

## 不同海拔硬齒獼猴桃平地越夏光合相關能力之表現

范耀驊<sup>1)</sup> 倪正柱<sup>2)</sup>

關鍵字：獼猴桃、光合作用、氣孔導度、耐熱

**摘要：**平地栽培不同海拔族群之野生硬齒獼猴桃(*Actinidia callosa* var. *callosa*)後裔之葉片夏季同化能力趨勢大致相同，固定老葉光合能力隨時間推移而逐漸下降，恰成熟新葉光合能力則不因測量日期而改變，顯示季節的改變對光合能力的影響不如葉片年齡的影響大，光合能力的強弱在不同族群間的差異不明顯，族群內實生苗間光合能力差異反而較不同海拔族群間差異顯著。

硬齒獼猴桃實生苗夏季光合能力與葉片溫度相關性低，但與氣孔導度的相關性高，不同成熟度的葉片均呈現相似的結果。由相關曲線顯示，氣孔導度小於  $0.2 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  即能抑制植株的光合能力，這顯示在夏秋高溫季節，植株氣孔能正常開放者，同化能力就相對較高。栗園地區採集之硬齒獼猴桃後裔中，不乏夏季日間氣孔導度大、光合能力強之植株，但外觀性狀卻呈現葉片小、側枝短而多等不耐熱性狀之意義為：高海拔植株並非真的不耐平地夏季高熱，葉片無法蓄積同化產物，而是植株被夏秋高溫所干擾，同化物多直接利用而不儲存，導致秋梢競相萌發，養分競爭的結果，產生大量短而小的側枝與新葉，使植株外觀呈現近似不耐熱的表徵。

---

1) 國立中興大學園藝學系研究生。

2) 國立中興大學園藝學系教授，通訊作者。

## 前 言

### 一、高溫對植物體外觀的影響

對於溫帶果樹而言，即使精準的確定作物冬季需冷性的多寡並栽植於冬季低溫足以打破休眠所需之地區，也不能保證作物可以正常越夏，特別是來自高緯度或是高海拔的作物，將之移往低緯度、低海拔地區栽植，勢必面臨夏季高溫期拉長的問題，由高緯度移出之作物還需額外面臨秋冬季日照時數較原生地區長的問題，這種溫度與日長增加，不僅使果樹真休眠的反應延遲且休眠期拉長(Weinberger, 1954)、呼吸作用的耗損增加、花芽數目下降(Brown, 1958)、蓄積養分的能力減弱，且可能造成生長季熱害。以一般植物的生長曲線來說，環境溫度在低溫範圍內(0-15°C)，隨著溫度提高生長速率增加十分快速，超過15°C，生長即趨緩並呈穩定的增長，直到達到一個最適點，超過最適點，就引起生長速率的下降，當溫度接近死亡點(50°C左右)時，生長降低的更快。由於高溫通常伴隨著烈日一起出現，熱以輻射的形式進入植物體內，使葉溫迅速上升，若葉溫已高出最適生育溫度5°C，植物體即開始產生熱逆境(Klueva *et al.*, 2001)，並呈現一種或一種以上的代謝失常之現象(Vierling, 1991)。如果逆境是輕微且短暫的，傷害可能是暫時的，且當逆境解除時，植物可恢復；如果逆境相當嚴重，會使植物無法開花結果或產生種子，甚至導致死亡。在熱逆境下的作物會產生數種生理及形態改變，以應付惡劣的環境，形態上的改變是直接提高植物耐熱能力、降低細胞因抵抗熱害所產生生理損耗的最有效演化過程，形態上的適應方法如 C4 型禾草類葉片沿著長軸轉曲以減少光線直射；葉表面產生反光的茸毛、角質和蠟質來反射表面光線，或甚至產生較小、但是有裂痕的葉片直接減少和光線接觸光線的面積，並同時能降低水分經由蒸散作用而散失的速率來降低熱傷害。Rundel (1980)研究 C3 和 C4 型草類植物在夏威夷分佈之情形，發現 C4 草類在較溫暖、乾燥和海拔低於 1400 m 較佔優勢，而較濕冷和海拔高於 1400 m 之地區，C3 草類較佔優勢，但不論 C3 或 C4 型植物，其光合作用均會受高溫之抑制而減緩(Berry and Bjorkman, 1980b)。

### 二、高溫對植物體內部結構的影響

極端溫除了影響植體外觀結構，也會影響內部細胞之完整性，傳統看法認為，高溫對大多數植物的限制是由酵素不可逆的變性所導致，雖然酵素的機能確實扮演重要的角色，但近日則認為生物膜性質改變才是高溫傷害的主因。以龍舌蘭科和仙人掌科為例，耐高溫的植物與不耐高溫植物主要差異之一是膜脂質的飽和脂肪酸比例較高，因為高溫時膜脂類的流動性的增加(Raison *et al.*, 1982)，劇烈擾動的雙層脂膜逐漸變形，形成非雙層脂膜的裂縫(Gounaris *et al.*, 1984)導致膜通透性大增，連帶使膜嵌入蛋白功能停擺。Raison 及 Hiller (1980)指出，較多的飽和脂肪酸含量可使膜的流動率降低，且在高溫下可協助維持雙層膜疏水作用的強度，藉以保持膜及膜嵌入蛋白的穩定性，由於高溫導致的膜不穩定性使植物體細胞滲漏比率增加，故測量細胞中電解質滲漏量是篩選耐熱品種的有效方法(司，1995)，並且已廣泛被應用作為熱傷害的指標(Inaba and Grandall, 1988)。

### 三、高溫對葉綠體結構之影響

高溫除了使膜脂質結構異常外，最直接的傷害是損害植物的能量供應系統。植物光合系統活力對溫度變化十分敏感(Yordanov *et al.*, 1986)，過高的溫度將擾亂並破壞類囊體膜中的光合系統 II (PS II) (Havaux, 1993)。

高溫首先導致 PS II 反應中心的放氧複合體受到破壞，D1 蛋白降解，捕光複合物 II (LHC II) 由 PS II 的中心部位分離，阻斷 PS II 在光磷酸化作用中能量的吸收(Sundby *et al.*, 1986) (Enamy *et al.*, 1994)，而已吸收卻無法利用的能量則以螢光的形式往外輻射消散，故一般可用葉綠素螢光產生量來推估 PS II 遭受破壞的程度，這種螢光輻射的現象乃是為了避免過多的光能繼續破壞光系統 I (PS I) 的一種保護措施。Havaux (1993)指出，PS I 比 PS II 更耐熱，且無論在體外還是在活體內，適度的高溫刺激能使 PS I 迴圈式電子傳遞鏈中電子數目增加，間接使 PS I 活性上升(Sayed *et al.*, 1994)。如此一來，即使 PS II 因高溫而破壞殆盡，PS I 仍可利用較耐熱的系統結構與迴圈式電子流繼續生產 ATP，藉以維持植物體生存，並進一步重建因高溫逆境損壞的 PS II 結構(Janssen, 1992)。另一派學者則認為，類囊體膜表面電荷是決定光合系統穩定性的主要因素，(Sackman, 1983)。如果膜表面的電荷密度增加，那麼帶同等電荷的分子之間靜電排斥力也將隨之增加。結果是脂類變得更混亂，導致蛋白質在膜表面上向外側的擴散致其穩定度下降(Goltsev *et al.*, 1987)。

### 四、耐熱植株之篩選方法與原則

韓等(1997)研究顯示，高溫逆境下，耐熱蘿蔔品種比不耐熱品種葉表皮氣孔密度大，葉肉細胞排列緊密，葉柄維管束總面積大，具有發達的形成層及厚壁組織；Nightingale (1993)對番茄的試驗發現，生長在 35°C 下的植株碳水化合物減少、有機氮濃度增加，並推測同化物減少的原因是由於呼吸率增加所致；苗(1994)發現甘藍在 38~39°C 高溫逆境下，耐熱品種葉肉細胞結構能保持正常狀態和完整性，而不耐熱品種葉綠體膜斷裂、類囊體堆疊鬆散、排列紊亂。沈(1993)則發現菜豆在高溫處理下花粉總粒數增加，但不耐熱品種較耐熱品種增加更多的畸形花粉，用 TTC 染色檢驗，即發現此花粉已喪失活力。因此高溫下配子體能保持正常的授粉受精能力，正常產出果夾及種子供食用，是確定其具有較強抗性的一個重要指標；Kuo 等研究了耐熱及非耐熱品種大白菜在高溫下水分潛勢、汁液滲透勢、汁液電導度、相對含水量，發現耐熱品種壓力勢高，且相對含水量較高、葉片厚、高溫下能保持直立，以達到結球的目的。陳(1992)對蘿蔔耐熱特性研究發現，高溫逆境下死亡率與自由水束縛水比率呈極顯著正相關，相關係數達 0.974，即熱逆境下耐熱品種較非耐熱品種對水分的吸收和喪失有較強的平衡能力，從而表現出較強的耐熱能力；Marsh 等(1985)報導菜豆耐熱性遺傳是由少數顯性加成基因所控制。

目前大多認為，植物抗高溫逆境的特性是很複雜的，通常是由複因子控制性狀(Barton and Brill, 1983)，因此，採用常規的田間雜交育種方法，較可能在複雜的耐熱性狀表達之下，取得良好的選拔效果。

對於作物耐熱評估及係以適當的指標作為檢視植物受傷害的程度，而此耐熱指標應符

合：1. 敏感且與作物生理反應相關，2. 簡單快速，3. 設備少且空間小，4. 適用於各種植物與組織(Wu and Wallner, 1984)。現行耐熱評估法大體上較常被採用者有 1. 田間生態篩選法、2. 人工氣候室篩檢法、3. 花粉發芽法、4. 離子滲漏法。其中，田間生態篩選法所需經費少，亦符合大自然生態適者生存的法則，選擇田間環境可以提高形態特性的檢測可信度(Hill, 1992)，故為種苗育種公司與育種單位最常採用的方法。

## 材 料 方 法

### 一、試驗材料

試驗中所使用之獼猴桃種子均採自野生植株，硬齒獼猴桃(*A. callosa*)採集地點共 2 處，分別為台東縣達仁鄉壽卡(400 m)及台東縣海端鄉栗園(1800 m)。由於原生硬齒獼猴桃果實依分佈海拔不同，其成熟期隨海拔升高而延後，故於 2004 年 9 月初、10 月下旬分別自壽卡、栗園採集野生硬齒獼猴桃硬熟果實。果實採收時剪取整個結果枝，除去受病、蟲、授粉不良等因素造成的不良果實後，靜置於通氣良好之室內數天，期間隨時挑去因擦壓傷而感染腐爛之果實供提取種子之用。果實靜置完畢後，立即包覆於尼龍網袋之中，用清水搓洗除去果肉、果皮、雜質及懸浮空粒種子，其餘沈水種子陰乾後，裝入封口袋並乾藏於一般冷藏庫( $5^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ )中，2005 年 1 月將野生硬齒獼猴桃種子播種後所得之幼苗以珍珠石：泥碳土 2：1 之比例假植於 3.5 吋塑膠盆中，盆上覆以透明塑膠罩保濕，外加波長為 660 nm 之生長燈管(旭光牌 FL-40SR)在室溫內加以馴化。待植株第 4 片本葉長出後，即個別移至具散射光源之 3.5 吋黑塑膠軟盆中並標示採集海拔，此時植株上仍覆蓋透明塑膠罩保濕至少 1 星期，待 6 片真葉長出後取下透明塑膠罩並放入溫室中持續培養，培養期間視需要給予 45-90 cm 高之小支柱供其攀緣，持續培養至 2005 年 5 月後，以行株距為 2.5 m × 1.5 m 定植於台中縣霧峰鄉中興大學園藝試驗場之水平棚架下，並隨即設立支架供其自由攀緣生長，定植後植株除前 4 個月內每週定期澆水、除雜草外，不做任何人為之干預與管理。

2006 年 6 月將田間成株枝條進行誘引動作，先留下最粗壯之主幹 1 枝，其餘較細弱之枝條自基部完全剪除，而主幹上僅保留離地 1m 以上萌發之枝條，以下則其餘視為徒長枝(sucker)予以剪除，整枝完畢後，以布繩從各枝條生長的方位就近誘引至棚架上，誘引角度控制在水平往上  $45^{\circ}$ - $60^{\circ}$  角之間，並避免碰傷葉子或枝條，誘引完畢後，從 2006 年 7 月起標定固定老葉與每週恰成熟之新葉進行不同海拔、不同葉齡之光合相關能力測定。

### 二、試驗方法

以 Lci Portable Photosynthesis System (ADC BioScientific Ltd)之光合作用儀在  $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  PPF 固定光源補光器作用下，測量霧峰園藝試驗場所栽培之野生硬齒獼猴桃後裔之固定成熟葉及當週恰成熟新葉之光合作用速率(PN,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、氣孔導度(Gs,  $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、蒸散速率(Tr,  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )等資訊，測量自 2006 年 7 月下旬開始，每 2 週至 4 週測量一次，測量時間為上午 8:00-10:00，每次測量 3 重複。

## 結 果

### 一、季節對不同海拔葉片光合能力之影響

7月高溫期上午8時至上午10時，葉表面平均溫度可高達 $37.7^{\circ}\text{C}$ ，測量時最高溫度更可高達 $40^{\circ}\text{C}$ ，這種幾近熱逆境的溫度在測量前期屢屢出現，葉面平均溫度一直要到10/4開始才有顯著的降低趨勢，至10/25為最低點，平均 $33.2^{\circ}\text{C}$ 。由圖1可知，前期這段極端的高溫並沒有對硬齒獼猴桃的固定成熟葉光合能力帶來太大的影響（圖1A1），固定成熟葉在8/10第1次測定時，低海拔植株之葉片似乎仍未達最大光合同化能力，A、B、C群光合能力分別是 $11$ 、 $10$ 、 $14\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，至8/23第2次測量時，A、B群獼猴桃的平均光合能力些微上升，C群獼猴桃光合能力則下降，分別為 $14$ 、 $13$ 、 $12\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，從第3次測量開始，3群獼猴桃固定成熟葉光合能力均呈現下降的趨勢，直到10/25，A、B、C固定成熟葉的光合能力分別只剩下 $1$ 、 $8$ 、 $8\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。雖然3群葉片均自8/23光合能力開始衰退，但卻以A群低海拔獼猴桃衰退的速度最快，其在8/23光合能力仍有 $14\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，但1.5個月後，光合能力只剩下 $6\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，衰退幅度達57%，2個月後，光合能力只剩下 $1\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，衰退幅度更高達93%。而B、C兩群固定成熟葉光合能力衰退的幅度則較輕微，同樣以8/23與10/25這2個日期作比較，B群平均光合能力由 $13\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 降至 $8\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，C群由 $14\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 降至 $8\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，衰退幅度分別是39%與43%。

若把A群所有植株的固定成熟葉平均光合能力列出（圖1B1），則可發現8/10測量時，只有編號VL05的葉片達到最大光合能力階段，其餘四棵植株的光合能力都較差，甚至VL25光合能力只有 $4\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，應是葉片未臻成熟所致，故8/23第2次測量時，除VL05外，各葉片光合能力已大幅提升，使本群平均光合能力提升了 $4\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，自第二次測量開始，除了VL05的先降後升，變化比較不規則之外，其餘4株光合能力均逐步下降，至10/4已經有2株老葉自然老化掉落，分別是VL05、VL14，掉落的老葉光合能力以0計算，使本群平均光合能力下降至 $6\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，10/25又有2株老葉自然老化脫落，分別是VL02、VL25，使本群老葉平均光合作用僅剩下 $1\ \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

若把B群所有植株的固定成熟葉平均光合能力列出（圖1C1），則可發現雖然本群固定成熟葉之總平均光合能力與A群相同，呈現先升後降的趨勢，但每株之間之光合作用數值來回震盪，明顯較A群不穩定，且各株之間變異甚大。VL03、VL04、VL07、VL11的光合能力先升後降，然後又回升，呈現鋸齒狀忽高忽低的曲線，葉片壽命則以VL03最早脫落。VL27的光合能力與其他四株截然不同，反而是穩定的隨著時間而光合能力逐漸上升，但卻非其未臻成熟所致，因其壽命仍偏短，與VL03一樣，在10/25記錄時業已脫落。

若把C群所有植株的固定成熟葉平均光合能力列出（圖1D1）則可發現，雖然總平均光合能力隨著時間的推移而逐漸下降，但個體之間的光合能力值卻也如B群般呈現出

較紊亂的趨勢，VH01、VH04、VH07 固定成熟葉之光合能力大體上隨著時間後移而光合能力逐步下降，雖然之間可能有微幅的上升再下降，或是下降後再上升，但整體趨勢不變，至於 VH06 的固定成熟葉光合作用能力從試驗初期至末期均很高，可達  $19.7 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，是較特異的一株，而 VH03 表現最難捉摸，光合能力是先升後降，接著在 9/10 這次調查時，儀器卻無法測量出該成熟老葉之光合能力，即使測量該固定葉片之前、後一節之葉片的光合能力，機器也無法判讀數據，目前並不清楚造成機器無法判讀數值的原因，但之後的調查日，其光合能力又可被測得，在 10/25 光合能力也高達  $17 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，整體來說，是呈現先升後降，消失後又逐漸回升的趨勢。

夏秋季對成熟新葉的影響較輕微，平均葉溫隨著季節推移震盪後逐步下降，但恰成熟新葉的光合能力卻不因此受到影響，反呈現穩定的趨勢。以 A 群而言，在 8/10 之光合能力最低，為  $11 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，之後雖微幅上升至  $14 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，但隨後又下降至  $13 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，整體來說，A 群新葉平均總光合能力約在  $12 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，光合能力沒有明顯因溫度降低而提高也不因溫度升高而下降；B 群新葉平均總光合能力與 A 群類似，也是在 8/10 第 1 次測量時數值最低，僅  $10 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，隨後增加至  $13 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的光合能力高峰，然後緩慢下降至  $11\text{-}12 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  之間不再改變，C 群高海拔植株則呈現較明顯的鋸齒狀波動，從 8/10 的  $14 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  下降至 8/23 的  $12 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，接著又上升到 9/10 的  $18 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，然後又下降到 10/4 的  $13 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，最後則是在 10/25 測得  $16 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的光合能力值，這種上下波動的現象，與溫度的改變沒有明顯的關係（圖 1 A2），而即使將 3 群獼猴桃之組成植株分別列出檢驗其光合能力，則亦無明顯的消長趨勢，呈現一個震盪但平均的數值，甚至 A、B 兩群在 8/23 高溫期仍擁有較佳的平均光合能力，隨著季節推移溫度降低，光合速率也稍微下降，但並不明顯（圖 1 B2、C2、D2）。

## 二、葉面溫度與光合能力之相關性

若把 A、B、C 等 3 群獼猴桃固定成熟老葉之光合能力值設為圖表 Y 軸，測量時的葉片溫度設為 X 軸，畫出溫度與光合能力兩者間的線性相關圖，算出線性相關率（圖 2 A1、B1、C1），A 群  $r=0.374^*$ 、B 群  $r=0.458^{***}$ 、C 群  $r=0.478^{***}$ ，由此可知，溫度與固定成熟葉之光合能力為二次曲線，且相關性十分低並具顯著差異，即固定成熟葉的光合速率幾乎不因溫度升高或降低而改變，固定葉片之光合能力下降，應由其他更具相關性的因子調控。

若將 A、B、C 等 3 群獼猴桃恰成熟新葉之光合能力值設為圖表 Y 軸，測量時的葉片溫度設為 X 軸，畫出溫度與光合能力兩者間的線性相關圖，算出線性相關率（圖 2 A2、B2、C2），A 群  $r=0.353^{**}$ 、B 群  $r=0.552^{***}$ 、C 群  $r=0.572^{***}$ ，恰成熟新葉與溫度相關性  $r$  值雖然較固定成熟葉為高，但仍偏低，並具顯著水準，由此可知，溫度與恰成熟新葉之光合能力相關性較差，恰成熟新葉的光合速率因溫度升高或降低而改變的情形不明顯，恰成熟新葉之光合能力下降，也應由其他更具相關性的因子所調控。

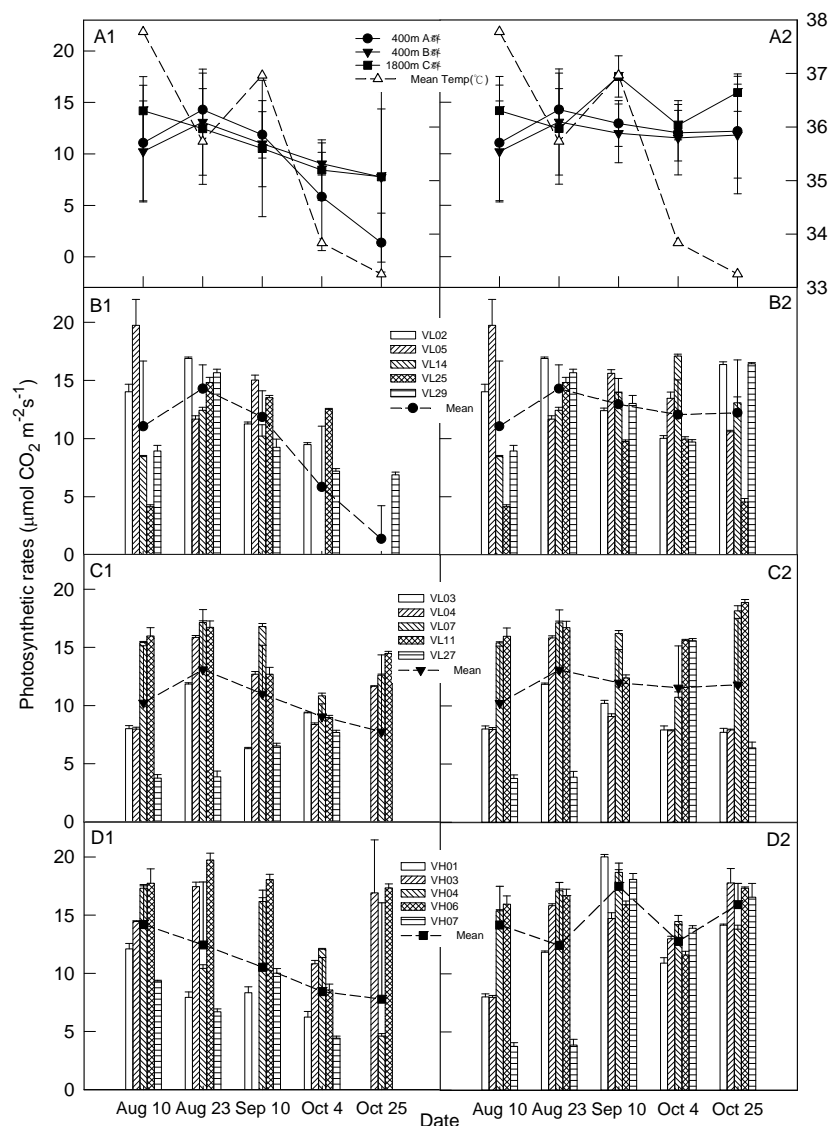


圖 1. 季節對不同海拔硬齒獼猴桃後裔光合能力之影響。(A1、A2 分別是三群老葉、新葉光合能力折線圖；B1、C1、D1 分別是 A 群、B 群、C 群老葉光合能力長條圖；B2、C2、D2 分別是 A 群、B 群、C 群新葉光合能力長條圖；I 為標準偏差。)

Fig. 1. Effect of seasonal change on photosynthesis rate of different population *A. callosa* seedlings. (A1 and A2 mean old leaves and new leaves separately of 3 groups kiwifruit seedlings. B1, C1 and D1 mean photosynthesis rate on old leaves of group A, group B and group C separately. B2, C2 and D2 mean photosynthesis rate on new leaves of group A, group B and group C separately.)

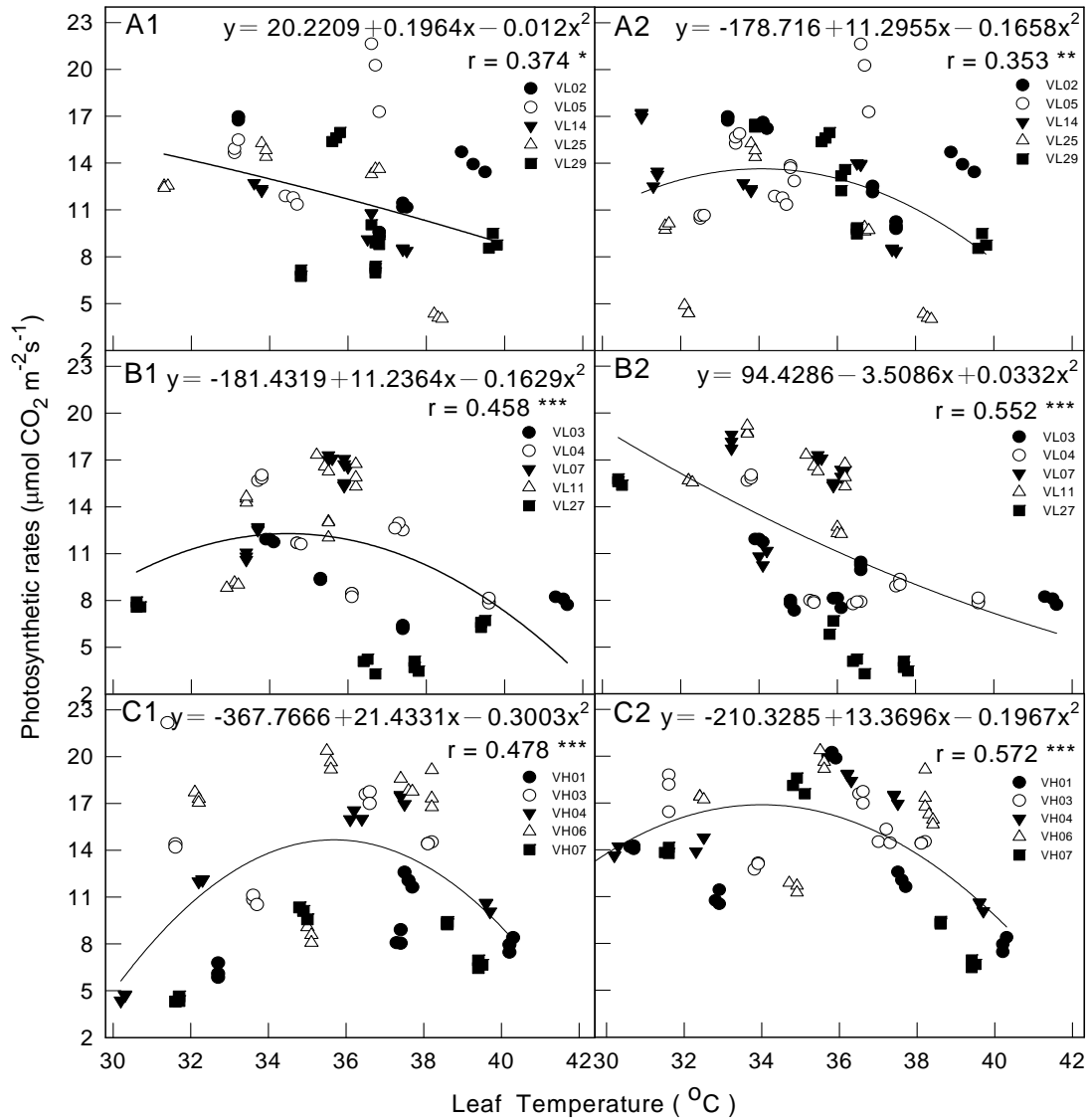


圖 2. 葉面溫度對不同海拔及不同成熟度硬齒獼猴桃後裔葉片光合能力之影響。(A1、B1、C1 分別是 A 群、B 群、C 群老葉光合能力與葉面溫度關係圖；A2、B2、C2 分別是 A 群、B 群、C 群新葉光合能力與葉面溫度關係圖。)

Fig. 2. Effect of leaf temperature on photosynthesis rate of different population *A. callosa* seedlings.(A1, B1 and C1 mean photosynthesis rate on old leaves of A group, B group and C group plants separately. A2, B2 and C2 mean photosynthesis rate on new leaves of A group, B group and C group plants separately.)



### 三、氣孔導度與光合能力之相關性

若把 A、B、C 等 3 群獼猴桃固定成熟老葉之光合能力值設為圖表 Y 軸，測量時的葉片氣孔導度設為 X 軸，畫出溫度與葉片氣孔導度兩者間的線性相關圖，算出線性相關率（圖 3 A1、B1、C1），A 群  $r=0.903^{***}$ 、B 群  $r=0.844^{***}$ 、C 群  $r=0.939^{***}$ ，由此可知，葉片氣孔導度與固定成熟葉之光合能力相關性高，呈顯著差異，即固定成熟葉的光合速率因葉片氣孔導度升高而升高，或因氣孔導度降低而隨之降低。

若把 A、B、C 等 3 群獼猴桃之恰成熟新葉光合能力值設為圖表 Y 軸，測量時的葉片氣孔導度設為 X 軸，畫出溫度與葉片氣孔導度兩者間的線性相關圖，算出線性相關率（圖 3 A2、B2、C2），則 A 群  $r=0.833^{***}$ 、B 群  $r=0.840^{***}$ 、C 群  $r=0.894^{***}$ ，由此可知，葉片氣孔導度與恰成熟新葉之光合能力相關性較葉面溫度與光合作用的相關性高，並呈極顯著差異，顯示恰成熟新葉的光合速率因葉片氣孔導度升高而隨之升高，或因葉片氣孔導度降低而隨之降低，且新葉光合能力與氣孔導度相關性比同海拔固定成熟老葉光合能力與氣孔導度之相關性之  $r$  值稍低，但均具顯極顯著差異。

## 討 論

光合作用是植物賴以維生的重要生理過程，有許多酵素參與反應，溫度影響光合作用甚鉅(Levitt, 1980)，一般在因高溫所導致的生理生化反應症狀能被鑑定前，光合作用早已停止，故光合作用是對高溫最敏感的反應(Berry and Bjorkman, 1980)，但本實驗發現，光合能力對溫度的反應與葉齡有關，老葉對夏季高溫的反應不如季節改變來的強烈且明顯，而且以 A 群老葉對季節的更迭反應最明顯，但新葉則對季節的更迭不敏感。

相較於 A 群老葉光合能力大起大落的現象，B、C 兩群老葉平均光合能力雖然稍弱，但衰退的幅度也較輕微，至於恰成熟新葉光合能力在夏、秋季沒有明顯差異，無明顯上升或下降的趨勢出現，故可認定新葉光合能力不太因平地夏秋日長、高溫而受到抑制，這與 Jordan 及 Ogren (1984)所述，溫度升高造成 C3 植物的二氧化碳飽和點與光抑制均增加，導致光合作用降低之描述迥異。

原本假設秋季落葉果樹因感應日長變化而停稍，淨同化物量逐漸增加並蓄積，在葉片總光合能力不變的情形下，因日夜溫差大，夜晚異化作用耗損減少，總同化物量仍能持續增加，直到葉片老化脫落為止，但由實驗結果顯示，此假設只適用於固定老葉，在恰成熟新葉上則不受影響，故推測恰成熟新葉對日長變化較不敏感。

植物在高溫缺水逆境下，葉片 ABA 含量增加，藉以調節氣孔的閉合(Chaves, 1991)，閉合之氣孔與葉肉細胞間的阻力增加，加以高溫導致葉綠素的形成代謝降低，進而使二氧化碳之固定與利用率下降(Udomprasert *et al.*, 1995)。對 3 群獼猴桃分別繪出光合能力與溫度或氣孔導度的相關性曲線，果然發現光合能力與氣孔導度的相關性高。高溫高光下氣孔

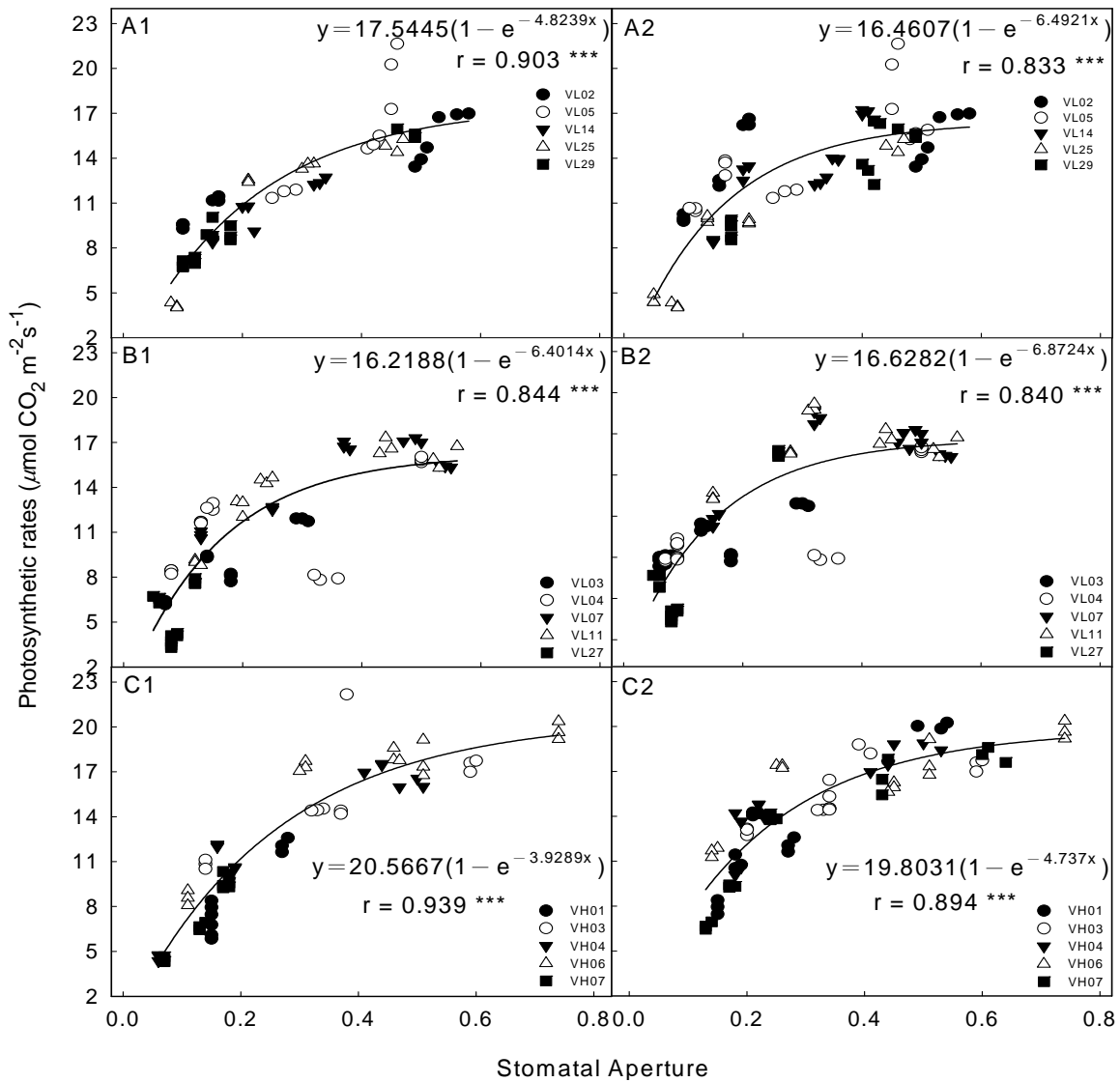


圖 3. 氣孔導度對不同海拔及不同成熟度硬齒獼猴桃後裔葉片光合能力之影響。(A1、B1、C1 分別是 A 群、B 群、C 群老葉光合能力與氣孔導度關係圖；A2、B2、C2 分別是 A 群、B 群、C 群新葉光合能力與氣孔導度關係圖。)

Fig. 3. Effect of stomatal aperture on photosynthesis rate of different population *A. callosa* seedlings.(A1, B1 and C1 mean photosynthesis rate on old leaves of A group, B group and C group plants separately. A2, B2 and C2 mean photosynthesis rate on new leaves of group A, group B and group C plants separately.)

關閉會造成光抑制的現象，限制 CO<sub>2</sub> 進入葉片內，降低 CO<sub>2</sub> 固定效能，而使過剩光能增加所致(Damesin and Rambal, 1995)，故觀察其相關曲線可發現，高於 35°C 的氣溫的確使光合能力逐漸下降，植物為了避免過高溫度降低光合作用效率，有效的辦法即是將氣孔打開，較大的氣孔導度能使葉片蒸散率提高，進而能使葉片較氣溫低 10°C 左右(Mahon, 1988)，以利光合作用順利進行，即亦高溫下氣孔的開閉與否，成為決定光合能力強弱的主要因子。

氣孔在高氣溫下能否開張，與植株當時的水分狀態息息相關，一般植物氣孔關閉大多因缺水造成(Escalona *et al.*, 1999)，而水分主要由根部吸收，故根系健全與否與植株水分生理關係密切，一般而言，根溫對生長的影響比氣溫來的大，由高根溫所引起的高呼吸率會使儲藏性同化產物無法累積，並加速碳水化合物的競爭(Rutler and Ingram, 1990)，連帶使根的生長率降低。過高根溫會降低根莖比，使側根量與長度均減少，連帶水分及離子的吸收變的較無效率，間接讓植株在高溫下產生水分逆境、氣孔關閉，使同化能力下降，Babalola 等(1986)發現，根溫由 10°C 提高到 27°C 其淨光合速率下降了 30%，故在田間調查中，在高溫期發生暫時性萎凋頻率越高者，光合能力越差，且植株葉片老化快速，生長勢也越差，此不耐熱症狀的出現與海拔無關。

在所有環境逆境中，溫度逆境是影響植物在地球上分布及作物產量之最關鍵因子(Boyer, 1982)，雖然溫度與光合能力的趨勢相關性低，但若捨棄某些可能異常的植株數據後，則可呈現溫度越高，光合能力越低的現象，異常的觀測值如低海拔後裔 VL05 的固定成熟葉，在 36.6°C 的高葉溫下，光合能力可達 21.6  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ；以高海拔後裔 VH06 的固定成熟老葉來說，在 38.2°C 的葉溫下，光合能力可達 19.1  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，顯示平地夏季高溫不致使所有硬齒獼猴桃後裔產生嚴重的高溫逆境影響其生存，一般蘋果的淨光合作用率最大值出現在 20°C 至 30°C 之間(Lakso and Seeley, 1978)，而光合速率高者，其飽和點亦有較高之趨勢，故由此可知硬齒獼猴桃的光合作用適溫範圍比蘋果來的寬廣；若從葉片壽命來看，夏秋季高溫對落葉百分率的影響，不如季節改變對落葉百分率影響來的顯著，故平地高溫並非加速葉片老化的重要因子，排除了高溫的影響，我們可以利用各種管理栽培的操作例如修剪及整枝來增加或維持光合作用的效率(Ferree, 1978)。

由此推知，C 群植株在平地呈現徒長嚴重、側枝短小等不耐熱的表徵並非因葉片不耐平地夏季高熱使同化產物減少所引起，推測是高熱使植體中同化物平衡受到干擾，夏秋之際老葉老化或脫落後使植物感應日長的能力降低，同化物傾向直接利用而不儲存，加以秋季日夜溫差大，總同化物量高，同化物不蓄積的結果乃使秋季側枝競相萌發，枝條間相互競爭相互抑制，結果產生大量短而密的弱枝，這些弱枝上萌發的新葉感應日長訊號的能力較差，同化物仍傾向直接利用而不儲存，如此更加劇了同化物無謂的消耗，導致生育週期的紊亂及農場管理上作業的負擔。

## 參考文獻

- 王曉東、段全猛。2006。軟棗獼猴桃的利用與栽培。特種經濟動植物。2006:33-34。
- 司家鋼。1995。高溫脅迫對大白菜耐熱性相關生理指標的影響。中國蔬菜。4:6-15。
- 吳國勝。1997。大白菜耐熱性遺傳效應研究。園藝學報。24:141-144。
- 沈征言。1993。高溫對菜豆生育及不同基因型耐熱性差異。中國農業科學。26:50-55。
- 苗深。1994。甘藍熱脅迫葉片細胞的超微結構研究。植物學報。36:730-732。
- 陳火英。1992。蘿蔔抗熱性鑒定技術。上海蔬菜。3:15-16。
- 陳逸夫。2003。數種高接梨組合之光合作用與同化產物累積特性。國立中興大學生命科學系碩士論文。
- 韓笑冰。1997。熱脅迫下蘿蔔不同耐熱性品種細胞組織結構比較。武漢植物學研究。15:173-178。
- Bachelard, E. and F. Wightman. 1973. Biochemical and physiological studies on dormancy release in tree buds. I. Changes in degree of dormancy, respiratory capacity, and major cell constituents in overwintering vegetative buds of *Populus balsamifera*. Can. j. bot. 12:2315-2326.
- Barton, K. A. and W. J. Brill. 1983. Prospects in plant genetic engineering. Science 219:671-676.
- Berry, J. and O. Bjorkman. 1980. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. Annu. rev. plant physiol. 31:491-543.
- Blommaert, K. L. J. 1959. Winter temperature in relation to dormancy and the auxin and growth inhibitor content of peach buds. S. Afr. J. Agric. Sci. 2:507-514.
- Bogatek R. and S. Lewak. 1991. Cyanide controls enzymes involved in lipid and sugar catabolism in dormant apple embryos during culture. Physiol. Plant. 83:422-426.
- Bohning, R. H., W. A. Kendall, and A. J. Linck. 1953. Effect of Temperature and Sucrose on Growth and Translocation in Tomato. Am. j. bot. 40(3):150-153.
- Brown, D. S. 1958. The relation of temperature to the flower bud drop of peaches. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 71:77-87.
- 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 phytol. 131(2):159-167.
- Dennis, F. G. Jr. 1987. Temperate zone fruits at low latitudes: opportunities for cooperation. Acta hortic. 199:15-18.
- Ducouso, A., J. P. Guyon, and A. Kremer. 1996. Latitudinal and altitudinal variation of bud burst in western populations of sessile oak (*Quercus petraea* Marr Liebl). Ann. Sci. For. 53:775-782.

- Edwards, G. R. and S. Notodimedjo. 1987. Defoliation, bending and tip pruning of apple under tropical conditions. *Acta Hort.* 199:125-127.
- Erez, A. and S. Lavee. 1971. The effect of climatic conditions on dormancy development of peach buds. I. Temperature. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96:711-714.
- Escalona, J. M., J. Flexas, and H. Medrano. 1999. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Aust. j. plant physiol.* 26(5):421-433.
- Ferree, D. C. 1978. Cultural factors influencing net photosynthesis of apple trees. *HortScience.* 13(6):650-652.
- Gilreath, P. R. and D. W. Buchanan. 1981. Rest prediction model for low-chilling Sungold nectarine. *J. Am. Soc. Hort.* 106:426-429.
- Goltsev, V., I. Yordanov, and T. Stoyanova. 1987. High temperature damage and acclimation of the photosynthetic apparatus II. Effect of mono-and divalent cations and pH on the temperature sensitivity of some functional characteristics of chloroplasts isolated from heat-acclimated and non-acclimated bean plants. *Planta.* 170:478-488.
- Gounaris, K., A. R. P. Brain, and P. J. Quinn. 1984. Structural reorganisation of chloroplast thylakoid membranes in response to heat stress. *Biochim. Biophys. Acta.* 766:198-208.
- Havaux, M. 1993. Rapid photosynthetic adaptation to heat stress triggered in potato leaves by moderately elevated temperatures. *Plant Cell Environ.* 16:461-467.
- Inaba, M. and P. Grandall. 1988. Electrolyte leakage as an indicator of high-temperature injury to harvested mature green tomatoes. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 113:96-99.
- Klueva, N. Y., E. Maestri, N. Marmioli, and H. T. Nguyen. 2001. Mechanisms of thermotolerance in crops. In AS Basra ed, *Crop Responses and Adaptations to Temperature Stress.* Food Products Press:177-217.
- Lakso, A. N. and E. J Seeley. 1978. Environmentally induced responses of apple tree photosynthesis. *HortScience.* 13(6):646-650.
- Lawes, G. S. and D. R. Anderson. 1980. Influence of temperature and gibberellic acid on kiwifruit (*Actinidia chinensis*) seed germination. *N. Z. j. crop hortic. sci.* 8:277-280.
- Linsley-Noakes, G. C., M. Louw, and P. Allan. 1995. Estimating daily positive Utah chill units from maximum and minimum temperatures. *J. S. Afr. Soc. Hort. Sci.* 5:19-24.
- Marsh, L. E., D. W. Davis, and P. H. Li. 1985. Selection and inheritance of heat tolerance in the common bean by use of conductivity. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 110(5):680-683.
- Raison, J. K., J. K. M. Roberts, and J. A. Berr. 1982. Correlations between the thermal stability of chloroplast thylakoid membranes and the composition and fluidity of their polar lipids upon acclimation of higher plant *Nerium oleander* to growth temperature. *Bio-chim. Biophys. Acta.* 668:218-228.

- Raison, J. K. and R. G. Hiller. 1980. The fluidity of chloroplast thylakoid membranes and their constituent lipids. A comparative study by ESR. *Biochimica et biophysica acta*. 599:63-72.
- Rundel, P. W. 1980. The ecological distribution of C4 and C3 grasses in the Hawaiian Islands. *Oecologia*. 45:354-359.
- Rutler, J. M. and D. L. Ingram. 1990. <sup>14</sup>Carbon-labeled photosynthate partitioning in *Ilex crenata* 'Rotundifolia' at supraoptimal root-zone temperatures. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 115(6):1008-1013.
- Sayed, O. H., M. J. Earnshaw, and M. J. Emes. 1994. Characterization of the heat-induced stimulation of photosystem-I-mediated electron transport. *Acta bot. neerl.* 43:137-143.
- Sundby, C., A. Melis, P. Maenpaa, and B. Andersson. 1986. Temperature dependent changes in the antenna size of photosystem II a/b-protein on the yield of P-700-photooxidation in pea chloroplasts. *Biochim. Biophys. Acta*. 764:324-330.
- Udomprasert, N., P. H. Li, D. W. Davis, and A. H. III. Markhart. 1995. Effects of root temperatures on leaf gas exchange and growth at high air temperature in *Phaseolus acutifolius* and *Phaseolus vulgaris*. *Crop sci.* 35(2):490-495.
- Veitch, J., and L. Sons. 1904. Novelties offered by James Veitch & Sons, Ltd. Royal Exotic Nursery, Chelsea, SW.
- Vierling, E. 1991. The roles of heat shock proteins in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42:579-620.
- Walton, D. C. 1980. Biochemistry and physiology of abscisic acid. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:453-489.
- Wareing, P. F. S. 1971. Hormones and Dormancy. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 22:261-288.
- Weinberger, J. H. 1954. Effect of high temperature during the breaking of the rest of Sullivan Elberta peach buds. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 63:157-162.
- Westwood, M. N. and H. O. Bjornstad. 1968. Chilling requirement of dormant seeds of 14 pear species as related to their climatic adaptation. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 92:141-149.
- Wilson, E. H. 1913. *A Naturalist in Western China with Vasculum. Camera and Gun.* 2.
- Wu, M. T. and S. J. Wallner. 1984. Heat stress responses in cultured plant cells. Heat tolerance induced by heat shock versus elevated growing temperature. *Plant physiol.* 75(3):778-780.
- Yan, J. Y. 1981. Histoire d'*Actinidia chinensis* Planch. et conditions actuelles de sa production a l'etranger. *Journal d'Agriculture Traditionnelle et de Botanique Appliquee.* 28:281-290.
- Yordanov, I., S. Dilova, and R. Petkova. 1986. Mechanisms of the themperature damage and acclimation of the photosynthetic apparatus. *Photo-biochem. Photobiophys.* 12:147-155.
- Zhang, Y., C. W. Ross, and G. L. Orr. 1994. Enhanced activity of a Ca-calmodulin- dependent isozyme of NAD kinase caused by gibberellic acid in photodormant lettuce seeds. *J. plant physiol.* 143(6):687-692.

## Photosynthesis Abilities of Two Elevations *Actinidia callos* Seedlings Cultured in Low Land

Yaw-Hwa Fan <sup>1)</sup> Cheng-Chu Nee<sup>2)</sup>

Key words: *Actinidia*, Photosynthesis, Stomatal aperture, Heat-resistant

### Summary

Seeds taken from two elevations were bred in NCHU and later planted at Wu-Fung low land in order to measure their photosynthesis abilities. We found that photosynthesis ability was low correlated with different population and leaf surface temperature, but much correlated with group inter-differences and leaf stomatal aperture. It means that we could find plants with high photosynthesis rate in any population, and even these plants are suffering the heat stress, photosynthesis rate will still be high if the stomata can normally open.

In the high altitude race, some plants show high photosynthesis rate but have shorter shoots and small leaves. This may be the result of the assimilation balance interfered by high temperature that causes the presence of numerous autumn shoots, which compete for the energy source with each other.

---

1) Graduate student, Department of Horticulture, National Chung Hsing University.

2) Professor, Department of Horticulture, National Chung Hsing University. Corresponding author.

