

國立東華大學自然資源管理研究所

碩士論文

指導教授：張世杰博士

棲蘭山樣區台灣扁柏更新林不同冠層  
位置光合作用之研究

*The study of photosynthesis within a young yellow cypress canopy at the  
Chi-Lan Mountain site*



研究生：鍾欣民

中華民國 九十七 年 七 月

## 摘要

森林樹冠層是森林生態系與大氣交互作用的主要介面，了解樹冠層的異質性可以對葉片如何去適應不同冠層位置的環境有更清楚的認識。本研究在 2007 年 9 月到 11 月對棲蘭山地區台灣扁柏樹冠層不同高度、方位、葉齡的葉片，測量其光環境、光合作用的生理參數以及其葉綠素含量和氮含量。實驗結果發現台灣扁柏樹冠層的葉片所接收的光量由樹冠層上方到樹冠層下方遞減，其中年輕葉所處位置的平均林冠光量穿透率(P%)為 40.86%，大於成熟葉(28%)和老葉(12.6%)。葉片光合作用的表現與其所處位置的 P% 有顯著的正相關。成熟葉的最大光合作用率( $A_{max}$ )為  $7.36 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，大於年輕葉(6.35)和老葉(4.03)。成熟葉的暗呼吸率( $R_d$ )為  $0.33 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，小於年輕葉(1.28)，與老葉相比(0.24)沒有顯著差異。葉片的比葉重(LMA)也與其所處位置的 P% 有正相關，且是影響葉片葉綠素含量和氮含量分布的重要因子。本實驗結果顯示，除了光量子產率( $Q_y$ )外，在棲蘭山樣區台灣扁柏冠層葉片所處的光環境、光合作用的生理參數，以及葉片的葉綠素含量和氮含量在方位上皆沒有顯著的差異。

關鍵字：光合作用、冠層、台灣扁柏、棲蘭山

## Abstract

Investigation of the heterogeneity of the canopy, the main realm in which the forest ecosystem interacts with the atmosphere, can give us more understanding of how leaves in different canopies adapt to respective environment. Hence, in this research, which lasted for 3 months from September to November in 2007 at the Chi-Lan Mountain(CLM) site, the light environment, the photosynthesis parameters, and the chlorophyll and nitrogen contents of *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana* leaves at different heights, aspects and ages were measured and compared. This results showed that the photosynthetically active radiation that *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana* leaves received decreased from the top to the bottom of the canopy, with the mean of estimated canopy light transmittance (P%) at the location of young leaves (40.86%) greater than those of matured (28%) and old leaves (12.6%). The P% had significant influences on the performance of photosynthesis. The maximum CO<sub>2</sub> assimilation rate of matured leaves was 7.36  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , which was greater than that of young (6.35) and old leaves (4.03), while the dark respiration rate of matured leaves was 0.33  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , a value that was less than that of young leaves (1.28), but had no difference from that of old leaves (0.24). Moreover, the leaf mass per leaf area (LMA), an important factor that influences chlorophyll and nitrogen contents in leaves, was also positively correlated to the P%. This experiment showed that except for the quantum yield, the light environment, photosynthesis parameters, and chlorophyll and nitrogen contents of leaves of the *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana* canopy were homogeneous in all aspects of the tree stems.

Keyword: photosynthesis, canopy, *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*, Chi-Lan Mountain(CLM)

## 縮寫表

$A_{\max}$ : maximum CO<sub>2</sub> assimilation rate, 光飽和時的最大二氧化碳同化率(最大光合作用率)

Chl/N: chlorophyll to nitrogen ratio, 葉綠素含量和氮含量的比值

Chl<sub>area</sub>: chlorophyll per leaf area, 單位葉面積的葉綠素含量

Chl<sub>mass</sub>: chlorophyll per leaf mass, 單位葉質量的葉綠素含量

LCP: light compensation point, 光補償點

LMA: leaf mass per leaf area, 每單位葉面積所含的生物量

N<sub>area</sub>: nitrogen per leaf area, 單位葉面積的氮含量

N<sub>mass</sub>: nitroghe per leaf mass, 單位葉質量的氮含量

P%: estimated canopy light transmittance, 林冠光量穿透率

PAR: photosynthetically active radiation, 光合作用有效輻射

PNUE: photosynthetic nitrogen-use efficiency, 光合作用的氮使用效率

PPFD: photosynthetic photon flux density, 光合作用光子通量密度

Qy: quantum yield, 光量子產率

R<sub>d</sub>: dark respiration rate, 暗呼吸率

# 目錄

1. 前言.....	1
2. 文獻回顧.....	1
2.1 冠層內的光環境.....	1
2.2 冠層葉片的光合作用.....	2
2.2.1 光合作用過程.....	3
2.2.2 光合作用光反應曲線.....	4
2.2.3 冠層內的光合作用.....	5
2.3 不同冠層位置葉片葉綠素、氮含量與形態的變化.....	6
2.3.1 葉綠素濃度.....	6
2.3.2 葉片氮含量及分配.....	6
2.3.3 葉片形態上的差異.....	7
2.4 葉齡對各因子的影響.....	8
2.5 台灣的冠層研究.....	8
3. 研究動機與目的.....	9
4. 樣區概述.....	9
5. 研究方法.....	11
5.1 觀測鷹架.....	11
5.2 樣木選擇與葉片取樣.....	12
5.3 光環境的測量.....	14
5.4 氣體交換測量.....	16
5.4.1 儀器介紹.....	16
5.4.2 儀器原理.....	16
5.4.3 測量方法.....	17
5.4.4 光合作用參數計算.....	18
5.5 葉片形態、葉綠素含量和含氮量.....	18
5.5.1 比葉重.....	18
5.5.2 葉綠素含量.....	18

5.5.3	葉片含氮量.....	19
5.6	資料分析.....	19
6.	結果.....	21
6.1	台灣扁柏冠層的光環境.....	21
6.2	台灣扁柏冠層葉片的特性與光環境的關係.....	24
6.2.1	葉片的光反應曲線.....	24
6.2.2	葉片光合作用的表現.....	26
6.2.3	葉綠素含量.....	28
6.2.4	氮含量.....	29
6.2.5	比葉重.....	32
6.3	葉片的氮使用效率(PNUE)和氮分配.....	33
7.	討論.....	37
7.1	葉片光環境在冠層內的變化.....	37
7.2	台灣扁柏冠層葉片的光合作用.....	37
7.3	葉片的比葉重在冠層內的變化.....	39
7.4	冠層不同位置葉片的葉綠素含量.....	40
7.5	冠層不同位置葉片的養分分配.....	40
7.6	台灣扁柏葉片氮使用效率以及葉內氮的分配.....	41
8.	結論.....	43
9.	建議.....	43
10.	參考文獻.....	45
	附表 1 台灣扁柏冠層葉片的光合作用參數.....	51
	附表 2 台灣扁柏冠層葉片的LMA、葉綠素含量和氮含量.....	55
	附表 3 台灣扁柏冠層葉片理論上可接收到的PPFD和該處理論上的林冠光量穿透率(P%)。.....	61

## 圖目錄

圖 1 光合作用示意圖.....	3
圖 2 光合作用光反應曲線.....	5
圖 3 棲蘭山樣區地理位置圖.....	10
圖 4 為抵達樹冠層所搭建的鷹架.....	11
圖 5 台灣扁柏年輕葉(young leaf)、成熟葉(mature leaf)和老葉(old leaf)。	13
圖 6 利用魚眼鏡頭拍照後所得到的葉片上方 180°視角的半球面影像.....	14
圖 7 LI-COR Biosciences, Inc. 所生產的攜帶型氣體交換測量儀(Li-6400).....	16
圖 8 Li-6400 攜帶型光合作用測量儀氣體流程示意圖.....	17
圖 9 台灣扁柏不同葉齡葉片林冠光量穿透率(P%)與高度的關係.....	21
圖 10 台灣扁柏冠層不同方位的林冠光量穿透率。.....	22
圖 11 位於 1 號樣木冠層西邊 9.8 公尺處年輕葉的光反應曲線。.....	25
圖 12 台灣扁柏不同葉齡葉片的光合作用參數( $A_{max}$ 、LCP、 $R_d$ 、 $O_y$ )與林冠光量穿透率(P%)的關係.....	27
圖 13 不同方位的光量子產率( $Q_y$ )，數字為各方位 $Q_y$ 的平均值.....	28
圖 14 上圖：台灣扁柏不同葉齡葉片，單位葉質量的葉綠素含量 ( $Chl_{mass}$ )與林冠光量穿透率(P%)的關係。下圖：不同葉齡葉片單位葉面積的葉綠素含量( $Chl_{area}$ )。.....	30
圖 15 上圖：不同葉齡葉片單位葉質量的氮含量( $N_{mass}$ )。下圖：台灣扁柏不同葉齡葉片單位葉面積的氮含量( $N_{area}$ )與林冠光量穿透率(P%)的關係。.....	31
圖 16 台灣扁柏不同葉齡葉片的LMA與林冠光量穿透率(P%)的關係。.....	32
圖 17 台灣扁柏不同葉齡葉片的 $N_{area}$ 與 $A_{max}$ 的關係.....	33
圖 18 台灣扁柏不同葉齡葉片的氮使用效率(PNUE)與林冠光量穿透率(P%)的關係。..	34
圖 19 台灣扁柏不同葉齡葉片的葉綠素與氮之比值( $Chl/N$ )和林冠光量穿透率(P%)的關係。.....	35

## 表目錄

表 1 在鷹架所及範圍所標定 12 棵樣木的胸高直徑(DBH)、樹高和第一枝下高.....	13
表 2 本樣區平均每月光合作用可用光的直射光量( $PAR_{dir}$ )和散射光量( $PAR_{diff}$ ) .....	15
表 3 台灣扁柏樹冠層葉片特質以一般線性模式分析之p值。 .....	23
表 4 台灣扁柏不同葉齡葉片所處位置的林冠光量穿透率與葉片特質。 .....	23
表 5 台灣扁柏冠層與其他針葉樹冠層最大光合作用率( $A_{max}$ )的比較.....	39



## 1. 前言

森林樹冠層是森林生態系與大氣交互作用的主要介面，扮演著調解大氣與森林生態系物質交換的角色(Ryan 2002)。森林生態系的光合作用主要發生在樹冠層，樹冠層的葉片行光合作用，利用太陽能將二氧化碳固定為糖類，將太陽能轉變成化學能的形式儲存在生物體中，是森林生態系初級生產力的來源(Holbrook and Lund 1995)。由於光合作用的原料為二氧化碳，而樹冠層是森林生態系固定碳的地方，因此樹冠層在調節大氣中的二氧化碳濃度上扮演了重要的角色。

樹冠層並不是一個均質的環境，對樹冠層內的葉片而言，光在樹冠層內的變化是影響葉片光合作用表現變異最大也最重要的環境因子。過去研究發現在冠層內，不同位置的葉片為了適應光環境上的差異，在不同冠層位置上的葉片形態會有所不同(Niinemets 2007)。樹木對不同冠層位置葉片的養分的投資也不一樣，葉片本身對養分的配置會隨著在不同的冠層位置而改變，藉此來調節不同冠層位置上葉片的光合作用，使不同冠層位置葉片的光合作用表現有所差異(Niinemets 2007)。

了解樹冠層的異質性可以幫助我們對葉片如何去適應不同冠層位置的環境有更清楚的認識，並可進一步了解樹木是如何藉由調整冠層內葉片光合作用的表現使個體能有較好的碳收穫。

## 2. 文獻回顧

### 2.1 冠層內的光環境

影響樹冠層光合作用的環境因子中，包含了光、溫度、空氣濕度、大氣二氧化碳濃度等，其中光是變異最大的環境因子。

光環境的變化包括了光質的變化、光量的多寡以及直射光與散射光的比例，植物可行光合作用的光波段稱作光合作用有效輻射(photosynthetically active radiation, PAR)，在光質的變化上，由於冠層葉片吸收較多紅光行光合作用使得光線在穿越冠層到達冠層下方時，紅光所佔的比例會減少。PAR 進入樹冠層的形式可分成直射光與散射光兩部份，冠層上方的葉片所接收到的 PAR 多來自於直射光，光量的多寡與太陽角度在日變化以及季節變化上有很大的關係，而冠層下方的葉片所接收到的 PAR 則多是散射光，可接收的光量除了時間上的變化外，也與冠層結構有密切的關係(Funk and Lerdau

2004)。PAR 可以光子的形式表現為光合作用光子通量密度(photosynthetic photon flux density, PPFD)，代表某環境每單位時間每單位面積下所接收的光子量，PPFD 的大小直接影響植物光合作用的表現，在樹冠層內，由於受到上方葉片的遮蔽，冠層下方所接收到的光量會小於冠層上方。

美國華盛頓州南部喀斯開山脈(Cascade Range)，對 *Pseudotsuga menziesii* 森林冠層的研究，以及在墨西哥的對熱帶落葉林的冠層研究結果顯示，樹冠層的依其所接收到的 PAR 可分成三區，最上方所接收到的 PAR 較高且變異小，稱之為亮區(bright zone)，中間為轉換區(transition zone)，在此區葉片所接收到的 PAR 隨著垂直高度降低而減少且變異大，冠層下方為暗區(dim zone)，可接收到的 PAR 少、變異也小(Parker 1997, Parker et al. 2002, Parker et al. 2005)。

Mariscal et al. (2004)在喀斯開山脈，對 Douglas fir(*Pseudotsuga menziesii*)–western hemlock(*Tsuga heterophylla*)森林冠層的研究顯示，PAR 的通量從冠層上方到冠層下方呈現指數性的遞減。

在水平方向上，在同一棵樹的樹冠層內，冠層內外的光環境也不相同，Iio et al. (2005)研究日本 *Fagus crenata* 冠層，發現 PPFD 從冠層內遞增至冠層外，其變化的趨勢與垂直方向上的趨勢類似，而 Schoettle and Smith (1999)對 *Pinus contorta* ssp. *latifolia* 冠層的研究也顯示，PPFD 在水平上從內到外遞增的趨勢與 PPFD 在冠層內由下到上遞增的趨勢類似。除了垂直與水平方位上的變化外，Iio et al. (2005)的研究也發現由於太陽照射角度的關係，*Fagus crenata* 在冠層北面的 PPFD 會略小於冠層南面的 PPFD。

在冠層內 PPFD 隨著高度下降而減少，且在水平方向上，外冠層的 PPFD 比冠層內高，除此之外，在冠層不同方位的 PPFD 可能會受到太陽照射角度的關係而有所差異。因此在冠層內不同位置的葉片因其 PPFD 的不同，其生長速率、形態、生理活性等會隨之變化，來適應所處的光環境(Wright et al. 2006)。

## 2.2 冠層葉片的光合作用

由於不同樹冠層位置所接收到的光量會依太陽直射角度、樹冠層厚度等，使得不同冠層位置的葉片受光量不同，促使同一棵樹的葉片因適應較陰暗環境或是較高光環境，使葉片光合作用的能力不一樣，以下將分別說明光合作用過程以及不同冠層位置的葉片在光合作用表現上的差異。

## 2.2.1 光合作用過程

光合作用發生在植物細胞的葉綠體內，主要可分為兩階段：光反應和碳反應。光反應是光合作用中將光能轉變為化學能的數個步驟，其中光被葉綠素吸收後將水解離為氧和氫離子並驅動電子與氫離子從水轉移到 $\text{NADP}^+$ (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate)形成 $\text{NADPH}$ (reduced form of nicotinamide adenine dinucleotide phosphate)。光反應也藉由提供提供電子給 $\text{ADP}$ (adenosine diphosphate)使其還原成 $\text{ATP}$ (adenosine triphosphate)。在光反應的過程中，藉由光能的轉換形成 $\text{ATP}$ 和 $\text{NADPH}$ 這兩種化合物的化學能。碳反應階段則是利用 $\text{ATP}$ 和 $\text{NADPH}$ 的能量，透過卡氏循環(Calvin cycle)將葉肉細胞內的二氧化碳還原成糖類。還原後的糖類可直接被植物利用，或者透過其它的生化反應轉換成其他有機質來利用(圖 1)。

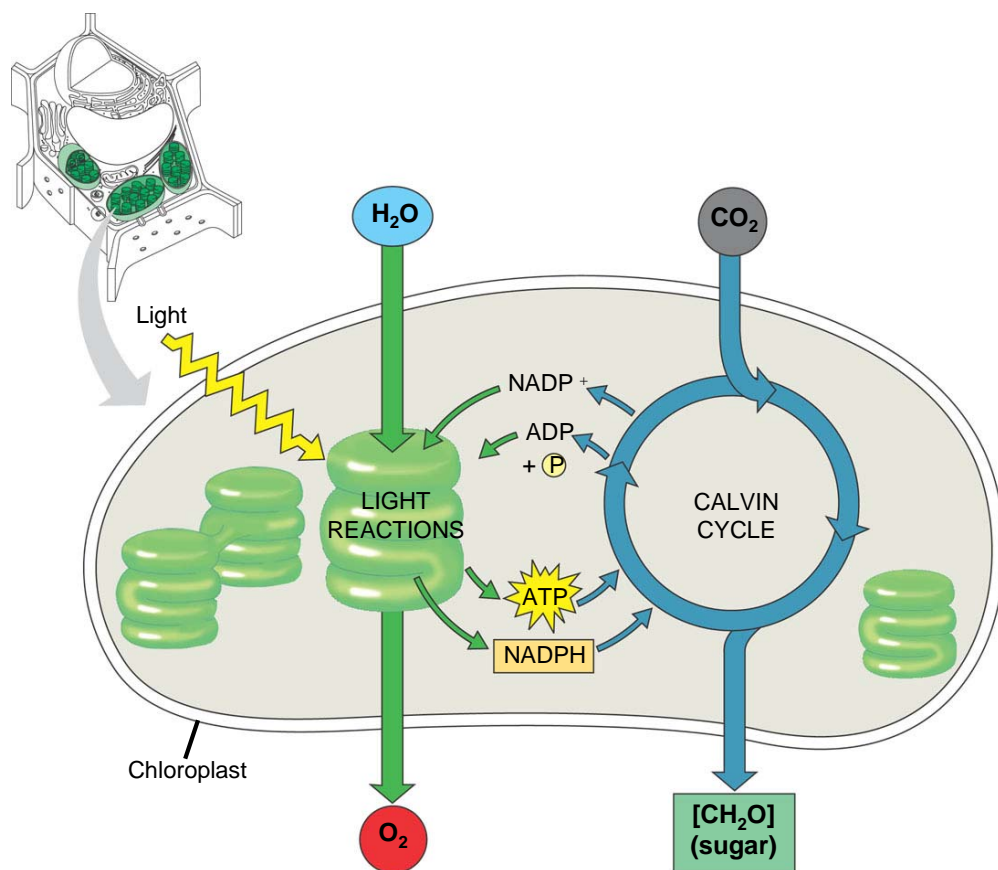


圖 1 光合作用示意圖(Campbell and Reece 2005)

### 2.2.2 光合作用光反應曲線

測量葉片從低光量到高光量下的二氧化碳交換率可得到葉片的光合作用光反應曲線(light response curve)。在低光量的情形下，二氧化碳交換率隨著光量的增強而直線上升，此階段的光合作用率主要受到光量大小的限制，當光量增強到一定程度後，二氧化碳交換率的上升會趨於平緩並達到光飽和的階段，此時二氧化碳交換率並不隨著光量的繼續增強而上升而呈現一定值，此階段的二氧化碳交換率主要受到植物葉片固定二氧化碳的能力所限制。藉由分析葉片的光反應曲線可得到以下的光合作用參數(圖 2)：

最大二氧化碳同化率(maximum CO<sub>2</sub> assimilation rate,  $A_{max}$ )：光飽和時的二氧化碳交換率，也就是最大光合作用率。

光補償點(light compensation point, LCP)：二氧化碳交換率為零時的光量。

光量子產率(quantum yield, Qy)：低光度下光反應曲線的斜率，亦即每單位光子可固定的二氧化碳量。

暗呼吸率(dark respiration rate,  $R_d$ )：光量為零時的二氧化碳交換率。

處在不同光環境的葉片光合作用的表現會有所差異，比較葉片的光合作用參數可以了解不同冠層位置葉片的光合作用特性差異。

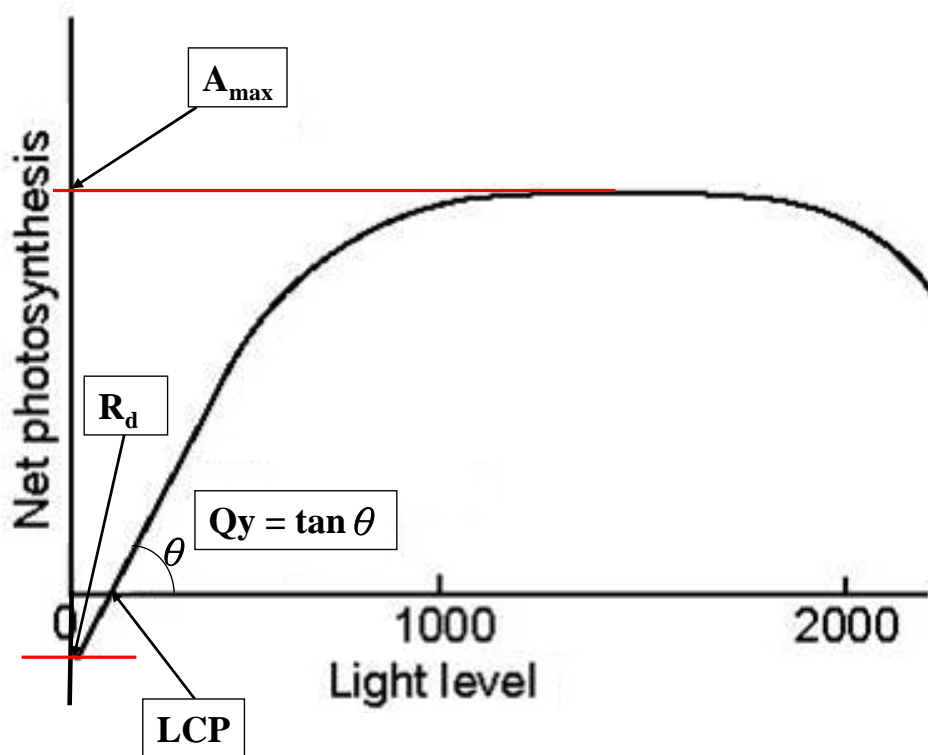


圖 2 光合作用光反應曲線(Chapin III et al. 2002)

橫軸為光量，縱軸為二氧化碳交換率。 $A_{max}$ : 最大二氧化碳同化率、LCP: 光補償點、 $Q_y$ : 光量子產率、 $R_d$ : 暗呼吸率。

### 2.2.3 冠層內的光合作用

過去的研究顯示，冠層上方葉片的最大光合作用率( $A_{max}$ )會大於冠層下方的葉片(González-Rodríguez et al. 2002, Tang et al. 2003, Poorter et al. 2006)，且不管在水平方向、垂直方向或方位上，葉片的  $A_{max}$  與其所處的冠層位置的光環境有顯著的正相關，在光量越大的環境下葉片的  $A_{max}$  越高(Miyaji et al. 1997, Schoettle and Smith 1999, Lewis et al. 2000, Frak et al. 2002, Meir et al. 2002, Iio et al. 2005)。

在冠層內，高光量環境下葉片的暗呼吸率( $R_d$ )和光補償點(LCP)會比低光量環境下的葉片高(Niinemets et al. 1999b, Lewis et al. 2000, Meir et al. 2002, Turnbull et al. 2003)。在冠層頂端或是外層，由於葉片可接收到較多的光，因此在每單位葉面積下植物會投資較多的葉生物量和含氮量，以產生較多的光合作用酵素和元件來提升其生理活性，生物組織的呼吸率與其所含的蛋白質和生物量多寡有關，生物量較多的組織其維持性呼吸也較高，使得在冠層頂端和冠層外層的葉片其  $R_d$  高於冠層底部和冠層內層的葉片，因此

冠層頂端和冠層外層葉片的 LCP 高於冠層底部和冠層內層的葉片。

雖然一般認為在低光度環境下，葉片的光量子產率(Qy)會較高(Lambers et al. 1998)，使葉片在低光環境下較有效率的進行光合作用，然而也有研究指出 Qy 在不同光環境生長的葉片之間並沒有差異(Laisk et al. 2005, Poorter et al. 2006)。

## 2.3 不同冠層位置葉片葉綠素、氮含量與形態的變化

冠層內不同位置葉片光合作用的差異與葉片的形態、養分含量與葉內對養分的分配有關。以下將對在樹冠層內不同位置的葉片，在適應所處的光環境後，就葉綠素含量、氮含量和形態上的改變進行回顧。

### 2.3.1 葉綠素濃度

葉綠素是光合作用中負責捕捉光能的主要色素，因此植物葉片可能隨冠層內光環境的不同，而調節每片葉片內的葉綠素含量。一般而言，每單位葉重的葉綠素( $Chl_{mass}$ )會隨著該葉片所在的冠層位置的 PPFD 升高而減少，顯示若生物量相同，高光量環境下的葉片會減少對葉綠素的投資(Niinemets 2007)，González-Rodríguez et al. (2002)對 *Persea indica* 所做的研究也有類似的結果，其陽葉的  $Chl_{mass}$  小於陰葉的  $Chl_{mass}$ 。

雖然由於光環境的差異，不同冠層位置的葉片對每單位葉生物量上對所投資的葉綠素含量並不相同，但有研究表示單位葉面積所含的葉綠素( $Chl_{area}$ )在不同冠層位置上並沒有差異(Ishida et al. 1999, Poorter et al. 2000, Iio et al. 2005)。主要是因為處在不同光環境下的比葉重不同(leaf mass per area, LMA)，兩相平衡的結果使得在不同的光環境下，葉片的  $Chl_{area}$  沒有差異，顯示冠層內處在不同光環境下的葉片其每單位葉面積的吸光能力可能沒有差異。

### 2.3.2 葉片氮含量及分配

在冠層內，樹木會利用對不同冠層位置葉片的養分投資，以及在葉片內對養分的分配來適應其所處的環境。氮是組成光合作用元件的重要元素，植物透過對冠層內氮的分配，讓冠層葉片在光合作用上的變化會與冠層內光環境的變化有相同的趨勢，使整個冠層的光合作用達到最大的效率(Chapin III et al. 2002)。

多數的研究顯示，每單位葉生物量上的含氮量( $N_{mass}$ )在不同的冠層位置上並沒有明顯的差異，然而由於葉片的比葉重(LMA)與該葉片所在的冠層位置的 PPFD 有顯著的正相關，因此每單位葉面積上的含氮量( $N_{area}$ )會隨著 PPFD 變大而增加(Bond et al. 1999,

Schoettle and Smith 1999, Niinemets et al. 2001, Turnbull et al. 2003, Aranda et al. 2004, Han et al. 2004, Niinemets et al. 2004a, Iio et al. 2005, White and Scott 2006)。Casella and Ceulemans (2002)的研究則發現，在 *Populus nigra* 的冠層，雖然 LMA 與 PPFD 間並沒有顯著的關係，但每單位葉重的含氮量( $N_{mass}$ )與光量有正相關，因此同樣使得每單位葉面積上的含氮量( $N_{area}$ )與光度有正相關。

由以上分析可知，樹木對冠層不同位置葉片的氮含量投資以及冠層不同位置葉片在 LMA 上的差異最後會使得在高光量環境下的葉片  $N_{area}$  較高，表示在相同面積下，高光量環境下的葉片比低光量環境下的葉片有更多的養分可組成光合作用的相關元件。在葉片內的養分分配上，有研究顯示，在低光的環境下，葉片會將較多的氮分配在葉綠素上(Kull and Niinemets 1998, Ishida et al. 1999, Laisk et al. 2005)。

### 2.3.3 葉片形態上的差異

冠層葉片的形態會隨著在冠層不同的位置而改變(Niinemets 2007)。在冠層下方，光是葉片進行光合作用主要的限制因子，因此冠層下方的葉片比起冠層上方，將相同的生物量調節成較大的表面積，使得單位葉生物量之投資能捕捉到更多的光線，因此冠層下方葉片的比葉重(LMA)會比冠層上方來得小(Poorter et al. 2000, González-Rodríguez et al. 2002, Turnbull et al. 2003, Poorter et al. 2006)。

許多研究都顯示，在冠層內隨著高度增加，葉片能接收到的光量越多，且 LMA 與葉片能接受到的光量有顯著的正相關(Miyaji et al. 1997, Kull and Niinemets 1998, Bond et al. 1999, Niinemets et al. 1999b, Niinemets et al. 2001, Niinemets et al. 2004a, Iio et al. 2005, Tissue et al. 2005, White and Scott 2006)。LMA 的增加反映在葉片的組織層次上，主要是葉片的形狀變厚、密度增加以及葉片內柵狀細胞與海棉細胞比例變高(Niinemets et al. 1999a, Sellin 2001, Aranda et al. 2004)，柵狀細胞與海棉細胞內含葉綠體，是葉片行光合作用的主要細胞，因此 LMA 的改變也會反應在葉片光合作用的表現上。有研究便顯示，在樹冠層，高光量環境下葉片的 LMA 較大，且 LMA 與光合作用率有顯著的正相關(Rosati et al. 1999, Poorter et al. 2006)。

另外 Niinemets et al. (1999a)對 *Populus tremula* 和 *Tilia cordata* 樹冠層的研究發現，葉片密度和木質素的增加可以提高葉片對低水勢的容忍度，葉片的改變也被視為對在高光度下，更加缺水的環境所做的適應。比葉重在冠層內的變化以及其與葉片葉綠素含量和氮含量交互影響，最終會反映在葉片光合作用的表現上。

## 2.4 葉齡對各因子的影響

不同於落葉樹，常綠樹種的葉片可能在枝條上存活超過一年的時間，隨著時間增加，新生的葉片生長，葉片所處的光環境可能會隨著葉齡改變。Schoettle and Smith (1999) 對 *Pinus contorta* ssp. *latifolia* 冠層的研究發現，同一枝條上，由於年輕葉處在冠層外側，因此年輕葉可接收到的光量大於老葉可接收到的光量，而這個變化與上冠層到下冠層的光環境在垂直方向上的變化是相似的。Kitajima et al. (2002) 對兩種熱帶先驅樹種 *Cecropia longipes* 和 *Urera caracasana* 的研究也顯示，隨著葉齡的增加，葉片所接收到的光量越少。

隨著葉片從新生、成熟到衰老的階段，葉片的形態，養份含量以及其生理表現也會改變。實驗顯示由於厚度的增加和葉片內無機物的累積，使得比葉重(LMA)會隨著葉齡增加而增加(Sellin 2001, Ishii et al. 2002, Kitajima et al. 2002, Niinemets et al. 2004b, Kayama et al. 2007)。不同的樹種，葉片的含氮量在葉齡上的變化並不一致，有研究顯示每單位葉重的含氮量( $N_{mass}$ )或每單位葉面積的含氮量( $N_{area}$ )會隨著葉齡的增加而降低，使光合作用率也跟著降低(Schoettle and Smith 1999, Kitajima et al. 2002, Kayama et al. 2007)。而 Niinemets et al. (2004b) 對四種橡樹的研究顯示，除了 *Quercus coccifera* 的  $N_{mass}$  隨著葉齡的增加而變多外，其餘樹種的  $N_{mass}$  在葉齡上並無差異，然而因為其分配在光合作用相關酵素與色素上的氮隨著葉齡的增加而減少，而使得光合作用率也跟著降低。

## 2.5 台灣的冠層研究

台灣對冠層光合作用的相關研究並不多，過去曾有對樟樹(*Cinnamomum camphora*)、土肉桂(*Cinnamomum osmophloeum*)、白榕(*Ficus benjamina*)以及孟宗竹(*Phyllostachys pubescens*)、水黃皮(*Pongamia Pinnata*)的冠層測量光合作用並分析影響光合作用的環境因子，這些研究結果皆發現，上冠層葉片的最大合作用率大於下冠層的葉片且多數情況下光是顯著的環境影響因子(郭耀綸 2000，洪儷文 2002，杜大治等人 2003，駱月雲 2003，王亞男等人 2005)。對南仁山低地雨林的植物調查發現，上冠層葉片的比葉重(LMA)比下冠層高且厚度較大(陳振銘 2003)。

Kao (2006) 對 *Kandelia obovata* 的研究發現，上冠層葉的葉面角度較大、面積較小、氣孔密度較高以及比葉種較大(LMA)。單位葉面積的葉綠素含量( $Chl_{area}$ )在上下冠層的葉片沒有顯著差異，但上冠層葉片的單位面積有顯著較高的氮含量。另外相較於冠層下方的葉片，上冠層的葉片其電子傳遞鏈速率在較高光量下才會達到飽和，顯示為因應



冠層內不同的光環境，其葉片在形態和生理上會有所調整。

林靖惠等人(2003)對台灣檫樹(*Sassafras randaiense*)冠層研究的結果顯示，冠層內葉片的綠度值及葉面積的變化在不同冠層水平部位有顯著差異，但在垂直空間上的差異則不明顯。其中葉綠度值以外部最高，內部最低，且中外部葉片的葉面積較大。

### 3. 研究動機與目的

台灣的森林約佔全島面積的 59% (Cheng et al. 2002)，其中有一大部分屬於雲霧林。台灣扁柏(*Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*)是雲霧森林中的特有物種且具有極高的經濟價值，藉由對台灣扁柏冠層葉片的光合作用生理特性、養分和形態的觀察，可了解台灣扁柏如何透過調整其冠層葉片的生理活性，養分分配來適應所處的光環境。

本研究的目的為：

- 了解棲蘭山樣區台灣扁柏樹冠層光環境的空間變異。
- 了解台灣扁柏冠層不同位置、不同葉齡葉片的異質性，包括光合作用特性、含氮量與葉綠素含量、以及比葉重。
- 探討台灣扁柏葉片光合作用的特性與光環境的關係。

### 4. 樣區概述

本樣區位於台灣東北部雪山山脈的棲蘭山區，林務局羅東林區管理處太平山事業區第 32 林班地，距鴛鴦湖保留區約 2.5 km，位於 100 號林道的 14.5 km 南方 100 m 處 (24°35'N, 121°25'E)(圖 3)。本樣區海拔高約 1400 - 1800 m，地形為一面向東南方相對均質的山坡，平均坡度為 15°。

本樣區屬暖溫帶氣候區，年均溫為 13.4°C，夏季雨量除了地形雨外，受颱風影響極大；秋冬季則由東北季風帶來降雨，全年沒有明顯的乾濕季區分，年雨量介於 2000 mm 至 5000 mm 之間。本樣區位於霧林帶內，雲霧年平均籠罩時間為 3118 小時，約佔全年總時數的 35%，由 2004 年 5 月至 2006 年 4 月對雲霧沉降的觀測顯示，雲霧年沉降量為 204 mm，約佔總大氣水沉降的 4%(黃昭豪 2007)。

本樣區土壤由變質板岩和石英岩發育而成，屬於一種壤土質地的 Lithic Leptosol，含石率(>0.2mm) 高達 80-90 vol%，有機層土壤約為 10 cm 厚，碳氮比為 17。土壤的 pH 約為 3.5，為酸性土壤。土壤中可用的 Ca、Mg、和 K 集中於有機層和 0-5cm 的礦質層中，深層土壤中的可交換性陽離子幾乎全為 Al。由於長年多雨的氣候條件，造

成土壤含水率極高且終年沒有太大的變化(曾桂香 2006, Chang et al. 2008)。

本樣區為天然下種更新林，原始檜木林於 1960 年代陸續砍伐，由殘餘檜木母株進行天然下種更新(1961~1978 年間下種或補植)。由 2002 年對樣區內 0.2 公頃小樣區進行的調查顯示，本樣區有 17 科 26 屬 33 種維管束木本植物，除了台灣扁柏之外，其餘皆為被子植物。本樣區植株密度為 1820 ha<sup>-1</sup>，台灣扁柏總胸高斷面積佔本樣區所有植物總胸高斷面積的 81.8%，為主要優勢種，其他依次為豬腳楠(*Machilus thunbergii*)、台灣樹蓼(*Dendropanax dentiger*)、香葉樹(*Lindera communis*)、薯豆(*Elaeocarpus japonicus*)、白花八角(*Illicium anisatum*)等闊葉樹(陳耀德 2003)。

本樣區台灣扁柏樹齡約在 10 至 50 年之間，平均樹高為 10.3 m，樹冠高度分佈由 11 m 至 14 m，枝下高分佈由 3 m 至 7 m，樹冠為圓錐型。冠層內枝條上之葉生物量由冠層頂端隨高度的降低而增加，枝條與葉片最大生物量分佈大致位於 7 m 至 10 m，平均葉面積指數為 5.93，開闊度 28.8%(陳凱欣 2005, 林志偉 2007)。

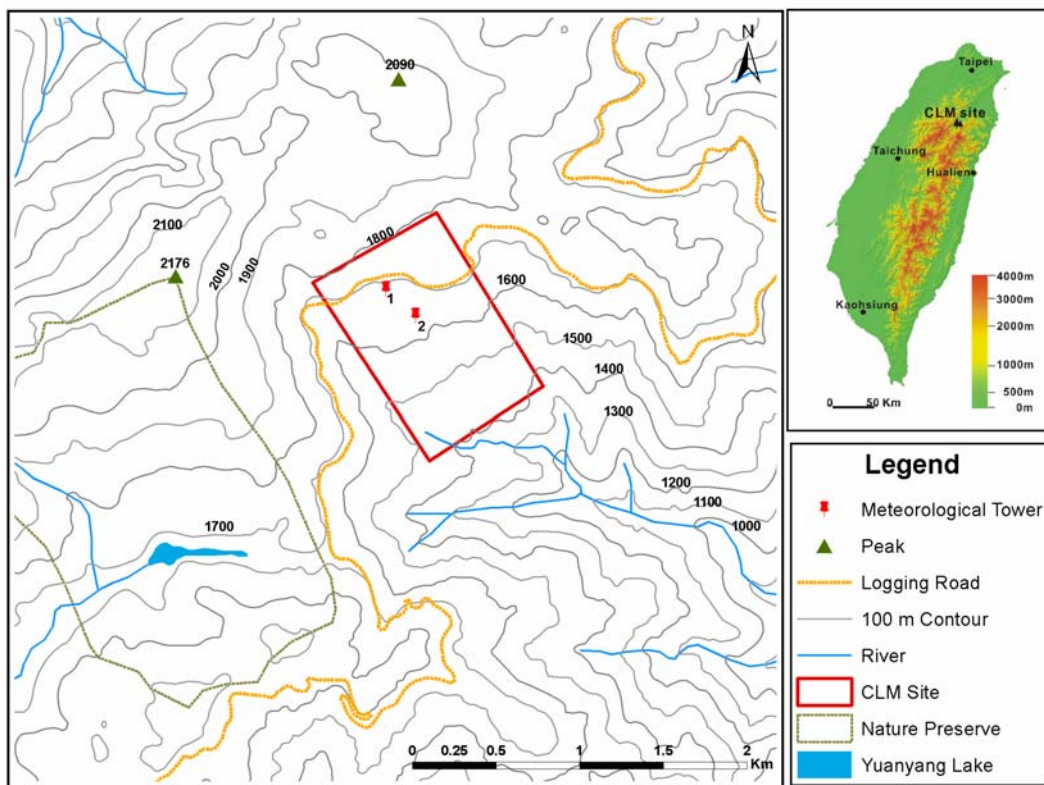


圖 3 棲蘭山樣區地理位置圖

## 5. 研究方法

### 5.1 觀測鷹架

為了抵達台灣扁柏樹冠層進行葉片的測量與採集，在 2006 年 12 月到 2007 年 5 月間搭建了一座內圍  $3 \times 4.5 \text{ m}$ 、外圍  $4.8 \times 6.3 \text{ m}$ 、高 12 m 的鷹架，並在 11、9、7、5、3 m 處設置了平台以進行實驗的操作(圖 4)，在 11m 處可觸及台灣扁柏樹冠層頂部的葉片，而 5、7m 處則接近樹冠層的最底層。

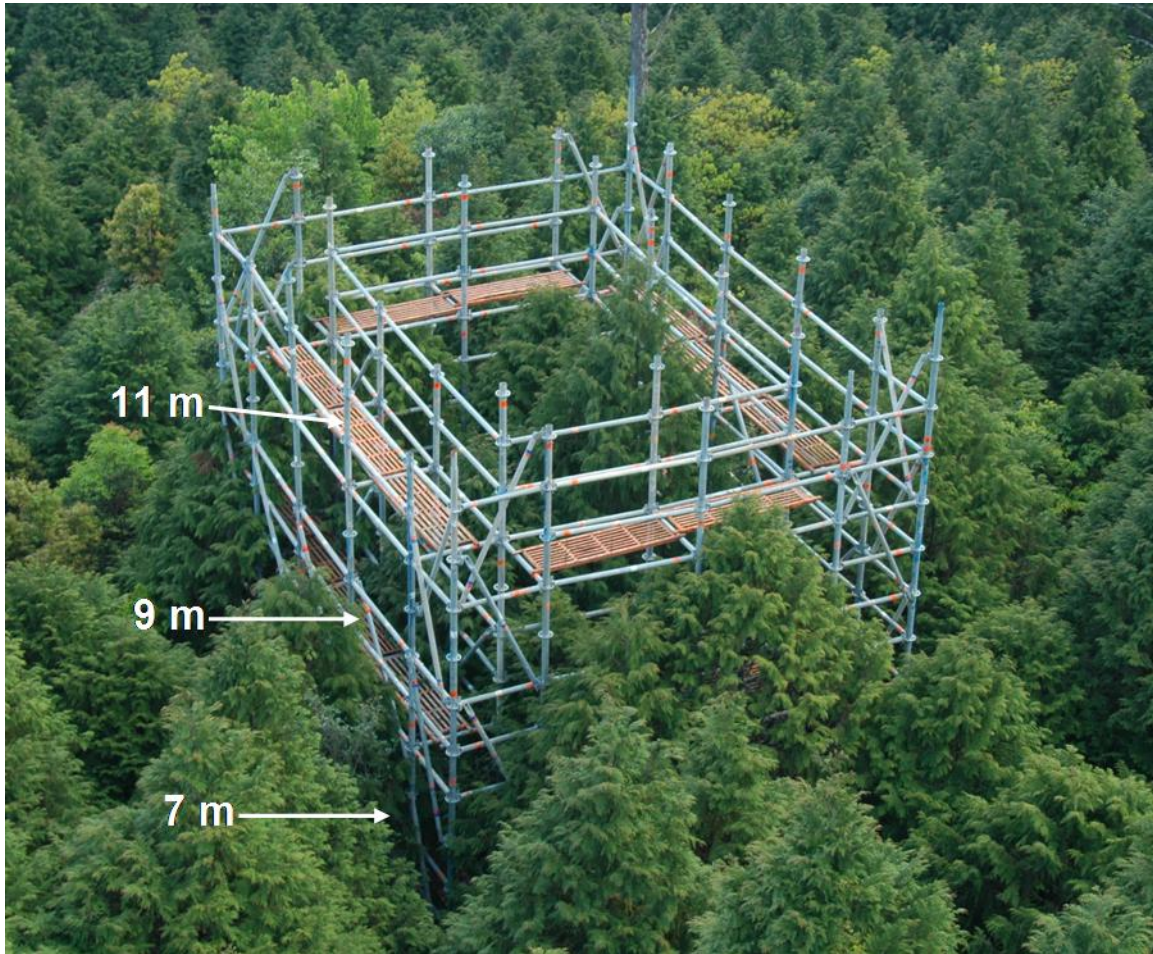


圖 4 為抵達樹冠層所搭建的鷹架

鷹架內徑  $3 \times 4.5 \text{ m}$ 、外徑  $4.8 \times 6.3 \text{ m}$ 、高 12 m，在 11、9、7、5、3 m 處設有平台以方便測量的進行。

## 5.2 樣木選擇與葉片取樣

本研究以整個台灣扁柏樹冠層為研究對象，在鷹架周遭可及的範圍，共有 12 棵樣木在某一或兩個方位面可以進行冠層葉片光合作用的測量和葉片採集。每棵樹木利用樹高器分別測量其樹高與第一枝下高，並利用胸徑尺測量胸高直徑(diameter at breast height, DBH)(表 1)。

取樣時為了包含不同個體間可能的差異，同棵樹同一層同一方位不取超過兩個枝條。除了 3 m 處的平台無活枝條外，從 5 到 11 m 的四個不同高度平台上，在東、西、南、北四個方位上，從 12 樣木尋找可及的 3 個不同枝條，每一平台共 12 個枝條來作測量，在 5m 平台處由於位於冠層底部，某些方位會選取不到枝條，因此本實驗共選取了 40 個枝條來採取葉片(表 1)。

選定枝條後，記錄枝條所在的高度以及方位，由於考慮不同葉齡葉片可能有不同的生理特性，因此在每個枝條上分別選擇一段約 5 - 10 cm<sup>2</sup> 的年輕葉(young leaves)、成熟葉(mature leaves)以及老葉(old leaves)，進行氣體交換的測量。在葉齡判定上，由於目前尚未有區分台灣扁柏葉片葉齡的方法，因此以肉眼判斷，將枝條最前端顏色為青綠色的葉片當作年輕葉，枝條中段葉片顏色為深綠色的當作成熟葉，枝條後端葉片顏色為黃綠色的當作老葉(圖 5)。以此標準在靠近 5 m 平台處的冠層底部，部分枝條會選取不到新葉，而在 11 m 平台處的冠層頂部則有部分枝條沒有老葉，本實驗總共選取 112 片樣本作測量。

本實驗是在不同的樣木上分別選取枝條，因為每棵樹的樹高與第一枝下高的差異造成每棵樹的冠層厚度也不同，此結果造成從不同樣木上所選取的枝條，其高度依照每顆樹的冠層厚度換算成其相對於該棵樹上的相對位置時，使某些枝條雖然其位於冠層的相對位置相同，但實際的垂直高度會有一段落差，因此本研究採用實際距離地面的高度來做分析。

表 1 在鷹架所及範圍所標定 12 棵樣木的胸高直徑(DBH)、樹高和第一枝下高

Tree	DBH (cm)	樹高 (m)	第一枝下高 (m)	選取枝條數	枝條高度(m)
1	21.7	12.9	6.0	6	6.7, 8.5, 9.8, 10, 11.5, 12
2	8.2	8.3	5.0	沒有取樣	–
3	16.4	11.3	6.6	5	6, 8, 10, 10.3, 10.5
4	15.0	10.6	5.9	2	6.8, 7.5
5	17.4	11.8	5.5	5	6.4, 8.5, 9.5, 10, 11.5
6	25.1	11.7	4.7	8	6.2, 8.5, 8.7, 10, 10.3, 11, 11.3
7	12.6	10.9	5.9	2	8, 10
8	12.1	11.3	6.5	沒有取樣	–
9	19.0	11.8	6.1	6	8.5, 11.3, 11.5, 11.7
10	10.6	10.6	7.4	5	8, 8.5, 10
11	20.3	11.7	6.3	1	8.5
12	10.2	8.3	3.9	沒有取樣	–

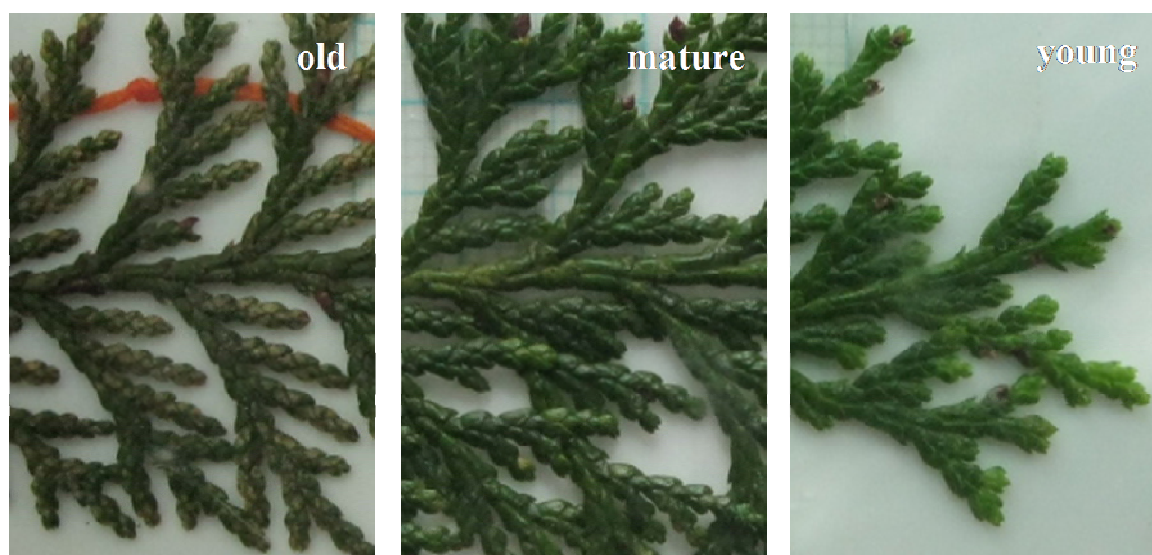


圖 5 台灣扁柏年輕葉(young leaf)、成熟葉(mature leaf)和老葉(old leaf)。

### 5.3 光環境的測量

本實驗利用半球面影像技術(hemispherical canopy photographic technique)測量各樣本葉片的光環境。利用Nikon FC-E8 魚眼鏡頭搭配Nikon Coolpix 990 數位相機取得葉片上方 180° 視角的照片，以Gap Light Analyzer (GLA)軟體分析(Frazer et al. 1999)，估算在冠層不同的方位、垂直高度，葉片可接收到的光合作用光子通量密度(PPFD)的理論值(圖 6)。計算各葉片所處的冠層位置，理論上可接收到的PPFD佔冠層頂端PPFD的百分比，可得到各冠層位置的林冠光量穿透率(estimated canopy transmittance, P%)。

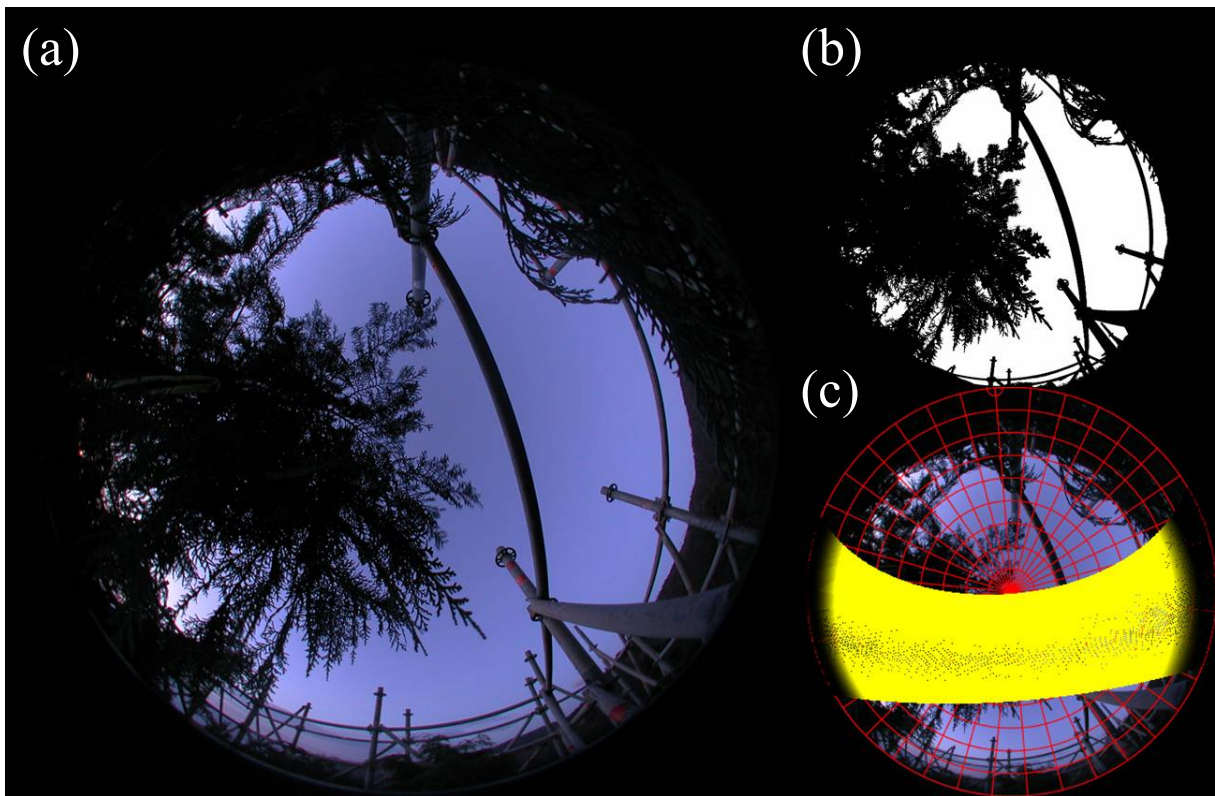


圖 6 利用魚眼鏡頭拍照後所得到的葉片上方 180° 視角的半球面影像

(a)：以魚眼鏡頭拍照所得到的半球面影像。(b)：利用 GLA 所得到的葉片上方被遮蔽的區域。(c)：GLA 所計算出的太陽軌跡。

為了避免太陽光直射鏡頭和在葉片間隙間產生散射的光斑讓照片無法分析，拍照時的天候選擇在沒有起霧或下雨的陰天，或是在太陽尚未升起的清晨和黃昏時，沒有直射光且光度足夠的情形下拍攝。拍照時在鷹架上利用支架將相機固定在葉片旁邊，使鏡頭略高過在葉片，除了葉片以及鷹架外，其於物品皆保持在鏡頭下方以避免被拍入影像中，影響後續的分析。照相時利用水平儀使鏡頭垂直向上並用指北針固定相機方位，使所得相片正上方為磁北。除了在鷹架 11m 和 9m 處的平台外，在 7m 和 5m 平台處拍照時，相機的光圈大小以及快門速度的設定皆依照鷹架上層，無樹冠葉片遮蔽時所測得的光圈大小及快門速度來設定，以避免過多的光量在葉片孔隙間產生暈開的光斑，而高估了穿透的光量(Zhang et al. 2005)。

以Gap Light Analyzer (GLA)軟體分析照片時，輸入本樣區所在位置的經緯度、海拔高度及地球磁偏角數據。另外根據 2003 至 2005 年在本樣區冠層頂距地 22 m 所得之平均每月直射光量和散射光量(表 2)，作為冠層頂之理論PPFD，來計算在各冠層標記之葉片位置理論上可獲得的PPFD(Zhang et al. 2005)。

表 2 本樣區平均每月光合作用可用光的直射光量(PAR<sub>dir</sub>)和散射光量(PAR<sub>diff</sub>)

Month	PAR <sub>dir</sub> (mol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	PAR <sub>diff</sub> (mol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )
Jan	4.62	10.02
Feb	5.64	10.72
Mar	7.63	13.68
Apr	9.18	14.95
May	7.04	13.65
Jun	8.26	15.33
Jul	13.85	15.72
Aug	10.58	15.25
Sep	8.41	13.40
Oct	8.49	10.96
Nov	4.30	9.06
Dec	6.66	9.03

根據 2003-2005 年之頻率十分鐘之實測資料

## 5.4 氣體交換測量

### 5.4.1 儀器介紹

本實驗利用Li-6400(LI-COR Co., USA)測定冠層葉片之光合作用(圖 7)，此儀器是美國LI-COR公司所生產的攜帶型光合作用測定儀，主要分為控制主機以及測定端氣室兩部分。本儀器可人為設定測量時氣室內葉片所處的各项環境參數如光度、二氧化碳濃度、水蒸氣含量和溫度。本研究藉由人工光源給予葉片不同的光強度來獲得葉片樣本的光反應曲線，測量時將測定端夾住所要測量的樣本並輸入環境參數後即可讀取並紀錄資料。

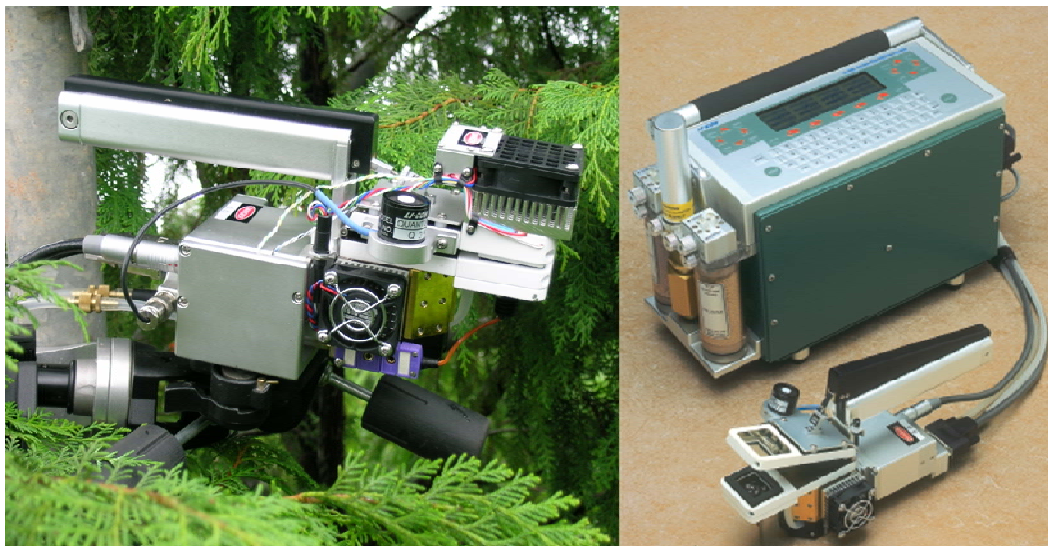


圖 7 LI-COR Biosciences, Inc. 所生產的攜帶型氣體交換測量儀(Li-6400)

左邊為具有人工光源的測定端。右邊為 Li 6400，包含主機與測定端。

### 5.4.2 儀器原理

Li-6400 的測定端具有兩套紅外線氣體分析儀(Infra-Red Gas Analyzer, IRGA)分別位在背景室與樣本室，可用來測量各室內二氧化碳與水蒸氣的含量。在測量時，儀器用幫浦將外界空氣抽入儀器內，藉由內建的分流系統將空氣分別送入背景室與樣本室，由於樣本室內的氣體濃度會受到樣本的影響而與背景室有所不同，計算兩室氣體濃度的差異後便可得到受測樣本的各项生理參數如光合作用率、呼吸率和蒸散率(圖 8)。



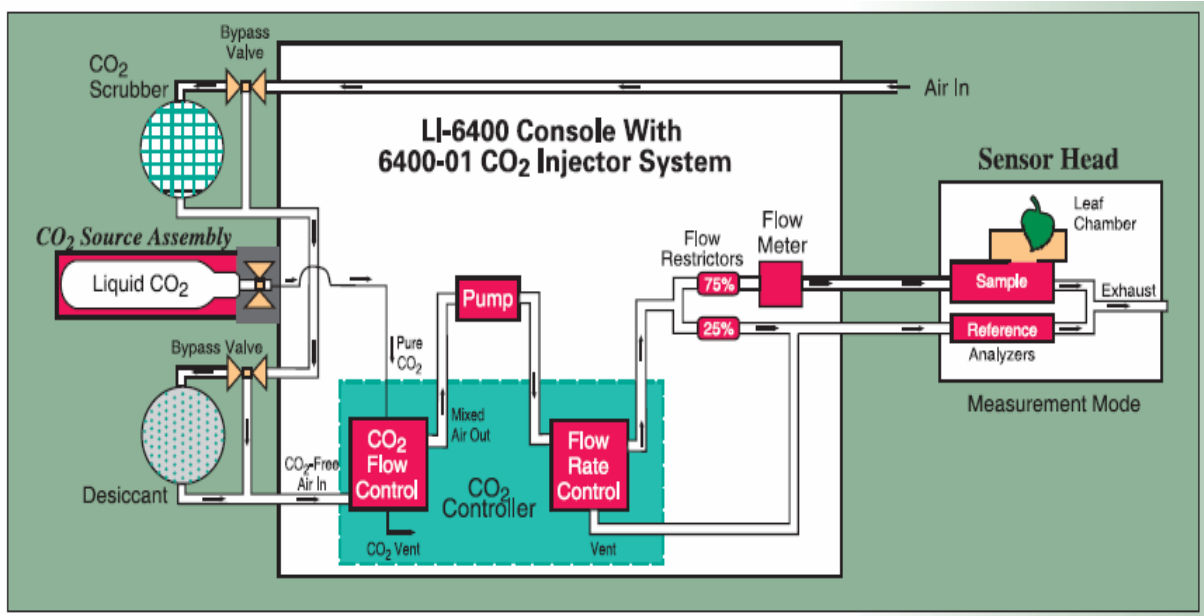


圖 8 Li-6400 攜帶型光合作用測量儀氣體流程示意圖

([http://www.licor.com/env/Products/li6400/6400\\_envcontrol.jsp](http://www.licor.com/env/Products/li6400/6400_envcontrol.jsp))

### 5.4.3 測量方法

藉由上述的取樣方式，利用 Li-6400 可攜式氣體交換測定儀，在 2007 年 9 月至 10 月，共測量了 112 個台灣扁柏葉片的光反應曲線。

由於台灣扁柏葉片無法完全覆蓋樣本室測量時所需的面積，因此測量前先以印 1 mm<sup>2</sup> 方格的投影片將欲測量的葉片範圍畫在投影片上，再將葉片夾入樣本室。之後利用投影片上的方格計算所繪的葉片面積後將其輸入 Li-6400 並開始氣體交換的測量。

測量時，利用二氧化碳鋼瓶給與葉片二氧化碳並將濃度設定在 380  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ，由於 9 到 11 月的白天平均溫度為 23°C，設定樣本室內溫度為 23°C，相對濕度維持 70% 以上，流速維持在 250  $\mu\text{mol s}^{-1}$ 。測量之前，先給予葉片 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  的光照至少三分鐘以使氣孔開放，等二氧化碳固定率(CO<sub>2</sub> assimilation rate, A) 穩定後，由低光亮到高光亮依序測量葉片在 0, 4, 8, 12, 16, 20, 100, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1600, 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  光量下的氣體交換率，每一光量至少等待 3 至 5 分鐘使其讀值穩定，之後每分鐘進行一次紀錄，至少紀錄三筆。

#### 5.4.4 光合作用參數計算

測量完畢後可獲得每片葉片的光反應曲線，將每條曲線從 0 到  $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  的光量和二氧化碳的固定率作直線迴歸，求迴歸線的斜率為光量子產率(quantum yield, Qy)，光量為 0 時的二氧化碳交換率則為暗呼吸率(dark respiration rate,  $R_d$ )，二氧化碳交換率為 0 時的光量則為光補償點(light compensation point, LCP)。計算每一光量等級下二氧化碳固定率的平均值，取最大值為最大光合作用率(maximum  $\text{CO}_2$  assimilation rate,  $A_{\text{max}}$ )。

#### 5.5 葉片形態、葉綠素含量和含氮量

測量氣體交換後，在 2007 年的 11 月，在測量完氣體交換的葉片週遭，將顏色與外觀和之前所測量樣本相類似的葉片約  $5\text{cm}^2$ ，放入封口袋內帶回實驗室，將葉片分成兩部分以進行以下測量。

##### 5.5.1 比葉重

第一部分葉片在測量完鮮重後以相機拍照後，以  $60^\circ\text{C}$  烘乾兩天，秤其乾重。拍照所得的相片以 Adobe Photoshop 7.0 繪圖軟體計算相片內葉片所佔像素量後，利用像素與實際面積的比值，計算出該葉片的投影面積。將所得到的葉乾重與葉面積相除，得到單位面積之葉乾重，即為此葉片的比葉重(LMA)。

##### 5.5.2 葉綠素含量

第二部分的葉片在秤得其鮮重後，以剪刀將葉片剪碎，加入 5 ml 濃度 99% 的乙醇，放入暗室內靜置至少兩天，待葉綠素完全溶入乙醇中，肉眼判斷葉片看不出綠色後，以分光光度計測量該溶液在 665 nm, 649 nm 波長下的吸光值( $A_{665}$ ,  $A_{649}$ )。將所測得的吸光值以下列公式計算葉綠素 a (Chl a)、葉綠素 b (Chl b) 的含量(單位  $\mu\text{g}$ )。

$$\text{Chl a} = [13.7 \times (A_{665})] - [5.76 \times (A_{649})]$$

$$\text{Chl b} = [25.8 \times (A_{649})] - [7.60 \times (A_{665})]$$

求得第二部份葉片樣本的葉綠素含量後，利用第一部分所測得的乾濕重比，換算出此葉片每單位葉乾重所含之葉綠素 a 和葉綠素 b(單位  $\text{mg g}^{-1}$ )，兩者相加後可得到此葉

片的葉綠素含量( $\text{Chl}_{\text{mass}}$ , 單位  $\text{mg g}^{-1}$ )。再用比葉重(LMA)可換算此葉片每單位面積的葉綠素含量( $\text{Chl}_{\text{area}}$ , 單位  $\text{mg m}^{-2}$ )。

### 5.5.3 葉片含氮量

將第一部分烘乾後的葉片磨成粉後，利用元素分析儀(Elemental analyzer, EA, Thermo Finnigan NA1500, Bremen Germany)以乾燒法(dry combustion method)測定此片葉片每單位質量所含的氮質量(單位 %,  $N_{\text{mass}}$ )，利用比葉重(LMA)可換算出此片葉片每單位葉面積的含氮量(單位  $\text{g m}^{-2}$ ,  $N_{\text{area}}$ )。

## 5.6 資料分析

將所求得的光合作用參數、葉片含氮量、葉綠素含量等，分別利用 STATISTICA 軟體(StatSoft, Inc., USA)的一般線性模型(general linear model, GLM)，以「光量」或「高度」為定量因子，以「方位」、「葉齡」當作定性因子，分別檢驗各個葉片特質在不同因子間，是否具有顯著差異。並以 Fisher 最小顯著差異測驗法(Fisher's least significant difference, LSD)檢驗不同處理組間平均數的差異。



## 6. 結果

### 6.1 台灣扁柏冠層的光環境

台灣扁柏各冠層位置的林冠光量穿透率(P%)與高度有顯著的指數正相關(圖 9)，不同方位間的P%無顯著差異( $p = 0.74$ )(表 3)。進一步分析顯示，不論是直射光的林冠光量穿透率( $P\%_{dir}$ ) 或是散射光的林冠光量穿透率( $P\%_{diff}$ )，在不同的方位上皆沒有顯著差異( $P\%_{dir}: p = 0.72, P\%_{diff}: p = 0.71$ )(圖 10)，表示在不同冠層方位的葉片，可接收到的光合作用光子通量密度(PPFD)沒有差異。

不同年齡葉片的P%有顯著差異(表 3)，年輕葉的P%最高(平均值 = 40.86)，成熟葉次之(28)，老葉最低(12.6)(表 4)。林冠光量穿透率隨高度上升而增加的趨勢以年輕葉最顯著，老葉的變化最小。

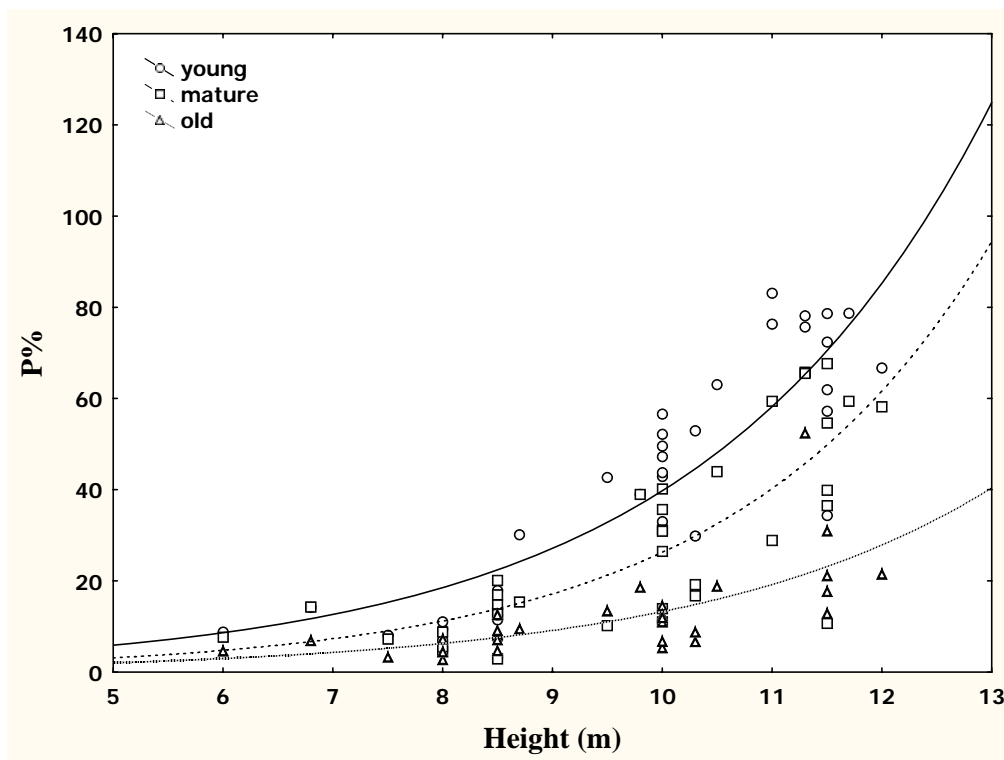


圖 9 台灣扁柏不同葉齡葉片林冠光量穿透率(P%)與高度的關係

年輕葉： $y = 0.87 \times e^{0.38x}$ ,  $r^2 = 0.76$ ,  $p < 0.001$ ；成熟葉： $y = 0.37 \times e^{0.43x}$ ,  $r^2 = 0.62$ ,  $p < 0.001$ ；老葉： $y = 0.07 \times e^{0.37x}$ ,  $r^2 = 0.45$ ,  $p < 0.001$ 。

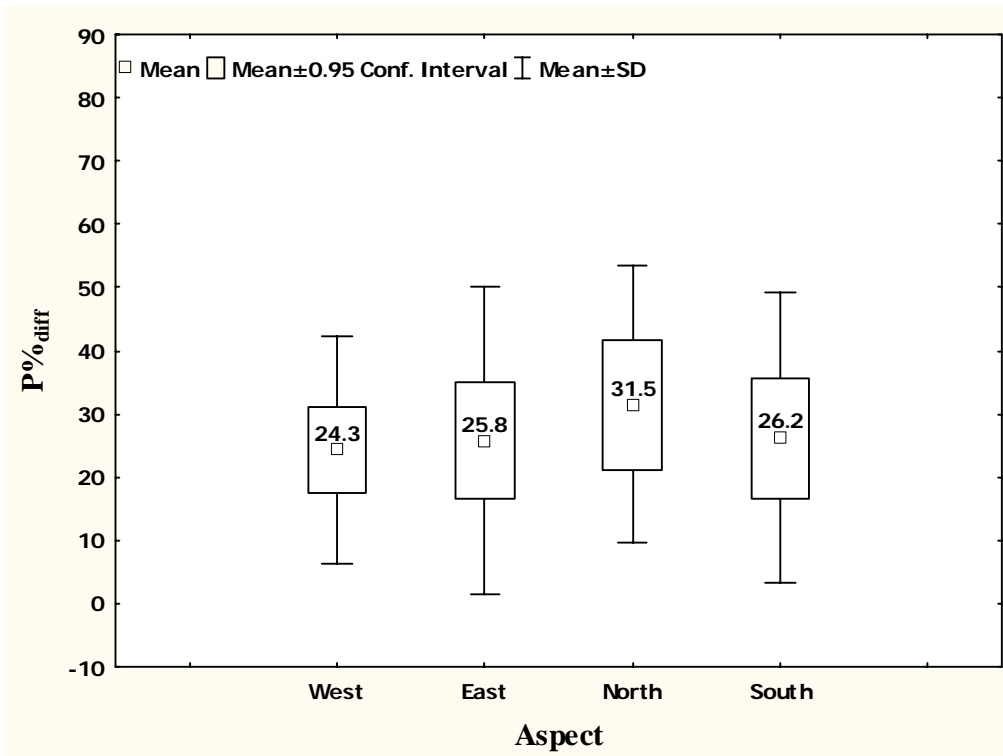
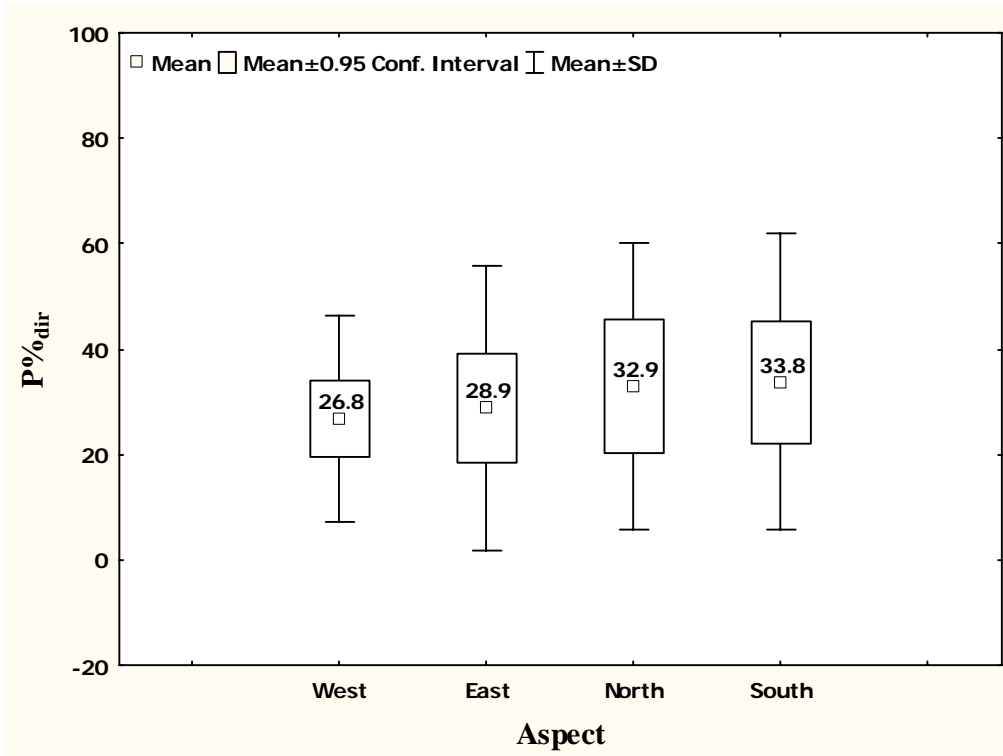


圖 10 台灣扁柏冠層不同方位的林冠光量穿透率。

上圖：冠層內不同方位的直射光量穿透率。下圖：冠層內不同方位的散射光量穿透率。數字為各方位林冠光量穿透率的平均值。

表 3 台灣扁柏樹冠層葉片特質以一般線性模式分析之 p 值。

以一般線性模式分析不同冠層位置葉片的林冠光量穿透率(P%)、比葉重(LMA)、含氮量( $N_{mass}$ ,  $N_{area}$ )、葉綠素含量( $Chl_{mass}$ ,  $Chl_{area}$ )、葉綠素含量比含氮量( $Chl/N$ )和光合作用參數( $A_{max}$ , LCP,  $Q_y$ ,  $R_d$ )，受高度、方位（東、西、南、北）、葉齡（年輕葉、成熟葉、老葉）及方位與葉齡交互作用影響之 p 值。

	Height	Aspect	Age
P%	<0.001***	0.744 ns	<0.001***
LMA	<0.001***	0.075 ns	<0.001***
$N_{mass}$	0.429 ns	0.757 ns	<0.001***
$N_{area}$	<0.001***	0.123 ns	<0.001***
$Chl_{mass}$	<0.001***	0.532 ns	<0.001***
$Chl_{area}$	0.459 ns	0.184 ns	<0.001***
$Chl/N$	<0.001***	0.646 ns	<0.001***
$A_{max}$	<0.001***	0.071 ns	<0.001***
LCP	<0.001***	0.901 ns	<0.001***
$Q_y$	0.943 ns	0.037*	<0.001***
$R_d$	<0.001***	0.407 ns	<0.001***

\*\*\*表示  $p < 0.001$ ，\*\*表示  $p < 0.01$ ，\*表示  $p < 0.05$ ，ns 表示無顯著差異。

表 4 台灣扁柏不同葉齡葉片所處位置的林冠光量穿透率與葉片特質。

台灣扁柏不同葉齡葉片的林冠光量穿透(P%)與葉片的比葉重(LMA)、含氮量( $N_{mass}$ ,  $N_{area}$ )、葉綠素含量( $Chl_{mass}$ ,  $Chl_{area}$ )、葉綠素含量比含氮量( $Chl/N$ )以及光合作用參數( $A_{max}$ , LCP,  $Q_y$ ,  $R_d$ )。同一參數中，上標有相同英文字母代表相互間平均數以 Fisher 最小顯著差異測驗法檢定沒有顯著差異( $p > 0.05$ )

	young leaves	mature leaves	old leaves
P%	40.86 <sup>c</sup>	28 <sup>b</sup>	12.6 <sup>a</sup>
LMA ( $g\ m^{-2}$ )	210.09 <sup>a</sup>	237.33 <sup>b</sup>	262.69 <sup>c</sup>
$N_{area}$ ( $g\ m^{-2}$ )	1.99 <sup>b</sup>	2 <sup>b</sup>	1.71 <sup>a</sup>
$N_{mass}$ ( $g\ g^{-1}$ )	9.47 <sup>c</sup>	8.45 <sup>b</sup>	6.54 <sup>a</sup>
$Chl_{area}$ ( $mg\ m^{-2}$ )	406.95 <sup>a</sup>	624.14 <sup>b</sup>	358.91 <sup>a</sup>
$Chl_{mass}$ ( $mg\ g^{-1}$ )	2.06 <sup>b</sup>	2.65 <sup>c</sup>	1.35 <sup>a</sup>
$Chl/N$ ( $mg\ g^{-1}$ )	2.23 <sup>a</sup>	3.14 <sup>b</sup>	1.95 <sup>a</sup>
$A_{max}$ ( $\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$ )	6.35 <sup>b</sup>	7.36 <sup>c</sup>	4.03 <sup>a</sup>
LCP ( $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ )	17.45 <sup>b</sup>	4.75 <sup>a</sup>	4.05 <sup>a</sup>
$R_d$ ( $\mu mol\ CO_2\ m^{-2}\ s^{-1}$ )	1.28 <sup>b</sup>	0.33 <sup>a</sup>	0.24 <sup>a</sup>
$Q_y$ ( $mol\ CO_2\ mol^{-1}\ photon$ )	0.76 <sup>b</sup>	0.71 <sup>b</sup>	0.59 <sup>a</sup>

## 6.2 台灣扁柏冠層葉片的特性與光環境的關係

### 6.2.1 葉片的光反應曲線

測量葉片在不同光量下的二氧化碳固定率可得到該葉片的光反應曲線，而利用光反應曲線可求得該葉片的光量子產率(Qy)外，最大光合作用率( $A_{max}$ )、暗呼吸率( $R_d$ )、光補償點(LCP)等光合作用生理參數。以 1 號樣木在冠層西邊 9.8 公尺的年輕葉為例，該葉片在光量  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  之前，二氧化碳固定率隨著光量的上升而直線增加，之後上升的趨勢便趨於和緩，而在光量到達  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  之後，二氧化碳固定率就不隨光量上升而繼續增加而達到一飽和的狀態(圖 11)。

利用在光量  $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以下的光反應曲線數據，可求得一直線迴歸式(圖 11)。求其斜率可得該葉片的光量子產率(Qy)為  $0.086 \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$ ，其截距取正值可得到該葉片的暗呼吸率( $R_d$ )為  $1.14 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，計算其  $y = 0$  時的  $x$  值則可得到該葉片的光補償點(LCP)為  $13.25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。計算該光反應曲線每一光量等級下二氧化碳固定率的平均值，取當中的最大值( $6.48 \text{ CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )為該葉片的最大光合作用率( $A_{max}$ )。計算出每片葉片光反應曲線的生理參數後，可進一步比較在不同冠層位置上，各葉片光合作用的表現。



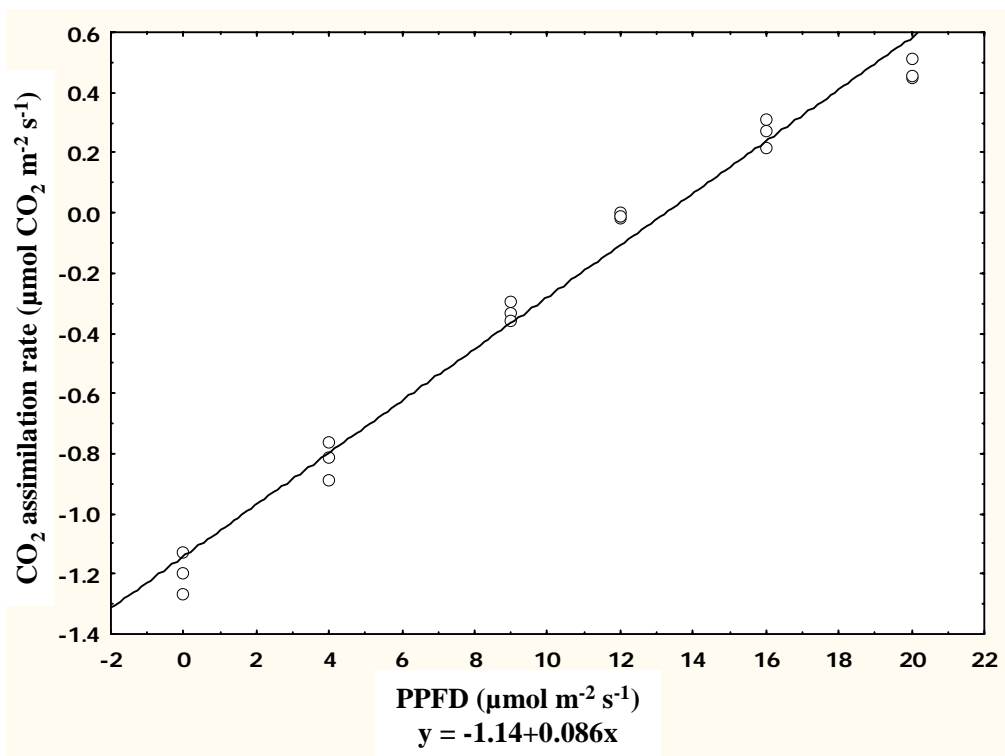
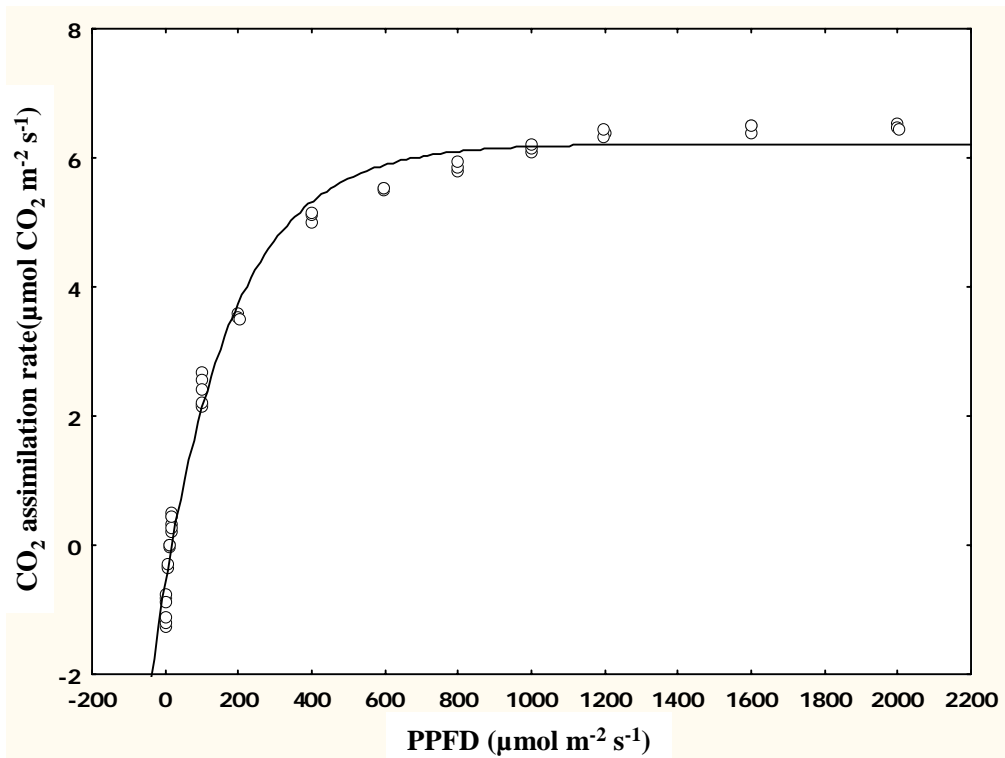


圖 11 位於 1 號樣木冠層西邊 9.8 公尺處年輕葉的光反應曲線。下圖為擷取該葉片在光量  $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以下的光反應曲線數據所求得的迴歸線。

## 6.2.2 葉片光合作用的表現

在不同冠層位置的葉片，其光合作用的生理參數除了光量子產率( $Q_y$ )外，最大光合作用率( $A_{max}$ )、暗呼吸率( $R_d$ )、光補償點(LCP)皆與該葉片所處位置的林冠光量穿透率(P%)成正相關，其中 $A_{max}$ 與P%呈對數性的上升(圖 12)。除了 $Q_y$ 之外，葉片的 $A_{max}$ 、LCP、 $R_d$ 在不同方位間，沒有顯著的差異，台灣扁柏樹冠層不同葉齡間的 $A_{max}$ 、LCP、 $Q_y$ 和 $R_d$ 皆有顯著的差異(表 3)。

成熟葉的 $A_{max}$ 平均為  $7.36 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，顯著大於年輕葉和老葉(表 4)，且在相同的P% 下，成熟葉的 $A_{max}$ 都最高，年輕葉次之，老葉最低，且成熟葉的 $A_{max}$ 隨P% 升高而增加的量最大，年輕葉次之，老葉最低(圖 12)。

年輕葉的 $R_d$ 為  $1.28 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，顯著大於成熟葉和老葉(表 4)，雖然所有葉片的 $R_d$ 都會隨P% 升高而增加，但年輕葉的 $R_d$ 隨P% 升高而增加的量最大(圖 12)。LCP 與 $R_d$ 趨勢相似，年輕葉的LCP為  $17.45 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，大於成熟葉和老葉(表 4)，且隨P% 升高而增加的幅度也最大(圖 12)。

如同 $A_{max}$ 、 $R_d$ 、LCP一樣，不同葉齡間的 $Q_y$ 有顯著的差異，老葉的 $Q_y$ 為  $0.59 \text{ mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$ ，顯著小於年輕葉和成熟葉(表 4)且各葉齡葉片的 $Q_y$ 並不受到其所處冠層位置的P% 所影響。 $Q_y$ 是唯一在不同方位上有差異的光合作用參數，位於冠層東邊與南邊葉片的 $Q_y$ 要比冠層西邊和北邊葉片來的高(圖 13)。

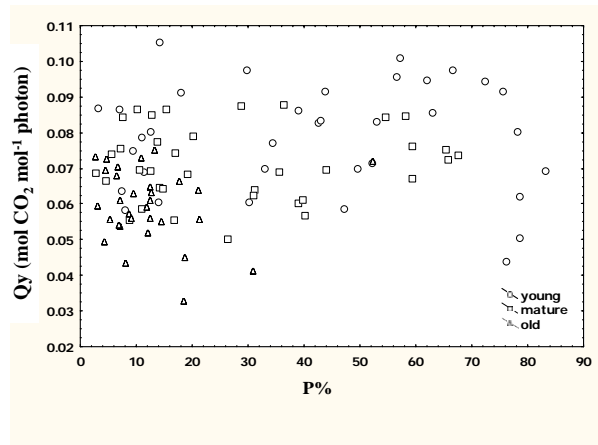
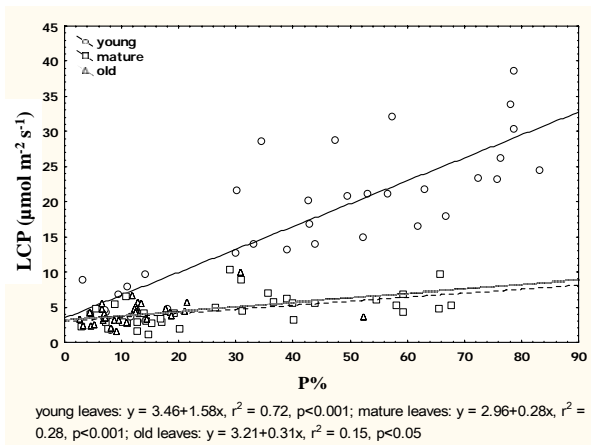
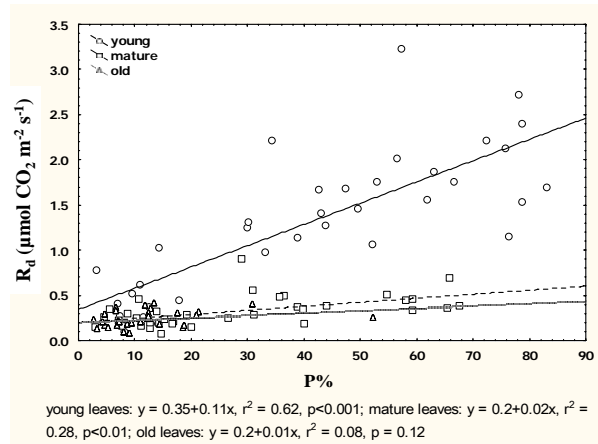
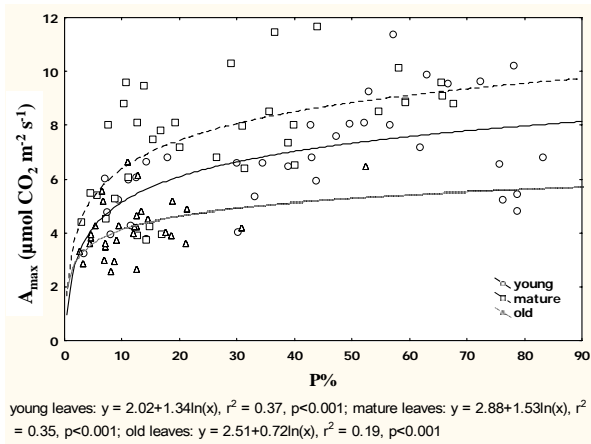


圖 12 台灣扁柏不同葉齡葉片的光合作用參數( $A_{\max}$ 、 $LCP$ 、 $R_d$ 、 $O_y$ )與林冠光量穿透率( $P\%$ )的關係

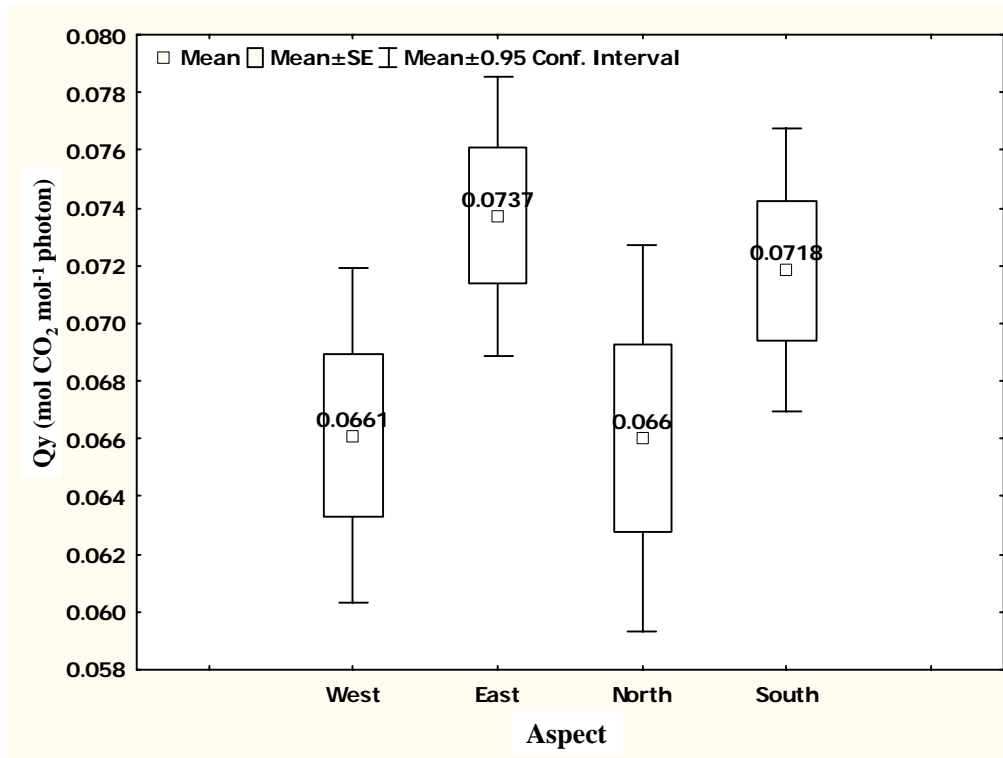


圖 13 不同方位的光量子產率(Qy)，數字為各方位 Qy 的平均值

### 6.2.3 葉綠素含量

台灣扁柏每單位葉生物量的葉綠素含量( $\text{Chl}_{\text{mass}}$ )在不同高度上有顯著的差異(表 3)，年輕葉和成熟葉的 $\text{Chl}_{\text{mass}}$ 都與該葉片所處位置的林冠光量穿透率(P%)呈顯著的負相關(圖 14)。冠層內P% 越大該位置葉片的 $\text{Chl}_{\text{mass}}$ 越低，且成熟葉的 $\text{Chl}_{\text{mass}}$ 隨P% 升高而減少的幅度比年輕葉大，老葉的 $\text{Chl}_{\text{mass}}$ 與P% 沒有相關(圖 14)。

以葉面積來表示，在不同P% 下的台灣扁柏葉片，每單位葉面積的葉綠素含量( $\text{Chl}_{\text{area}}$ )沒有差異(表 3、圖 14)，不管以單位葉生物量( $\text{Chl}_{\text{mass}}$ )或以單位葉面積( $\text{Chl}_{\text{area}}$ )表示，不同葉齡葉片的葉綠素含量都有顯著的差異(表 3)，成熟葉的葉綠素含量( $\text{Chl}_{\text{area}}$ :  $624.14 \text{ mg m}^{-2}$ ,  $\text{Chl}_{\text{mass}}$ :  $2.65 \text{ mg g}^{-1}$ )顯著高於年輕葉( $\text{Chl}_{\text{area}}$ :  $406.95 \text{ mg m}^{-2}$ ,  $\text{Chl}_{\text{mass}}$ :  $2.06 \text{ mg g}^{-1}$ )和老葉( $\text{Chl}_{\text{area}}$ :  $358.91 \text{ mg m}^{-2}$ ,  $\text{Chl}_{\text{mass}}$ :  $1.35 \text{ mg g}^{-1}$ ) (表 4)。

#### 6.2.4 氮含量

台灣扁柏每單位葉生物量的含氮量( $N_{\text{mass}}$ )在不同高度上沒有差異，但每單位葉面積的含氮量( $N_{\text{area}}$ )在不同高度上有顯著差異(表 3)，不同葉齡葉片的 $N_{\text{area}}$ 與其所處位置的林冠光量穿透率( $P\%$ )呈對數正相關，年輕葉的 $N_{\text{area}}$ 隨著 $P\%$  升高而增加的趨勢比成熟葉和老葉大。在 $P\%$  較低的環境下，新葉的 $N_{\text{area}}$ 小於成熟葉和老葉，隨著 $P\%$  升高新葉的 $N_{\text{area}}$ 會超過成熟葉和老葉(圖 15)。台灣扁柏葉片的含氮量在不同葉齡間有顯著的差異(表 3)，老葉的平均含氮量( $N_{\text{area}}$ :  $1.71 \text{ g m}^{-2}$ ,  $N_{\text{mass}}$ :  $6.54 \text{ g g}^{-1}$ )小於成熟葉( $N_{\text{area}}$ :  $2 \text{ g m}^{-2}$ ,  $N_{\text{mass}}$ :  $8.45 \text{ g g}^{-1}$ )和年輕葉( $N_{\text{area}}$ :  $1.99 \text{ g m}^{-2}$ ,  $N_{\text{mass}}$ :  $9.47 \text{ g g}^{-1}$ )的平均含氮量(表 4)。

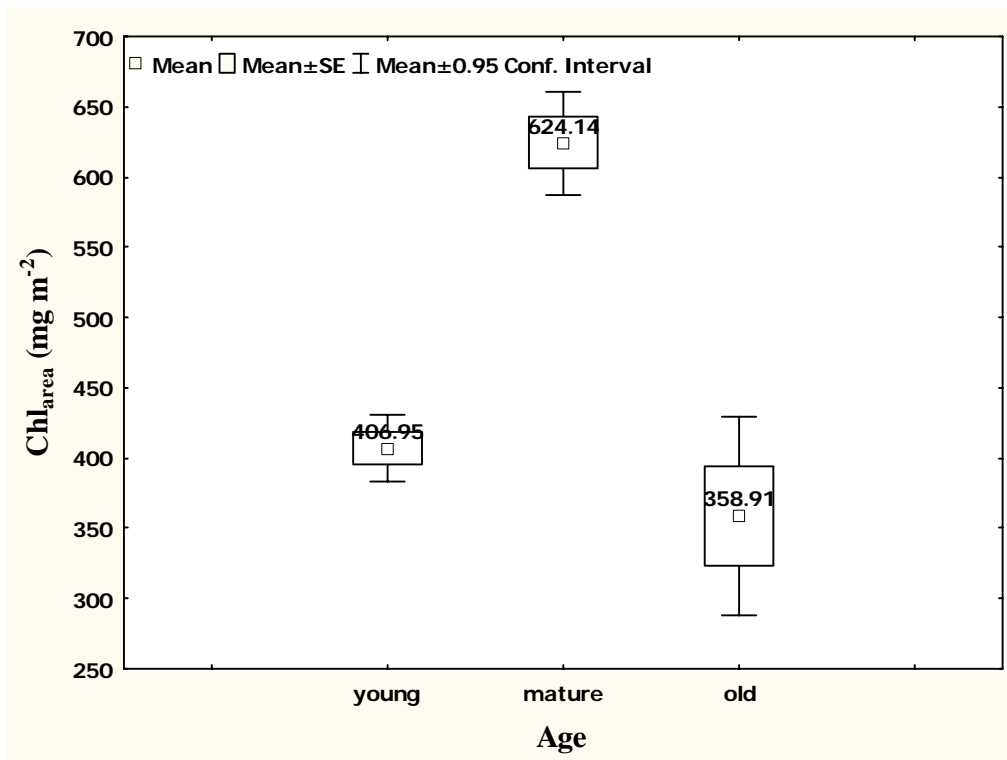
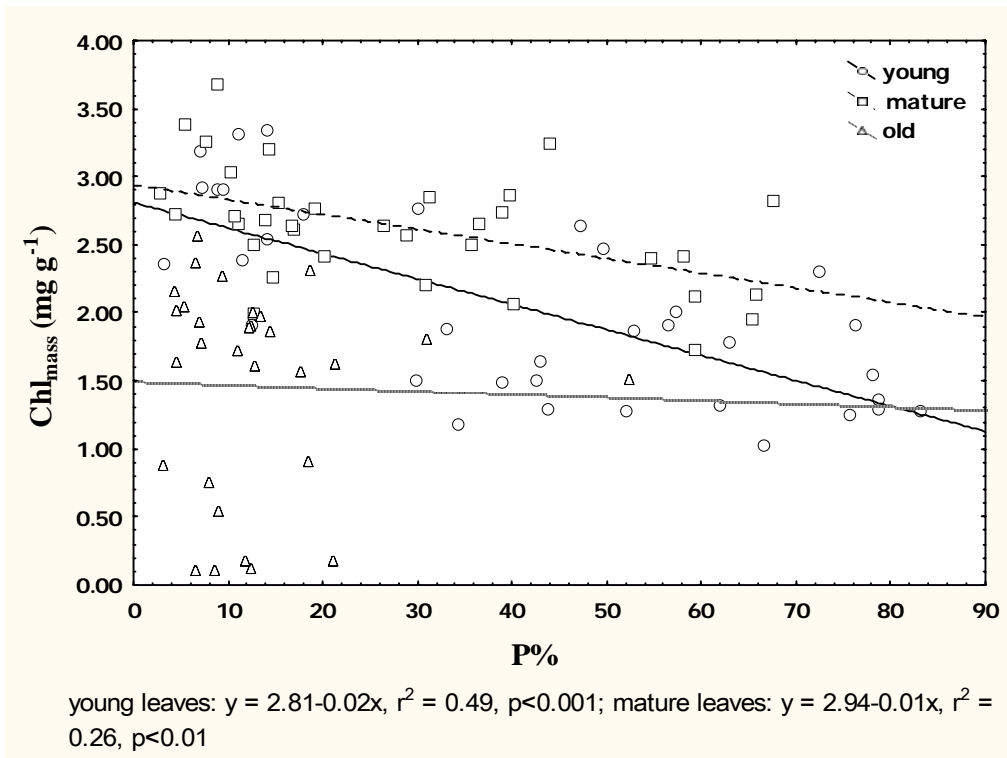


圖 14 上圖：台灣扁柏不同葉齡葉片，單位葉質量的葉綠素含量 (Chl<sub>mass</sub>)與林冠光量穿透率(P%)的關係。下圖：不同葉齡葉片單位葉面積的葉綠素含量(Chl<sub>area</sub>)。

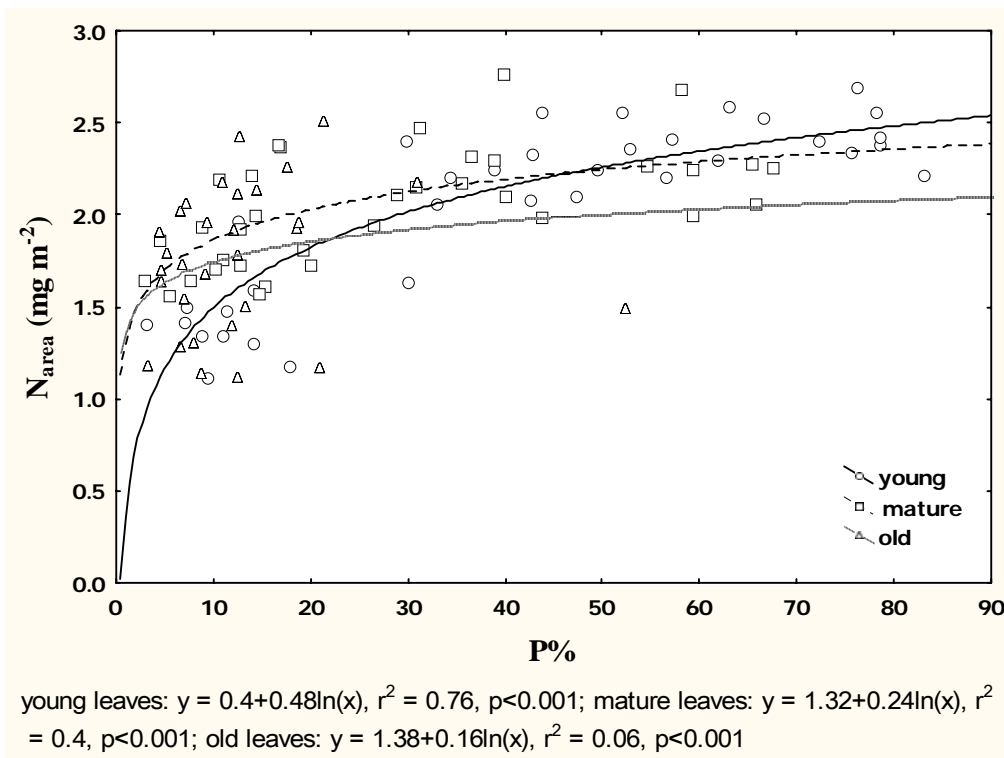
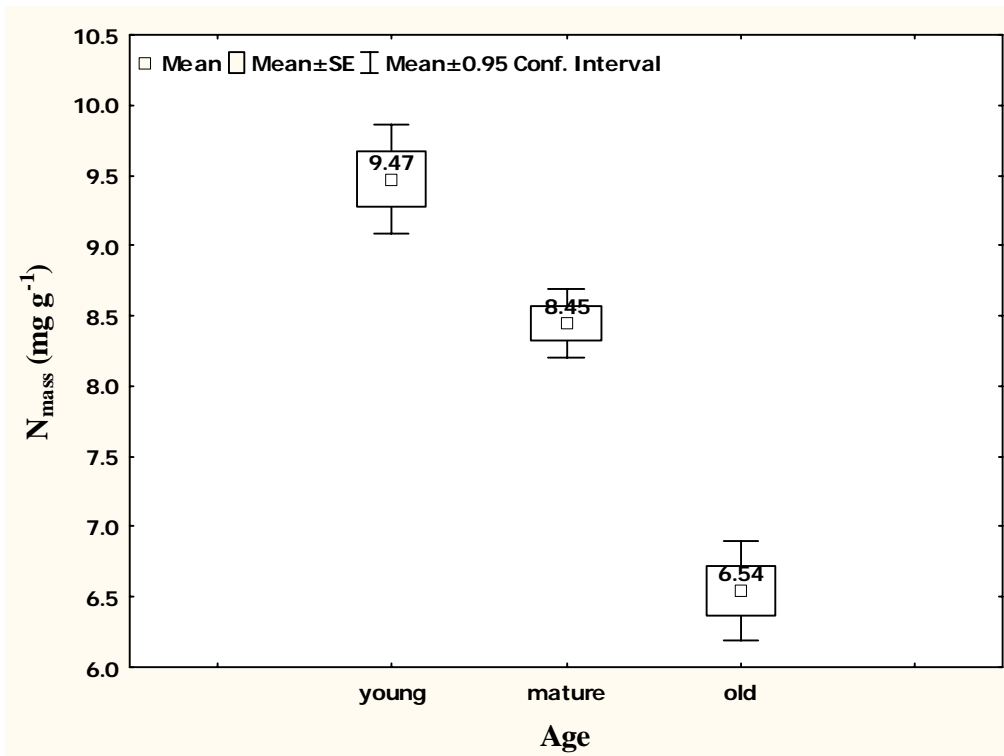


圖 15 上圖：不同葉齡葉片單位葉質量的氮含量( $N_{mass}$ )。下圖：台灣扁柏不同葉齡葉片單位葉面積的氮含量( $N_{area}$ )與林冠光量穿透率( $P\%$ )的關係。

## 6.2.5 比葉重

台灣扁柏冠層葉片的比葉重(LMA)在不同冠層高度以及不同葉齡間有顯著的差異(表 3)。台灣扁柏葉片其所處位置的林冠光量穿透率(P%)越高則該葉片的LMA越大，台灣扁柏葉片的LMA與P% 間呈對數正相關(圖 16)。葉齡上以老葉的LMA最高(262.69  $\text{g m}^{-2}$ )，成熟葉次之(237.33  $\text{g m}^{-2}$ )，年輕葉最低(210.09  $\text{g m}^{-2}$ )(表 4)。

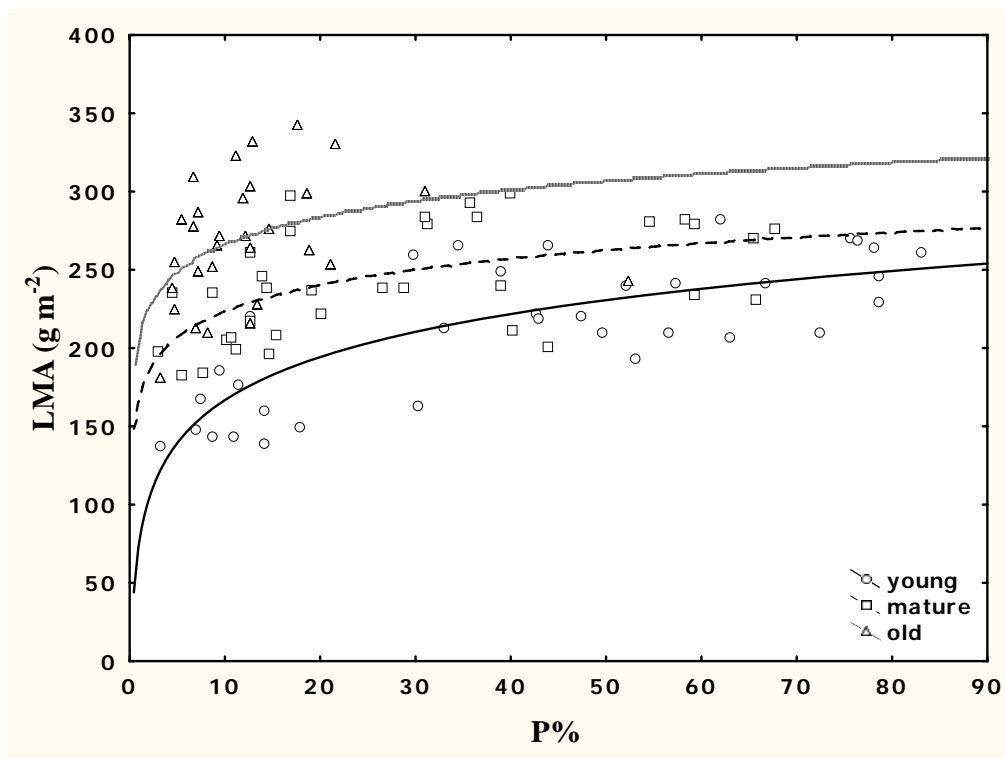


圖 16 台灣扁柏不同葉齡葉片的 LMA 與林冠光量穿透率(P%)的關係。

年輕葉： $y = 75.33 + 39.7 \ln(x)$ ,  $r^2 = 0.61$ ,  $p < 0.001$ ; 成熟葉： $y = 167.73 + 24.23 \ln(x)$ ,  $r^2 = 0.32$ ,  $p < 0.001$ ; 老葉： $y = 249.44 + 25.07 \ln(x)$ ,  $r^2 = 0.15$ ,  $p < 0.001$



### 6.3 葉片的氮使用效率(PNUE)和氮分配

台灣扁柏葉片單位葉面積的氮含量( $N_{area}$ )以及最大光合作用( $A_{max}$ )兩參數與林冠光量穿透率(P%)的關係是相同的，兩者皆隨著P% 的升高而增加，分析顯示葉片的 $N_{area}$ 與 $A_{max}$ 呈現一正相關，葉片的 $N_{area}$ 越高， $A_{max}$ 越大(圖 17)。將台灣扁柏各葉片的 $A_{max}$ 與 $N_{area}$ 相除可得到葉片的氮使用效率(PNUE)，結果顯示各年齡葉片的PNUE與葉片所處位置的P% 沒有關係(圖 18)。不同葉齡間葉片的PNUE有差異，年輕葉(3.3)和成熟葉(3.62)的PNUE顯著大於老葉的PNUE (2.39)。

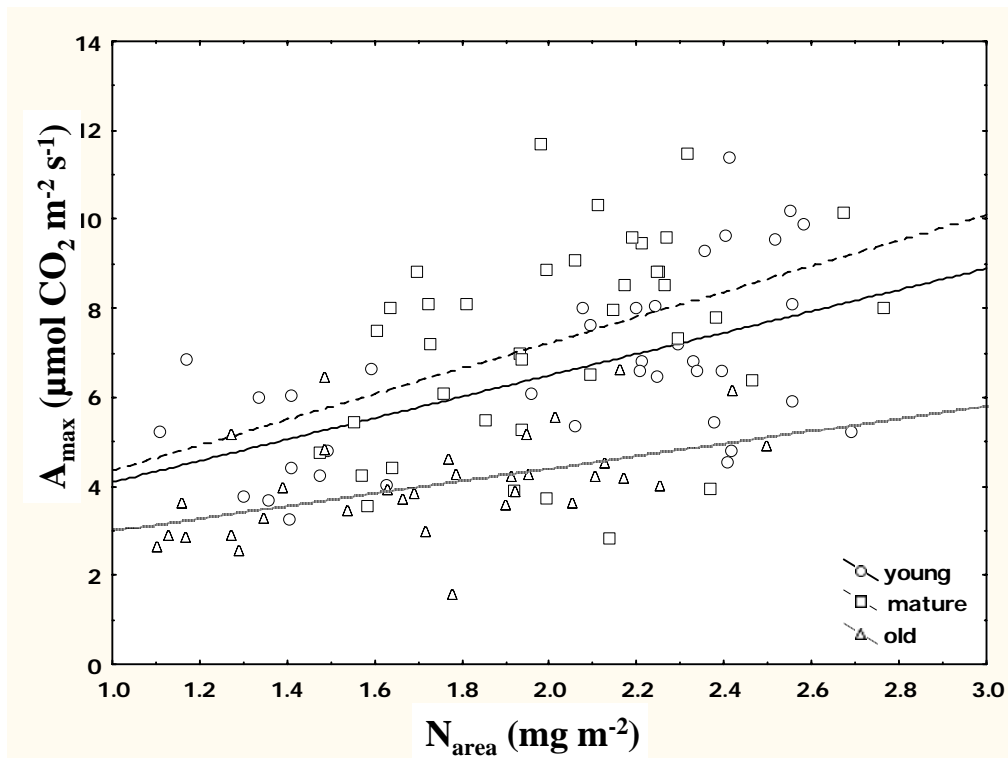


圖 17 台灣扁柏不同葉齡葉片的  $N_{area}$  與  $A_{max}$  的關係

年輕葉： $y = 1.69 + 2.4x$ ， $r^2 = 0.33$ ， $p < 0.001$ ；成熟葉： $y = 1.48 + 2.88x$ ， $r^2 = 0.16$ ， $p < 0.05$ ；老葉： $y = 1.62 + 1.4x$ ， $r^2 = 0.23$ ， $p < 0.01$ 。

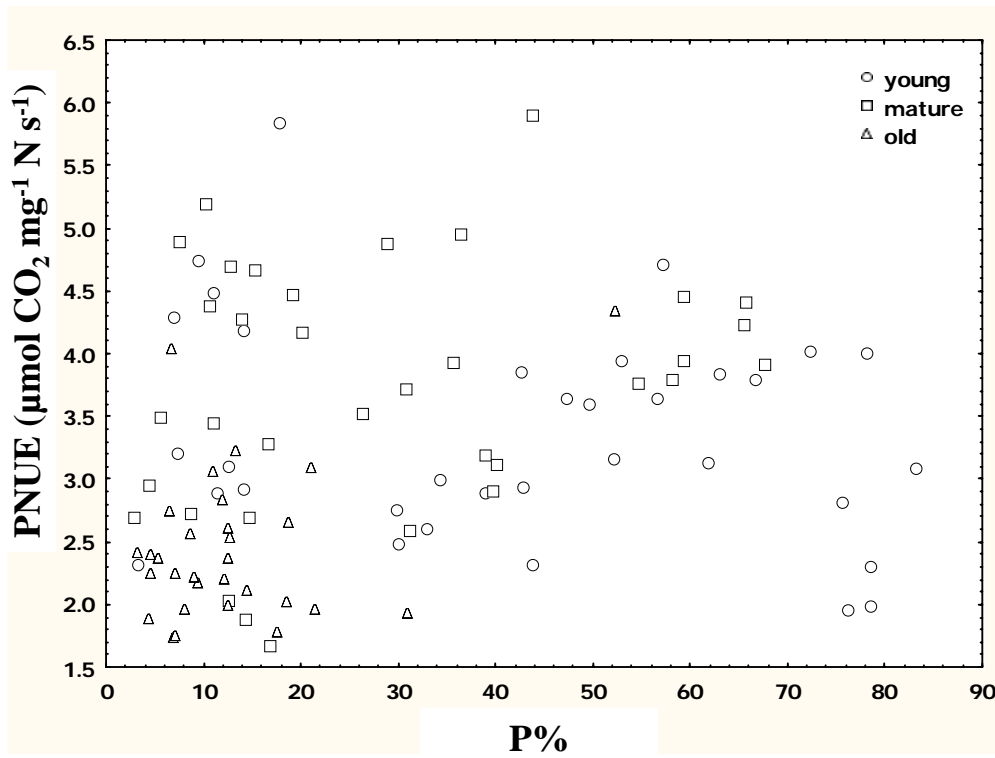


圖 18 台灣扁柏不同葉齡葉片的氮使用效率(PNUE)與林冠光量穿透率(P%)的關係。

葉片內葉綠素與氮的比值(Chl/N)代表著葉片內氮分配在葉綠素上的比例。分析結果顯示，在台灣扁柏樹冠層內，除了老葉之外，林冠光量穿透率(P%)較低的位置，其葉片內葉綠素與氮的比值(Chl/N)較高(圖 19)。不同年齡葉片的Chl/N有顯著差異，成熟葉的Chl/N為  $3.14 \text{ mg g}^{-1}$ ，顯著大於年輕葉(2.23)和老葉(1.95)(表 4)。

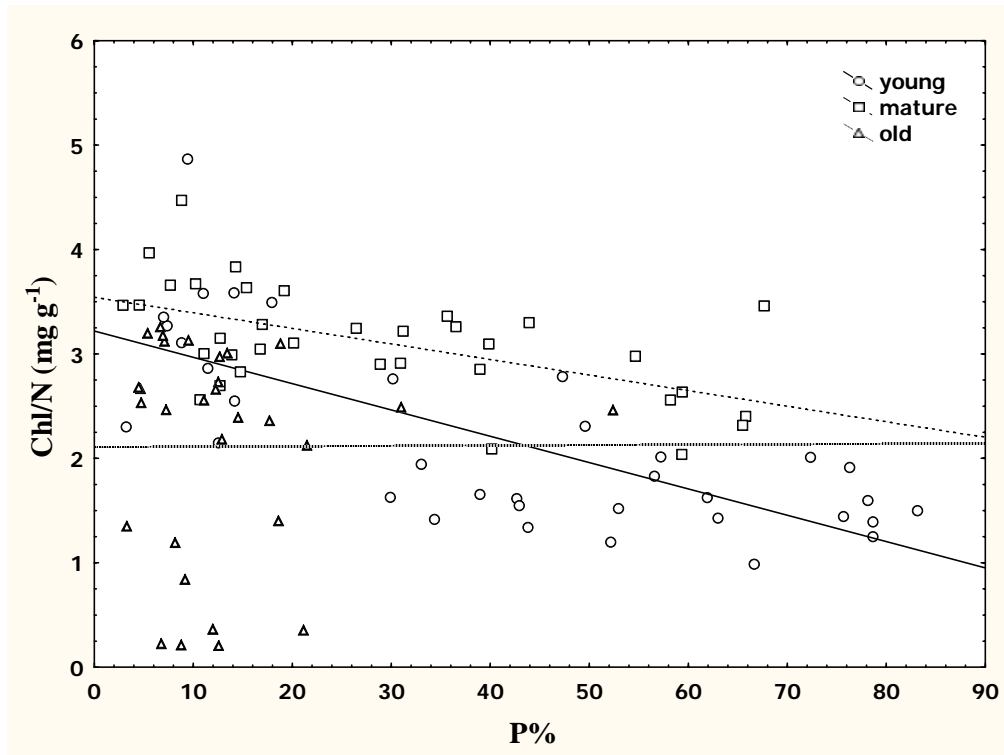


圖 19 台灣扁柏不同葉齡葉片的葉綠素與氮之比值(Chl/N)和林冠光量穿透率(P%)的關係。

年輕葉： $y = 3.22 - 0.03x$ ,  $r^2 = 0.53$ ,  $p < 0.001$ ; 成熟葉： $y = 3.54 - 0.01x$ ,  $r^2 = 0.32$ ,  $p < 0.001$



## 7. 討論

### 7.1 葉片光環境在冠層內的變化

台灣扁柏冠層的光環境與過去研究相似，台灣扁柏冠層頂部的葉片理論上接收到的光合作用光子通量密度(PPFD)與該葉片所處位置的林冠光量穿透率(P%)大於冠層底部的葉片，且隨著垂直高度的降低呈現一個對數遞減的關係(圖 9)(Parker 1997, Parker et al. 2002, Mariscal et al. 2004)。台灣扁柏冠層不同方位的P% 並無差異，代表在不同方位的葉片可接收到的PPFD沒有差異。本實驗樣區位在霧林帶，雲霧平均籠罩時數平均每年為 3118 小時，造成在任何月份，冠層頂部的散射光量皆大於直射光量(表 2)。由於散射光並無方向性，台灣扁柏冠層頂部的高散射光量是造成在本樣區，台灣扁柏冠層不同方位葉片的P% 沒有顯著差異的可能原因。

本實驗結果顯示本研究結果發現台灣扁柏葉片理論上可接收到的PPFD與其所在位置的P% 在不同葉齡間有顯著的差異，平均起來年輕葉所在位置的P% 最大，成熟葉次之，老葉最低(表 4)，推測是由於隨著葉齡的增加，較高齡的葉片逐漸被新生的葉片遮蔽所導致。而過去的研究也有類似的結果，例如Schoettle and Smith (1999)對*Pinus contorta* ssp. *Latifolia*冠層的研究發現，隨枝條的生長，葉片從新葉變老葉的過程中，會逐漸被新生的葉片遮蔽而造成年輕葉、成熟葉和老葉在光環境上的差異。

### 7.2 台灣扁柏冠層葉片的光合作用

台灣扁柏冠層葉片的最大光合作用率( $A_{max}$ )、光補償點(LCP)、暗呼吸率( $R_d$ )在不同高度上有差異(表 3)。雖然Hubbard et al. (2002)發現*Pinus ponderosa* 的淨光合作用率在上下冠層沒有差異，但其推測是由於該研究樣區在多年的疏伐下，導致樹木是生長在一個開放林冠的狀況，因此上下冠層的淨光合作用率差別不大。本研究樣區為一台灣扁柏所組成 40 年生的更新林，期間並未有過疏伐作業，冠層相當鬱閉，因此台灣扁柏冠層葉片的光合作用參數，隨著其垂直位置的不同而與林冠光量穿透率P% 有顯著的正相關，P% 越高的地方葉片的 $A_{max}$ 、LCP、 $R_d$ 越高(圖 12)，此結果與過去許多對樹冠層的研究結果雷同(Niinemets et al. 1999b, Lewis et al. 2000, Meir et al. 2002, Turnbull et al. 2003)。

台灣扁柏成熟葉的 $A_{max}$ 大於年輕葉和老葉，但 $R_d$ 小於年輕葉(表 4)，可看出台灣扁柏成熟葉同化CO<sub>2</sub>的能力比年輕葉強，且因呼吸而排出的CO<sub>2</sub>也比年輕葉少，表示成熟葉是台灣扁柏冠層行光合作用的主要部分。年輕葉的 $R_d$ 隨著P% 變高而增加的趨勢最

為明顯，但 $A_{max}$ 與 $P\%$ 的趨勢卻與成熟葉和老葉類似(圖 12)，可能是因為在年輕葉內與光合作用有關的結構正在發展中，效率不若成熟葉高所導致。年輕葉的 $R_d$ 比成熟葉高表示年輕葉消耗較多的光合作用產物和能量，可能是由於本研究所測量的年輕葉為處於枝條末端正在生長的葉片，因此需要較多的光合作用產物和能量來進行生長，推測年輕葉的高 $R_d$ 是由於其生長性呼吸所導致。 $LCP$ 與 $R_d$ 的趨勢相同，在 $P\%$ 越高的地方葉片的 $LCP$ 越高， $LCP$ 代表著在該光度下，葉片光合作用所固定下來的糖類剛好與呼吸作用所消耗掉的互相抵消(圖 2)，由於冠層內 $P\%$ 的變化與葉片的光量子產量( $Q_y$ )無關(表 3)，因此葉片的 $R_d$ 在冠層內的也反應在 $LCP$ 上(圖 12)。

本實驗結果顯示， $Q_y$ 是唯一在不同高度上沒有顯著差異的光合作用參數(表 3)，顯示葉片的 $Q_y$ 不受光環境影響。Laisk et al. (2005)對*Betula pendula*、*Tilia cordata*、*Solidago virgaurea*的研究顯示 $Q_y$ 在陰葉與陽葉間並沒有顯著差異，其推測可能與在陽葉並沒有發現光抑制效應(photoinhibition)有關，Poorter et al. (2006)對多種植物的研究結果也顯示， $Q_y$ 在冠層的上下方的葉片間沒有差異。本研究結果顯示 $Q_y$ 在不同樹冠層方位有顯著差異，由於 $Q_y$ 的大小與光合作用的光反應有關，本實驗目前尚無法對此現象做出解釋，有待於日後進一步的實驗探討。

與其他研究相較，台灣扁柏冠層葉片的 $A_{max}$ 略低且上下冠層的差距不大(表 5)，顯示台灣扁柏冠層頂端的 $A_{max}$ 雖不高，但在冠層底端的低光環境下，葉片也能維持一定的光合作用率。可能是由於台灣扁柏已適應了本樣區雲霧壟罩時數長，平均光照較低的外在環境所致。

表 5 台灣扁柏冠層與其他針葉樹冠層最大光合作用率( $A_{max}$ )的比較

表中  $A_{max}$  表示各樹種冠層底部到冠層頂端成熟葉的最大光合作用率，其中本研究之結果為台灣扁柏各層成熟葉之平均值

樹種	$A_{max}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	位置	出處
<i>Pinus ponderosa</i>	11.2 - 21.7	Oregon, USA	(Bond et al. 1999)
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	4.7 - 13.5	Oregon, USA	(Bond et al. 1999)
<i>Tsuga heterophylla</i>	2.5 - 9.7	Oregon, USA	(Bond et al. 1999)
<i>Chamaecyparis obtusa</i> var. <i>formosana</i>	4.65 - 9	Taiwan	*本研究結果
<i>Pinus taeda</i>	4.2 - 5.7	Louisiana, USA	(Tang et al. 2003)
<i>Dacrydium cupressinum</i>	2.09 - 2.72	New Zealand	(Tissue et al. 2005)

### 7.3 葉片的比葉重在冠層內的變化

台灣扁柏會隨著光照環境的不同而調節冠層葉片的形態，台灣扁柏冠層葉片所處位置林冠光量穿透率(P%)越高，葉片的比葉重(LMA)越大(圖 16)，Niinemets et al. (2001)對*Pinus sylvestris*的冠層研究顯示，針葉的厚度與寬度都與光量有正相關，因此在高光量下葉子的LMA也較大。Sellin (2001)對*Picea abies*樹冠層的研究則顯示LMA 對應於光量的反應可歸因於葉子形狀和組織密度的改變。Aranda et al. (2004)對八種溫帶樹種所作的研究也發現，LMA在冠層內的改變主要與葉片厚度(lamina thickness)以及葉片內柵狀細胞與海棉細胞的比例(palisade/spongy parenchyma ratio)有關，且由於各樹種間柵狀細胞與海棉細胞的比例差異不大，因此葉片厚度是造成 LMA 變化的主要原因。本研究雖然沒有觀察葉片的解剖特徵或測量葉片密度，但由肉眼觀察，在上冠層的葉片較厚，下冠層的葉片則較為扁平，推測LMA的增加主要與葉片厚度的改變有關。

台灣扁柏老葉的LMA顯著大於年輕葉與成熟葉(表 4)，有文獻指出，隨著葉齡的增加，因為葉內無機物的堆積以及葉片生物量與密度的增加，使得葉片的LMA隨著葉齡而增加(Sellin 2001, Kitajima et al. 2002)。

## 7.4 冠層不同位置葉片的葉綠素含量

除了老葉之外，台灣扁柏葉片每單位生物量上的葉綠素含量( $\text{Chl}_{\text{mass}}$ )隨著葉片所處位置的林冠光量穿透率( $P\%$ )降低而升高，顯示在光量較低的環境下，植物會製造更多的葉綠素，此趨勢與過去許多的研究結果相類似(Kull and Niinemets 1998, Poorter et al. 2000, Iio et al. 2005)。年輕葉的 $\text{Chl}_{\text{mass}}$ 在冠層內隨 $P\%$  升高而減少，且減少的趨勢比成熟葉明顯，在冠層上方隨著 $P\%$  的升高，年輕葉與成熟葉的 $\text{Chl}_{\text{mass}}$ 差距越大(圖 14)，可能是因為比起年輕葉，由於成熟葉在冠層較內側，使其 $P\%$  隨高度增加的趨勢較不明顯(圖 9)，且在上冠層，成熟葉會因為隨著葉齡的增加而被冠層新生的葉片所遮蔽(self-shading)，因此成熟葉必須把較多的資源投資在葉綠素的合成所致。

雖然台灣扁柏葉片的 $\text{Chl}_{\text{mass}}$ 在 $P\%$  較低的環境下較高，但由於在 $P\%$  較低的環境下葉片的比葉重(LMA)較低(圖 16)，兩相影響下使得台灣扁柏每單位葉面積的葉綠素含量( $\text{Chl}_{\text{area}}$ )與 $P\%$  沒有顯著的關係(圖 14)，與Iio et al. (2005)對*Fagus crenata*的研究結果雷同。Poorter et al. (2000)對位於委內瑞拉熱帶山地雲霧森林的五種極盛相樹種(*Aspidosperma fendlerii*、*Graffenrieda latifolia*、*Podocarpus pittierii*、*Richeria grandis*、*Tetrarhidium rubrivenium*)的研究顯示，由於陽葉的LMA比陰葉高，但 $\text{Chl}_{\text{mass}}$ 比陰葉低，因此 $\text{Chl}_{\text{area}}$ 在陽陰葉的差別不大且光收穫的能力相似，推論台灣扁柏也可能是藉由調整其對葉綠素的投資以及改變不同冠層位置葉片的形態來調整其葉片在不同的光環境下，單位葉面積的吸光能力。

## 7.5 冠層不同位置葉片的養分分配

雖然台灣扁柏每單位葉生物量上的含氮量( $\text{N}_{\text{mass}}$ )在冠層內葉片所處位置的林冠光量穿透率( $P\%$ )無關(圖 15)，但由於比葉重(LMA)與 $P\%$  的關係(圖 16)，使在高 $P\%$  環境下的葉片每單位葉面積的含氮量( $\text{N}_{\text{area}}$ )越高(圖 15)。低 $P\%$  環境下的年輕葉 $\text{N}_{\text{area}}$ 小於成熟葉，然而在高 $P\%$  環境下的年輕葉 $\text{N}_{\text{area}}$ 大於成熟葉，可能是由於年輕葉處在樹冠外層，光環境在垂直方向上的變化最大(圖 9)，且年輕葉處於生長階段，行光合作用的有關元件尚未建構完備，使得在年輕葉上每單位葉面積需要投資更多的氮才足以將吸收的光能轉換為化學能。不論是 $\text{N}_{\text{mass}}$ 或是 $\text{N}_{\text{area}}$ ，老葉都明顯小於年輕葉和成熟葉，顯示隨著葉片衰老，植物會將葉內的氮回收(Niinemets 2007)。



## 7.6 台灣扁柏葉片氮使用效率以及葉內氮的分配

由於N是構成蛋白質的重要元素，因此葉片的氮含量通常被當作其生理活性大小的指標，也常被用來推測光合作用的特性。本研究顯示在高林冠光量穿透率(P%)位置的葉片，每單位葉面積的氮含量( $N_{area}$ )以及最大光合作用率( $A_{max}$ )也較大。台灣扁柏葉片的 $N_{area}$ 與 $A_{max}$ 有一顯著的正相關， $N_{area}$ 越多該葉片的 $A_{max}$ 就越大(圖 17)，此結果與過去許多的研究相符合(Niinemets et al. 2001, Warren and Adams 2001, Casella and Ceulemans 2002, Han et al. 2004)。 $N_{area}$ 在冠層內的變化主要與比葉重(LMA)有關，顯示台灣扁柏主要是藉由改變冠層內位處不同光環境葉片的LMA，使得在高P% 環境下的葉片 $N_{area}$ 較高且提高了光合作用的表現。

不同葉齡台灣扁柏葉片光合作用的氮使用效率(PNUE)與葉片所處位置的P% 無關(圖 18)，表示不論在冠層內的哪個位置，不同葉齡葉片每單位氮所能固定的 $CO_2$  量差異並不大。台灣扁柏不同葉齡的PNUE有差異，過去研究顯示PNUE會隨著葉齡的增加而降低(Kitajima et al. 2002, Kayama et al. 2007)，與本研究的結果相符。雖然台灣扁柏年輕葉的 $N_{mass}$ 比成熟葉高(圖 15)，但年輕葉的PNUE比成熟葉低，推測是由於本研究所採樣的年輕葉都位在枝條最外側，外觀為青綠色尚未成熟的葉片，可能是因為正在生長，使得葉片裡的氮有很大一部份被分配在其他與生長有關的蛋白質合成上，因而降低了PNUE。

台灣扁柏葉片內對N的分配也受到葉子所處的光環境所影響，葉片所處位置的P% 越低，其葉綠素與氮含量的比值(Chl/N)越高，顯示在低光的環境下，葉片會將較多的氮會分配給葉綠素(圖 19)。台灣扁柏成熟葉的Chl/N比年輕葉大，且隨著P% 越高差距越大(圖 19)。Ishida et al. (1999)對熱帶林冠樹種 *Dryobalanops aromatica* Gaertn. f. 的冠層所做的研究顯示，在上冠層chl/N會隨著葉齡而增加而但在下冠層沒有此變化，推測是由於在上冠層，隨著葉齡的增加使得葉齡較大的葉片被新生的葉片所遮蓋產生而產生自我遮蔽 (self-shading)的現象，因此葉片對 N 的分配會從光合作用暗反應的部位轉移到吸收光的部位。推測台灣扁柏葉片的Chl/N在上冠層不同葉齡間的差異是由於成熟葉在冠層較內側而被冠層外側的年輕葉所遮蔽光線所致(圖 9)。



## 8. 結論

台灣扁柏冠層葉片光合作用的表現與葉片所處位置的光環境有很大的關係，在林冠光量穿透率(P%)越高的環境下，葉片的光合作用表現越旺盛，除此之外葉齡也是影響光合作用的重要因子。

以整個樹冠層來看，台灣扁柏每單位葉面積的葉綠素含量( $Chl_{area}$ )不變，顯示每單位葉面吸收光線的能力可能沒有差異。冠層內 P% 較高的環境下每單位葉面積的氮含量( $N_{area}$ )較高且最大光合作用率也較高，顯示葉片的最大光合作用率主要與  $N_{area}$  有關，而氮使用效率在不同的光環境下則沒有差異。台灣扁柏也會改變位在不同冠層位置葉片的形態來影響葉片的葉綠素和氮的分布，以適應不同冠層位置的光環境。以葉片尺度而言，台灣扁柏會藉著改變其葉內氮的分配來適應其所處的光環境。

## 9. 建議

由於目前對台灣扁柏葉片的生長情形並不清楚，對於葉齡的判斷只能依靠葉片在枝條上的相對位置以及外觀來做粗略的區分，若能對台灣扁柏葉片的生命週期近一步的觀察，可幫助我們對台灣扁柏樹冠層的光合作用有更好的了解。

由於本研究只在一個季節進行測量，而在不同的季節，葉片的形態、養分分配以及光合作用可能會有變化，因此將來可對在不同季節上台灣扁柏冠層光合作用的表現作測量，可進一步了解台灣扁柏在不同季節下，其冠層葉片光合作用的表現與適應。

本研究只針對葉綠素以及氮含量做分析，然而光合作用的表現還涉及到許多酵素和其他有關元件的影響，因此對台灣扁柏葉片的養分分配以及光合作用酵素和元件作更進一步的分析，將有助於釐清葉片氮含量在葉內分配情形以及其與光合作用率關係的機制。



## 10. 參考文獻

- 王亞男、劉秀卿、蕭英倫。2005。行道樹水黃皮二氧化碳固定效益之研究。中華林學季刊 38:151-161。
- 杜大治、王亞男、蕭英倫。2003。孟宗竹在不同冠層二氧化碳固定效益之研究。臺大實驗林研究報告 17:187-194。
- 林志偉。2007。鴛鴦湖地區台灣扁柏老齡林及更新林穿落水量之研究。國立東華大學自然資源管理研究所。碩士論文。花蓮。
- 林靖惠、關秉宗、林世宗、俞秋豐。2003。棲蘭山台灣檫樹繁殖枝條葉部性狀之研究。臺大實驗林研究報告 17:25-32。
- 洪儷文。2002。樟樹不同冠層位置之光合作用淨生產力。國立臺灣大學森林學研究所。碩士論文。台北。
- 郭耀綸。2000。南仁山熱帶低地雨林白榕冠層及林下植物的光合作用。台灣林業科學 15:351-363。
- 陳振銘。2003。南臺灣南仁山低地雨林短期植物物候調查與樹冠葉片結構、壽命和動態變化之研究。國立臺灣大學植物學研究所。碩士論文。台北。
- 陳凱欣。2005。鴛鴦湖台灣扁柏森林生物量與冠層結構。國立東華大學自然資源管理研究所。碩士論文。花蓮。
- 陳耀德。2003。鴛鴦湖森林生態系大氣養分輸入之探討。國立東華大學自然資源管理研究所。碩士論文。花蓮。
- 曾桂香。2006。棲蘭山樣區臺灣扁柏森林土壤呼吸之探討。國立東華大學自然資源管理研究所。碩士論文。花蓮。
- 黃昭豪。2007。台灣扁柏森林冠層間之雲霧化學及其沉降量估算。國立東華大學自然資源管理研究所。碩士論文。花蓮。
- 駱月雲。2003。土肉桂不同冠層位置二氧化碳固定效益之研究。國立臺灣大學森林學研究所。碩士論文。台北。
- Aranda, I., F. Pardo, L. Gil and J. A. Pardos. 2004. Anatomical basis of the change in leaf mass per area and nitrogen investment with relative irradiance within the canopy of eight temperate tree species. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 25:187-195.

- Bond, B. J., B. T. Farnsworth, R. A. Coulombe and W. E. Winner. 1999. Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. *Oecologia* 120:183-192.
- Campbell, N. A. and J. B. Reece. 2005. *Biology*. 7 edition. Addison-Wesley, San Francisco, USA.
- Casella, E. and R. Ceulemans. 2002. Spatial distribution of leaf morphological and physiological characteristics in relation to local radiation regime within the canopies of 3-year-old *Populus* clones in coppice culture. *Tree physiology* 22:1277-1288.
- Chang, S.-C., K.-H. Tseng, Y.-J. Hsia, C.-P. Wang and J.-T. Wu. 2008. Soil respiration in a subtropical montane cloud forest in Taiwan. *Agricultural and Forest Meteorology* 148:788-798.
- Chapin III, F. S., P. A. Matson and H. A. Mooney. 2002. Carbon input to terrestrial ecosystems. Pages 97-122 *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Cheng, J. D., L. L. Lin and H. S. Lu. 2002. Influences of forest on water flows from headwater watersheds in Taiwan. *Forest Ecology and Management* 165:11-28.
- Frak, E., X. L. Roux, P. Millard, B. Adam, E. Dreyer, C. Escuit, H. Sinoquet, M. Vandame and C. Varlet-Grancher. 2002. Spatial distribution of leaf nitrogen and photosynthetic capacity within the foliage of individual trees: disentangling the effects of local light quality, leaf irradiance, and transpiration. *Journal of Experimental Botany* 53:2207-2216.
- Frazer, G. W., C. D. Canham and K. P. Lertzman. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University and Institute of Ecosystem Studies, Burnaby, British Columbia, Canada and Millbrook, New York, USA.
- Funk, J. L. and M. T. Lerdau. 2004. Photosynthesis in forest canopies. Pages 335-358 *in*: M. D. Lowman and H. B. Rinker (eds.). *Forest Canopies*. Elsevier Academic Press, Burlington, USA.

- González-Rodríguez, A. M., D. Morales and M. S. Jiménez. 2002. Leaf gas exchange characteristics of a Canarian laurel forest tree species [*Persea indica* (L.) K. Spreng.] under natural conditions. *Journal of Plant Physiology* 159:695-704.
- Han, Q., T. Kawasaki, T. Nakano and Y. Chiba. 2004. Spatial and seasonal variability of temperature responses of biochemical photosynthesis parameters and leaf nitrogen content within a *Pinus densiflora* crown. *Tree physiology* 24:737-744.
- Holbrook, N. M. and C. P. Lund. 1995. Photosynthesis in forest canopies. Pages 411-430 in: M. D. Lowman and N. M. Nakarni (eds.). *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, USA.
- Hubbard, R. M., B. J. Bond, R. S. Senock and M. G. Ryan. 2002. Effects of branch height on leaf gas exchange, branch hydraulic conductance and branch sap flux in open-grown ponderosa pine. *Tree physiology* 22:575-581.
- Iio, A., H. Fukasawa, Y. Nose, S. Kato and Y. Kakubari. 2005. Vertical, horizontal and azimuthal variations in leaf photosynthetic characteristics within a *Fagus crenata* crown in relation to light acclimation. *Tree physiology* 25:533-544.
- Ishida, A., A. Uemura, N. Koike, Y. Matsumoto and A. L. Hoe. 1999. Interactive effects of leaf age and self-shading on leaf structure, photosynthetic capacity and chlorophyll fluorescence in the rain forest tree, *Dryobalanops aromatica*. *Tree physiology* 19:741-747.
- Ishii, H., E. D. Ford, M. E. Boscolo, A. C. Manriquez, M. E. Wilson and T. M. Hinckley. 2002. Variation in specific needle area of old-growth Douglas-fir in relation to needle age, within-crown position and epicormic shoot production. *Tree physiology* 22:31-40.
- Kao, W.-Y. 2006. Photosynthesis Related Characteristics of Upper and Lower Canopy Leaves of *Kandelia obovata*, a Mangrove Species. *Taiwania* 51:181-187.
- Kayama, M., S. Kitaoka, W. Wahg, D. Choi and T. Koike. 2007. Needle longevity, photosynthetic rate and nitrogen concentration of eight spruce taxa planted in northern Japan. *Tree physiology* 27:1585-1593.

- Kitajima, K., S. S. Mulkey, M. Samaniego and S. J. Wright. 2002. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *American Journal of Botany* 89:1925-1932.
- Kull, O. and Ü. Niinemets. 1998. Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. *Functional Ecology* 12:472-479.
- Laisk, A., H. Eichelmann, V. Oja, B. Rasulov, E. Padu, I. Bichele, H. Pettai and O. Kull. 2005. Adjustment of leaf photosynthesis to shade in a natural canopy: rate parameters. *Plant, Cell and Environment* 28:375-388.
- Lambers, H., F. S. Chapin and T. L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Lewis, J. D., R. B. Mckane, D. T. Tingey and P. A. Beedlow. 2000. Vertical gradients in photosynthetic light response within an old-growth Douglas-fir and western hemlock canopy. *Tree physiology* 20:447-456.
- Mariscal, M. J., S. N. Martens, S. L. Ustin, J. Chen, S. B. Weiss and D. A. Roberts. 2004. Light-transmission profiles in an old-growth forest canopy: simulations of photosynthetically active radiation by using spatially explicit radiative transfer models. *Ecosystems* 7:454-467.
- Meir, P., B. Kruijt, M. Broadmeadow, E. Barbosa, O. Kull, F. Carswell, A. Nobre and P. G. Jarvis. 2002. Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area. *Plant, Cell and Environment* 25:343-357.
- Miyaji, K.-I., W. S. d. Silva and P. d. T. Alvim. 1997. Productivity of leaves of a tropical tree, *Theobroma cacao*, grown under shading, in relation to leaf age and light conditions within the canopy. *New Phytol* 137:463-472.
- Niinemets, Ü. 2007. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant Cell and Environment* 30:1052-1071.



- Niinemets, Ü., A. Cescatti and R. Christian. 2004a. Constraints on light interception efficiency due to shoot architecture in broad-leaved *Nothofagus* species. *Tree physiology* 24:617-630.
- Niinemets, Ü., D. S. Ellsworth, A. Lukjanova and M. Tobias. 2001. Site fertility and the morphological and photosynthetic acclimation of *Pinus sylvestris* needles to light. *Tree physiology* 21:1231-1244.
- Niinemets, Ü., O. Kull and J. D. Tenhunen. 1999a. Variability in leaf morphology and chemical composition as a function of canopy light environment in coexisting deciduous trees. *International Journal of Plant Sciences* 160:837-848.
- Niinemets, Ü., V. Oja and O. Kull. 1999b. Shape of leaf photosynthetic electron transport versus temperature response curve is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. *Plant Cell and Environment* 22:1497-1513.
- Niinemets, Ü., J. D. Tenhunen and W. Beyschlag. 2004b. Spatial and age-dependent modifications of photosynthetic capacity in four Mediterranean oak species. *Functional Plant Biology* 31:1179-1193.
- Parker, G., C. Tinoco-Ojanguren, A. Martinez-Yrizar and M. Maass. 2005. Seasonal balance and vertical pattern of photosynthetically active radiation within canopies of a tropical dry deciduous forest ecosystem in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 21:283-295.
- Parker, G. G. 1997. Canopy structure and light environment of an old-growth Douglas-fir/Western Hemlock forest. *Northwest Science* 71:261-270.
- Parker, G. G., M. M. Davis and S. M. Chapotin. 2002. Canopy light transmittance in Douglas-fir-western hemlock stands. *Tree physiology* 22:147-157.
- Poorter, H., S. Pepin, T. Rijkers, Y. d. Jong, J. R. Evans and C. Körner. 2006. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. *Journal of Experimental Botany* 57:355-371.
- Poorter, L., R. Kwant, R. Hernandez, E. Medina and M. J. A. Werger. 2000. Leaf optical properties in Venezuelan cloud forest trees. *Tree physiology* 20:519-526.
- Rosati, A., G. Esparza, T. M. DeJong and R. W. Pearcy. 1999. Influence of canopy light environment and nitrogen availability on leaf photosynthetic characteristics and

- photosynthetic nitrogen-use efficiency of field-grown nectarine trees. *Tree physiology* 19:173-180.
- Ryan, M. G. 2002. Canopy processes research. *Tree physiology* 22:1035-1043.
- Schoettle, A. W. and W. K. Smith. 1999. Interrelationships among light, photosynthesis and nitrogen in the crown of mature *Pinus contorta* ssp. *latifolia*. *Tree physiology* 19:13-22.
- Sellin, A. 2001. Morphological and stomatal responses of Norway spruce foliage to irradiance within a canopy depending on shoot age. *Environmental and Experimental Botany* 45:115-131.
- Tang, Z. M., J. L. Chambers, M. A. Sword and J. P. Barnett. 2003. Seasonal photosynthesis and water relations of juvenile loblolly pine relative to stand density and canopy position. *Trees-Structure and Function* 17:424-430.
- Tissue, D. T., K. L. Griffin, M. H. Turnbull and D. Whitehead. 2005. Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in four tree species in a temperate rainforest dominated by *Dacrydium cupressinum* in New Zealand. *Tree physiology* 25:446-456.
- Turnbull, M. H., D. Whitehead, D. T. Tissue, W. S. F. Schuster, K. J. Brown and K. L. Griffin. 2003. Scaling foliar respiration in two contrasting forest canopies. *Functional Ecology* 17:101-114.
- Warren, C. R. and M. A. Adams. 2001. Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. *Plant, Cell and Environment* 24:597-609.
- White, J. D. and N. A. Scott. 2006. Specific leaf area and nitrogen distribution in New Zealand forests: Species independently respond to intercepted light. *Forest Ecology and Management* 226:319-329.
- Wright, I. J., M. R. Leishman, C. Read and M. Westoby. 2006. Gradients of light availability and leaf traits with leaf age and canopy position in 28 Australian shrubs and trees. *Functional Plant Biology* 33:407-419.
- Zhang, Y., J. M. Chen and J. R. Miller. 2005. Determining digital hemispherical photograph exposure for leaf area index estimation. *Agricultural and Forest Meteorology* 133:166-181.

附表 1 台灣扁柏冠層葉片的光合作用參數

Tree	Aspect	No	Age	Height	R <sub>d</sub>	q <sub>y</sub>	LCP	A <sub>max</sub>
					$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
1	West	1	young	9.8	1.14	0.086	13.25	6.48
1	West	1	mature	9.8	0.37	0.060	6.14	7.33
1	West	1	old	9.8	0.14	0.032	4.18	3.87
1	West	2	young	10	0.98	0.070	14.04	5.35
1	West	2	mature	10	0.28	0.064	4.40	6.39
1	West	2	old	10	0.17	0.055	3.17	4.49
1	West	3	young	12	2.04	0.060	33.82	7.09
1	West	3	mature	12	0.41	0.044	9.43	6.86
1	West	3	young	12	1.76	0.098	18.05	9.56
1	West	3	mature	12	0.45	0.085	5.30	10.13
1	West	3	old	12	0.31	0.055	5.60	4.87
1	West	4	young	11.5	1.56	0.095	16.50	7.19
1	West	4	mature	11.5	0.34	0.061	5.57	8.02
1	West	4	old	11.5	0.35	0.063	5.58	6.12
1	West	6	mature	6.7	0.12	0.055	2.16	3.57
1	West	6	old	6.7	0.33	0.055	6.00	1.55
1	West	7	young	8.5	0.27	0.064	4.30	4.79
1	West	7	mature	8.5	0.21	0.074	2.80	3.95
1	West	7	old	8.5	0.08	0.043	1.89	2.52
3	East	1	mature	6	0.17	0.084	1.96	8.02
3	East	1	old	6	0.15	0.069	2.24	3.79
3	East	2	young	10	2.02	0.096	21.08	8
3	East	2	mature	10	0.16	0.059	2.71	6.06
3	East	2	old	10	0.13	0.055	2.42	4.23
3	East	3	young	10.3	1.75	0.083	21.11	9.28
3	East	3	mature	10.3	0.18	0.056	3.27	7.79
3	East	3	old	10.3	0.36	0.068	5.39	5.52
3	East	4	young	8.5	0.78	0.087	8.94	3.24
3	East	4	mature	8.5	0.15	0.069	2.18	4.42
3	East	4	old	8.5	0.21	0.054	3.94	3.44
3	North	1	young	10.5	1.87	0.086	21.80	9.88
3	North	1	mature	10.5	0.38	0.070	5.51	11.67
3	North	1	old	10.5	0.16	0.045	3.66	5.16
4	North	1	young	7.5	0.10	0.058	1.74	4.96
4	North	1	mature	7.5	0.22	0.076	2.91	5.53

附表 1 台灣扁柏冠層葉片的光合作用參數(續)

Tree	Aspect	No	Age	Height	$R_d$	qy	LCP	$A_{max}$
					$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
4	North	1	old	7.5	0.13	0.059	2.16	2.82
4	West	1	young	6.8	1.02	0.105	9.72	6.65
4	West	1	mature	6.8	0.19	0.065	3.01	3.73
4	West	1	old	6.8	0.16	0.054	2.97	2.97
5	South	1	young	6.4	0.42	0.080	5.17	3.7
5	South	1	mature	6.4	0.23	0.065	3.58	2.83
5	South	1	old	6.4	0.16	0.060	2.64	2.89
5	South	2	young	9.5	1.67	0.083	20.22	8
5	South	2	mature	9.5	0.25	0.087	2.88	8.82
5	South	2	old	9.5	0.41	0.075	5.44	4.79
5	South	3	young	10	1.41	0.083	16.88	6.82
5	South	3	mature	10	0.32	0.077	4.12	9.45
5	South	3	mature	10	0.41	0.100	4.11	10.3
5	South	3	mature	10	0.22	0.097	2.25	10.7
5	South	3	old	10	0.30	0.061	4.95	4.18
5	South	4	young	11.5	2.21	0.094	23.41	9.64
5	South	4	mature	11.5	0.39	0.074	5.28	8.81
5	South	5	young	8.5	0.44	0.091	4.84	6.83
5	South	5	mature	8.5	0.15	0.079	1.91	7.18
5	South	5	old	8.5	0.29	0.072	3.95	3.9
6	East	1	young	11.3	2.13	0.092	23.25	6.58
6	East	1	mature	11.3	0.70	0.072	9.65	9.08
6	North	1	young	11	1.79	0.033	54.21	4.52
6	North	1	mature	11	0.80	0.057	13.96	7
6	North	1	young	11	1.69	0.069	24.50	6.81
6	North	1	mature	11	0.90	0.087	10.34	10.3
6	North	2	young	11	1.15	0.044	26.18	5.24
6	North	2	mature	11	0.33	0.076	4.34	8.88
6	North	3	young	10.3	1.24	0.097	12.77	6.6
6	North	3	mature	10.3	0.29	0.068	4.19	8.1
6	North	3	old	10.3	0.17	0.057	3.06	2.89
6	North	4	young	10	1.28	0.092	13.92	5.92
6	North	4	mature	10	0.18	0.057	3.24	6.51
6	North	4	old	10	0.24	0.052	4.58	4.2
6	North	5	young	6.2	0.11	0.034	3.34	2.45

附表 1 台灣扁柏冠層葉片的光合作用參數(續)

Tree	Aspect	No	Age	Height	$R_d$	qy	LCP	$A_{max}$
					$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
6	North	5	mature	6.2	0.28	0.078	3.56	5.08
6	North	6	young	8.5	0.34	0.075	4.50	4.41
6	North	6	mature	8.5	0.26	0.082	3.19	4.77
6	North	6	old	8.5	0.25	0.054	4.63	3.27
6	North	7	young	8.7	1.31	0.060	21.69	4.03
6	North	7	mature	8.7	0.24	0.087	2.77	7.48
6	North	7	old	8.7	0.19	0.063	3.00	4.23
6	North	2	young	10	0.98	0.066	14.79	
7	West	1	young	10	1.69	0.059	28.74	4.24
7	West	1	mature	10	0.25	0.050	4.90	6.83
7	West	1	old	10	0.32	0.070	4.57	5.13
7	West	2	young	8	0.52	0.075	6.91	5.24
7	West	2	mature	8	0.26	0.066	3.97	5.47
7	West	2	old	8	0.23	0.073	3.11	3.28
9	East	1	young	11.3	2.72	0.080	33.83	10.2
9	East	1	mature	11.3	0.35	0.075	4.70	9.59
9	East	1	old	11.3	0.25	0.072	3.53	6.44
9	East	2	young	11.5	3.23	0.101	32.05	11.37
9	East	2	mature	11.5	0.50	0.088	5.69	11.47
9	East	2	old	11.5	0.30	0.066	4.57	3.98
9	South	1	young	11.5	2.40	0.062	38.71	5.46
9	South	1	mature	11.5	0.46	0.070	6.57	9.59
9	South	1	old	11.5	0.27	0.064	4.30	3.58
9	South	2	young	11.7	1.54	0.051	30.42	4.81
9	South	2	mature	11.7	0.46	0.067	6.85	8.84
9	South	2	mature	11.7	0.49	0.072	6.81	8.92
9	South	3	young	8.5	0.18	0.061	3.00	3.78
9	South	3	mature	8.5	0.07	0.064	1.10	4.22
9	South	3	old	8.5	0.08	0.056	1.36	3.68
9	West	1	young	11.5	2.21	0.077	28.69	6.59
9	West	1	mature	11.5	0.50	0.084	5.99	8.52
9	West	1	old	11.5	0.40	0.041	9.81	4.17
9	West	2	young	8.5	0.25	0.069	3.69	4.26
9	West	2	mature	8.5	0.13	0.085	1.56	8.09
9	West	2	old	8.5	0.24	0.056	4.24	4.6

附表 1 台灣扁柏冠層葉片的光合作用參數(續)

Tree	Aspect	No	Age	Height	$R_d$	$q_y$	LCP	$A_{max}$
					$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photon}$	$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
10	East	1	young	8.5	0.37	0.080	4.63	6.06
10	East	1	mature	8.5	0.19	0.069	2.79	3.89
10	East	1	old	8.5	0.27	0.065	4.12	2.61
10	East	2	young	8	0.41	0.087	4.69	6.03
10	East	2	mature	8	0.35	0.074	4.73	5.42
10	East	2	old	8	0.20	0.061	3.30	3.58
10	East	3	young	10	1.46	0.070	20.79	8.04
10	East	3	mature	10	0.56	0.062	8.93	7.96
10	East	3	old	10	0.20	0.073	2.78	6.61
10	South	1	young	8	0.62	0.079	7.89	5.99
10	South	1	mature	8	0.30	0.056	5.38	5.27
10	South	1	old	8	0.20	0.049	4.12	3.57
10	South	2	young	10	1.06	0.072	14.88	8.08
10	South	2	mature	10	0.48	0.069	7.02	8.52
10	South	2	old	10	0.38	0.059	6.51	3.94

附表 2 台灣扁柏冠層葉片的 LMA、葉綠素含量和氮含量

Tree	Aspect	No	Age	Height	LMA	Chl <sub>mass</sub>	Chl <sub>area</sub>	N <sub>mass</sub>	N <sub>area</sub>
				m	g m <sup>-2</sup>	mg g <sup>-1</sup>	mg m <sup>-2</sup>	mg g <sup>-1</sup>	mg m <sup>-2</sup>
1	West	1	young	9.8	248.8	1.49	371.61	9.02	2.24
1	West	1	mature	9.8	239.5	2.73	654.80	9.58	2.29
1	West	1	old	9.8	298.2	0.91	269.93	6.45	1.92
1	West	2	young	10	213.3	1.88	400.27	9.65	2.06
1	West	2	mature	10	278.7	2.85	794.01	8.85	2.47
1	West	2	old	10	275.6	1.85	509.30	7.72	2.13
1	West	3	young	12	241.6	1.03	248.34	10.42	2.52
1	West	3	mature	12	282.7	2.42	684.25	9.46	2.67
1	West	3	old	12	330.2	1.61	531.52	7.56	2.50
1	West	4	young	11.5	281.5	1.32	372.71	8.16	2.30
1	West	4	mature	11.5	298.9	2.86	855.87	9.25	2.76
1	West	4	old	11.5	332.1	1.59	529.29	7.29	2.42
1	West	6	mature	6.7	181.3	3.23	584.83	8.74	1.58
1	West	6	old	6.7	221.6	0.95	210.05	8.04	1.78
1	West	7	young	8.5	167.5	2.92	488.82	8.92	1.49
1	West	7	mature	8.5	297.9	2.61	776.56	7.94	2.37
1	West	7	old	8.5	209.1	0.74	154.81	6.19	1.29
3	East	1	young	6	144.0	2.90	417.59	9.33	1.34
3	East	1	mature	6	184.2	3.25	599.49	8.89	1.64
3	East	1	old	6	224.4	2.01	451.57	7.54	1.69
3	East	2	young	10	210.1	1.91	401.97	10.45	2.20
3	East	2	mature	10	198.8	2.66	528.04	8.84	1.76

附表 2 台灣扁柏冠層葉片的 LMA、葉綠素含量和氮含量(續)

Tree	Aspect	No	Age	Height	LMA	Chl <sub>mass</sub>	Chl <sub>area</sub>	N <sub>mass</sub>	N <sub>area</sub>
				m	g m <sup>-2</sup>	mg g <sup>-1</sup>	mg m <sup>-2</sup>	mg g <sup>-1</sup>	mg m <sup>-2</sup>
3	East	2	old	10	281.9	2.03	572.47	6.35	1.79
3	East	3	young	10.3	192.6	1.86	358.22	12.23	2.35
3	East	3	mature	10.3	275.0	2.64	725.57	8.66	2.38
3	East	3	old	10.3	278.3	2.36	658.07	7.25	2.02
3	East	4	young	8.5	137.1	2.36	323.67	10.25	1.40
3	East	4	mature	8.5	197.6	2.88	568.59	8.30	1.64
3	East	4	old	8.5	249.8	1.92	480.45	6.16	1.54
3	North	1	young	10.5	206.2	1.79	368.33	12.52	2.58
3	North	1	mature	10.5	201.4	3.24	653.21	9.83	1.98
3	North	1	old	10.5	263.3	2.30	604.60	7.40	1.95
4	North	1	old	7.5	181.3	0.87	158.42	6.46	1.17
4	West	1	young	6.8	160.0	2.54	406.27	9.95	1.59
4	West	1	mature	6.8	239.2	3.19	764.25	8.33	1.99
4	West	1	old	6.8	213.5	2.56	546.60	8.06	1.72
5	South	1	young	6.4	167.7	2.70	451.97	8.11	1.36
5	South	1	mature	6.4	257.1	3.17	814.18	8.32	2.14
5	South	1	mature	6.4	186.7	2.02	376.63	7.58	1.42
5	South	1	old	6.4	169.2	1.31	221.49	7.54	1.28
5	South	2	young	9.5	222.0	1.51	334.92	9.35	2.07
5	South	2	mature	9.5	205.9	3.03	623.89	8.25	1.70
5	South	2	old	9.5	228.4	1.65	448.57	10.65	2.33
5	South	3	young	10	218.4		360.02	6.35	1.79



附表 2 台灣扁柏冠層葉片的 LMA、葉綠素含量和氮含量(續)

Tree	Aspect	No	Age	Height	LMA	Chl <sub>mass</sub>	Chl <sub>area</sub>	N <sub>mass</sub>	N <sub>area</sub>
				m	g m <sup>-2</sup>	mg g <sup>-1</sup>	mg m <sup>-2</sup>	mg g <sup>-1</sup>	mg m <sup>-2</sup>
5	South	3	mature	10	246.2	2.68	660.97	8.97	2.21
5	South	3	old	10	303.9	1.89	575.79	6.93	2.11
5	South	4	young	11.5	209.7	2.31	483.33	11.46	2.40
5	South	4	mature	11.5	276.5	2.82	779.18	8.15	2.25
5	South	5	young	8.5	150.0	2.72	408.55	7.80	1.17
5	South	5	mature	8.5	222.1	2.41	536.09	7.77	1.73
5	South	5	old	8.5	255.1	1.62	414.33	6.40	1.63
6	East	1	young	11.3	270.2	1.25	337.07	8.65	2.34
6	East	1	mature	11.3	231.5	2.14	494.93	8.90	2.06
6	North	1	young	11	279.2	1.34	374.99	8.62	2.41
6	North	1	mature	11	246.0	2.55	628.46	7.85	1.93
6	North	1	young	11	260.5	1.27	331.61	8.50	2.21
6	North	1	mature	11	239.0	2.56	612.76	8.83	2.11
6	North	1	old	11	300.0	0.47	142.42	5.48	1.64
6	North	2	young	11	269.0	1.91	514.78	10.00	2.69
6	North	2	mature	11	234.7	1.73	405.88	8.48	1.99
6	North	3	young	10.3	260.4	1.50	389.77	9.20	2.40
6	North	3	mature	10.3	236.5	2.76	652.92	7.66	1.81
6	North	3	old	10.3	252.5	0.10	24.32	4.48	1.13
6	North	4	young	10	266.4	1.28	342.20	9.60	2.56
6	North	4	mature	10	211.7	2.07	437.94	9.90	2.10
6	North	4	old	10	271.9	1.88	509.90	7.04	1.91

附表 2 台灣扁柏冠層葉片的 LMA、葉綠素含量和氮含量(續)

Tree	Aspect	No	Age	Height	LMA	Chl <sub>mass</sub>	Chl <sub>area</sub>	N <sub>mass</sub>	N <sub>area</sub>
				m	g m <sup>-2</sup>	mg g <sup>-1</sup>	mg m <sup>-2</sup>	mg g <sup>-1</sup>	mg m <sup>-2</sup>
6	North	6	young	8.5	178.9	2.90	519.55	7.89	1.41
6	North	6	mature	8.5	214.2	2.28	489.50	6.89	1.48
6	North	6	old	8.5	220.8	0.33	72.56	6.11	1.35
6	North	7	young	8.7	162.4	2.77	449.10	10.02	1.63
6	North	7	mature	8.7	207.8	2.81	583.34	7.72	1.60
6	North	7	old	8.7	271.3	2.26	612.88	7.21	1.96
6	West	1	young	6	153.2	2.37	363.24	9.47	1.45
6	West	1	mature	6	189.8	2.94	557.89	9.37	1.78
6	West	1	old	6	188.6	0.27	51.08	5.99	1.13
7	West	1	young	10	220.6	2.64	582.67	9.49	2.09
7	West	1	mature	10	238.8	2.64	629.38	8.12	1.94
7	West	1	old	10	310.1	0.09	29.09	4.11	1.27
7	West	2	young	8	185.7	2.90	538.89	5.96	1.11
7	West	2	mature	8	236.1	2.73	643.85	7.86	1.86
9	East	1	young	11.3	264.2	1.54	407.87	9.66	2.55
9	East	1	mature	11.3	270.0	1.95	525.82	8.41	2.27
9	East	1	old	11.3	243.3	1.51	366.82	6.12	1.49
9	East	2	young	11.5	241.4	2.01	485.52	9.99	2.41
9	East	2	mature	11.5	283.8	2.66	754.57	8.15	2.31
9	East	2	old	11.5	342.7	1.55	532.64	6.58	2.25
9	South	1	young	11.5	229.5	1.29	297.14	10.35	2.37
9	South	1	mature	11.5	207.4	2.70	560.80	10.55	2.19

附表 2 台灣扁柏冠層葉片的 LMA、葉綠素含量和氮含量(續)

Tree	Aspect	No	Age	Height	LMA	Chl <sub>mass</sub>	Chl <sub>area</sub>	N <sub>mass</sub>	N <sub>area</sub>
				m	g m <sup>-2</sup>	mg g <sup>-1</sup>	mg m <sup>-2</sup>	mg g <sup>-1</sup>	mg m <sup>-2</sup>
9	South	1	old	11.5	253.6	0.16	41.37	4.58	1.16
9	South	2	young	11.7	245.9	1.37	336.56	9.83	2.42
9	South	2	mature	11.7	279.3	2.12	592.61	8.05	2.25
9	South	2	old	11.7	312.4	0.60	186.30	5.00	1.56
9	South	3	young	8.5	139.7	3.34	465.88	9.30	1.30
9	South	3	mature	8.5	196.1	2.26	444.08	8.01	1.57
9	South	3	old	8.5	265.7	0.53	140.36	6.28	1.67
9	West	1	young	11.5	265.2	1.18	312.26	8.32	2.21
9	West	1	mature	11.5	281.0	2.40	673.95	8.05	2.26
9	West	1	old	11.5	300.4	1.80	541.44	7.23	2.17
9	West	2	young	8.5	176.6	2.39	422.47	8.35	1.47
9	West	2	mature	8.5	217.4	2.50	543.76	7.93	1.73
9	West	2	old	8.5	264.8	1.99	527.70	6.70	1.77
10	East	1	young	8.5	221.0	1.90	420.55	8.86	1.96
10	East	1	mature	8.5	260.5	1.99	518.02	7.37	1.92
10	East	1	old	8.5	216.4	0.11	23.01	5.11	1.11
10	East	2	young	8	148.2	3.18	471.95	9.50	1.41
10	East	2	mature	8	182.4	3.38	616.18	8.51	1.55
10	East	2	old	8	287.1	1.77	507.28	7.16	2.06
10	East	3	young	10	209.7	2.46	516.97	10.69	2.24
10	East	3	mature	10	284.0	2.20	625.11	7.56	2.15
10	East	3	old	10	322.6	1.72	554.11	6.71	2.17

附表 2 台灣扁柏冠層葉片的 LMA、葉綠素含量和氮含量(續)

Tree	Aspect	No	Age	Height	LMA	Chl <sub>mass</sub>	Chl <sub>area</sub>	N <sub>mass</sub>	N <sub>area</sub>
				m	g m <sup>-2</sup>	mg g <sup>-1</sup>	mg m <sup>-2</sup>	mg g <sup>-1</sup>	mg m <sup>-2</sup>
10	South	1	young	8	144.1	3.32	478.18	9.27	1.34
10	South	1	old	8	238.6	2.14	510.87	8.22	1.94
10	South	2	young	10	239.5	1.28	306.55	7.98	1.90
10	South	2	mature	10	292.6	2.50	730.33	10.67	2.55
10	South	2	old	10	295.5	0.17	50.92	7.42	2.17
11	East	2	young	8.5	201.9	2.06	415.51	4.71	1.39
11	East	2	mature	8.5	222.0	2.91	645.55	8.47	1.71
11	East	2	old	8.5	245.5	2.11	517.34	9.28	2.06

附表 3 台灣扁柏冠層葉片理論上可接收到的 PPF<sub>D</sub> 和該處理論上的林冠光量穿透率(P%)。

Tree	Aspect	No	Age	Height	PPFD	P%
				m	mol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	%
1	West	1	young	9.8	8.01	38.94
1	West	1	mature	9.8	8.01	38.94
1	West	1	old	9.8	3.83	18.6
1	West	2	young	10	6.79	33.03
1	West	2	mature	10	6.42	31.2
1	West	2	old	10	2.99	14.55
1	West	3	young	12	13.71	66.66
1	West	3	mature	12	11.97	58.18
1	West	3	old	12	4.42	21.48
1	West	4	young	11.5	12.74	61.91
1	West	4	mature	11.5	8.20	39.85
1	West	4	old	11.5	2.65	12.87
1	West	7	young	8.5	1.51	7.33
1	West	7	mature	8.5	3.49	16.95
1	West	7	old	8.5	1.67	8.14
3	East	1	young	6	1.81	8.79
3	East	1	mature	6	1.58	7.67
3	East	1	old	6	0.96	4.67
3	East	2	young	10	11.64	56.57
3	East	2	mature	10	2.27	11.05
3	East	2	old	10	1.11	5.38
3	East	3	young	10.3	10.89	52.96
3	East	3	mature	10.3	3.44	16.75
3	East	3	old	10.3	1.37	6.66
3	East	4	young	8.5	0.66	3.22
3	East	4	mature	8.5	0.59	2.89
3	East	4	old	8.5	1.46	7.11
3	North	1	young	10.5	12.96	63
3	North	1	mature	10.5	9.03	43.92
3	North	1	old	10.5	3.86	18.79
4	North	1	young	7.5	1.66	8.06
4	North	1	mature	7.5	1.49	7.24
4	North	1	old	7.5	0.68	3.28
4	West	1	young	6.8	2.92	14.18
4	West	1	mature	6.8	2.93	14.26

附表 3 台灣扁柏冠層葉片理論上可接收到的 PPFD 和該處理論上的林冠光量穿透率(P%)(續)。

Tree	Aspect	No	Age	Height	PPFD	P%
				m	mol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	%
4	West	1	old	6.8	1.42	6.92
5	South	2	young	9.5	8.78	42.68
5	South	2	mature	9.5	2.10	10.22
5	South	2	old	9.5	2.76	13.44
5	South	3	young	10	8.83	42.93
5	South	3	mature	10	2.86	13.89
5	South	3	old	10	2.58	12.54
5	South	4	young	11.5	14.88	72.36
5	South	4	mature	11.5	13.92	67.66
5	South	5	young	8.5	3.69	17.93
5	South	5	mature	8.5	4.14	20.12
5	South	5	old	8.5	0.98	4.74
6	East	1	young	11.3	15.56	75.67
6	East	1	mature	11.3	13.53	65.8
6	North	1	young	11	17.10	83.13
6	North	1	mature	11	5.94	28.88
6	North	2	young	11	15.69	76.28
6	North	2	mature	11	12.21	59.35
6	North	3	young	10.3	6.14	29.87
6	North	3	mature	10.3	3.95	19.18
6	North	3	old	10.3	1.80	8.77
6	North	4	young	10	9.01	43.78
6	North	4	mature	10	8.25	40.13
6	North	4	old	10	2.53	12.28
6	North	7	young	8.7	6.20	30.15
6	North	7	mature	8.7	3.16	15.36
6	North	7	old	8.7	1.95	9.5
7	West	1	young	10	9.73	47.29
7	West	1	mature	10	5.45	26.47
7	West	1	old	10	1.39	6.75
7	West	2	young	8	1.94	9.43
7	West	2	mature	8	0.93	4.53
7	West	2	old	8	0.57	2.75
9	East	1	young	11.3	16.07	78.13
9	East	1	mature	11.3	13.47	65.49
9	East	1	old	11.3	10.78	52.41

附表 3 台灣扁柏冠層葉片理論上可接收到的 PPFD 和該處理論上的林冠光量穿透率(P%)(續)。

Tree	Aspect	No	Age	Height	PPFD	P%
				m	mol m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	%
9	East	2	young	11.5	11.77	57.23
9	East	2	mature	11.5	7.51	36.5
9	East	2	old	11.5	3.64	17.71
9	South	1	young	11.5	16.18	78.64
9	South	1	mature	11.5	2.20	10.68
9	South	1	old	11.5	4.34	21.12
9	South	2	young	11.7	16.18	78.65
9	South	2	mature	11.7	12.21	59.37
9	South	3	young	8.5	2.90	14.1
9	South	3	mature	8.5	3.03	14.74
9	South	3	old	8.5	1.89	9.17
9	West	1	young	11.5	7.06	34.34
9	West	1	mature	11.5	11.24	54.66
9	West	1	old	11.5	6.38	31
9	West	2	young	8.5	2.36	11.47
9	West	2	mature	8.5	2.61	12.71
9	West	2	old	8.5	2.60	12.64
10	East	1	young	8.5	2.57	12.52
10	East	1	mature	8.5	2.61	12.7
10	East	1	old	8.5	2.59	12.57
10	East	2	young	8	1.44	7
10	East	2	mature	8	1.14	5.55
10	East	2	old	8	1.49	7.27
10	East	3	young	10	10.20	49.59
10	East	3	mature	10	6.36	30.92
10	East	3	old	10	2.27	11.05
10	South	1	young	8	2.26	11.01
10	South	1	mature	8	1.81	8.8
10	South	1	old	8	0.92	4.47
10	South	2	young	10	10.73	52.16
10	South	2	mature	10	7.33	35.63
10	South	2	old	10	2.46	11.97