

# ‘翠津’芥藍葉片光合作用特性之研究<sup>1</sup>

蕭政弘<sup>2</sup>、陳葦玲<sup>2</sup>、張哲嘉<sup>3</sup>

## 摘 要

為瞭解芥藍(*Brassica oleracea* L. Alboglabra Group)葉片之光合作用特性，於臺中區農業改良場(彰化縣大村鄉)網室內以‘翠津’株齡3個月之植株為材料，利用LI-6400光合作用測定儀(LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA)探討光強度、二氧化碳濃度、葉齡與環境日變化對淨光合作用速率之影響，以及光合作用速率於晴天及陰天之日變化。由光反應曲線可知光補償點、光飽合點及最大淨光合作用速率分別為 $68 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $1,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 及 $22 \sim 23 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。由 $\text{CO}_2$ 反應曲線可知 $\text{CO}_2$ 飽合點為 $1,100 \text{ ppm}$ ，此時之淨光合作用速率為 $36 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，較正常大氣下之濃度( $380 \text{ ppm}$ )之淨光合作用速率增加89%。10至30天齡葉片之光合作用速率維持不墜，但50天齡葉則顯著降低。晴天下之光合速率日變化於上午10~11時到達高峰，12時下降，並維持至下午2時，再次下降直到日落，陰天下光合作用速率趨勢則受光強度與溫度影響。

**關鍵字：**芥藍、光合作用、日變化、二氧化碳施肥。

## 前 言

植物體之乾物重有90%以上來自光合作用<sup>(21)</sup>，葉片為光合作用之主要場所，含高量葉綠素之葉片往往具有較高之光合作用能力<sup>(6)</sup>，黃(2000)氏指出葉色深綠之芥藍(*Brassica oleracea* L. Alboglabra Group)品種具較高之光合速率<sup>(4)</sup>，淹水及乾旱皆會影響芥藍光合作用<sup>(17)</sup>。芥藍為國內重要葉菜及網室栽培蔬菜種類之一，於夏季栽培時，網室芥藍產量高於露天<sup>(12)</sup>，廖等<sup>(11)</sup>調查芥藍設施內之生長速率亦較設施外為快，生育日數縮短，產量提高，且臘質完整，然50%遮光，降低地上部、地下部、菜薹及薹莖重量<sup>(3)</sup>。

由於網室會造成遮光，空氣流動相對緩慢， $\text{CO}_2$ 濃度變化大於自然環境，以清晨 $\text{CO}_2$ 濃度最高，上午10點到下午4點逐漸降低，導致光合作用受阻<sup>(5)</sup>，此時亦為蔬菜生育最旺盛階段，故影響生長。本文測定芥藍於網室栽培模式下之光合作用，以瞭解其光合作用特性，作為芥藍設施栽培與芥藍薹除葉處理之參考，並透過 $\text{CO}_2$ 濃度之改變瞭解其對芥藍光合作用之影響，做為日後溫室 $\text{CO}_2$ 施肥( $\text{CO}_2$  enrichment)及 $\text{CO}_2$ 影響光合作用之基礎生理研究之參考。

<sup>1</sup> 行政院農業委員會臺中區農業改良場研究報告第 0743 號。

<sup>2</sup> 行政院農業委員會臺中區農業改良場助理研究員。

<sup>3</sup> 國立中興大學園藝系助理教授。

## 材料與方法

### 一、供試材料

以農友種苗公司所育成芥藍生長整齊一代雜交種‘翠津’為材料<sup>(8)</sup>。於2009年12月14日播種育苗，2010年1月11日定植於臺中區農業改良場之16目網室，採單行植，株距0.45 m，畦面以銀黑色塑膠布覆蓋，生育期的栽培管理依慣行法行之，試驗採完全逢機設計(completely randomized design, CRD)，共4重複。

### 二、調查項目

光合作用各介量係以美國LI-COR公司製造之LI-6400XT可攜式光合作用測定儀測定。光度控制乃利用附加可拆卸式人工光源(6400-02B LED light source)，其為雙波長，分別是665 nm的紅光及470 nm的藍光，提供0~2,000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光度。二氧化碳濃度以6400-01 CO<sub>2</sub> Injector，範圍為0~2,000 ppm，並參考張(1995)<sup>(9)</sup>及Chang and Lin (2007)<sup>(13)</sup>所用方法測定葉片淨光合速率(net photosynthetic rate, Pn)、氣孔導度(stomatal conductance, gs)、蒸散速率(transpiration rate, E)、葉片細胞間隙二氧化碳濃度(intercellular CO<sub>2</sub> concentration, Ci)等各介量。

#### 1.不同光度對光合作用之影響

於2010年3月15日上午9點到12點於田間網室測定芥藍完全展開之成熟葉光合作用，測定期間平均葉溫為32.4±1.3℃，蒸氣壓差1.5±0.7 kPa，二氧化碳濃度設為400 ppm，人工光源(6400-02B LED light source)提供光度由2,000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 每次遞減100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，直到0  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，每個光度測四株，共4重複。

#### 2.不同齡葉片光合作用

以芥藍未展開幼葉為0天，標定葉齡10、20、30、40及50天之葉片，於2010年3月18日上午9點到12點於田間網室測定光合作用，測定期間光度設為2,000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，二氧化碳濃度設為400 ppm，平均葉溫為31.3±1.4℃，蒸氣壓差為1.4±0.3 kPa，測定時每個葉齡標定四株，共4重複。

#### 3.二氧化碳濃度對光合作用之影響

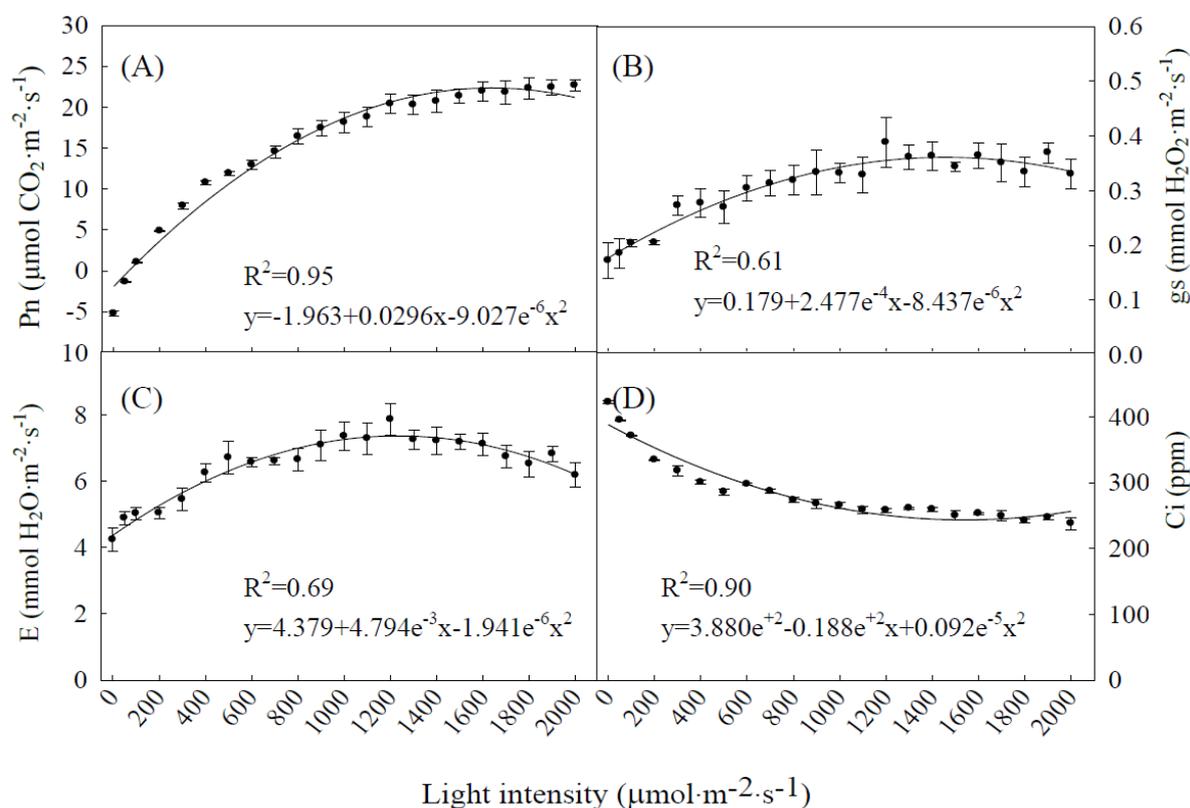
於2010年3月1日上午9點到12點於田間網室測定完全展開之成熟葉光合作用，測定期間將光度控制2,000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，平均葉溫則為32.2±1.6℃，蒸氣壓差1.3±0.4 kPa，二氧化碳濃度由2,000 ppm每次遞減100 ppm至0 ppm。每個濃度四株，共4重複。

#### 4.光合作用日變化

分別於2010年3月17日(多雲)及3月21日(晴天)測定完全展開之成熟葉的光合作用日變化，測量時將二氧化碳濃度控制於400 ppm，自上午6時測至下午6時止，每隔1小時測定1次，其它環境因子如光度、葉溫、蒸氣壓差則不加以控制。每個時間點測四株，共4重複。

## 結果與討論

由‘翠津’芥藍之光反應曲線顯示光合作用速率和光度呈二次曲線關係，其暗呼吸率為 $-5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，光補償點為 $68 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，淨光合作用速率隨光度增加而遞增，光飽合點為 $1,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (圖一A)，當光度超過光飽和點後，淨光合作用速率不再上升，此時淨光合作用速率為 $22\sim 23 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。於光度 $0\sim 1,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 之間，氣孔導度及蒸散速率則隨著光度增加而遞增至飽合點，蒸散速率並於飽合後下降 (圖一B、一C)，葉肉間隙二氧化碳濃度則隨淨光合作用速率之增加而遞減 (圖一D)，經由光反應曲線可知芥藍為C3型植物。



圖一、光強度對芥藍葉片淨光合作用(A)、氣孔導度(B)、蒸散速率(C)及葉片細胞間隙二氧化碳濃度之影響。

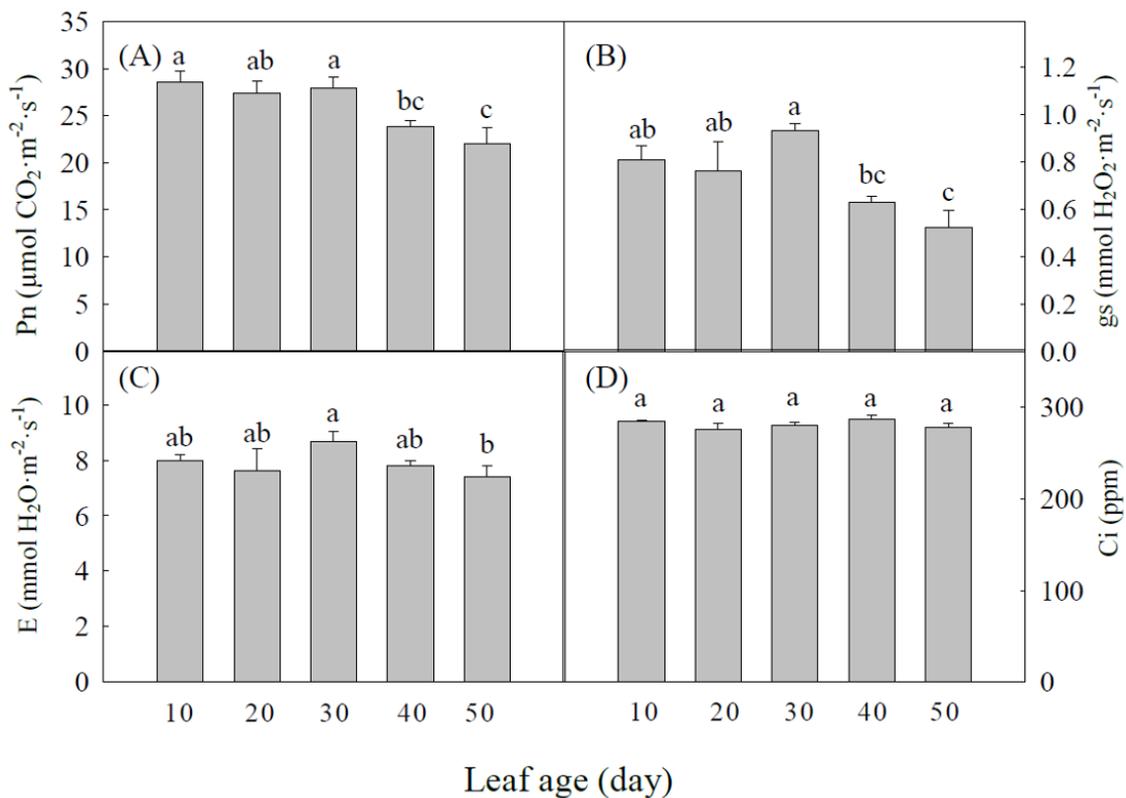
Fig. 1. Effect of light intensity on net photosynthetic rate, Pn (A), stomatal conductance, gs (B), transpiration rate, E (C), and intercellular  $\text{CO}_2$  concentration, Ci (D) of Chinese kale leaves.

芥藍光補償點為 $68 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，低於芹菜本地品種之光補償點 $79 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，但較甘藍、結球白菜、菠菜、結球萵苣、韭菜(皆低於 $55 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )為高<sup>(1)</sup>。黃氏<sup>(4)</sup>指出綠色品種芥藍於未遮光處理時，其光飽合點為 $1,000\sim 1,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，遮光50%處理時則為 $800\sim 1,100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，而未遮光與遮光處理之最大光合速率分別為 $24 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 及 $22$

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，與本試驗所測得芥藍光飽合點 $1,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 時淨光合作用速率為 $22\sim 23 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 之結果相近。

本試驗結果說明，於以網室栽培芥藍，在適當遮光下光合速率並不受影響，近年研究亦顯示無論在設施或網室栽培芥藍，產量常可高於露地栽培者<sup>(11,12)</sup>，因此由網室栽培下光合作用速率未受影響，應可作為設施栽培之生理基礎。

芥藍10天齡葉其光合作用速率約為 $29 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (圖二A)，而30天齡葉片光合作用速率維持不墜，至第40天起開始下降至 $24 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，而氣孔導度在第50天亦隨之下降，說明氣孔導度降低為芥藍不同葉齡光合作用下降的原因之一(圖二B)，但蒸散速率差異並不顯著(圖二C)，由於氣孔是調節氣體及水份進出植物體的主要關卡，氣孔導度降低會阻礙二氧化碳進入，導致光合作用原料不足，最後造成光合作用速率之降低<sup>(20)</sup>，但若由葉肉間隙二氧化碳濃度差異不顯著(圖二D)，是否意謂葉綠素減少或1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(RuBisCO)活性降低使 $\text{CO}_2$ 固定作用降低，導致光合作用速率降低，值得進一步研究。



圖二、不同葉齡之芥藍葉片其淨光合作用速率(A)、氣孔導度(B)、蒸散速率(C)及葉片細胞間隙二氧化碳濃度表現。

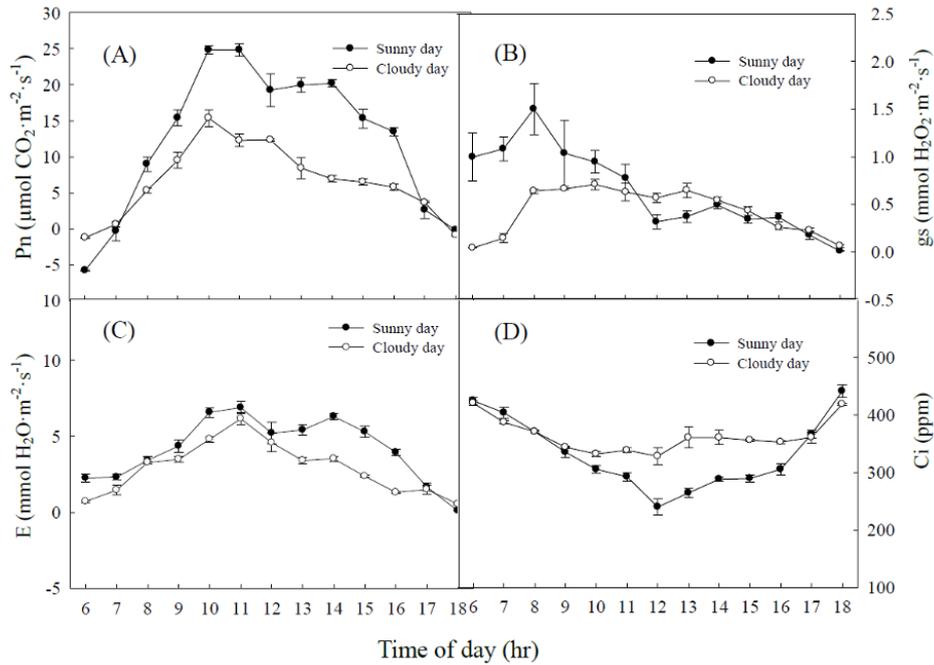
Fig. 2. Net photosynthetic rate, Pn (A), stomatal conductance, gs (B), transpiration rate, E (C), and intercellular  $\text{CO}_2$  concentration, Ci (D) of Chinese kale leaves leaf with different age.

光合作用速率隨葉齡發育及葉片生長而變動，大致可分為三類：一、葉片張開前已達最大光合作用速率。二、葉片全張時光合作用速率適達最大值。三、葉片全張後光合作用速率方達最大值<sup>(9)</sup>。由於本試驗並未調查葉片外觀形態之改變，故無從得知其為何種類型，但由於芥藍葉片在張開第10天即表現出高光合作用速率，因此推測其可能為第一類型。

晴天狀況下，芥藍光合作用速率一日之內有明顯的變化，在上午10~11時達到高峰，其光合作用速率約 $25 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，12時下降，並維持至下午2時，之後再下降直到日落(圖三A)。晴朗天氣下，強光與高溫是造成光合作用中午12時下降的主要原因<sup>(7)</sup>。藍光可激發氫離子進入保衛細胞<sup>(19)</sup>促進氣孔打開，因而氣孔導度於黎明後增加，上午8時達最高點，之後漸漸降低直到日落(圖三B)，氣孔導度與當日之光強度及蒸氣壓差較為相關，葉肉間隙二氧化碳濃度(圖三D)在午間降低現象發生時其值維持一定，芥藍光合作用產生日變化之原因似與氣孔導度或葉肉間隙二氧化碳濃度無關。葉溫於上午11時到下午3時皆維持於 $32^{\circ}\text{C}$ 之高溫(圖四A)，Flore and Lakso (1989)<sup>(15)</sup>指出光合作用在不同溫度下有差異，高溫會使呼吸、光呼吸速率增加<sup>(16)</sup>。網室光度在正午可達 $1,400\sim 1,500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (圖四B)，而葉片之蒸氣壓差則於上午11時達最高峰(圖四C)，隨後下降，Raschke及 Resemanng (1986)<sup>(18)</sup>指出在固定蒸氣壓差的情況下，特定溫度範圍內午間降低現象不明顯，故高葉溫所造成之蒸氣壓差變化可造成午間降低現象。晴天大氣之相對濕度在上午8時後開始降低(圖四D)，在多雲時，光合作用之波峰值出現於上午10時(圖三A)，此時亦是當日光度之最高值(圖四B)，因此多雲天候下光合作用受光度及溫度影響，並非呈簡單的單峰或雙峰曲線<sup>(2)</sup>。而氣孔導度及葉肉間隙二氧化碳濃度相對穩定(圖三B、三D)，空氣相對濕度則與晴天呈相反趨勢(圖四D)。

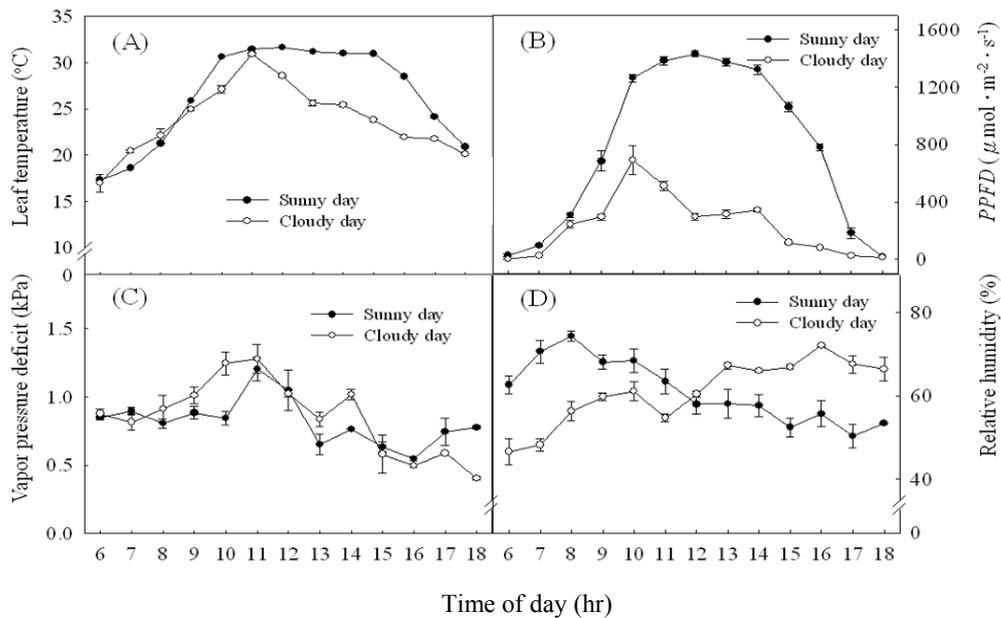
由 $\text{CO}_2$ 反應曲線可知其飽合點為 $1,100 \text{ ppm}$ ，此時之淨光合作用速率為 $36 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (圖五A)，較正常大氣 $\text{CO}_2$ 濃度( $380 \text{ ppm}$ )下增加89%，其氣孔導度在 $\text{CO}_2$   $1,300 \text{ ppm}$ 時方隨 $\text{CO}_2$ 二氧化碳濃度增加而降低(圖五B)，顯示芥藍之氣孔導度對二氧化碳濃度之提高並不敏感。而葉片蒸散速率隨氣孔導度之下降而降低(圖五C)，葉肉間隙二氧化碳濃度則隨二氧化碳濃度提高而增加(圖五D)，經由計算， $0\sim 2,000 \text{ ppm}$ 下之葉肉間隙二氧化碳濃度和環境中二氧化碳之濃度比值( $\text{Ci}/\text{Ca}$ )，其平均值為0.89，而一般作物均維持於0.7左右<sup>(14)</sup>。增加二氧化碳提高光合作用速率之原因，可能是因為二氧化碳為光合作用之反應基質，參與碳同化循環，此外高濃度二氧化碳可與氧競爭，間接提高1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(RuBisCO)之效率<sup>(5)</sup>。

綜合本次試驗結果，可以確認芥藍為C3型植物，飽合點為 $1,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，在網室栽培下最高光度為 $1,400\sim 1,500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，已可滿足芥藍光合作用之光度需求，為設施栽培芥藍建構產量第一道門檻。隨著芥藍葉齡達50天時，其光合作用速率明顯下降，可作為薑用芥藍老葉摘除之參考依據。此外晴天芥藍光合作用午間降低之原因，應非氣孔導度降低所致，推測與高葉溫有關，多雲天候下光合作用速率受光強度及溫度之影響。施用高濃度二氧化碳可提高其光合作用，在短時間對芥藍確實有利，但這種現象能否持續長久，應進一步評估。



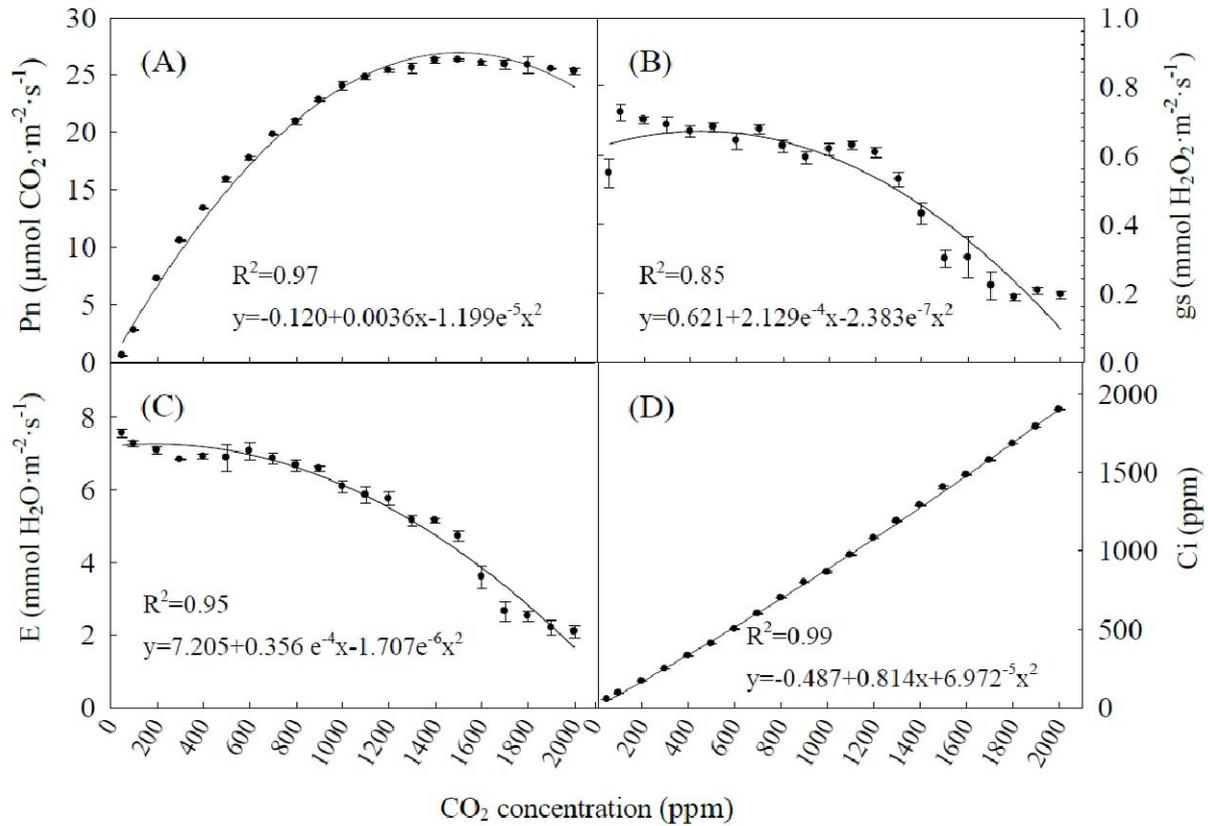
圖三、芥藍葉片淨光合作用速率(A)、氣孔導度(B)、蒸散速率(C)及葉片細胞間隙二氧化碳濃度(D)之日變化。

Fig. 3. Diurnal changes of net photosynthetic rate, Pn (A), stomatal conductance, gs (B), transpiration rate, E (C), and intercellular CO<sub>2</sub> concentration, Ci (D) on Chinese kale leaves.



圖四、芥藍葉片溫度(A)、受光強度(B)、蒸氣壓差(C)及相對溼度(D)之日變化。

Fig. 4. Diurnal changes of temperature (A), accepted light intensity, PPFD (B), vapor pressure deficit, VPD, (C), and relative humidity, RH (D) of Chinese kale leaves.



圖五、二氧化碳濃度對芥藍葉片淨光合速率(A)、氣孔導度(B)、蒸散速率(C)及細胞二氧化碳濃度之影響。

Fig. 5. Effect of CO<sub>2</sub> concentration on net photosynthetic rate, Pn (A), stomatal conductance, gs (B), transpiration rate, E (C), and intercellular CO<sub>2</sub> concentration, Ci (D) of Chinese kale leaves.

## 參考文獻

1. 白鈞伊 2000 芹菜光合作用與栽培密度之研究 國立臺灣大學園藝學研究所碩士論文 p.19-67。
2. 朱科鈴、蔣潔、胡永光、李萍萍 2005 溫室蔬菜光合作用特性的試驗研究 農機化研究 3: 202-204。
3. 秦耀國、楊翠芹、曹必好、陳國菊、雷建軍 2009 芥藍栽培與生理研究進展 安徽農業科學 37(24): 11496-11552。
4. 黃博富 2000 不同葉色芥藍菜品種之光合作用特性及硝酸態氮含量 中興大學植物學研究所碩士論文 p.31-32。
5. 章興發、蔣海燕、程建峰 2009 CO<sub>2</sub>肥對保護地綠葉類蔬菜光合作用和產量形成的效應 安徽農學通報 15(21): 38-40。

6. 翁仁憲 1992 C3及C4型葉菜之CO<sub>2</sub>交換特性-光及氮之影響 中華農學會報 157: 21-33。
7. 陶漢之 1991 茶樹光合作用日變化之研究 作物學報 17(6): 444-452。
8. 曹幸之 2009 蔬菜產業現況及發展趨勢 p.123-134 促進植物種苗產業發展研討會專輯。
9. 張連晉 1997 環境因子及生理因子對愛文芒果光合作用及生理作用之影響 國立臺灣大學園藝學研究所碩士論文 p.5-51。
10. 張哲嘉、林宗賢 1995 桶柑葉片光合作用特徵之研究 中國園藝 41(3): 161-173。
11. 廖芳心、張燦如、陳榮輝、王秀珠 1989 都市近郊設施蔬菜栽培體系之探討 p.192-208 第二屆設施園藝研討會專輯。
12. 蘇俊茂、陳東鐘、戴順發 1995 簡易網室對高屏地區夏季葉菜類生產之影響 高雄區農業改良場研究彙報 7(1): 21-36。
13. Chang, J. C. and T. S. Lin. 2007. Gas exchange in litchi under controlled and field conditions. *Scientia Horticulturae*. 114: 268-274.
14. Drake, B. G., M. A. Gonzalez-Meler and S. P. Long. 1997. More efficient plants: A consequence of rising atmosphere CO<sub>2</sub>. *Plant Mol. Biol.* 48:609-639.
15. Flore, J. A. and A. N. Lakso. 1989. Environmental and physiological regulation of photosynthesis in fruit crops. *Hort. Rev.* 11: 111-157.
16. Monson, R. R., M. A. Stidham, G. J. Willian, G. E. Edwards and E. G. Uribe. 1982. Temperature dependence of photosynthesis in *Agropyron smithii* Rydb. I. Factors affecting net CO<sub>2</sub> uptake in intact leaves and contribution from RuBPCase measured in vivo and in vitro. *Plant Physiol.* 69: 921-928.
17. Montree Issarakraisila, Qifu Ma and David W. Turner 2007. Photosynthetic and growth responses of juvenile Chinese kale (*Brassica oleracea* var. alboglabra) and Caisin (*Brassica rapa* subsp. parachinensis) to waterlogging and water deficit. *Scientia Horticulturae* 111: 107-113.
18. Raschke, K. and A. Resemann. 1986. The middle depression of CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L. : diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity. *Planta* 168: 546-558.
19. Shimazaki, K., M. Iino and E. Zeiger. 1986. Blue light-dependent proton extrusion by guard-cell protoplasts of *Vicia faba*. *Nature* 319:324-326.
20. Taiz, L. and E. Zeiger. 1998. *Plant physiology*. The Benjamin/Cummings publishing company, California.
21. Zelitch, I. 1975. Improving the efficiency of photosynthesis. *Science* 188:626-633.

# Studies on Photosynthetic Characteristics of Chinese Kale ‘Chui-Chun’<sup>1</sup>

Ceng-Hung Hsiao<sup>2</sup>, Wei-Ling Chen<sup>2</sup> and Jer-Chia Chang<sup>3</sup>

## ABSTRACT

In order to understand the photosynthetic characteristics of Chinese Kale (*Brassica oleracea* L. Alboglabra Group), 3-month old ‘Chui-Chun’ plants grown in net house in Taichung District Agricultural Research and Extension Station were used as experimental materials. The effects of light intensity, carbon dioxide concentration, leaf age and diurnal changes of environment on net photosynthetic rate (Pn) were studied. Light compensation point, light saturation point and maximum net photosynthetic rates were  $68 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ,  $1,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , and  $22\text{-}23 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , respectively. The CO<sub>2</sub> response curve showed the CO<sub>2</sub> saturation point was 1,100 ppm while the net photosynthetic rate was  $36 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , which was 89% higher than those of control (380 ppm). The photosynthetic rates of 10 to 30-day leaves were significantly higher than those of 50-day old leaves. Diurnal photosynthetic rate reached the peak at 10:00 to 11:00 am. The diurnal changes of Pn was associated with light intensity and temperature in cloudy day.

**Key words:** Chinese kale, photosynthesis, diurnal changes, CO<sub>2</sub> enrichment.

---

<sup>1</sup> Contribution No. 0743 from Taichung DARES, COA.

<sup>2</sup> Assistant Researcher of Taichung DARES, COA.

<sup>3</sup> Assistant Professor, Department of Horticulture, National Chung-Hsing University.