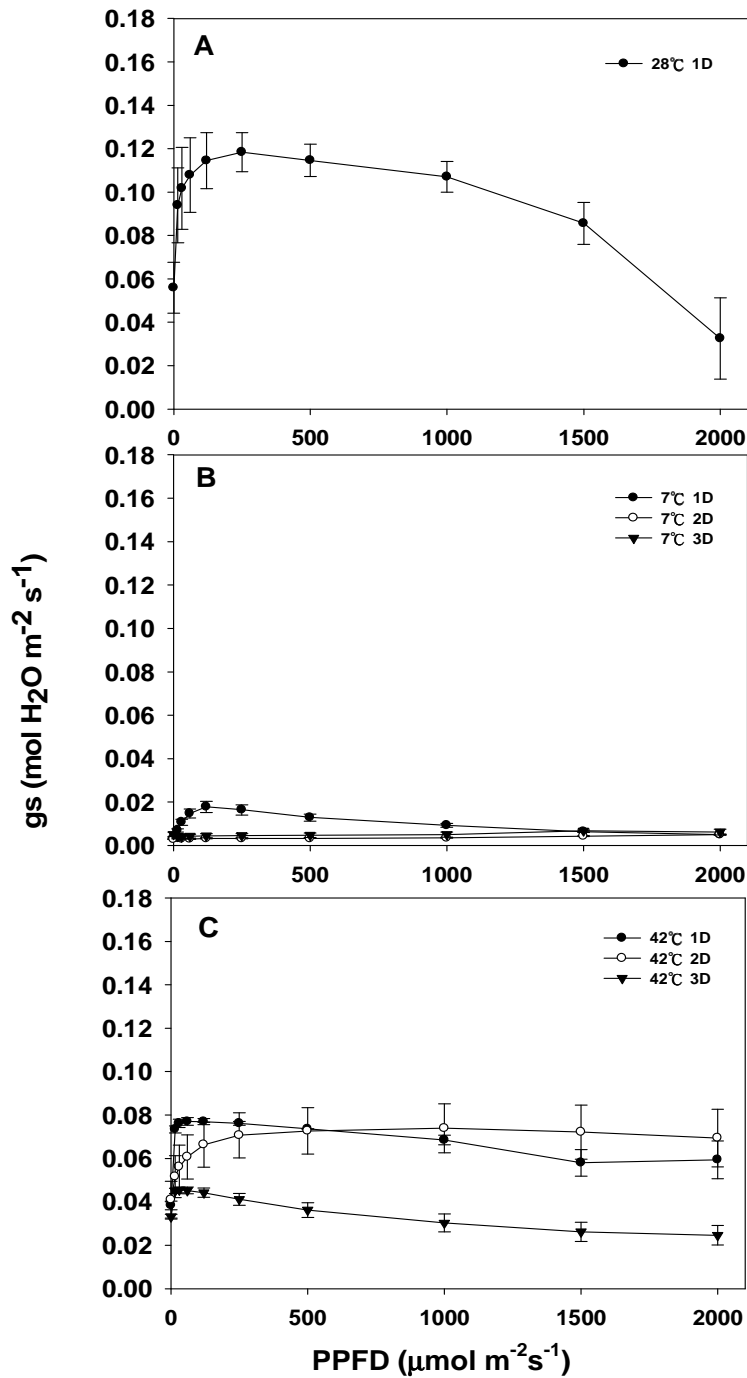


圖 30. 高低溫持續期對麻瘋樹氣孔導度(gs)之影響。

Figure 30. The stomatal conductance (gs) of physic nuts after one day of 28°C treatment(A) and three days of 7°C (B) and 42°C (C) treatment. Bars represent means±SE (n=2)

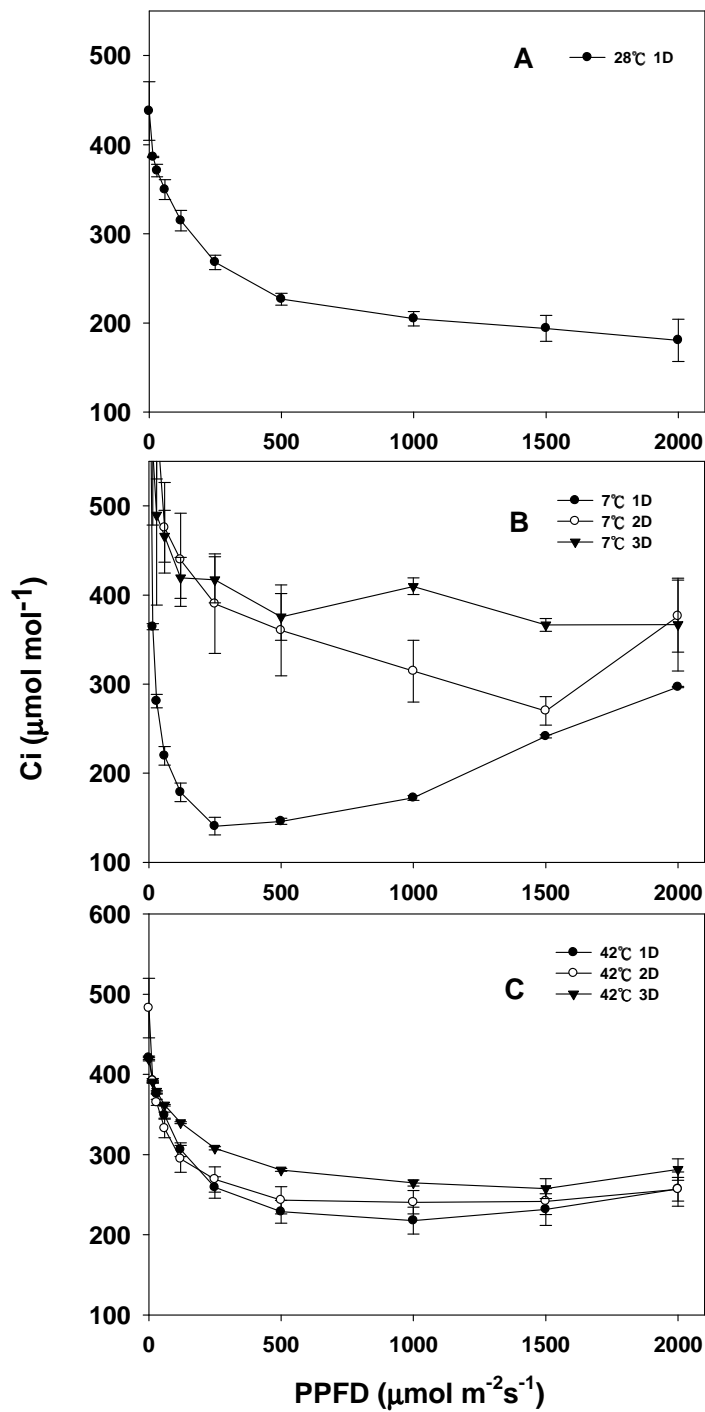


圖 31. 高低溫持續期對麻瘋樹葉肉細胞內  $\text{CO}_2$  濃度( $C_i$ )之影響。

Figure 31. The  $\text{CO}_2$  concentration of internal leaf cell ( $C_i$ ) of physic nuts after one day of 28°C treatment(A) and three days of 7°C (B) and 42°C (C) treatment. Bars represent means $\pm$ SE (n=2)



表 1. 常用植生指數及光化學反射指數公式及波長。

Table 1. The formula of vegetation indexes and wavelength.

VI	formula	wavelength (nm)	reference
NDVI <sub>green</sub>	$(R_{NIR}-R_{red})/(R_{NIR}+R_{red})$	NIR=750 red= 555	Gitelson and Merzlyak, 1997
NDVI <sub>750 705</sub>		NIR=750 red= 705	Sims and Gamon, 2002
NDVI <sub>740 660</sub> (PlantPen NDVI 300)		NIR=740 red= 660	
NDVI <sub>broad</sub>		NIR=790-890 red=610-680	楊, 2001
NDVI <sub>731 705</sub> (This study)		NIR=731 red=705	
NDVI <sub>728 696</sub> (This study)		NIR=728 red=696	
SRVI <sub>green</sub>	$(R_{NIR}-R_{red})/(R_{NIR}+R_{red})$	NIR=750 red= 555	
SRVI <sub>750 705</sub>		NIR=750 red= 705	
SRVI <sub>740 660</sub> (PlantPen NDVI 300)		NIR=740 red= 660	
SRVI <sub>broad</sub>		NIR=790-890 red=610-680	
SRVI <sub>731 705</sub> (This study)		NIR=731 red=705	
SRVI <sub>728 696</sub> (This study)		NIR=728 red=696	
PRI <sub>531 570</sub> (PlantPen PRI 200)	$(R_{531}-R_{570})/(R_{531}+R_{570})$	sensitivity =531 background=570	Gamon <i>et al.</i> ,1997



表 2. 冬季低溫寒害癩瘋樹植生指數與色素之 R<sup>2</sup> 分析。

Table 3 The R<sup>2</sup> between vegetation indexes and pigments.

Pigments	Vegetation index													
	NDVI green	NDVI 750 705	NDVI 740 660	NDVI broad	NDVI 731 705	NDVI 728 696	NDVI this study	SRVI green	SRVI 750 705	SRVI 740 660	SRVI broad	SRVI 731 705	SRVI 728 696	SRVI 531 370
Chla	0.720*	0.966*	0.579	0.736*	0.966*	0.860*	0.726*	0.932*	0.787*	0.932*	0.932*	0.932*	0.962*	0.775*
Chlb	0.743*	0.951*	0.533	0.692*	0.949*	0.823*	0.747*	0.932*	0.746*	0.912*	0.932*	0.932*	0.952*	0.741*
Chla+b	0.726*	0.964*	0.568	0.725*	0.963*	0.851*	0.732*	0.933*	0.778*	0.928*	0.933*	0.933*	0.960*	0.767*
Chla/b	0.006	0.281	0.762*	0.642	0.307	0.528	0.013	0.158	0.501	0.286	0.158	0.158	0.220	0.543
Car	0.357	0.791*	0.814*	0.863*	0.81*	0.887*	0.377	0.670*	0.809*	0.772*	0.670*	0.670*	0.738*	0.858*
Car/Chl	0.129	0.592	0.970*	0.915*	0.627	0.847*	0.137	0.421	0.818*	0.612	0.421	0.421	0.520	0.893*

\* significantly at P < 0.0001



表 3. 癩瘋樹不同溫度強光脅迫在特定波長之反射值(R%)。

Table 4 Reflectance(R%) of the chosen wavelength at 6 type of temperature before and after 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPF light treatment.

Temperature		Wavelength											
		R790-890	R610-680	R750	R740	R731 this study	R728 this study	R705	R696 this study	R660	R555	R570	R531
7 °C	dark	57.33±0.93	6.22±0.20	56.47±1.37	54.80±0.98	50.77±0.76	48.73±0.67	22.47±0.70	10.50±0.44	5.27±0.23	16.73±0.83	13.33±0.70	14.83±0.91
	light	57.30±1.13	5.90±0.51	56.27±1.39	54.37±1.27	50.23±1.33	47.93±1.33	20.93±1.40	9.60±1.01	5.17±0.38	15.03±1.20	11.93±1.15	12.87±1.12
14 °C	dark	57.53±1.63	6.10±0.11	55.87±1.71	53.97±1.63	49.83±1.51	47.90±1.30	21.40±0.20	9.93±0.15	5.23±0.06	15.77±0.25	12.60±0.26	13.77±0.29
	light	59.91±1.02	5.70±0.68	58.30±1.15	56.03±0.42	51.80±0.40	49.60±0.72	21.70±3.12	9.67±1.87	4.83±0.47	15.57±2.67	12.27±2.21	13.27±2.48
21 °C	dark	59.13±1.19	5.90±0.24	57.53±1.34	55.63±1.59	51.37±1.63	49.47±1.74	22.20±1.71	10.07±0.86	5.00±0.10	16.37±1.43	12.97±1.17	14.43±1.32
	light	58.76±1.79	6.39±0.32	57.08±1.56	55.27±1.27	51.43±0.83	49.50±0.66	22.80±1.25	10.67±0.65	5.47±0.35	16.20±1.04	13.03±0.90	14.10±0.87
28 °C	dark	56.70±0.81	6.09±0.28	55.47±0.85	53.47±0.85	49.43±0.83	47.43±0.75	21.53±0.40	10.20±0.10	5.27±0.32	15.40±0.66	12.43±0.46	13.77±0.60
	light	58.83±1.08	5.96±0.31	57.70±0.72	55.83±0.55	51.53±0.21	49.40±0.20	22.20±1.01	10.37±0.76	5.00±0.20	15.87±1.02	12.77±0.85	13.57±0.97
35 °C	dark	58.49±1.75	6.35±0.49	57.27±1.60	55.47±1.40	51.90±1.35	50.08±1.27	24.00±1.04	11.27±0.70	5.33±0.45	17.40±1.25	13.87±1.17	15.33±1.10
	light	58.36±1.48	5.57±0.25	56.63±1.65	54.53±1.58	50.20±1.56	48.07±1.72	20.50±1.97	9.23±0.95	4.87±0.12	14.17±1.42	11.30±1.13	12.00±1.06
42 °C	dark	57.39±0.68	6.82±0.31	56.50±0.52	54.97±0.51	51.83±0.12	50.07±0.06	25.77±1.33	12.43±0.92	5.43±0.23	19.83±0.23	16.00±0.44	17.40±0.17
	light	57.49±0.68	6.51±1.16	56.20±0.95	54.57±1.01	51.17±1.19	49.17±1.45	23.80±2.41	11.33±1.75	5.37±0.83	17.43±2.36	14.23±2.32	14.73±1.96

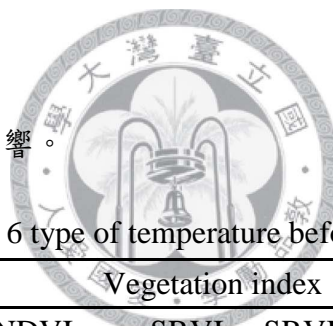


表 4. 不同溫度強光脅迫對麻瘋樹植生指數與葉綠素螢光參數之 R<sup>2</sup> 影響。

Table 5 The R<sup>2</sup> between vegetation index and chlorophyll fluorescence at 6 type of temperature before and after 1,800 μmolm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> PPFD light treatment.

Chlorophyll fluorescence	Vegetation index												
	NDVI green	NDVI 750 705	NDVI 740 660	NDVI broad	NDVI 731 705 this study	NDVI 728 696 this study	SRVI green	SRVI 750 705	SRVI 740 660	SRVI borad	SRVI 731 705 this study	SRVI 728 696 this study	PRI 531 370
Fv/Fm or Fv'/Fm'	0.054	0.022	0.082	0.063	0.031	0.033	0.066	0.037	0.081	0.071	0.037	0.043	0.532**
ΦPSII	0.005	0	0.03	0.009	0.001	0	0.015	0.004	0.03	0.015	0.004	0.003	0.431**
ETR	0.016	0.005	0.025	0.014	0.009	0.005	0.03	0.015	0.024	0.021	0.015	0.014	0.360**
qP	0.046	0.065	0.033	0.067	0.061	0.093	0.04	0.06	0.027	0.053	0.06	0.088	0.363**
NPQ	0.087	0.058	0.111	0.093	0.071	0.077	0.115	0.086	0.123	0.122	0.086	0.102	0.265*

\* and \*\* significantly at P < 0.05 and P < 0.01

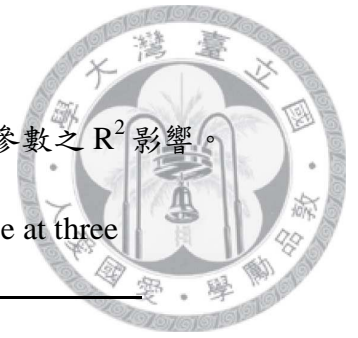


表 5. 高低溫持續期後強光脅迫對麻瘋樹植生指數與葉綠素螢光參數之 R<sup>2</sup> 影響。

Table 6. The R<sup>2</sup> between vegetation index and chlorophyll fluorescence at three days of 7、42 °C treatment at 1,800 μmolm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> PPFD light.

Chlorophyll fluorescence	Vegetation index	
	NDVI 740 660 this study	PRI 531 370
Fv/Fm or Fv'/Fm'	0.140	0.473**
ΦPSII	0.135	0.312*
ETR	0.132	0.267*
qP	0.007	0.499**
NPQ	0.073	0.331**

\* and \*\* significantly at P < 0.0005 and P < 0.0001





表 6. 高低溫持續期後強光脅迫對麻瘋樹光飽和曲線參數與葉綠素螢光參數之  $R^2$  影響。

Table 7. The  $R^2$  between light curve index and chlorophyll fluorescence of three days of 7、42 °C treatment at 1,800  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  PPFD light.

Chlorophyll fluorescence	Light curve index
	Pn
Fv/Fm or Fv'/Fm'	0.219*
$\Phi\text{PSII}$	0.754***
ETR	0.570**
qP	0.652***
NPQ	0.245*

\* and \*\*and \*\*\* significantly at  $P < 0.05$  and  $P < 0.0005$  and  $P < 0.0001$