

光照對台灣水韭葉片生長之影響

張永達 楊冠政 童武夫

國立台灣師範大學生物系所

摘 要

自然環境中夢幻湖西側臨近七星山的台灣水韭葉片較長，而北側地區則平均每株的葉片數較多，這種差異可能是受到氣候的影響所致。在低強度光照下，生長箱中生長的台灣水韭，在每天十四小時光照下，四個月後，平均每株新長的葉片數可高達 35 片，約為六小時光照者的兩倍，但二者平均葉長的差異則不顯著。

室外在夏日強光下，縮減日照時間雖可增加葉長，但不能促進新葉產生，必需再藉遮光處理，使光照減為中等強度，方能促進新葉生長。

我們的結果顯示，台灣水韭葉片的生長會受高強度光照所抑制，且此種抑制不會因縮減光照時間而改變；中等強度光照短日照時間及低強度光照而日照時間加長都顯著利於葉片的增長及新葉的產生。

關鍵詞：台灣水韭，葉片生長，光照，景天酸代謝

前 言

水韭屬 (*Isoetes*) 的植物，形態相當獨特，外形似單子葉植物，是一種多年生水生植物，被歸為石松綱 (*Lycop-sida*) (Foster & Gifford, 1974)。全株高 5-50 公分，葉屬小葉，葉基處有葉舌 (*ligule*)，小葉螺旋狀排列於球莖頂端，根尖處呈雙分叉狀，由球莖底部之凹槽處長出。目前已發現水韭屬之植物約有二百餘種，本屬植物光合作用中之固碳作用多具有景天酸代謝 (*Crassulaccan acid metabolism, CAM*) 現象 (Keely, 1981-1984)。

台灣水韭 (*Isoetes taiwanensis* DeVol) 在 1971 年被首次發現 (DeVol, 1972)。

目前海拔 850 公尺之七星山中腹地沼一夢幻湖仍為其唯一之自然生育地。其幼苗外形與七星山穀精草 (*Eriocaulon chishiushanensis*) 相似，其光合作用中之固碳作用亦具 CAM 現象 (張、楊 1987)。早期學者曾將台灣水韭移植至鴛鴦湖及姐妹潭，但都沒成活，其原因不明。移植至溫室則其植株因生長緩慢而變小 (黃、江蔡等 1987)。可能與台灣水韭有親緣關係之中華水韭 (*Isoetes sinensis*)，在 1975 年，南京大學劉雪嫻君還曾在南京中山陵附近栖霞山水塘邊採獲，近年已不易找到。產於雲林昆明黑龍潭之寬葉水韭 (日本水韭) (*Isoetes japonica*) 亦面臨相同

命運。因此，水韭之生長條件實在值得探討。

本文乃調查夢幻湖中不同區域之台灣水韭生長情形，予以分析比較，並用生長箱之光照(2500 Lux)恆定下控制不同之照光時間，及在自然日照之強光下，以不同遮光及不同照光長度之處理，觀察台灣水韭生長之差異，並予以分析比較，希望能對其生存條件進一步了解以做為其保育及經營管理的參考。

材料及方法

實驗材料--台灣水韭係經陽明山國家公園管理處之同意，取自陽明山國家公園之夢幻湖。光照係用 TOP-CON 照度計測量，分析方法為 One way, Duncan。

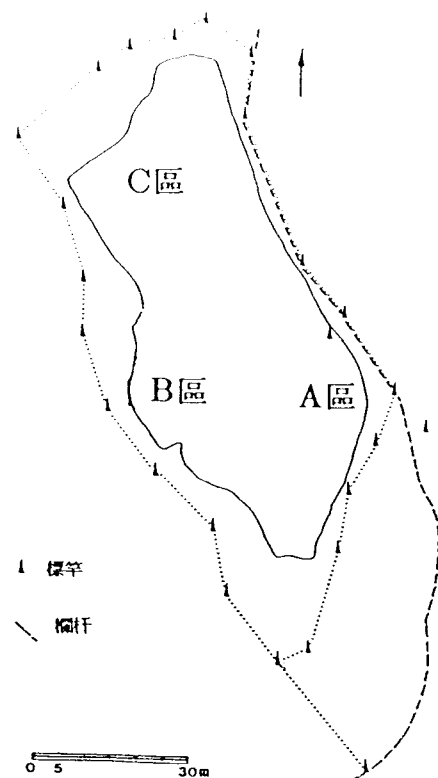
(A)夢幻湖中不同區域之台灣水韭生長之分析比較：

夢幻湖中選三採樣區(如圖一)，每一樣區離岸邊約一公尺，每月上旬各觀察台灣水韭之植株葉片數目及葉片平均長度，並予以記錄，每區各記錄 20-30 株植株，由八十年二月至同年八月連續記錄六個月。月降雨量，及雲量(如圖四)等，係直接向中央氣象局索取鄰近夢幻湖之竹仔湖氣象站之氣象資料。

(B)生長箱中不同照光長度對台灣水韭生長之影響：

將玻璃水族箱(45 cm × 30 cm × 40 cm)放入生長箱之底層，內置五公分高之土壤，土質為三分之一夢幻湖之黑色土壤及三分之二師大分部校園內之黃

色土壤，加水至 30 公分高。選取自夢幻湖之台灣水韭且生長狀況相近者，將其葉片剪至 5 公分長，以隨機方式植入各水箱中，每隔 5 公分植入一株。三個生長箱之光照長度分別為六小時，十小時，十四小時，光照強度在深度 30 公分處為 2500 Lux，光照時之溫度設定為 25 °C，黑暗時之溫度設定為 10 °C。四個月後記錄其每株新生之葉片數目及平均長度，並予以分析比較。



圖一：夢幻湖之採樣區圖
(仿自鄭先佑先生論文)

(C).短日照（六小時）對台灣水韭生長之影響：

選取生長狀況相近之台灣水韭植株，植入直徑 12 公分，高 8 公分之塑膠碗中，內乘二分之一夢幻湖之黑色土壤及二分之一師大分部校園內之黃色土壤，每碗植入二株，在水深 40 公分之陰涼處生長二個月穩定後，移入日光可直接照射，水深 40 公分之大型塑膠盆（60 cm × 45 cm × 45 cm）內，每盆三碗計六株，在其幼葉基部套上黃色鉛環，觀察其自八十年八月一日至八月十五日之生長情形，記錄其每株新生之葉片數目及平均長度，並予以分析比較。

三個大型塑膠盆之處理如下：甲盆直接照光，乙盆每天只照光六小時（AM 9:00-PM 3:00），丙盆每天只照光六小時（AM 9:00-PM 3:00），且照光時予 80% 之遮光。

八十年八月間晴天中午之日照強度為 90,000Lux，80% 遮光之光照強度為 18,000Lux，日照長度約十四小時（上午五時至下午七時）。水溫白天約 30。 - 34℃，黑暗時約 25。 - 30℃。

(D).不同遮光度對台灣水韭生長之影響：

台灣水韭植株之處理與 (C) 相同，四個大型塑膠盆之處理如下：甲盆直接照光，乙盆遮光 67%，丙盆遮光 91%，丁盆遮光 98%。本實驗進行於八十年八月一日至八月十五日，正午日照強度約為 90,000Lux，此時遮光 67% 之日照強度為 30,000Lux，遮光 91% 之日照強度為 8,000Lux 而遮光 98% 日照強度為 2,000Lux，日照長度

約為十四小時（上午五時至下午七時），白天水溫約 30。 - 34℃，黑夜時之水溫約為 25。 - 30℃，水深為 40 公分。

結 果

八十年三月至八月間調查夢幻湖中台灣水韭之生長，A、B、C 三區中所記錄之葉片平均數目，以 C 區之數目較多，其次為 B 區，A 區之數目較少，且在五月時差異最大，而七月時之差異最小。如以同一區之葉片數目平均值相比較，則三月至五月之葉數平均值增加，六、七月持續減少，而八月則又增加（如圖二）。而葉片之平均長度，A、B、C 三區中，以 B 區之平均長度較長，A、C 兩區之葉片平均長度較短，且 A、C 兩區之差異不大。如以同一區之葉片長度平均值相比較，則六月時之葉長平均值皆明顯減少，而七月時又明顯增加（如圖三）。

在不同的生長節中生長之台灣水韭，四個月後，其葉片數目之平均值，以光照十小時及光照十四小時之葉片數目較多，光照十小時之葉片數目平均值為每株 30.83 片，光照十四小時之葉片數目平均值為每株 34.68 片，與光照六小時之葉片數目平均值為每株 18.93 片相比較，皆有 0.05 水準之顯著差異。而其葉長平均值之比較，則以光照十小時之平均長度 24.11 公分最長，與光照六小時之平均長度 20.75 公分及光照十四小時之平均長度 20.23 公分相比較，皆明顯較長，且以 one Way, Duncan 之

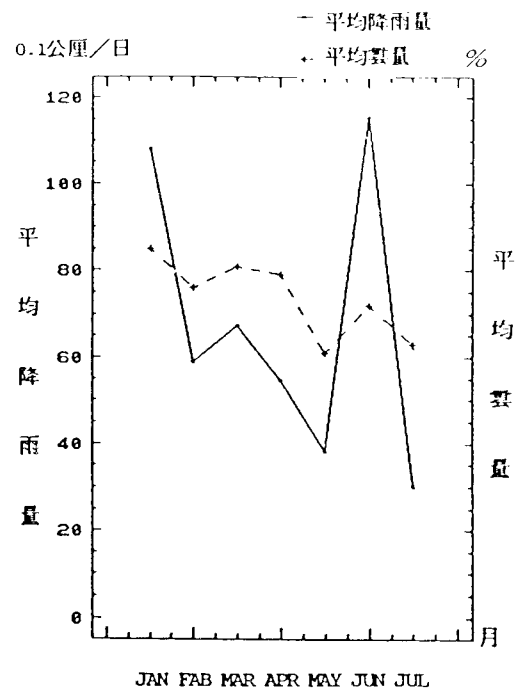
方法分析，皆有 0.05 水準之顯著差異；而照光十四小時及照光六小時之葉長平均值相比較，則無明顯差異（如表一）。

在夏日強光下（晴天正午約 90,000 Lux），照光六小時 (AM9:00-PM3:00) 且予 80% 遮光處理（光強約 18,000 Lux）之台灣水韭，二個星期內新長之葉片平均數每株 10.83 片，顯較未遮光（照光六小時平均每株 4.67 片；全日照平均每株 5.17 片）多，且以 One Way, Duncan 之方法分析，有 0.05 水準之顯著差異。而葉片之平均長度，照光六小時者（未遮光之平均長度 10.42 公分，遮光 80% 之平均長度 11.83 公分）較全日照（照光約十四小時）長（平均 6.67 公分）。以 One Way, Duncan 之方法分析，有 0.05 水準之顯著差異。而照光六小時之遮光 80% 與未遮光處理互相比較，亦有差異（如表二）。

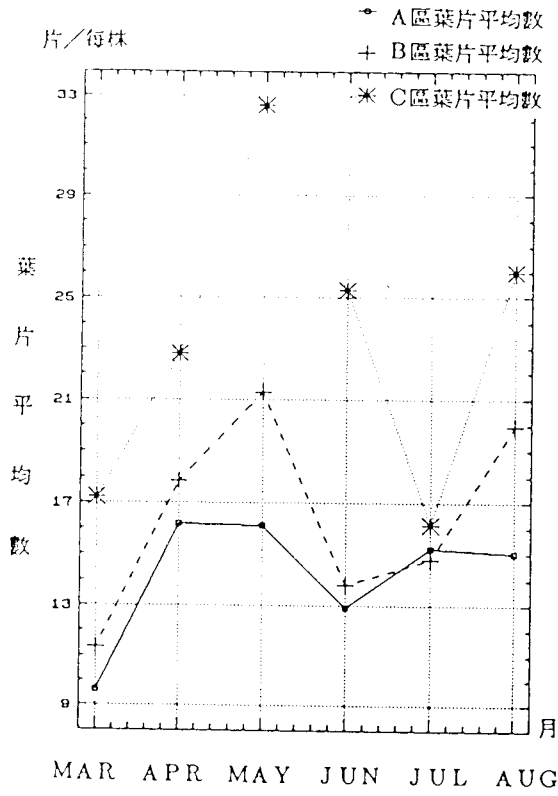
在夏日強光下（晴天正午約 90,000 Lux），不同遮光之處理，兩星期內台灣水韭新長之葉片，其葉數平均值，以遮光 91% 之每株平均 7.17 片為最多，與其它各組（未遮光，遮光 67%，及遮光 98%）相比較，並以 One Way, Duncan 之分析方法分析，皆有 0.05 水準之顯著差異。而葉長之平均值，以遮光 91% 之平均葉長 10.67 公分及遮光 98% 之平均葉長 12.64 公分較長，且與未遮光及遮光 67% 之處理相比較，皆有 0.05 水準之顯著差異，而未遮光與遮光 67% 之間及遮光 91% 與遮光 98% 之間互相比較，皆無顯著差異。

討 論

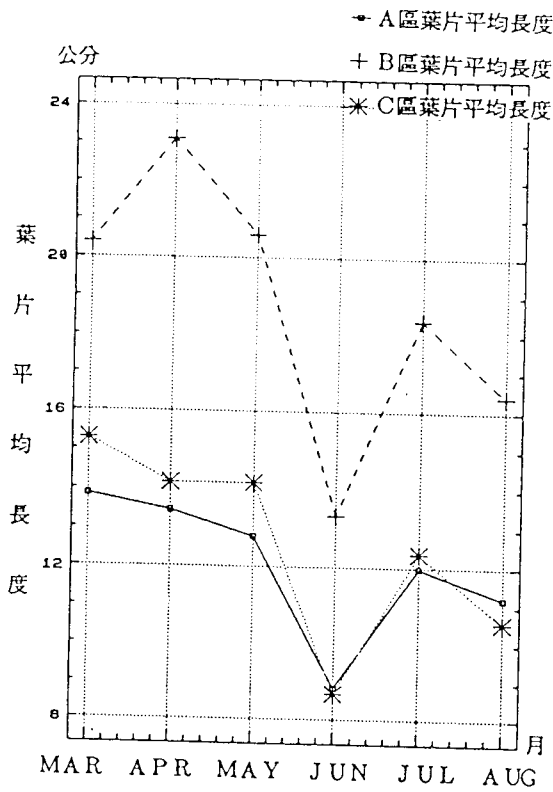
夢幻湖由於其位於七星山東側中腹，經年雲霧繚繞，光照之強度比平地稍低。清晨太陽升起，全區籠罩在陽光下，開始照光之時間大致相同，而 B 區位於湖之西側，靠近七星山，下午太陽西下時，此區首先受七星山之遮蔽，照光時間稍短，且冷空氣由西側下來，首先在 B 區附近形成白色雲霧，具有遮蔽陽光之效果，因此，此區之台灣水韭葉片，平均長度較長（如圖三）。而葉片平均數，則與葉片老化脫離球莖之速度有關，四、五月葉片平均數持續增加，且以 C 區之平均數較多，顯然其老化脫落之速度較慢，而六、七月之葉數持續減少，應與五月之乾旱，雨量雲量減少（如



圖四：80年1月至7月臨近夢幻湖之竹仔湖氣象站之月平均降雨量及平均雲量變化圖。
(資料取自中央氣象局)



圖二：80年3月至8月夢幻湖中三採樣區之台灣水韭葉片平均數變化圖。(N = 20-30)



圖三：80年3月至8月夢幻湖中三採樣區之台灣水韭葉片平均長度變化圖。(N = 20-30)

表一：在不同的生長箱中光照長度不同（分別為六小時，十小時，十四小時）之台灣水韭，四個月內新長之葉片比較：光照強度 2500Lux，光照時溫度 25°C，黑暗時溫度 10°C，水深三十公分。
分析方法：One way, Duncan.

A: 葉數平均值 (N=50-60) 比較：

組別	葉數均值	標準差	1	2	3
1. 光照六小時	18.93	1.11			
2. 光照十小時	30.83	1.82		*	
3. 光照十四小時	34.68	2.26		*	*

B: 葉長平均值 (N=50-60) 比較：

組別	葉長均值 (cm)	標準差	1	2	3
1. 光照六小時	20.75	0.37			
2. 光照十小時	24.11	0.57		*	
3. 光照十四小時	20.23	0.37			*

*：表示在 0.05 之水準有顯著差異

表二：不同日照長度及強度下，兩星期內台灣水韭新長之葉片比較：本實驗進行於八十年八月三日至十五日，正午之日照強度約為 90,000 Lux，日照長度約為十四小時（上午五時至下午七時），白天水溫約 30 - 34°C，黑暗時之溫度約為 25 - 30°C，水深為 40 公分，六小時之光照時間為上午九時至下午三時。

分析方法：One way, Duncan。

A: 葉數平均值 (N=6) 比較：

組別	葉數均值 (cm)	標準差	1	2	3
1. 全日照未遮光	5.17	1.60			
2. 照光六小時未遮光	4.67	1.03			
3. 照光六小時遮光 80%	10.83	1.72		*	*

B: 葉長平均值 (N=6) 比較：

組別	葉長均值 (cm)	標準差	1	2	3
1. 全日照未遮光	6.67	0.68			
2. 照光六小時未遮光	10.42	1.20		*	
3. 照光六小時遮光 80%	11.83	1.21		*	*

*：表示在 0.05 之水準有顯著差異

表三：本實驗進行於八十年八月三日至十五日，正午之日照強度約為 90,000 Lux，此時遮光 67% 之日照強度為 30,000Lux，日照長度約為十四小時（上午五時至下午七時），白天水溫約 30 - 34°C，黑夜時之水溫約為 25 - 30°C，水深為 40 公分。

分析方法：One way, Duncan。

A: 葉數平均值 (N=6) 比較：

組別	葉數均值	標準差	1	2	3	4
1. 未遮光	5.17	1.60				
2. 遮光 67%	4.43	0.53				
3. 遮光 91%	7.17	0.75		*	*	
4. 遮光 98%	4.71	1.50				*

B: 葉長平均值 (N=6) 比較：

組別	葉長均值 (cm)	標準差	1	2	3	4
1. 未遮光	6.67	0.68				
2. 遮光 67%	7.86	1.18				
3. 遮光 91%	10.67	1.37		*	*	
4. 遮光 98%	12.64	3.87		*	*	

*：表示在 0.05 之水準有顯著差異

圖四)。夢幻湖區乾涸(A、C區之水位：八十年四月上旬約為20公分，五月上旬約為10公分，六、七、八月皆為0公分)(未發表之記錄)致使葉片乾凋脫落之速率增加，而使其每株葉片之平均數減少有關。而五、六月葉平均長度持續降低應與降雨量減少，夢幻湖水位降低，台灣水韭植株暴露，光強度加強有關。五月份之雨量及雲量減少，台灣水韭之葉片平均長度降到最低。而六月中下旬(18-26日)集中下豪雨，雲量增加，使七月份台灣水韭之葉片平均長度明顯增加。七月份之雨量及雲量又減少，因此，八月份之台灣水韭之葉片平均長度也明顯減少。由此可看出，台灣水韭葉片之生長，其長度與降雨量及雲量有關。

在生長箱中，光強2,500Lux弱光之環境下，以照光十小時之處理，對台灣水韭葉片之生長較有幫助，此處理每株新長之葉片平均數比照光六小時之處理有顯著之增加而與照光十四小時之處理相比則無顯著之差異。而以新長之葉片長度而論，則照光十小時處理比照光六小時之處理及照光十四小時之處理有顯著之增加(如表一)。

台灣水韭光合作用中之固碳作用具有CAM現象(張、楊, 1976)，與Keeley等人以*Isoetes howellii*為實驗材料所做之結果(Keeley, 1982-1984)相符；黑暗時台灣水韭可以固定二氧化碳在液泡中形成蘋果酸(malate)堆積，照光時再崩解釋出二氧化碳，此二氧化碳可進入卡爾文循環(Calvin cycle)，

固定光能形成碳水化合物。因此較長之黑暗，可提供其較長固定二氧化碳形成蘋果酸堆積之時間，然而太長之黑暗則其照光之時間不夠，對其卡爾文循環(Calvin cycle)，固定光能形成碳水化合物則不利。因此，兩者之間需求取平衡，在生長箱中，光強2,500Lux弱光之環境下，以照光六小時、十小時、十四小時之處理相比較，以照光十小時之處理對台灣水韭葉片之生長較有幫助，最能兼顧二氧化碳及光能之固定。

在夏日強光下，短日照(照光六小時)處理，其葉片之平均長度明顯較全日照(照光約十四小時)長，而欲使葉片之平均數增加，則需再予以適度之遮光，實驗中以80%之遮光(詳實驗方法)，其每株之葉片平均數有明顯增加(如表二)。

在夏日強光下，不同之遮光處理，以遮光91%(即正午90,000Lux遮至剩8,000Lux)處理之台灣水韭生長最好，無論其葉片平均數及葉片平均長度均比其它各組之處理多及長(如表三)。夏日強光不僅抑制了葉片之分化且抑制葉片之伸長，因此，欲移植台灣水韭需對光照之強度予以控制，以利其葉片之生長。然而，強光抑制台灣水韭生長之機制，究係抑制了酵素之作用(如PEP carboxylase等)或與球莖分泌之激素有關，猶待進一步之研究。

綜合言之，在高強度光照(90,000Lux)下，長日照(十四小時)抑制了葉片之分化及葉片之伸長，而短日照(六小時)雖可增加葉片之長

度，卻無助於葉片之新生，如欲促進新葉之產生則需於短日照再避光至中等光強 (15,000-30,000 Lux)；而低強度光照 (2,500-8,000Lux) 應以照光十小時對葉片之伸長較有利，而就葉片之新生而言，長日照則優於短日照。

每年三月至十一月台灣水韭植株之葉基部皆有孢子囊形成，而在實驗室照光十小時以下之生長箱中（日照 25°C 黑暗 10°C，光強 2500Lux）生長之台灣水韭，則無法形成孢子囊，如將照光之時間加長（如十四小時）則可形成孢子囊（未發表之結果），顯然孢子囊之形成需較長之光照。而在十一月至隔年三月其孢子開始萌發，在生長箱中，光強度 2,000Lux，照光十小時，照光時之溫度 20°C，黑暗時之溫度 15°C，其孢子之萌發率最高，可達 90% 以上（黃，江蔡 1987），因此其孢子之萌發，需要一合適 (20°C) 之低溫，且台灣水韭之葉片由生成至脫落之時間大約一至二個月，因此在短短一、二個月內，其生長之環境需由適合孢子囊形成之長日照，變為適合孢子萌發之低溫，此一特性應與夢幻湖之地理環境特性相符，或許由此可以解開為何台灣水韭在台灣只有夢幻湖為其唯一自然生育地之謎。

參考文獻

- Devol, C. E., 1972. *Isoetes* found on Taiwan, Taiwania. 17: 1-7.
- Foster, A. S., & E. M. Gifford, 1974. Comparative morphology of vascular plants. 2nd ed. San Francisco Freeman. & Co.
- Keeley, J. E. and Geoff Busch, 1984. Carbon Assimilation characteristics of the aquatic CAM plant, *Isoetes howellii*. Plant Physiol. 76: 525-530.
- Keeley, J. E., R. Patrick Mathews and Cindy Miller Wiker, 1983. Diurnal acid metabolism in *Isoetes howellii* from a temporary pool and a permanent lake. Amer. J. Bot. 70(6): 854-857.
- Keeley, J. E., 1982. Distribution of diurnal acid metabolism in the genus *Isoetes*. Amer. J. Bot. 69: 254-257.
- Keeley, J. E., and George Bowes. 1982. Gas exchange characteristics of the submerged aquatic crassulacean acid metabolism plant, *Isoetes howellii*. Plant physiol. 70: 1455-1458.
- Keeley, J. E., 1982, *Isoetes howellii*: A submerged aquatic plant? Amer. J. Bot. 68(3): 420-424.
- 黃增泉，江蔡淑華，陳尊賢，黃淑芳，楊國禎，陳香君，1988。夢幻湖植物生態系之調查研究，陽明山國家公園委託調查。
- 黃淑芳，江蔡淑華，1987。台灣水韭的胚胎發育，國立台灣大學博士論文。
- 張永達，楊冠政，1988。台灣水韭景天酸代謝現象 (CAM) 之研究，師大生物學報。23: 157-165.
- 張永達，楊冠政，1987。台灣水韭之氣

孔研究，師大生物學報。22: 13-21。

鄭先裕，1987。夢幻湖生態保護區生態系之研究，陽明山國家公園委託研究。

Effects of Light Irradiation on the Leaf Initiation and Elongation of *Isoetes taiwanensis* DeVol.

Yung-Ta Chang Kuan-Jen Yang Wu-Fu tong
Department of Biology
National Taiwan Normal University

ABSTRACT

In the natural environment the leaves of the plants *Isoetes taiwanensis* DeVol that grown in the west part of Ment-Huan Lake, which lies close to the Seven Star Mountain, are longer than the others; and the plants that grown in north part have more leaf number. These morphological variability seems to be affected by light irradiation, interrelates with the rainfall and cloudy sky.

The leaf number of the plants that grow in growth chamber under lower light intensity and 14 hours photoperiod, reaches twice as much as that with 6 hours photoperiod, but without significant difference in the leaf length. In outdoor, the plants grow under high intensity of summer irradiation, the increase of leaf length can be induced by the treatment of short photoperiod. More leaf initiation can only observed, if the light intensity has been reduced to median level.

Our results indicate that the leaf growth of *Isoetes* plant were inhibited by high intensity of irradiation. This inhibition could not be avoided by the treatment of short photoperiod. Median intensity with short photoperiod as well as lower intensity with long photoperiod are more favorable for both leaf elongation and initiation of *Isoetes* plants.

key words: *Isoetes taiwanensis*, leaf growth, light., CAM.