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 Shih-Chieh Chang

鴛鴦湖地區台灣扁柏樹液流動之探討 Sap flow measurements of *Chamaecyparis obtusa* var. *formosana* in Yuanyang Lake region



研究生:陳俐如 Li-Ju Chen

中華民國九十四年七月

謝誌

在東部求學的兩年,一轉眼過去了……我想,我會永遠記得花蓮的美、鴛鴦湖的美。

由於儀器採買的問題,使我的論文進度一度陷入膠著,感謝張老師不斷的鼓勵,讓 我重拾起衝勁,在許許多多的挫折下,仍然有勇氣繼續走下去,老師~真的謝謝你!跟 著您兩年,從您身上所學到對於一件事的熱誠與執著,是我在知識之外最大的收穫。

感謝王立志老師、王巧萍老師及夏禹九老師對我論文的建議與與指正,還有陳紫娥 老師、吳海音老師在專討時給我的另類刺激與思考。感謝行政院退輔會森林保育處對研 究樣區的維護及協助,讓我的實驗能更順利的進行。

實驗室的伙伴們,謝謝你們給我的打氣與幫助,透過大家的合作,所有的資料才能 一點一點的收集起來。大家一起在野外工作的日子,雖然辛苦,但是卻很充實、快樂。 謝謝耀德幫我找 paper,敏如於百忙之中幫我算沈降量,昭豪幫我一起在天寒地凍中爬 上爬下、架設儀器,桂香適時當我的心靈導師,慧君不時提供冷笑話逗我開心,還有哲 明、勻謙、青峯、振華、凱欣、美娟、意婷、志偉、子弘,有了你們,讓我的記憶裡多 了很多歡笑與活力,這會是很快樂的一段回憶。還有一起去泡溫泉、看日出、看螢火蟲 的班上同學們,在 msn 上給我打氣的彥彰、小武、皇奇,陪著我一起哭、一起笑的開元, 我真的覺得自己很幸福,我很珍惜,謝謝~

最後感謝親愛的爸爸、媽媽、伶伶、妏妏給予我在物質上及精神上的支持,讓我可 以全心投入、勇敢向前。謝謝舅舅、阿姨當初的鼓勵與支持,讓我可以開心的來唸書。 親愛的外公,小如畢業了,你看到了嗎?還有總是願意聽我抱怨,在我無聊、難過時適 時出現的朋友們,謝謝所有有形無形中幫助過我的大家。

Abstract

Granier's probe (Granier, 1985) is one kind of the instruments that is widely used to measure the sap flow of woody plants. It determines the sap flux density by the temperature difference between the two needles inserted in the sapwood of stem. But there are some problems which will influence the measurements, including the tree stem temperature gradient, the distance between the heated and the reference needle, and the method of deciding the daily maximum voltage.

The objectives of this study were : (1) determination of the temperature gradient existing in the tree stem and its influence on the sap flux density; (2) determination of the suitability of the distance between the two needles; (3) calculation of sap flux density using different methods in determining daily maximum voltage; and (4) understanding of the relationship between sap flow and the affecting factors.

The results showed that when taking into account the tree stem temperature gradient, the sap flux density will reduce 30%, which equals to a 33% decrease in stand transpiration. The use of local maxima method to decide the daily maximum voltage will result in a higher sap flux density by 11%. The quantity of the transpiration of the stand will increase 10%. The distance between the two needles (10 cm) is suitable that the heat transmitted by the upper needle will not disturb the reference needle. Sap flux density was mainly influenced by total radiation, while vapor pressure deficit showed weak effects on sap flux density. The occurrence of fog cloud strongly reduce the sap flux density.

Key words : Granier's probe, sap flow, temperature gradient, transpiration

摘要

植物體藉由進行蒸散作用,可達成自身與外界的能量、水分及養分交換。Granier 樹液探針(Granier, 1985)是最常被用來量測樹液流動的儀器之一,其原理是靠著上下 兩探針所感應到的溫度差值大小來判斷樹液流動的快慢情形,然原存在於植物體之樹幹 背景溫度梯度、探針被加熱端與探測端之距離,及將電壓值量化成流速時決定每日最大 電壓值的方法,皆會影響樹液流速的量測結果。故本研究使用改良Granier之樹液探針, 欲探討:(1)存在於兩探針之樹幹背景溫度梯度情形,並估算其對樹液流量所造成的 差異;(2)設立實驗組,確認對探針所導入之熱量,是否因兩探針距離過近而影響了 另一探針之探測;(3)使用不同之最大電壓值決定方法來計算流速;及(4)探討樹液 流速與環境因子間的關係。結果顯示:考量樹幹背景溫度梯度可修正原本對樹液流速的 高估,平均單株植物最多可降低約 30%的流速,推估至總林分蒸散量,則為減少約 33 %的蒸散量。而使用局部最大值法來決定每日最大電壓值,可修正原本對樹液流速的低 估,平均單株植物約可增加 11%的流速,推估至總林分蒸散量,則為增加約 10%的蒸 散量。目前所安裝之兩探針距離(10cm)適當,樹幹所導入之熱量並不影響探測端。樹 液流速主要受日輻射之影響較大,飽和水蒸氣壓差的影響微弱,雲霧的出現會使樹液流

關鍵字:Granier 樹液探針、樹液流、溫度梯度、蒸散

目錄

1.	前言	• • • • • • • •		. 1
	1.1	植物	1體內之水分運輸	. 2
	1.2	以楂	按探針推估植物蒸散量	.4
	1.3	影響	『蒸散作用之因子	. 9
	1.4	鴛鴦	高湖地區蒸散作用之研究現況	12
	1.5	研究	5目的	12
2.	材料	與方	7法	13
	2.1	樣區	2概述	13
	2.2	様木	基本資料	14
	2.3	氣象	及環境因子	17
	2.4	S-Ty	ype 樹液探針	17
	2.4.1	l	樹幹背景溫度梯度對量測樹液流動之影響	17
	2.4.2	2	最大電壓值決定對量測樹液流動之影響	18
	2.4.3	3	林分蒸散量之計算	19
	2.4.4	1	探針被加熱端與探測端之距離確認	20
3.	結果			21
	3.1	樣樁	J基本特徵資料	21
	3.2	氣象	、資料	23
	3.2.1	l	大氣溫度與土壤溫度	24
	3.2.2	2	相對濕度	25
	3.2.3	3	日輻射	27
	3.2.4	1	降雨	28
	3.2.5	5	風速	29
	3.2.6	5	土壤濕度	29
	3.2.7	7	雲霧	30
	3.3	S-Ty	ype 樹液探針	31
	3.3.1	l	樹幹背景溫度梯度	31

	3.3.2	2 最大電壓值決定	38
	3.3.3	3 探針被加熱端與探測端之距離	12
	3.4	樹液流動4	13
	3.4.1	1 單株植物之樹液流速、流量關係	13
	3.4.2	2 樹液流速與環境因子間的關係	17
4.	討論	j	53
	4.1	S-Type 樹液探針	53
	4.2	G-Type 與 S-Type 之比較	55
	4.3	最大電壓值決定之影響	57
	4.4	樹液流速、流量與林分蒸散量的變異	58
	4.5	影響樹液流動之因子	50
	4.6	以樹液流法計算冠層氣孔導度	53
5.	結論	j	70
6.	參考	テ文獻	71

圖目錄

啚	1. 水文循環示意圖。	2
圖	2. 樹幹主要組織構造關係圖。	3
圖	3. 葉片解剖構造示意圖。	4
圖	4. G-TYPE 樹液探針示意圖。	8
圖	5. 改良式樹液探針(S-TYPE)示意圖。	9
圖	6. 樣區位置圖。	14
圖	7. 邊材面積計算示意圖。	15
圖	8. 冠幅測定示意圖。	16
圖	9. 改良式樹液探針(S-TYPE)。	18
圖	10. 局部最大值法(LOCAL MAXIMA)。	19
置	11. 台灣扁柏胸高直徑與邊材面積關係圖。	21
圖	12. 台灣扁柏周徑與樹高關係圖。	22
置	13. 台灣扁柏周徑與冠幅關係圖。	23
置	14.2005/04/02 ~ 2005/04/21 之日均溫變化趨勢圖。	24
圖	15.2005/04/02 ~ 2005/04/21 土壤溫度變化趨勢圖。	25
圖	16.2005/04/02 ~ 2005/04/21 相對濕度變化趨勢圖。	26
圖	17. 相對濕度日變化。	26
圖	18. 相對濕度日變化。	27
圖	19.2005/04/02 ~ 2005/04/21 之日輻射與雲霧出現時數關係變化趨勢圖。	
圖	20.2005/04/02 ~ 2005/04/21 之降雨量變化趨勢圖。	
圖	21.2005/04/02 ~ 2005/04/21 之日平均風速變化趨勢圖。	29
圖	22.2005/04/02 ~ 2005/04/21 礦質層與有機層之土壤濕度變化趨勢圖。	30
圖	23.2005/04/02 ~ 2005/04/21 雲霧出現時間與沈降量關係圖。	31
圖	24. 台灣扁柏樹幹背景溫度梯度於左右兩探測探針之變化趨勢圖。	32
圖	25. 樹幹背景溫度梯度之晝夜變化圖。	33
圖	 樹幹背景溫度梯度之晝夜變化圖。 	34
圖	27. 單株台灣扁柏樹幹背景溫度梯度對樹液流速之影響。	35

圖	28. 樹幹背景溫度梯度對單株台灣扁柏樹液流量之影響。	. 36
圖	29. 台灣扁柏樹幹背景溫度梯度對全林分蒸散量之影響。	. 38
圖	30. 最大電壓值決定方式對樹液流速之影響。	. 39
圖	31. 最大電壓值決定方式對單株台灣扁柏樹液流量之影響。	. 40
圖	32. 最大電壓值決定方式對全林分蒸散量之影響。	. 41
圖	33. 台灣扁柏樹液流速之趨勢圖。	. 43
圖	34. 單株台灣扁柏之日樹液流量圖。	. 44
圖	35. 周徑、邊材面積、樹高、葉面積、冠幅與樹液流速關係圖。	. 45
圖	36. 周徑、邊材面積、樹高、葉面積、冠幅與樹液流量關係圖。	. 46
圖	37. 樹液流速之晝夜變化趨勢圖。	. 48
圖	38. 2005/04/02 ~ 2005/04/21 各日上午9時 ~ 下午2時之總日輻射量與9棵樣	樹
	之平均樹液流速關係圖。	. 49
圖	39.2005/04/02 ~ 2005/04/21 各日上午9 時 ~ 下午2 時之平均飽和水蒸氣壓差到	與9
	棵樣樹之平均樹液流速關係圖。	. 50
圖	40. 日輻射與樹液流速關係圖。	. 51
圖	41.2005/04/02 ~2005/04/21 (除 2005/04/17 以外)中午 12 時至下午 4 時之雲霧流	七降
	量與樹液流速關係圖。	. 52
圖	42. 樹幹不同方位之背景溫度梯度畫夜變化趨勢圖。	. 54
圖	43.2005/04/02 ~ 2005/04/21 各日最高與最低樹幹背景溫度梯度變化趨勢圖。	. 54
圖	44. 土壤溫度與樹幹背景溫度梯度畫夜變化趨勢圖。	. 56
圖	45. G-TYPE 與 S-TYPE 樹液探針晴天流速趨勢圖。	. 56
圖	46. G-TYPE 與 S-TYPE 樹液探針陰天流速趨勢圖。	. 57
圖	47. 各樣樹於 2005/04/02 ~ 2005/04/21 每日電壓最大值之時間分佈圖。	. 58
圖	48.2005/04/02 ~ 2005/04/21 樣區全林分蒸散量。	. 59
圖	49. 土壤含水量與樹液流速關係圖。	. 60
圖	50. 日輻射與樹液流速關係圖。	. 62
圖	51. 周徑、木質部、樹高、葉面積、冠幅與冠層氣孔導度關係圖。	. 65
圖	52. 冠層氣孔導度與樹液流速畫夜變化圖。	. 66
圖	53. 冠層氣孔導度與樹液流速畫夜變化圖。	. 66
圖	54. 冠層氣孔導度、飽和水蒸氣壓差與日輻射之晴天晝夜變化圖。	. 68

圖	55.	冠層氣孔導度、飽和水蒸氣壓差與日輻射之陰天晝夜變化圖。	59
圖	56.	每日最大之冠層氣孔導度、飽和水蒸氣壓差及日輻射關係圖。	59

表目錄

表	1.	本研究取樣樹木之各周徑大小。1	5
表	2.	樣樹基本調查資料。2	3
表	3.	台灣扁柏位於兩探針間之最大、最小樹幹背景溫度梯度。	3
表	4.	將台灣扁柏樹幹背景溫度梯度納入考量後,蒸散量與各基本特徵之關係式。3	7
表	5.	不考慮台灣扁柏樹幹背景溫度梯度,蒸散量與各基本特徵之關係。	7
表	6.	使用局部最大電壓值決定法,總蒸散量與各基本特徵之關係。4	1
表	7.	使用每日最大電壓值決定法,總蒸散量與各基本特徵之關係。4	1
表	8.	不同熱量之輸入,探針於研究期間所出現之最大電壓值。4	2
表	9.	G-TYPE 與 S-TYPE 於晴天、陰天單株台灣扁柏樹液流量之估算差異。5	7

1. 前言

自工業革命以來,由於人類對於能源使用方式的改變,因而產生大量的溫室氣 體,過量的溫室氣體使氣候發生了改變,間接使得水文循環的狀況受到影響。全球水文 循環(圖 1)是水自海洋水面蒸發升入空中,隨大氣氣團運行,在適當的條件下,水蒸 氣凝結成雲,然後再由雲轉變成降水,降水落於地面後,會以各種形式分散。有一部分 的水會沿其流路經由土壤表面流入河渠中,其餘部分則滲入較深的地層中成為地下水, 然因地心引力的作用,地表的河渠水流及地下水流,最終皆會流入海洋中(Linesley et al., 2000),而在另一部分,有相當多比例的地表水與地下水在注入海洋前便會經由河川、 裸露土壤及植物表面液態水的「蒸發作用」(evaporation),及透過植物根系吸收,由 葉表面氣孔的「蒸散作用」(transpiration)返回大氣中(李光敦,2003)。

在水分重返大氣的途中,會適度的帶走一部分熱能,可調節陸地的氣溫。而森林 面積占全球陸地面積的 20%~40%¹,故森林對於緩和氣候的驟變,扮演了舉足輕重的 角色(Granier et al., 2000)。對於森林生態系而言,透過植物之蒸散作用,可將水及能 量帶離森林生態系,進一步促成生態系的能量及物質之循環。植物體也得以藉由進行蒸 散作用,達成自身與外界的能量、養分交換。故觀察一個森林生態系之蒸散作用,對於 瞭解森林本身能量與物質循環,甚至全球水文循環狀況而言,都是一個重要的課題。

樹液探針是最常於森林中被用來推估蒸散量的工具之一,對於鴛鴦湖地區森林生 態系之蒸散作用,已使用樹液探針監測而有初步的瞭解,然使用的過程中,有許多有待 修正的不確定誤差(羅勻謙,2004)。故本研究使用改良之樹液探針,修正前人所忽略 之誤差,並觀察重新計算出之樹液流速與環境因子間的關係。

¹ <u>http://www.kepu.com.cn/big5/earth/environment/globe/200205280269.html</u>,中國科普博覽。2005/4/13。



圖 1. 水文循環示意圖。蒸散與蒸發作用是水文循環中水返回大氣層的重要路徑(李光 敦,2003)。

1.1 植物體內之水分運輸

植物的蒸散作用主要是水分經由植物木質部進入大氣的一種蒸發現象。整個過程 包含植物自根部由土壤中吸收水分,再藉植物體之木質部由根部、莖部傳遞至樹葉到達 葉面的氣孔(stomata),在此處蒸發成水氣後,最後以水蒸氣的狀態擴散進入周遭空氣 中(李光敦,2003)。植物的蒸散作用中,有90~95%的水分是由葉片的氣孔散失(stomatal transpiration),而其餘的5~10%則是由角質層蒸散(cuticular transpiration)。植物自 根部所吸收的水,只有低於5%的量被利用於植物的生長與生化反應,其餘均穿過植物 因蒸散而散失(Hopkins, 1999)。

樹幹主要由幾個部分所組成:樹皮(bark)、韌皮部(phloem)、形成層(cambium) 及木質部(xylem)(圖 2),而木質部是植物用以輸送水分的組織。隨著植物生長、 成熟,木質部會由內部乾燥,逐漸不再參與對於水分的傳輸(Sevanto, 2003)。位於木 質部的細胞逐漸失去功能,樹脂、樹膠、油脂等便會充塞其間使其硬化,故其質地較硬, 色澤較深,稱為心材(heartwood),其直徑會因樹齡增長、樹幹增粗而加大,也是樹木 主要的支持力來源。而較外層尚可傳導水分,則稱為邊材(sapwood)。



圖 2. 樹幹主要組織構造關係圖。樹幹主要由樹皮(bark)、韌皮部(phloem)、形成 層(cambium)及木質部(xylem)幾個部分所組成,木質部是植物用以輸送水 分的組織(Sevanto, 2003)。

植物氣孔可謂植物行蒸散作用之「大門」,一般葉片表面披覆多層的蠟,稱為 角皮層(cuticles),而其中有小孔穿插其中,此即為氣孔,每個氣孔都由一對保衛細胞 (guard cell)包圍,而保衛細胞由鄰近的表皮細胞支持,位於葉片的氣室上(圖 3) (Hetherington and Woodward, 2003)。保衛細胞藉改變形狀使兩細胞間的距離增大或縮 小來控制氣孔的直徑,操縱著氣孔的大小。當保衛細胞吸水後會因膨壓變大而膨脹;反 之,當細胞脫水時則會因萎縮而使兩細胞間的空隙變小,甚至關閉。藉由膨壓的改變而 導致氣孔開關,保衛細胞中的離子選擇通道(ion selective channels)扮演了重要的角色。 當細胞膜勢能(membrane potential)為負時,通道會打開,使鉀離子進入,即保衛細胞 吸收鉀離子,使水勢降低,此時水分便經滲透作用進入保衛細胞。而當保衛細胞排出鉀 離子並導致滲透性水分喪失時,則氣孔會關閉(Lambers et al., 1998)。氣孔會因植物體 本身之個別特性、生長狀況或受環境因子的影響而有不同的傳導能力(Hanan et al., 1997)。氣孔的主要功能,除了避免植物體內水分過度流失外,還有另一個重要的功能, 就是可允許二氧化碳進入葉片以進行光合作用(Jones, 1992)。在一般的狀況下,植物 會增加自身的氣孔導度以增加二氧化碳的吸收能力與生產力,然同時卻會使水分散失, 倘若處於乾旱條件下,植物體便會面臨缺水的危機(Cochard et al., 1996),氣孔隨環境 改變,來使單位葉面積的蒸散量改變,以維持葉內環境恆定(Ewers et al., 2001a),對 於植物體本身的生存,扮演著重要的角色,氣孔隨時綜合利用各種內在需要及外在刺激 來協調光合作用與蒸散作用的兩難狀況。



圖 3. 葉片解剖構造示意圖。氣孔位於葉表面,兩邊由保衛細胞控制其開闔的大小 (Hopkins, 1999)。

1.2 以樹液探針推估植物蒸散量

水分於植物體木質部的流動,一般稱為樹液流(sap flow)。植物行蒸散作用的 過程中,將水份由植物根部吸收,再藉由木質部的傳遞,最後到達葉面氣孔而蒸散至大 氣中。利用於植物體之木質部所測得的樹液流速(sap flux density),配合對邊材面積 的測定,可估計總樹液流量,瞭解植物體內水分流動的情形,進而推估植物體總蒸散之 水量。而在森林生態系中,使用樹液探針的方式,再將單株植物之蒸散量上推至樹冠層, 可清楚的瞭解樹冠層上方水分傳輸的情形(Köstner *et al.*, 1998b)。

在森林生態系對於蒸散作用的研究中,Granier 樹液探針是很常被使用的儀器之 - (Granier *et al.*, 1996a; Wullschleger *et al.*, 2000; Ewers *et al.*, 2001b; Bernier *et al.*, 2002),樹液探針的使用,並不會因地勢或空間的變異而受到侷限(Wilson *et al.*, 2001)。 Granier 樹液探針是在 1985 年由 Granier 所發展的(Granier, 1987),是一種使用固定功率加熱,利用樹液流動會造成熱量的消耗,因而使得溫度發生改變,再藉由所測得溫度的變化(溫度差),來瞭解樹液流動的情形。Granier 所發展的樹液探針(以下皆稱 G-Type) 是一種最簡單的技術(Köstner *et al.*, 1996),因其方便、所需的能源低、可信度高、價格經濟,故一直大量的被使用於對森林植物蒸散作用的相關實驗中(Andrade *et al.*, 1998; Braun and Schmid, 1999)。

G-Type 是由兩探針所組成(圖 4),主要是利用熱電偶絲於不同溫度下會產生 不同電壓的特性。探針呈長圓柱狀,一般長約 2cm,直徑約為 0.2cm,兩探針皆含特定 長度之熱電偶絲,上端之探針亦含有加熱絲,會被一固定功率供應的熱量不斷加熱。儀 器操作時,是將兩探針於一上一下的相對位置,垂直插入植物之木質部,上下之垂直距 離為 10~15cm,由上端探針之加熱絲所導入固定功率加熱,所以加熱絲所導入的熱量 是固定的,但當樹液流速快時,可帶走較多導入之熱量,故此時溫度較低,因此可讀到 較小的電壓訊號值;反之,當樹液流速變慢時,可帶走的熱量少,溫度較高,便可以讀 到較大的電壓訊號值,上下探針間會因單位時間內樹液流速的不同而測到不同的電壓 值,透過焦爾定律與被加熱端附近之熱平衡可推得(洪志凱,2004):

$$P = \frac{W}{t} = \frac{I^2 Rt}{t} = I^2 R = h \cdot s \cdot \Delta t(u)$$
公式1

P為電功率 (J/s)

W為電能 (J)

t 為時間 (s)

I 為電流 (A)

R為被加熱端探針上加熱絲之電阻 (\Omega)

h為熱傳導係數 (J/cm³)

s為探針外圍之面積 (cm²)

 $\Delta t(u)$ 為單位 t 時間之樹液流速 (cm³/cm².s)

又假設熱傳導係數與樹液流速之關係為:

ho為樹液流速為零時之熱傳導係數,

 α , β 為實驗求得的關係係數

因被加熱端之加熱功率固定,由公式1知:

$$\frac{h}{h_0} = \frac{\Delta t(0)}{\Delta t(u)}$$
 $\therefore 3$

带回公式2,可推得樹液流速與溫度變化之關係:

$$u = \sqrt[\beta]{\left(\frac{h}{h_0} - 1\right) \cdot \frac{1}{\alpha}} = \sqrt[\beta]{\left(\frac{\Delta t(0)}{\Delta t(u)} - 1\right) \cdot \frac{1}{\alpha}} = \sqrt[\beta]{K \cdot \frac{1}{\alpha}}$$

將其中的 $\frac{\Delta t(0)}{\Delta t(u)}$ -1 視為一「熱的傳導參數 K (dimensional parameter)」,而由於熱電 偶絲對於溫度反應之特性,又當樹液不流動時(流速為零,即上式中之 $\Delta t(0)$),所輸 入樹幹之熱量僅會藉由傳導的方式慢慢散失,故此時可得一最大之電壓值,熱傳導參數 可由讀到之電壓值帶入下式得:

$$K = \frac{\Delta t(0)}{\Delta t(u)} - 1 = \frac{\Delta V_{\max} - \Delta V_u}{\Delta V_u}$$
 $\&$ $\&$

ΔV_{max} 為樹液流速等於零時之電壓差

 ΔV_{μ} 為兩探針各時刻所測得之電壓差

而 Granier (1985) 建議,樹液流速u (cm³/cm².s) 與熱的傳導參數關係為:

$$u = 0.0119 \cdot K^{1.231}$$
 公式 5

然在這樣的原理下,卻出現了些問題。首先,為計算所需的熱傳導參數 K,在一般的使用中,需於每天找尋一個電壓最大值 ΔV_{max} 當作基準點以進行計算,帶入運算之後,此時刻之樹液流速將為零,即此時刻樹液是完全不流動的。但許多文獻指出:在大部分的情況下,蒸散作用仍會於夜晚或黎明前發生(Granier, 1987),這與植物種類及當地環境、氣候有極大的關係。而由本實驗室一直以來於樣區所做的各種氣候監測指出,本樣區夜晚常因地形而吹山風(北風),此會帶來能量,使樹液仍繼續流動(羅勻謙,2004),故以往在使用樹液探針時,會於破曉前強制定出一電壓最大值 ΔV_{max} ,但與實際情形作對照,每天皆應不會有樹液完全不流動的時刻,之前假設下的計算值,應 會低估了植物所能蒸散的總水量。而 Saugier *et al.* (1997)於一使用將樹枝包覆(branch bag)、G-Type 測樹液流法(sap flow)、及微氣候法(micrometeorological method)來

最大值^{ΔV_{max},而由於此法主要是以線性內插的方式來找尋大部分的每日電壓最大值(此 法將於 2.4.2 節做介紹),故此法可減少樹液流不流動的天數。}

此外,由於G-Type 憑藉的是樹液流動造成溫度變化來估算樹液之流速,而樹幹 卻會因外界的溫度變化,如太陽、由根部至地平面上水分的溫度變化,以及儲存於樹幹 的熱能,皆會於自身自然產生樹幹背景溫度梯度(natural temperature gradient),一般 而言,由於樹幹溫度會接近土壤表面溫度,故在較接近根部使用樹液探針進行探測,會 出現較大的樹幹背景溫度梯度問題,尤其是在林相較開闊的地方,如:果園、疏伐過的 森林,樹幹本身之背景溫度梯度對於樹液探針之測值會有影響,這種變異的不確定性, 會造成實驗結果的誤差(Köstner et al., 1998a)。在一般使用G-Type 探針的實驗研究架 構下,會將植物體因外界溫度自然產生之樹幹背景溫度梯度忽略不計,Do and Rocheteau (2002)於塞內加爾做的實驗發現:不同方位角所產生的植物體樹幹背景溫度梯度會有 些許的不同,在一般情況下,植物體面向北方之樹幹會存在最小的背景溫度梯度。平均 而言,在兩探針間(約8~10cm)白天會有0~-2℃/8~10cm的負向樹幹背景溫度梯 度,夜晚則有0.5~1℃/8~10cm的正向樹幹背景溫度梯度。除此而外,由於探針憑藉的 是溫度變化來估算樹液之流速,故兩探針間的距離也是該注意的地方,若相隔距離不 足,則會使由被加熱端所輸入之熱源影響到探測端,造成實驗之誤差。

改良 Granier 之樹液探針(以下皆稱 S-Type)由四個金屬探針組成(如圖 5), 探針 S0 與 S1 為原 G-Type 探針之保留,S0 為一持續被加熱端,S1 為探測植物體未被 加熱時之溫度。唯一之不同點,是於 S0 兩邊各加了一探針 S2、S3,S2、S3 將不供應電 流,使其不被加熱,此種設計便可瞭解植物體存在於上下兩探針間之樹幹背景溫度梯 度。故 S1 與 S0 之電壓差(ΔV),即為原 G-Type 對樹液流之測定,而 S2、S3 與 S0 之電壓差(ΔV_{R1} 、 ΔV_{R2}),將兩電壓差值相加後求平均,便為植物體因外界溫度所造 成自身的背景溫度梯度。

由於 S-Type 改良自 G-Type 樹液探針,原理皆相同,唯一不同點為多考慮了植物 體自身樹幹背景溫度梯度造成的影響,故將樹幹背景溫度梯度的影響納入考量後,原 G-Type 對熱的傳導參數 K 值之運算延伸為:

$$K = \frac{\Delta V_{\max} - [\Delta V_u - (\Delta V_{R1} + \Delta V_{R2})/2]}{\Delta V_u - (\Delta V_{R1} + \Delta V_{R2})/2}$$

$$\Leftrightarrow \vec{x} \ 6$$

而樹液流速 u 與熱的傳導參數關係為:

$$u = 0.0119 K^{1.231} = 0.0119 \left\{ \frac{\Delta V_{\text{max}} - \left[\Delta V_u - \left(\Delta V_{R1} + \Delta V_{R2} \right) / 2 \right]}{\Delta V_u - \left(\Delta V_{R1} + \Delta V_{R2} \right) / 2} \right\}^{1.231}$$
 $\& \not \exists 7$

. . . .

其中,V單位為 mV

u單位為 cm³/cm².s。



圖 4. G-Type 樹液探針示意圖。上方為被加熱端,持續供應一穩定熱量,樹液流速之大 小會影響被加熱端附近之溫度(電壓值),藉由各單位時間所得之上下兩探針電 壓值,經過運算後,即可得樹液流速的大小。



圖 5. 改良式樹液探針 (S-Type) 示意圖。中間上下兩探針為原 G-Type 之保留, 左、 右多加入之兩探針不加熱,由下方與左右兩探針之電壓差,可瞭解植物體自身溫 度的梯度,並將樹幹背景溫度梯度的影響扣除。

1.3 影響蒸散作用之因子

蒸散作用的速率會因不同條件而有不同,通常可分為三部分來探討:(1)大氣 因子—植物體周圍的溫度、濕度、風速及日輻射等;(2)土壤因子—土壤含水率,會 受降雨大小、分佈及土壤本身的質地、組成及結構影響;(3)植物因子—植物個體及 植物組成上的差異,如葉面積、邊材面積、氣孔導度等(Philip, 1966)。

植物氣孔為植物體行蒸散作用之總樞紐,植物在進行蒸散的過程中,位於葉面表 面的氣孔開闔狀況,會受一些環境因子的影響。植物靠著改變氣孔閉闔的大小,來控制 二氧化碳的吸收與體內水分向外蒸散的能力,Hanan and Prince (1997)指出光合作用有 效光 (photosynthetically active radiation—PAR: 400-700 nm 波長可行光合作用的光)、 飽和水蒸氣壓差、土壤水勢、氣溫對不同植物之氣孔開闔,有著不同的影響。而這樣的 機制,可以氣孔導度來表示。導度可視為是一種對植物傳導水分能力的量化值,單位通 常為單位時間內、單位面積植物所傳輸之水量 (g_{H2O}/s、mol_{H2O}/s 或 mmol_{H2O}/s)。當植 物的氣孔導度降低,植物表面氣孔傾向縮小、關閉,此時可蒸散的水分較少。 Jarvis (1976) 提出植物氣孔導度 (g_s) 對環境變異的反應,可由一個多項函數表示:

 Q_0 為光合作用之光子密度(photosynthetic photon flux density)

D為飽和水蒸氣壓差

T。為空氣溫度

ΨL為葉片水勢能

外在環境例如光線、二氧化碳濃度、植物體內的水勢、葉片溫度、濕度及大氣溫 度等的改變,均會使氣孔產生放大或縮小的變化。在自然的狀態下,環境因子幾乎隨著 時間不斷的在變化,而這些因子間也往往是互相影響的,故很難由一個單一因子來瞭解 氣孔導度的變化 (Jones, 1992)。以下試圖將一些前人所做的研究加以整理分類:

■ 日照

位於保衛細胞膜上的藍光受器(blue-light receptor)在接受光照中的藍光照射後,可 活化刺激保衛細胞膜上的 H⁺-pumping ATPase,促進鉀離子的吸收,使氣孔打開。除了 藍光外,有研究也指出,氣孔會因光照中的紅光而打開(Lambers *et al.*, 1998)。當光照 增加時,氣孔會打開。不同的光環境條件下,葉片會調節氣孔導度及光合作用能力,使 碳的獲得能維持在最大。在光線充足時,植物體對於二氧化碳的需求較高,此時,氣孔 便會打開(Chapin *et al.*, 2002)。Wheeler *et al.*(1999)指出在一天不同的光照射中, 氣孔導度呈現白天時升高,夜晚時降低的趨勢。Pearcy(1990)及 Chazdon and Pearcy (1991)發現當光線改變,在數分鐘後,植物葉片之代謝物(影響光合作用酵素的活性) 及氣孔導度會改變。一般而言,氣孔在白天打開,夜晚關閉,如此可阻止植物在黑暗且 無法行光合作用時不必要的水分流失(Jones, 1992)。Schäfer *et al.*(2000)發現氣孔導 度與光合作用光子密度呈正相關

▪ 溫度與濕度

一般而言,當日照出現,會使得氣溫逐漸升高,此時,植物氣孔會傾向打開,但 當環境溫度過高,迫使植物體內水分過量蒸發的狀況下,植物會調節氣孔大小以控制蒸 散量,防止自身水分過度散失。而溫度與濕度的共同作用可以飽和水蒸氣壓差(vapour pressure deficit, VPD)來表示,而飽和水蒸氣壓差是影響植物氣孔內水分蒸散的主要驅 動力(Hopkins, 1999),一般而言,當氣溫上升時,飽和水蒸氣壓差上升,氣孔會傾向 關閉,氣孔導度會下降(Hanan and Prince, 1997), Schäfer *et al.* (2000)也發現氣孔導度與飽和水蒸氣壓差呈負相關。

▪ 土壤水含量

葉片的導度與葉片水勢及土壤水含量呈正相關,即當土壤越乾,氣孔導度會隨其 降低以維持植物體內的水分平衡。當植物葉肉細胞感應到水分缺乏會產生離層酸 (abscisic acid, ABA),此激素影響鉀離子通道的開關,會抑制氣孔的打開並刺激其關閉, 使得氣孔導度下降(Else et al., 1996)。此反應可減緩葉部進一步的凋萎及降低光合作 用。Hall et al. (1998)發現氣孔導度在季節上的變化與土壤含水量呈現正相關。Lu et al. (1995)以兩塊不同土壤濕度的樣區做氣孔導度之對照實驗,他們發現在較乾燥的樣 區,其內植物之氣孔導度有隨乾旱情形強烈降低的關係。

■ 二氧化碳濃度

氯孔對於環境中的二氧化碳濃度是很敏感的,不管在白天或夜晚,氟孔對於二氧 化碳濃度變化都會有反應(Jones, 1992)。植物控制吸收之二氧化碳量是視最大的光合 作用能力與最小的水分散失作為折衷點,因為這些作用與相對可提供的二氧化碳、光線 與礦質養分(mineral nutrients)有關(ChapinⅢ et al., 2002)。Ellsworth(1999)發現 植物會因二氧化碳濃度增加,而降低了其氟孔導度及光合作用能力。Wheeler et al. (1999)於植物對二氧化碳的反應研究中,發現在高濃度的二氧化碳環境下,氟孔導度 會下降。

其他

氣孔會受到一些污染物例如臭氧及氮氧化物的影響,這些污染物可能會使得細胞 膜遭受損害,氣孔導度因而下降。除此而外,氣孔亦可能因為葉齡、養分狀況、或本身 疾病等而發生改變。

植物葉片水勢能(leaf water potential)因重力而隨高度下降(Scholander *et al.*, 1965)為避免葉片水勢能過度下降對植物造成危害,如:氣穴(cavitation),氣孔導度 會有隨樹高下降的情形,由此也可推測,水分的限制很有可能是限制樹高的一個機制 (Ryan and Yoder, 1997)。Schäfer *et al.* (2000)發現在環境條件相似的情況下,當樹 高越高,其氣孔導度則越低。

11

1.4 鴛鴦湖地區蒸散作用之研究現況

本研究室於鴛鴦湖地區的實驗樣區,自 2003 年7月至 2004 年5月底止,已對樣 區內之優勢樹種台灣扁柏(Chamaecyparis obtusa var. formosana)使用樹液探針進行蒸散 作用之觀察與研究,初步推估了本樣區之蒸散量,並使用了 Penman-Monteith equation 估算全林分之蒸發散量,初步發現本林分之蒸散量為 194mm/11months,而蒸發散量為 310mm/11months,蒸散量只佔總輸入水份量之 6%。而由於本樣區位於山地霧林帶,濕 度相當高,飽和水蒸氣壓差有異於其他森林的趨勢,故本樣區之蒸散作用與日輻射之關 係最為直接,飽和水蒸氣壓差與蒸散作用的關係較不明顯(羅勻謙, 2004)。

1.5 研究目的

Granier 的樹液探針,在森林生態系對於蒸散作用的研究中,不斷的被廣泛使用, 而過去本研究室在鴛鴦湖的樣區已對蒸散作用有了一些初步的研究結果,然在使用樹液 探針時,卻有些先前忽略及需要改進的地方,故本研究之目的為:確認於本樣區使用 Granier 樹液探針,目前被加熱端與探測端之距離是否該做調整,以避免由被加熱端所 導入之熱量影響了探測端的量測;並進一步瞭解原忽略的樹幹背景溫度梯度及對每日最 大電壓值的決定方式,對所測得之流速值所造成之誤差,最後,再嘗試探討所計算出之 樹液流速與環境因子的關係。

2. 材料與方法

2.1 樣區概述

本實驗的研究樣區地點位於雪山山脈北段之棲蘭山區,宜蘭縣大同鄉太平山事業區 100號林道 14.5 公里處南方(24°35'N, 121°25'E)(圖 6),海拔約 1,670 公尺,面積為 1 公頃,屬於副熱帶山區。

本區為林務局所劃設之永久保存林區。在數十年前伐木後,由當時特地保留的台灣扁柏母株自然下種,至今形成以台灣扁柏為優勢樹種之天然下種更新林。本樣區於2002年所做的植被調查中發現有17科26屬33種的維管束植物。而為樣區優勢種的台灣扁柏,其總胸高斷面積佔所有植物的81.8%;樹齡約在10~50年間;平均樹高約為10至11公尺;胸高徑分佈由0~35cm都有,最多是分佈在15~20cm處,而後是5~10cm、20~25cm、10~15cm、0~5cm及25~30cm,平均胸高徑為14.7 cm (陳耀德,2003)。

由於本研究樣區為初步建立,尚缺少長期氣象資料的紀錄。然本研究樣區位於鴛 鴦湖自然保留區約2公里處,由保留區於1993至2000年的氣象資料顯示:年均溫13 ℃。年雨量受颱風影響,變化極大,範圍從不足2,000到5,000 mm以上皆有。夏季雨 水大多來自地形雨及颱風;冬季以東北季風為主,全年並無明顯的乾濕季之分。雲霧籠 罩時數高達3417小時(2000年7月至2001年6月),將近全年總時數的40%,且具 有季節及日變化,為一典型之雲霧森林(Chang et al., 2002)。而本研究樣區之主要的 風向為東南向吹向樣區的谷風,以及西北向的山風。由樣區於2003年3月到2004年2 月收集的氣象資料中顯示:平均風速為1.44m/s,平均的能見度是1767m,年雨量為 2940mm,年均溫為13.3 ,雲霧籠罩時數為3356小時佔全年總時數的38%(吳敏如, 2004)。

本樣區自 2002 年始劃設一 100m×100m 的樣區,並於樣區旁設置一高 23 公尺之 觀測塔,觀測各氣象狀況,所進行之研究有;樣區內優勢樹種台灣扁柏之生物量(葉青 峯,2004)及雲霧沈降量之估算(吳敏如,2004)、大氣養分輸入之初步研究(陳耀德, 2003)、地表苔蘚植物對養分循環之影響研究(劉美娟,2004)、蒸散作用初步探討(羅 勻謙,2004),而正在進行的有地下部生物量及地上部枯落物養分存量之探討(朱慧君, 2005)、台灣扁柏森林生物量與冠層結構之探討(陳凱欣,2005)、枯落物對於土壤養 分循環之影響探討、附生植物生物量調查、土壤呼吸、土壤甲烷與一氧化二氮量測、霧 水之粒徑與化學組成之研究、穿落水空間變異分析......等等,期能對於整個鴛鴦湖地區

13

台灣扁柏森林生態系之養分循環,有較為完整性的通盤瞭解。



圖 6. 樣區位置圖。圖中■為樣區所在地點。

2.2 樣木基本資料

為觀察台灣扁柏個體間的差異與樹液之流速、傳導水量間的關係,並進一步找尋 可用以將單株樹液流量推估至樣區全林分的因子,本研究使用9棵台灣扁柏(編號分別 為 T1、T2.....T9),對其周徑、邊材面積、樹高、葉面積、冠幅,以使用前人對台灣 扁柏調查而得之關係式做估算或實地實際量測。其中葉面積是使用前人調查後所得之關 係式,而周徑、邊材面積、樹高、冠幅則採實地量測之方式。

■ 周徑:

使用皮尺於樹高約1.3m處進行量測(表 1)。

表 1. 本研究取樣樹木之各周徑大小。

樣樹編號	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7	T8	T9
周徑(cm)	88.5	77.7	78.0	64.5	71.0	68.0	77.0	82.5	63.5
胸高徑 DBH(cm)	28.2	24.7	24.8	20.5	22.6	21.6	24.5	26.3	20.2

邊材面積:

樹皮、邊材與心材之組成、含水量不同,故在色澤上會有不同。羅勻謙曾於 本樣區使用生長錐鑽取樹身,將樹芯分別以含水率法及目視法對邊材面積進行量 測。含水率法為將取出之樹芯每隔 0.5cm 切斷並秤其濕重,烘乾後再秤其乾重, 將每段樹芯之濕重減去乾重再除以乾重,即可得每單位乾重之含水率,最後再由 含水率之分佈來計算邊材面積;目視法則是將取出之樹芯直接以肉眼觀察判斷, 由於邊材之含水量高,故樹芯顏色較為透明。然兩者之結果相當接近(羅勻謙, 2004),故本研究以目視法進行,每棵樣樹做 2 次鑽取,計算時,將樹身視為一 圓盤(圖 7),測得樹皮部分及邊材長度,求平均後帶入公式 9。

sapwood _ area =
$$\pi \left(\frac{DBH}{2} - A\right)^2 - \pi \left(\frac{DBH}{2} - A - B\right)^2$$
 公式 9



圖 7. 邊材面積計算示意圖。將生長錐鑽入樹身,將鑽出之樹芯以目視法測得樹皮(圖 中A)、邊材(圖中B)之長度,帶入圓面積公式,相減之後可得邊材部分的面 積。

■ 樹高:

使用間格測定桿(SK 間隔測定桿,宣真工業株式會社,日本)直接量測。

 華面積估算:

使用葉青峯對台灣扁柏生物量調查之結果,胸高直徑 (d, cm) 與葉生物量 (Y, kg) 關係式 $(R^2 = 0.957)$ (葉青峯, 2004):

 $Y = e^{-5.2619} \cdot d^{2.5959}$ 公式 10 再將葉生物量帶入吳敏如所做之葉生物量 (Y, kg) 與葉面積 (A_L, cm^2) 的關係 式 $(R^2 = 0.883)$ (吳敏如, 2004):

■ 冠幅:

對於冠幅的測定,量測方法為於樣樹四周訂出八個正方位(分別為東、東南、南、西南、西、西北、北、東北),依序於上述之八個正方位以樹身為起點向外 拉出皮尺,將各方位上方樹冠最邊界垂直投影處之長度記下,如此可畫出一八邊 形,將其視為八個三角形,將每一三角形利用 $|\tilde{a}||\tilde{b}|$ sin θ 將各面積求出,將各 面積累加後即可得冠幅。



圖 8. 冠幅測定示意圖。於樣樹之八個方位先找出最大冠幅之垂直投影距離,再將此八 邊形之總面積求出,此即為樣樹之冠幅大小。

2.3 氣象及環境因子

在樣區的西北邊角落,設了一座高 23 公尺的鐵塔,並於鐵塔上架設了各式儀器 以收集氣象資料,包括溫濕度計(21.8m及 6.1m 各一組)(RHT2nl, Delta-T, UK)、日 輻射儀(22.3m)(Sunshine sensor, Delta-T, UK)、風速風向計(22.3m)(wind monitor model0513, R.M.Young, USA)及能見度儀(22.3m及 4.9m)(Mira visibility sensor 3544, Aanderaa indtrument, Norway),以瞭解大氣的狀況。

另外將兩組土壤溼度計(soil moisture sensor:ThetaProbe(TYPEML2x)DELTA-T DEVICES)分別裝置於礦質層(mineral layer)以及有機層(organic layer);土壤溫度 計(soil temperature; DELTA-T DEVICES)設置在10cm的土壤中,以瞭解土壤中溫濕 度的情形。

以上所有的儀器都連接到資料收集器(DL2e, Delta-T, UK)上,每十分鐘紀錄一 次數值,兩個星期收集一次資料。

2.4 S-Type 樹液探針

本研究使用改良 Granier 之樹液探針(S-Type)(SF-L Sap flow Sensor, UP, Germany)(圖 9),探針之直徑 0.2cm、長 2.3cm,期能對於使用樹液探針之方法、細節做進一步之探討。

2.4.1 樹幹背景溫度梯度對量測樹液流動之影響

S-Type 的安裝方法為:於樹高 1.5 公尺處,盡可能的將中間位置之探針安裝於面向北方的樹身,以減少太陽的直射。先以刀片將四個探針位置(上下探針相距 10 公分, 左右兩側探與中間探針相距 10 公分)(如圖 5)之樹皮去除後,以電鑽垂直鑽入樹身 2.3 公分,直徑為 2 公釐,再以針頭插入洞內進行雙氧水注射,此為避免樹木遭受細菌 的感染,再插入空心鋁管於先前所鑽之洞內,在將鋁管插入洞前,需先將空心鋁管內外 塗抹凡士林(此為幫助樹液探針與鋁管、木質部達成緊密的接觸,可幫助熱源的傳導), 再將探針插入鋁管內,樹液探針之線需於樹身做好緩衝防護,以防不慎拉扯將探針拉出 鋁管,將保麗龍球對切後,再以兩個二分之一圓的保麗龍球包覆住凸出於樹身的探針外 部,以電氣膠布固定,最後,使用隔熱紙完全包裹,以彈性繩固定,隔熱紙上方與樹身 接觸處,以矽膠塗抹,防止雨水由此滲入。探針線路連皆至資料收集器,每十分鐘記錄 一次數值。而圖 5 中的 ΔV_{R1} + ΔV_{R2} 即代表台灣扁柏於上下兩探針間之樹幹背景溫度梯度,觀察此部分的電壓值,可瞭解樹幹背景溫度梯度的狀況,將其帶入公式 7 加以計算,即可得將樹幹背景溫度梯度納入考量後之樹液流速測值。



圖 9. 改良式樹液探針 (S-Type)。各探針相距 10cm, 可避免被加熱端之熱源影響其 他探針所測得之數值。

2.4.2 最大電壓值決定對量測樹液流動之影響

使用樹液探針來瞭解植物蒸散狀況,在計算每日之樹液流速,一般是以日為單位,需先找出每日之最大電壓值來求出熱的傳導參數 K (公式4或公式6),然後再將 當日之其他各時刻電壓值分別帶入算式(公式5或公式7),以計算出各時刻之流速, 而過去於本樣區的最大電壓值找尋方法為於破曉前強制定一最大電壓值,但由文獻可知 此法會造成流量的低估(羅勻謙,2004)。故本研究參考 Saugier et al. (1997)所使用 的「局部最大值法」來決定每日之最大電壓值,此法可避免先前決定每日最大電壓值之 方法所造成之流速低估,或於太長時間決定一最大電壓值所造成之流速高估,是一較為 折衷的方法。其做法為:於樹液探針所測得電壓值中,將每日之最大電壓值找出來,對 日期作圖後,可得一曲線(如圖 10),於局部區域使用線性內插的方式,來決定局部 區域內每日之最大值。以圖 10 為例, Day2 ~ Day8 形成一局部區域,以 Day2、Day8 的電壓值當作兩極值端點,可得一直線 L1,將 Day3 ~ Day7 對 L1 使用線性內插,求 出之值則為中間天數之各最大電壓值, 即圖中對應至 L1 上之值。



圖 10. 局部最大值法 (local maxima)。將每日之最大電壓值對日期作圖,在局部區域 使用線性內插的方式來決定部分日之最大電壓值, Day2 ~ Day8 形成一局部區 域,以 Day2、Day8 的電壓值當作兩極值端點,可得一直線 L1,將 Day3 ~ Day7 對 L1 使用線性內插,求出之值則為中間天數之各最大電壓值,即對應至 L1 上 之值。

2.4.3 林分蒸散量之計算

本研究對於使用樹液探針的細部方法上做確認與探討,比較樹幹背景溫度與不同 電壓值量化為流速時的最大電壓值決定方法對流速造成的影響。故嘗試將將單棵樣木之 蒸散量推估至本樣區之全林分蒸散量,以更具體的看出影響之差異。而在推估至全林分 之蒸散量時,需使用到推估因子,推估因子是將9棵樣木所調查之各基本特徵:(1) 周徑、(2)邊材面積、(3)樹高、(4)葉面積、(5)冠幅與其流量分別做關係圖, 找出各特徵與流量關係最大的關係式,即最能用以推估流量的關係式當作推估式,再藉 由陳耀德(2003)對樣區所做的樣區調查資料,可知樣區內台灣扁柏的胸高直徑分佈狀 況,再配合葉青峯(2004)對台灣扁柏生物量調查所得之胸高直徑與各部位生物量關係, 由此特定之特徵推估樣區之總蒸散量。

2.4.4 探針被加熱端與探測端之距離確認

由於文獻中曾指出,當被加熱端探針與參考端探針太過接近時,會使得加熱之熱 量直接影響到參考端,造成實驗誤差。故本項目之研究使用先前所述之9棵台灣扁柏作 為對照組,另外再設置一實驗組,使用 1 棵台灣扁柏,編號為 T10,同樣使用 S-Type 樹液探針,給予 T10 之被加熱端探針一相當微弱之熱量(0.05mV,約為對照組正常電 壓值之 1/15),觀察其與對照組之樹幹背景溫度梯度($\frac{\Delta V_{R1} + \Delta V_{R2}}{2}$)是否有明顯的差 異,藉以判斷兩探針距離是否會對量測台灣扁柏之樹液流量造成干擾。

3. 結果

主要分為以樣樹基本特徵資料、氣象資料、S-Type 探針之各測值及樹液流動與個體、環境因子間的關係來做呈現。

3.1 樣樹基本特徵資料

主要就樣樹之周徑、邊材面積、樹高、葉面積、冠幅進行推估或實地量測,其中 葉面積是以前人所得經驗公式求得,其餘皆實地對台灣扁柏進行量測,結果如下:

▪ 邊材面積

本研究參考前人所用過的方法,使用目視法來對台灣扁柏進行邊材面積的量測, 為了不影響樹液探針的量測及對樣木進行太大規模的破壞,使用生長錐鑽取樹芯皆不於 樹液探針正下方,而每棵樣樹鑽取兩次。由於邊材與心材含水量的不同,故透光度會有 不同,以直接量測樹芯的方式調查樹皮及邊材長度,將樹身視為一圓盤(圖 7),求平 均後帶入公式9,所得之結果如表 2 所示。此外,另外再加入羅勻謙(2004)所調查之 14 棵台灣扁柏胸高直徑與邊材面積,共計 23 棵,將 23 棵台灣扁柏之胸高直徑(x)與 邊材面積(y)作迴歸分析,所得之關係式為 y = 1.0331x^{1.6868}, R² = 0.9437(圖 11)。 隨胸高直徑的增加,邊材面積也逐漸增大。



圖 11. 台灣扁柏胸高直徑與邊材面積關係圖。本測量方法使用生長錐鑽取樹芯,以目視法直接量測,再帶入公式計算出邊材面積大小。隨著胸高直徑的增加,邊材面積也逐漸增大。關係式為 v = 1.0331x^{1.6868}, R² = 0.9437。

葉面積

對於台灣扁柏葉面積的量測,本研究使用前人對台灣扁柏生物量調查之結果(葉 青峯,2004; 吳敏如,2004),合併之後的關係式(公式12)計算, d 為台灣扁柏之胸 高直徑,單位: cm; AL為計算出之葉面積,單位:m²。各樣樹計算結果如表 2 所示。

$$A_L = 77635 \cdot e^{-5.2619} \cdot d^{2.5959}$$
 $\therefore d^{2.5959}$

■ 樹高

對於台灣扁柏的高度,本研究使用間格測定桿直接量測。所量測之結果如表 2 所示。而台灣扁柏周徑與樹高之關係式為 y = 0.528Ln(x) + 11.616, R² = 0.0174,所測得 之樹高介於 13 ~ 14.5 公尺之間,隨著周徑的增加,樹高沒有規則性變化(圖 12)。



圖 12. 台灣扁柏周徑與樹高關係圖。本研究使用間隔測定桿直接量測樹高,隨著周徑的 增加,樹高沒有規則性變化。關係式為 y = 0.528Ln(x) + 11.616, R² = 0.0174。

■ 冠幅

本研究對於台灣扁柏冠幅的測定,量測方法為於樣樹訂出正八個方位(分別為 東、東南、南、西南、西、西北、北、東北),依序於上述之正八個方位以樹身為起點 向外拉出皮尺,將各方位上方樹冠最邊界之垂直投影處之長度記下,如此可畫出一八邊 形,計算此八邊形面積,即可得各樣樹之冠幅大小。所得結果如表 2。由圖 13 知:台 灣扁柏隨著周徑的增加,冠幅也增加。關係式為 y = 0.3531x - 18.756, R² = 0.5642。



圖 13. 台灣扁柏周徑與冠幅關係圖。本研究於樣樹之八個方位角進行樹冠垂直投影之量 測,計算其所圍成之八邊形面積,隨著周徑的增加,冠幅也增加。關係式為y= 0.3531x-18.756, R²=0.5642。

样出的驴	周徑	胸徑	樹高	葉面積	邊材面積	冠幅
依例師師	(cm)	(cm)	(m)	(m^2)	(cm^2)	(m ²)
T1	88.5	28.17	13.5	233.53	343.05	16.75
T2	77.7	24.73	14.1	166.54	271.29	7.97
T3	78.0	24.83	14.5	168.29	268.03	6.08
T4	64.5	20.53	13.2	102.72	177.17	5.31
T5	71.0	22.60	14.1	131.82	182.78	5.68
T6	68.0	21.65	14.0	117.91	180.49	8.33
T7	77.0	24.51	13.3	162.72	242.23	4.37
T8	82.5	26.26	14.3	194.62	316.67	9.73
T9	63.5	20.21	14.0	98.62	132.03	3.83

表 2. 樣樹基本調查資料。

3.2 氣象資料

對於環境因子之收集,包括大氣溫度與土壤溫度、相對濕度、日輻射、降雨、風速、土壤濕度及雲霧等。本研究以2005年4月2日至2005年4月21日作為主要探討 之時間,以下就將各環境因子狀況以圖做呈現。

3.2.1 大氣溫度與土壤溫度

本樣區於2005年4月2日至2005年4月21日的平均溫度為12.6℃,平均氣溫 以4月9日最高,為16.3℃;4月4日最低,為7.4℃。由於本樣區台灣扁柏之平均高度 為9.8m,故林內溫度以置於鐵塔高度6.1公尺處之溫度計代表,另外於鐵塔高度21.8 公尺處另設置一溫度計,代表冠層上方之溫度,兩者溫度溫差不大,並且有相同的趨勢 變化(圖14)。

本樣區於本試驗進行期間之土壤溫度與氣溫有類似的變化趨勢,但因土壤之比熱 及地上植物之覆蓋,起伏變化較氣溫來的小,平均溫度為10.6℃,土壤溫度之差異不大, 介於9~11℃間(圖 15)。



圖 14.2005/04/02 ~ 2005/04/21 之日均溫變化趨勢圖。平均氣溫為 12.6℃,9日最高,
 4日最低。



圖 15. 2005/04/02 ~ 2005/04/21 土壤溫度變化趨勢圖。與氣溫有類似的變化,但起伏 較小。

3.2.2 相對濕度

本樣區位於山地霧林帶,雲霧出現時數極高,除此而外,還會有由山谷向上吹來 之雲霧,故對於本研究樣區之濕度,有相當程度的加強作用;相對濕度極高,從65% ~ 99%都有(圖16),由2005年4月2日至2005年4月21日的平均相對濕度為86%。 而關於相對濕度之日變化方面,在天氣晴朗、無雲霧籠罩的日子,相對濕度大致呈現白 天濕度較低、夜晚濕度較高的狀況(以2005/04/06為例,圖17),而當發生降雨、雲 霧籠罩的日子,相對濕度則一整天都很高(以2005/04/15為例,圖18)。



圖 16. 2005/04/02 ~ 2005/04/21 相對濕度變化趨勢圖。由於所處位置及雲霧影響,相 對濕度高,由65 ~ 99%都有。



圖 17. 相對濕度日變化。以 2005/04/06 為例,當日天氣晴朗,無雲霧籠罩,相對濕度 呈現白天較低,夜晚較高的情形。


圖 18. 相對濕度日變化。以 2005/04/15 為例,當日雲霧籠罩高達 1290 分鐘,並有微量 降雨(2mm),相對濕度維持於 99%以上。

3.2.3 日輻射

日輻射每天的變化大致呈現類似的曲線,隨著日出而逐漸上升,一般而言,中午 12時至下午2時左右可達到最高,而後便逐漸下降。而每天之總日輻射量主要與雲霧出 現時數有關(圖 19),當雲霧籠罩時間長時,會對日輻射產生遮蔽,故影響了總日輻 射量。



圖 19. 2005/04/02 ~ 2005/04/21 之日輻射與雲霧出現時數關係變化趨勢圖。雲霧籠罩 時數越長,對日輻射之遮蔽效果就越大,總日輻射量便會隨之下降。

3.2.4 降雨

在本試驗進行期間,降雨相當微量,僅於2、12、14、15、16、17、19、20日有 少量降雨,對於葉表面所帶來之濕沈降相較於本樣區於9、10、11月雨量較豐沛時來的 有限。



圖 20.2005/04/02 ~ 2005/04/21 之降雨量變化趨勢圖。降雨量小,僅於 2、12、14、15、 16、17、19、20 日有少量降雨。

3.2.5 風速

當風吹進林內後,會因微環境(林相的鬱密狀況等)而有改變,圖 21之風速為 冠層上方之風速,不受冠層的影響,平均風速為1.1m/s。



圖 21. 2005/04/02 ~ 2005/04/21 之日平均風速變化趨勢圖。平均風速為 1.1m/s,最大風速為 2.1m/s,最小風速為 0.6m/s。

3.2.6 土壤濕度

分別於礦質層及有機層進行測量,每一層各有兩個測值,其平均即為土壤濕度。 本樣區土壤濕度與降雨有極大之關係,而由 2005/04/02 ~ 2005/04/21 之降雨量並不豐 沛,故本時間之土壤濕度變異不大,礦質層與有機層有類似的趨勢。



圖 22. 2005/04/02 ~ 2005/04/21 礦質層與有機層之土壤濕度變化趨勢圖。本研究進行 期間降兩量少,故土壤濕度變異不大。

3.2.7 雲霧

本樣區位於山地霧林帶,雲霧出現時數相較於一般森林來的多,對於日輻射之遮 蔽有相當的影響。本樣區雲霧主要有三種出現情形:一是於午後出現,此時之雲霧可能 於本地形成,亦可能是由山谷吹拂,二是於入夜後生成,日出前後便會因氣溫慢慢上升, 濕度下降而逐漸退散,三則是由於濕度較高及溫度較低的關係,使得雲霧於一整天都籠 罩不退,若此時又有來自谷風的吹拂,順勢將山谷之雲霧一併帶上來,則可帶來相當量 之濕沈降,使得本樣區之飽和水蒸氣壓差極高。將雲霧籠罩將能見度小於 1000 公尺, 定為有雲霧,而雲霧沈降的計算,是使用吳敏如(2004)利用 Lovett 所發展的微氣候模 式,對雲霧沈降量進行估算,以下以雲霧沈降量(張世杰,未發表資料)及出現時數來 做呈現(圖 23)。2005/04/13 ~ 2005/04/15 雲霧籠罩幾乎一整天,單日雲霧沈降量最 高可到達 0.18mm;而 3、4、10、12、16、17、18、19、20、21 日雲霧於下午出現,而 後隨入夜而逐漸退去;11、16、17、20 日雲霧出現於深夜,日出前就已散去。



圖 23. 2005/04/02 ~ 2005/04/21 雲霧出現時間與沈降量關係圖。雲霧籠罩時間越長, 可帶來之沈降量也越多。

3.3 S-Type 樹液探針

3.3.1 樹幹背景溫度梯度

S-Type 為改良 G-Type 之樹液探針,最大的不同為可藉由多加於上針兩旁之探 針,對植物樹幹背景溫度梯度進行監測,而將此部分之影響扣除後,可降低對於量測樹 液流速時的不確定誤差,而經由對樹幹背景溫度梯度的細部觀察,也可知台灣扁柏樹幹 背景溫度梯度在個體間或時間、空間上的變異,並瞭解過去本樣區以 G-Type 樹液探針 對台灣扁柏蒸散量進行推估時,樹幹背景溫度梯度的影響有多大,而電壓值與溫度兩者 換算為 0.04mV = 1℃,結果如下:

左右兩樹幹背景溫度梯度之差異

S-Type 探針對於植物體樹幹背景溫度梯度的探測端有兩組,分別為圖 5 中之 S1 與 S2、S1 與 S3,所測得之電壓分別為 ΔV_{R1} 、 ΔV_{R2} ,將此兩組電壓做平均後,當做此 樣樹之樹幹背景溫度梯度。由圖 24 中可看出(以 T7 為例), ΔV_{R1} 、 ΔV_{R2} 有類似的上 升、下降趨勢,分別對每一棵之 ΔT_{R1} 、 ΔT_{R2} 作相關性分析,發現相關係數大多落於 0.8 ~ 0.9 之間,最高可達到 0.95,顯示左右兩端之溫差有相當接近的趨勢。



圖 24. 台灣扁柏樹幹背景溫度梯度於左右兩探測探針之變化趨勢圖。以 T7 為例,兩組 探針有類似的上升、下降趨勢。

▪ 樹幹背景溫度梯度之晝夜變化趨勢

由圖 25 中可看出樣樹之樹幹背景溫度梯度有正值、負值,而於研究期間樹幹背 景溫度梯度之最大、最小值,皆不超過1℃/10cm(表 3)。每棵樣樹之樹幹背景溫度梯 度畫夜變化,大多有著相同的情形,主要有兩種明顯的差別,一種以 2005/04/08 為例(圖 25),當天日均溫約 15.7℃,無雲霧籠罩,無降雨,總日輻射量為 15561 kJ/m².day,夜 晚雨探針之差值(上面的溫度減下面的溫度)為正值;白天則呈現負值;另一種為 2005/04/14(圖 26),當天日均溫約 7.9℃,雲霧籠罩時間長達 1100 分鐘,有 0.5mm 降雨量,總日輻射量為 6035 kJ/m².day,溫度梯度皆呈現正值,平均溫度梯度介於 0.25 ~ 0.4℃/10cm 間。可判定台灣扁柏之樹幹背景溫度梯度於晴天有明顯而規則的的溫度變 化,而陰雨天則無。

表:	3.	台灣扁柏位於兩探翁	计間之最大,	、最小樹幹背	景温度梯度。	
----	----	-----------	--------	--------	--------	--

	maximum		minimum		
sample	voltage difference	temperature difference	voltage difference	temperature difference	
	(mV/10cm)	(/10cm)	(mV/10cm)	(/10cm)	
T1	0.0265	0.6625	-0.0135	-0.3375	
T2	0.0300	0.7500	-0.0170	-0.4250	
T3	0.0370	0.9250	-0.0380	-0.9500	
T4	0.0230	0.5750	-0.0255	-0.6375	
T5	0.0300	0.7500	-0.0360	-0.9000	
T6	0.0290	0.7250	-0.0310	-0.7750	
T7	0.0355	0.8875	-0.0310	-0.7750	
T8	0.0165	0.4125	-0.0185	-0.4625	
T9	0.0235	0.5875	-0.0360	-0.9000	



圖 25. 樹幹背景溫度梯度之晝夜變化圖。以 T7、2005/04/08 為例,當天天氣晴朗,樹 幹背景溫度梯度夜晚呈正值,白天呈負值。



圖 26. 樹幹背景溫度梯度之晝夜變化圖。以 T7、2005/04/14 為例,當天濕度大、雲霧 籠罩,樹幹背景溫度梯度不大,無明顯之起伏變化。

樹幹背景溫度梯度對單株植物樹液流速、流量之影響

(1) 樹液流速

分別將樣樹 T1 ~ T9 有扣除樹幹背景溫度梯度(圖 27,●)及無扣除樹幹背 景溫度梯度(圖 27,○)每天之上午9時至下午2時之平均樹液流速,對9棵樣樹求 平均後作比較,由下圖(圖 27)可看出,樹幹背景溫度梯度對於所求得之樹液流速會 有影響,於本研究期間,單日單株台灣扁柏最多可降低約 30%的流速。



圖 27. 單株台灣扁柏樹幹背景溫度梯度對樹液流速之影響。樹幹背景溫度梯度對量測之 樹液流速有影響,最多可降低約 30%的流速。

(2) 樹液流量

將9棵樣樹之樹液流速分別乘上自身之邊材面積後,可得各樣樹之樹液流量,再 求其平均後,即代表單株台灣扁柏之樹液流量。圖 28 是自 2005 年 4 月 2 日至 2005 年 4 月 21 日以考慮樹幹背景溫度梯度(扣除樹幹背景溫度梯度,圖 28,黑色長條)及不 考慮樹幹背景溫度梯度(無扣除樹幹背景溫度梯度,圖 28,白色長條)的條件下,所 計算出之各日平均單株植物流量。若將樹幹背景溫度梯度納入考慮,平均每日約可減少 24%的流量,最多可減少的流量高達 37%。



圖 28. 樹幹背景溫度梯度對單株台灣扁柏樹液流量之影響。單株台灣扁柏平均每日約減 少 24%的流量。

• 樹幹背景溫度梯度對林分蒸散量之影響

樹液探針的使用,為森林林分蒸散量之估計提供了一較為便利的方法。由個體單 株植物之蒸散量,藉選擇適當的推估因子,便可上推至全林分蒸散量。將本研究期間內 9 棵樣樹考慮與不考慮樹幹背景溫度梯度所得之單株植物總蒸散量,與對其所調查之個 別基本特徵(周徑、邊材面積、樹高、葉面積、冠幅)做迴歸分析,將決定係數(R^2) 最高之關係式,當做推估因子。單株植物蒸散量與其基本特徵之各迴歸關係如表 4、表 5,其中 x_i 為各樣樹基本特徵(i=1:周徑(cm);i=2:邊材面積(cm^2);i=3:樹 高(m);i=4:葉面積(m^2);i=5:冠幅(m^2)),Y為2005年4月2日 ~ 2005 年4月21日之總蒸散量(cm^3)。所有的迴歸關係式中,以Y與 x_4 之決定係數最高, 故選用葉面積當做上推至全林分蒸散量之推估因子。

在計算上,是以天為單位,將每日之各棵樣樹總蒸散量(Y)與其葉面積(x)做 迴歸分析,可得每日葉面積與蒸散量之關係。將樹幹背景溫度梯度納入考量的部分,可 得 20 個線性迴歸關係式(Y = ax),而本樣區於先前的調查中已知葉面積指數為 $12.8m^2/m^2$,故可由 $Y = a \cdot \frac{12.8m^2}{1m^2} \cdot 1ha$ 得每日之全林分蒸散量;而在另一部分,不將樹幹 背景溫度梯度納入考量的部分,可得 20 個乘冪迴歸關係式 $(Y = a x^b)$,由過去對 0.2 公頃樣區中台灣扁柏所做的調查,可知每棵台灣扁柏之胸高直徑,共計 364 棵,分別將 其帶入公式 12,則可得各樹之葉面積,再由 $Y_{(1ha)} = 5 \cdot \sum_{i=1}^{364} a x_i^b$,可得全林分之總蒸散量, 結果如下 (圖 29)。本研究期間不考慮樹幹背景溫度梯度與考慮樹幹背景溫度梯度之 總林分蒸散量分別為 14.8mm、10.0mm,故可知當使用改良式樹液探針,將樹幹背景溫 度梯度納入考量後,總林分會減少約 33%的蒸散量。

表 4. 將台灣扁柏樹幹背景溫度梯度納入考量後,蒸散量與各基本特徵之關係式。(Y 為 2005 年 4 月 2 日 ~ 2005 年 4 月 21 日之總蒸散量(cm³))

Xi	regression analysis equation	\mathbb{R}^2
circumference	$Y = 12.169 \text{ x}_1^{2.1221}$	0.4096
sapwood area	$Y = 2592.5 \text{ x}_2^{0.697}$	0.3471
tree height	$Y = -62468 x_3 + 988304$	0.3326
leaf area	$Y = 785.55 \ \mathrm{x_4}$	0.4540
crown width	$Y = 66597 x_5^{0.275}$	0.1107

表 5. 不考慮台灣扁柏樹幹背景溫度梯度,蒸散量與各基本特徵之關係。(Y為2005年
4月2日~2005年4月21日之總蒸散量(cm³))

Xi	regression analysis equation	\mathbf{R}^2
circumference	$Y = 3.2979 \text{ x}_1^{0.2601}$	0.4942
sapwood area	$Y = 5182.2 \text{ x}_2^{0.6298}$	0.4266
tree height	$Y = -65586 \text{x}_3 + 10^6$	0.2810
leaf area	$Y = 4070.9 \text{ x}_4^{0.7316}$	0.4939
crown width	$Y = 5146.1 x_5 + 125244$	0.1324



圖 29. 台灣扁柏樹幹背景溫度梯度對全林分蒸散量之影響。將樹幹背景溫度梯度扣除後,全林分之推估蒸散量減少。

3.3.2 最大電壓值決定

使用樹液探針時,在將探針所測得之電壓值量化為樹液流速時,需倚靠一熱傳導 係數(K),而此熱傳導係數之決定,需從電壓值中找出一最大值來當作參考點(即公 式中之ΔV_{max}),繼而能計算其他時刻之流速,故最大電壓值的決定會影響相對於最大 值之其他樹液流速,在過去的研究中,皆是在每天的清晨時找一個電壓值,來當做當天 的最大電壓值,但常有入夜之後,電壓值超過清晨電壓值的情形發生,此時便會強制入 夜後之電壓值等於清晨電壓值,故先前的作法會有對於流速低估的情形發生。本研究收 集使用樹液探針文獻之方法(Saugier *et al.*, 1997),使用「局部最大值法」來決定每天 之電壓,以得到較接近實際狀況之蒸散量,所得結果如下:

最大電壓值決定對單株植物樹液流速、流量之影響

(1) 樹液流速

將樣樹 T1 ~ T9 每天上午 9 時至下午 2 時之平均樹液流速作為比較基準,對 9 棵樣樹之樹液流速做平均,分別比較過去之每日強制最大電壓值法(圖 30,○)及局 部最大電壓值法(圖 30,●)所計算出的樹液流速。使用局部最大電壓值的樹液流速 變大,增加的比例由 0.3 ~ 52%都有,以陰天、雲霧籠罩的增加比例較大(30 ~ 52 %),一般之增加比例介於 0.3 ~ 13%不等,平均而言,單株台灣扁柏可增加約 11%的流速。



圖 30. 最大電壓值決定方式對樹液流速之影響。使用局部最大電壓值法來決定每日之最 大電壓值,單株台灣扁柏之樹液流速變大。

(2) 樹液流量

將各樣樹之樹液流量做平均,圖 31 是自 2005 年 4 月 2 日至 2005 年 4 月 21 日 以局部最大值法及每日強制最大值法,分別決定每天熱傳導係數 K 所需的 ΔV_{max} 後,所 計算出之各日單株植物流量,使用局部最大值法來決定每日之最大值,平均而言,每日 的流量增加的比例由 0.64 ~ 46%都有,以陰天、雲霧籠罩的增加比例較大(34 ~ 47 %),一般之增加比例介於 0.64 ~ 27%不等,平均可增加約 16%的流量。

39



圖 31. 最大電壓值決定方式對單株台灣扁柏樹液流量之影響。使用局部最大電壓值法來 決定每日之最大電壓值,單株台灣扁柏平均每日約增加 16%的流量。

最大電壓值決定對林分總蒸散量之影響

將不同方式所得之單株植物蒸散量上推至所影響之全林分蒸散量,可較具體的瞭 解計算方法對於使用樹液探針於森林蒸散量推估所造成的差異。在推估的因子選擇上, 是將本研究期間內9棵樣樹以兩種最大電壓值決定方法所得之單株植物總蒸散量,分別 與對其個別基本特徵(周徑、邊材面積、樹高、葉面積、冠幅)做迴歸分析,以決定係 數(R²)最高之關係式,當做推估因子。單株植物蒸散量與其基本特徵之各迴歸關係如 表 6、表 7,其中 x_i為各樣樹基本特徵(i=1:周徑(cm);i=2:邊材面積(cm²); i=3:樹高(m);i=4:葉面積(m²);i=5:冠幅(m²)),Y為2005年4月2日 ~ 2005年4月21日之總蒸散量(cm³)。所有的迴歸關係式中,以Y與 x₄之決定係數 最高,故選用葉面積當做上推至全林分蒸散量之推估因子。

在計算上,是以天為單位,將每日之各棵樣樹總蒸散量(Y)與其葉面積(x)做 迴歸分析,可得每日葉面積與蒸散量之關係,在兩種不同對每日最大電壓值的決定方法 下,皆可各得 20 個線性迴歸關係式(Y = ax),而本樣區於先前的調查中已知葉面積 指數為 $12.8m^2/m^2$,故可由 $Y = a \cdot \frac{12.8m^2}{1m^2} \cdot 1ha$ 得每日之全林分蒸散量,結果如下(圖 32)。於研究期間,當使用原先之每日強制一最大電壓值決定法與局部最大電壓值決定 法,總林分蒸散量分別為 9.04mm、9.98mm,故可知當使用局部最大電壓值決定法,會 增加約 10%的蒸散量。 表 6. 使用局部最大電壓值決定法,總蒸散量與各基本特徵之關係。(Y為 2005 年 4 月
2 日 ~ 2005 年 4 月 21 日之總蒸散量(cm³))

Xi	regression analysis equation	R^2
circumference	$Y = 12.169 x_1^{2.1221}$	0.4096
sapwood area	$Y = 2592.5 \ x_2^{0.697}$	0.3471
tree height	$Y = -62468 \ x_3 + 988304$	0.3326
leaf area	$Y = 785.55 \ x_4$	0.4540
crown width	$Y = 66597 x_5^{0.275}$	0.1107

表 7. 使用每日最大電壓值決定法,總蒸散量與各基本特徵之關係。(Y為2005年4月 2日 ~ 2005年4月21日之總蒸散量(cm³))

Xi	regression analysis equation	R^2
circumference	$Y = 7.699 x_1^{2.204}$	0.4260
sapwood area	$Y = 458.56 x_2$	0.3604
tree height	$Y = -56543 x_3 + 894298$	0.3125
leaf area	$Y = 711.89 \ x_4$	0.4742
crown width	$Y = 58229 x_5^{0.2901}$	0.1188



圖 32. 最大電壓值決定方式對全林分蒸散量之影響。使用局部最大電壓值決定法,全林 分之推估蒸散量增加。

3.3.3 探針被加熱端與探測端之距離

由於樹液探針需持續輸入一固定功率將上方探針加熱,當探針之被加熱端與探測 端距離過近時,會使得輸入被加熱端之熱能直接影響到探測端,造成實驗誤差,故本研 究多架設了實驗組,使用一棵台灣扁柏 T10,於其之被加熱端輸入一極微小之電流,分 別比較實驗與對照組樣樹之樹幹背景溫度梯度 ($\frac{\Delta V_{R1} + \Delta V_{R2}}{2}$)大小,便可進一步確認 兩探針間之木質部背景溫度梯度,是否有受到加熱源的影響,目前所使用的間隔 10cm 是否足夠。

由 2005/04/02 收集至 2005/04/21 的資料中發現,對照組各樣樹之最大樹幹背景溫 度梯度介於 0.4125 ~ 0.9250°C/10cm,而實驗組之最大樹幹背景溫度梯度為 0.6750°C/10cm(如表 8),介於對照組之範圍內,並無因所輸送之熱能較少,而樹幹背 景溫度梯度有明顯較小的情形,亦即不論所輸送之熱能大或小,兩探針間之樹幹背景溫 度梯度並無明顯不同,顯示目前探針被加熱端所輸送之熱量,並不會影響到探測端的監 測能力,因此可推論上下探針距離 10 公分以上,都是恰當的。

表 8. 不同熱量之輸入,探針於研究期間所出現之最大電壓值。

	出現最大電壓值(mV)	最大溫度梯度(℃/10cm)
對照組 T1	0.0265	0.6625
對照組 T2	0.0300	0.7500
對照組T3	0.0370	0.9250
對照組 T4	0.0230	0.5750
對照組T5	0.0300	0.7500
對照組 T6	0.0290	0.7250
對照組 T7	0.0355	0.8875
對照組 T8	0.0165	0.4125
對照組 T9	0.0235	0.5875
實驗組 T10	0.0270	0.6750

3.4 樹液流動

將各樣樹之流速、流量分別與其基本特徵 1.周徑、2.木質部、3.樹高、4.葉面積、 5.冠幅做迴歸分析,試圖瞭解台灣扁柏之樹液流速、流量與本身條件是否有相關性。再 藉由所收集之氣象資料,觀察樹液流動與環境因子間的關係。

3.4.1 單株植物之樹液流速、流量關係

本研究所做取之樣樹共有 10 棵,其中,使用固定標準功率加熱的有 9 棵。本研 究使用之 S-Type 探針,可將存在於植物體兩探針間之樹幹背景溫度梯度納入修正,並 使用 Saugier et al. (1997)所使用的局部最大值法進行每日最大電壓值的選擇,所得之 各樹樹液流速如下(圖 33),各棵樣樹大致上有著相同的趨勢,而分別乘以各樣樹自 身之邊材面積後,便可估計各樹所傳輸水量的大小,在本研究觀察期間,將 T1 ~ T9 之樹液流量作平均,以單株植物而言,平均每日之流量可由 860 至 9645 cm³/day 不等(圖 34),相差可高達將近 11 倍多。



圖 33. 台灣扁柏樹液流速之趨勢圖。各樹液流速大致上有著相同的趨勢。



圖 34. 單株台灣扁柏之日樹液流量圖。最大與最小之流量可相差 11 倍多。

在樹液流速的部分,是將每日上午9時至下午2時之平均樹液流速與基本特徵分別作迴歸分析,結果顯示:個別樹液流速與樹高有最明顯的對數關係,關係式為 y = 99.091e^{-0.5512x}, $R^2 = 0.5084$ (圖 35)。而各棵樣樹於研究期間之總輸水量則與葉面積有最大的線性相關,關係式為 y = 740.31x + 7443.6, $R^2 = 0.4558$ (圖 36)。



圖 35. 周徑、邊材面積、樹高、葉面積、冠幅與樹液流速關係圖。關係式分別為 y = $0.8008x^{-0.6591}$, R² = 0.0454; y = $0.3288x^{-0.3596}$, R² = 0.1061; y = $99.091e^{-0.5512x}$, R² = 0.5084; y = $0.167x^{-0.2544}$, R² = 0.0456; y = -0.0144Ln(x) + 0.0772, R² = 0.1434。



圖 36. 周徑、邊材面積、樹高、葉面積、冠幅與樹液流量關係圖。關係式分別為 y = 3828.4x - 164607, $R^2 = 0.4328$; y = 52840 $e^{0.0032x}$, $R^2 = 0.3793$; y = -62468x + 988304, $R^2 = 0.3326$; y = 740.31x + 7443.6, $R^2 = 0.4558$; y = 5878.6x + 76250, $R^2 = 0.2255$ 。

3.4.2 樹液流速與環境因子間的關係

樹液流速的狀況與氣候有著絕大的關係,試著將已降低誤差之9棵樣樹之平均樹 液流速與環境因子之關係進行分析。在本研究期間的流速情形大致可分為兩種,一為出 現於天氣晴朗,日輻射較大的日子,每日的變化趨勢呈現先升後降的情形,大約於上午 9時至下午2時達高峰,最高約可達0.07cm³/cm².min,流速與日輻射之曲線相當接近, 而飽和水蒸氣壓差約出現於0~0.9kPa間,大部分的時間幾乎小於0.2kPa,與流速無明 顯之關係。以 2005/04/07 為例,日輻射與樹液流速有著相同的趨勢,由上午7時逐漸上 升,中午12時左右到達最高點(日輻射最大可達約833W/m²),而後再逐漸下降;而 當天之飽和水蒸氣壓差,則於早上8時由0.5kPa開始下降,一直到下午3時下降至最低 點(約0.009kPa),持續維持4個小時後,於晚上7時左右,風向開始轉變(樣區由吹 谷風轉變為吹山風),由於能量的進入,使得氣溫上升,造成飽和水蒸氣壓差亦跟著上 升(圖 37(a))。而另一則出現於濕度大、日照較小的日子。流速情形為無明顯之流 速升降,呈現較無規則的曲線,流速於中午12時至下午2時有微幅的上升,其餘時間 大多為 0.001 ~ 0.004 cm³/cm².min,而由於雲霧籠罩時間長,故一整天之飽和水蒸氣壓 差大多落於 0.007 ~ 0.009kPa。以 2005/04/13 為例,日輻射於上午 10 時達最大值(約 512W/m²),樹液流速於上午 10 時至下午 2 時有些微的上升,流速差異不大;而當天 之飽和水蒸氣壓差變化不大,多落於 0.007 ~ 0.008kPa 間。(圖 37 (b))。





圖 37. 樹液流速之晝夜變化趨勢圖。(a)以2005/04/07 為例,當日天氣晴朗、日照充足,樹液流速隨日輻射量呈現相似之明顯上升下降曲線,而受飽和水蒸氣壓差之影響不大。(b)以2005/04/13 為例,當日輻射量較低、雲霧籠罩時數長,樹液流速曲線較為平緩,與受日輻射、飽和水蒸氣壓差影響不大。

日輻射與飽和水蒸氣壓差為影響植物進行蒸散作用之重要因子,將2005/04/02 ~ 2005/04/21 期間,9棵樣樹之樹液流速做平均後,分別與每日上午9時至下午2時之總 日輻射量及每日上午9時至下午2時之平均飽和水蒸氣壓差做圖觀察。由每日上午9時 至下午2時之總日輻射量與平均樹液流速關係圖可看出,日輻射與樹液流速呈現正相 關,當日輻射越大,樹液流速越大(圖 38)。圖 39為每日上午9時至下午2時之平均 飽和水蒸氣壓差與平均樹液流速關係圖,當飽和水蒸氣壓差越大,則流速越大。



圖 38. 2005/04/02 ~ 2005/04/21 各日上午9時 ~ 下午2 時之總日輻射量與9棵樣樹 之平均樹液流速關係圖。隨著總日輻射量的增加,平均樹液流速上升。



圖 39.2005/04/02 ~ 2005/04/21 各日上午9時 ~ 下午2時之平均飽和水蒸氣壓差與9 棵樣樹之平均樹液流速關係圖。隨著平均飽和水蒸氣壓差的增加,平均樹液流速 上升。

本研究室過去對鴛鴦湖樣區所做的觀察發現:本樣區之蒸散作用受日輻射影響最 大,飽和水蒸氣壓差的影響並不顯著,故在分析上,將焦點置於日輻射對樹液流速之影 響,分析方法為:將本研究期間之氣候大致分為兩類,一為天氣狀況較差,雲霧籠罩時 間長或有降雨,致使濕度較高、日平均飽和水蒸氣壓差值相當低的日子,包含4月13~ 15、17、20日,而另一則為天氣狀況較佳,日輻射較高,濕度較低、日平均飽和水蒸氣 壓值較大日子,包含4月2~12、16、18~19、21日,為減少飽和水蒸氣壓差對樹 液流速之影響,確保所得之結果為日輻射對樹液流速之關係,便將相對濕度小於99%之 資料剔除,再將剩餘之每十分鐘之日輻射與樹液流速做圖,由圖 40 (a) 可看出:在當 飽和水蒸氣壓差極小的狀態下,日輻射對於樹液流速位圖,由圖 40 (a) 可看出:在當 飽和水蒸氣壓差極小的狀態下,日輻射對於樹液流速位圖,由圖 40 (b))。

50



圖 40. 日輻射與樹液流速關係圖。(a)當雲霧籠罩時數較長或濕度較大、飽和水蒸氣 壓差極小的狀態下,日輻射越大,樹液流速無明顯變大的情形,日輻射對樹液流速之 影響有限。(b)當氣候狀況較佳,濕度小、飽和水蒸氣壓差較大的狀態下,日輻射 越大,樹液流速越大,日輻射量與樹液流速有明顯之正相關。

此外,雲霧是本樣區另一個影響樹液流速之重要因子,雲霧出現會造成冠層表面 潮濕,因此抑制植物的蒸散作用。而本樣區之雲霧出現時間主要為下午,故將2005/04/02 ~2005/04/21 每天中午 12 時至下午 4 時之雲霧總沈降量(張世杰,未發表資料)與9 棵樣樹之此段時間平均樹液流速做圖。而由於 4 月 17 日下午有 6.5mm 降雨,故將此日 扣除,將剩餘 19 日每天中午 12 時至下午 4 時之雲霧總沈降量當做 x 軸,9 棵樣樹於中 午 12 時至下午 4 時之平均樹液流速當做 y 軸做圖,由兩者之散佈圖中可看出:雲霧之 沈降會對樹液流速造成影響,當雲霧沈降量越大,樹液流動之速度降低,即蒸散作用受 到限制(圖 41)。



圖 41.2005/04/02 ~2005/04/21 (除 2005/04/17 以外)中午 12 時至下午 4 時之雲霧沈降 量與樹液流速關係圖。將中午 12 時至下午 4 時之雲霧總沈降量與同時間 9 棵樣 樹之平均樹液流速做圖,當雲霧出現,隨著雲霧沈降量的增大,樹液流速會被抑 制,流速越小。

4. 討論

以下針對本研究所使用之 S-Type 樹液探針安裝對於實驗的影響、植物體樹幹背 景溫度梯度的變異狀況、使用樹液探針時其最大電壓值的決定、不同周徑間之流速、流 量差異結果、影響樹液流速因子等問題作探討,並試圖以樹液流法計算冠層氣孔導度 (canopy stomatal conductance),並將冠層氣孔導度與環境因子關係與前人之文獻進行 比較。

4.1 S-Type 樹液探針

一般在架設樹液探針時,操作手冊會建議使用者將儀器面向北方安裝,此舉是由 於台灣位於北半球,若將儀器安裝於北面,可減少因陽光照射所對儀器造成的耗損,而 將儀器統一安裝於同一方位,可消除因不同方位接受之日照輻射量不同而產生的誤差。

本研究於儀器架設之時,由於樣區位於北半球,刻意將儀器面向北方架設,以減 少太陽的直接照射,也就是說,所量到的樹幹背景溫度梯度為植物體北面的溫度。但在 架設的過程中,由於 T9 之安裝位置恰巧有樹瘤之因素,只好安裝於樹身南面。嘗試將 兩棵周徑相當接近(分別為 64.5、63.5cm)樣樹 T4、T9 之溫度梯度分析、觀察,兩樹 之樹幹背景溫度梯度畫夜變化如圖 42(以 2005/04/12 為例),由圖可看出樹幹北面(T4) 之溫度梯度較南面(T9)小。再將 2005/04/02 ~ 2005/04/21 每日之最大、最小樹幹背 景溫度梯度找出來做圖。圖 43a 為北面(T4),圖 43b 為南面(T9),可更明顯的看 到:結果與文獻很接近,樹幹北面之樹幹背景溫度梯度較小,這樣的結果,映證了植物 體之樹幹背景溫度梯度變化與安裝方位角有很大的關係(Do and Rocheteau, 2002),樹 幹北面之背景溫度梯度的於所接受之日輻射較小,故產生之溫度梯度較小,由此也可 知,儀器安裝之方位角,對於計算結果有一定程度的影響,若使用 S-Type 則可避免因 方位角造成之誤差。而由於本樣區屬於霧林帶,日輻射往往會受雲霧所遮蔽,加上林相 鬱密,故日照所造成之樹幹背景溫度梯度應會比其他地方來的小一些。

此外,由於 S-Type 是將探針插入植物之木質部進行量測,故對於植物組織會有 一定程度之損害,故有學者建議為達較準確之測量結果,宜每年將探針更換一次位置 (Köstner *et al.*, 1998a)。

53



圖 42. 樹幹不同方位之背景溫度梯度晝夜變化趨勢圖。T4 為樹幹北面,T9 為樹幹南面。以 2005/04/12 為例,可看出樹幹南面會出現較大的樹幹背景溫度梯度。



圖 43.2005/04/02 ~ 2005/04/21 各日最高與最低樹幹背景溫度梯度變化趨勢圖。(a)
北面(T4)之樹幹背景溫度梯度,最高溫大多小於 0.5℃/10cm,最低溫大多接近-0.5℃/10cm。(b)南面(T9)之樹幹背景溫度梯度,最高溫大多在 0.5℃/10cm
左右,最低溫大多大於-0.5℃/10cm。

4.2 G-Type 與 S-Type 之比較

S-Type 樹液探針主要是將原本存在於植物體本身的樹幹背景溫度梯度納入量 測,將其適當的減去後,可消除因樹幹背景溫度梯度造成樹液流速之不確定誤差。樹液 探針主要植物體樹幹之背景溫度梯度,主要會受日輻射、氣溫影響(Do and Rocheteau, 2002)當日照照射於冠層後,會藉由樹幹的傳遞作用而形成溫度的變化,此熱能會再傳 遞至土壤,影響土壤溫度之變化,故植物體之樹幹背景溫度梯度應與土壤溫度之變化有 著同步的趨勢,然在本研究之觀察中,並無法解釋為何有所不同(圖 44),尚有待後 續之研究。至今,在許多森林的研究中,樹幹溫度對於樹液流動量測產生的可能誤差, 尚未充足(Köstner *et al.*, 1998a)。

本樣區台灣扁柏之樹幹背景溫度梯度最多不會超過 1℃/10cm,前人於西非所做的研究,最大有接近 3℃/10cm 的溫差(平時氣溫可高達 40℃)(Do and Rocheteau, 2002), 此部分之結果應是由於兩地氣溫、日輻射不同所造成的影響,由此可知:氣溫對於植物 體樹幹背景溫度梯度之影響性,故也許於本樣區中樹幹背景溫度梯度在夏季會來的大一 些,可作後續的觀察。可以確定的是本樣區處於霧林帶,林相鬱密,加上附生植物豐富, 樹幹背景溫度梯度相較於其他森林是輕微的。另外,木質部生長並不均質,在不同的木 材密度下,其對於傳導熱量的能力也應有所不同,此外,微環境(例如:附生植物數量、 植物體本身附近的環境......等)也應會對樹幹背景溫度梯度的變化有一定的影響力,因 此,在植物體樹幹背景溫度梯度的探討上,本研究認為可在時間與空間上作更細微的探 討。

在不同氣候對於樹幹背景溫度梯度的觀察發現,不論晴天、陰天,樹液流速皆會 有著類似的走向趨勢(分別為圖 45、圖 46),試著將 G-Type 與 S-Type 所估算之樹液 流量比較,先取9棵樹之樹液流量作平均,再將本研究期間內之晴天挑出,作單日平均, 發現樹幹背景溫度梯度於晴天及陰天對樹液流量探測的影響如下表(表 9)所示,使用 S-Type 樹液探針,單株台灣扁柏晴天每日平均可減少 27 %的推估蒸散量,而於陰天則 可減少 19%的推估蒸散量,樹幹背景溫度梯度於晴天對推估蒸散量之影響較大。

55



圖 44. 土壤溫度與樹幹背景溫度梯度畫夜變化趨勢圖。以樣樹 T7,2005/04/06 為例, 樹幹背景溫度梯度與土壤溫度無同步上升、下降的趨勢。



圖 45. G-Type 與 S-Type 樹液探針晴天流速趨勢圖。取9棵樹流速平均值,以2005/04/08
為例,G-Type 與 S-Type 之流速趨勢相同。



圖 46. G-Type 與 S-Type 樹液探針陰天流速趨勢圖。取9棵樹流速平均值,以 2005/04/14 為例,G-Type 與 S-Type 之流速趨勢相同。

表 9. G-Type 與 S-Type 於晴天、陰天單株台灣扁柏樹液流量之估算差異。(取 9 棵樹 作平均,再將本研究期間之晴天挑出所作之單日平均值)

	G-Type(cm ³ /day)	S-Type(cm ³ /day)	差(cm³/day)	相差百分比(%)
晴天	10380.49	7581.60	2798.89	26.96
陰天	1501.88	1218.40	283.49	18.88

4.3 最大電壓值決定之影響

使用樹液探針時,由於在將探針所測得之電壓值量化為樹液流速時,需倚靠一熱 傳導係數(K),而此熱傳導係數之決定,需從電壓值中找出一最大值來當作其中一個 參考點(即公式中之ΔV_{max}),繼而能開始計算其他時刻之流速,而過去的研究中,使 用的方法為:在每天的清晨時找一個電壓值,來當做當天的最大電壓值,若當天入夜之 後有超過清晨電壓值之值,便一律使用清晨電壓值,帶入運算後,此時刻之樹液流速為 零。由收集而來的資料中發現:本樣區之台灣扁柏,其樹液流動緩慢之時刻(即電壓最 大值)並不一定出現於破曉時(圖 47),故先前的假設法對於樹液流量的推估有一定 程度的低估。本研究收集使用樹液探針文獻之方法(Saugier et al., 1997),使用「局部 最大值法」來決定每天之最大電壓值,但由於目前尚無其他方法來加以驗證其所被減小 的誤差,故也許可對照之後於本研究樣區所使用之微氣候法(eddy covariance)來做比 照、驗證,以進一步確定:在目前已將樹幹背景溫度梯度的誤差剔除後,使用「局部最 大值法」於本研究樣區使用樹液探針時來決定最大電壓值是否恰當。



 圖 47.各樣樹於 2005/04/02 ~ 2005/04/21 每日電壓最大值之時間分佈圖。
圖 為9 棵樣 樹平均之最大電壓值出現時間分佈曲線。每日之樹液流動緩慢時刻有出現於破曉 時,亦有出現於夜晚、白天或下午。

4.4 樹液流速、流量與林分蒸散量的變異

使用樹液探針對單株植物之蒸散量進行量測,再上推至全林分之蒸散量中,需有 推估因子,而邊材面積為水分實際流動之區域,故邊材面積為最多研究者使用之推估因 子(Lu et al.,1995; Granier et al.,1996b; Pataki and Oren, 2003; Wullschleger et al., 2001),此外,由許多研究的結果中顯示:邊材面積與植物之其他特徵,如葉面積等有 明顯的關係(Cermak and Nadezhdina, 1998),故亦有研究使用胸高斷面積、周徑及葉 面積當作上推至全林分蒸散量之推估因子(Köstner et al., 1998a; Hall et al.,1998),本 研究嘗試對9棵樣木之基本特徵(周徑、邊材面積、樹高、葉面積、冠幅)分別與其樹 液流量作迴歸分析,然其之決定係數(R²)最多不超過 0.4939,而樹液流量與葉面積 (Santiago et al., 2000)、胸高徑應有明顯的正相關。可能原因應為本研究中所選用之樣 樹大小,大多分佈集中於某一個範圍(DBH = 20.2 ~ 28.2cm),周徑間的差異不夠 大,故無法顯示出這部分明顯的關係。

而相同的問題也發生在將單株植物上推至全林分的過程中,由於流量與葉面積之 關係式僅能由9棵胸徑大小接近之樣樹求得,無法呈現一完整、周徑大小完整分佈的關 係。故當將此式運用至全林分蒸散量的估計時,對於遠小於(或大於)此範圍胸徑大小 的台灣扁柏蒸散量,便容易產生誤差。於本研究期間,每日之全林分蒸散量如圖 48, 圖中「T」為在 95%信賴區間下之誤差值。建議後續在使用樹液探針欲上推全林分蒸散 量時,需注意對於實驗樣樹大小分佈的數量選取,選用各個徑級之樣樹,以得到較完整 的關係,產生較符合實際狀況的蒸散總量。



圖 48.2005/04/02 ~ 2005/04/21 樣區全林分蒸散量。「T」為在 95%信賴區間下之誤差 值。

4.5 影響樹液流動之因子

由樹液流動的狀況可看出植物蒸散的能力,一般而言,當樹液流速越大,即代表 了蒸散作用較為旺盛,土壤含水量為植物行蒸散作用的因子之一(Philip, 1966),本樣 區之土壤含水量受降雨影響很大,而本研究期間之降雨量相當微量,圖 49 是 2005/04/02 ~ 2005/04/21 每日之平均土壤水含量與上午 9 時 ~ 下午 2 時之 9 棵樣樹平均樹液流 速關係圖,由圖中可看出不論有機層或礦質層,土壤水含量之變化不大,礦質層濕度約 介於 30 ~ 36%間,有機層略高一些,約介於 30 ~ 42%間,故推測土壤水含量於本 研究期間不為影響植物行蒸散作用之重要因子,而本樣區之之降雨分佈極不均勻,以7、 8、9 月最高(羅勻謙,2004),故此部分本研究建議可做長期之觀察,以瞭解當大量降 水時,土壤含水量受到大規模改變後與樹液流動之間的關係。而過去於本樣區之觀察認 為:土壤水含量充沛,並不成為植物行蒸散作用之限制因子,也許可以較大規模之降雨 事件對樹液之流速狀況來做探討。



圖 49. 土壤含水量與樹液流速關係圖。由於本研究期間只有微量降雨,礦質層與有機層 之土壤含水量變異不大,主要皆集中於 30% ~ 42%,故無法明顯看出對樹液 流速之影響。

除了雲霧會帶來葉面濕潤,抑制植物的蒸散作用外,降雨亦為另一使葉面濕潤的 原因。將2005/04/02 ~ 2005/04/12 與2005/04/13 ~ 2005/04/21 各時刻之日輻射與樹液 流速分別做關係圖,2005/04/02 ~ 2005/04/12 幾乎沒有降雨,雲霧出現時數短暫,冠 層呈現較為乾燥的狀況,故日輻射對其之影響較為直接與明顯(圖 50(a));而2005/04/13 ~ 2005/04/21 雲霧出現時數明顯較之前上升很多,由 2005/04/12 入夜後開始有較零星 的降雨,此時冠層呈現濕潤的狀態,故部分日輻射用來幫助冠層表面水分的蒸發,因此 對樹液流動的影響有限,很大部分的樹液流速僅能維持於 0.002 ~ 0.003cm³/cm².min (圖 50 (b))。

沈降作用使葉面濕潤,有其時間上的延遲,而延遲時間之長短取決於當時各環境 因子狀況(日輻射、溫度、濕度等)。本樣區位於山地霧林帶,雲霧出現頻繁,雲霧出 現除了會帶來沈降,使葉片濕潤,另外會遮蔽日照,使日輻射受到影響,故瞭解雲霧對 本樣區蒸散作用之影響,為一重要的課題,然當降雨事件發生時,卻會增加於此部分在 分析上的不確定性誤差。



圖 50. 日輻射與樹液流速關係圖。(a)2005/04/02 ~ 2005/04/12 降雨及雲霧沈降較少, 故葉面較為乾燥,當日輻射越大,則樹液流速越大,日輻射對樹液流速之影響大。(b) 2005/04/13 ~ 2005/04/21 雲霧籠罩時間長,有零星降雨,故葉面因而較為濕潤,日輻 射主要用於葉片表面水分之蒸發,故樹液流速大都集中於 0.02cm³/cm².min 以內,顯 示日輻射對樹液流速之影響有限。
4.6 以樹液流法計算冠層氣孔導度

水分由植物體傳輸至大氣的傳導度,對於用來描述生態系功能及植物與環境的能量、物質傳遞關係,是一個重要的參數(Sturm et al., 1998),由傳導度的量值可瞭解能量、物質的傳遞狀況。生態系各環境因子會因為微環境不同而有不同,以單株植物而言, 樹冠之上層及下層可能就會因可接受的日輻射量不同而造成溫度、濕度上的差異,因而 使得上層的氣孔開闔狀況和下層的不同。Zhang et al. (1997)實驗中發現,樹冠上、中、 下層之氣孔導度會有不同;氣孔導度受太陽輻射、飽和水蒸氣壓差、土壤濕度影響;清 早的陽光照度(irradiance)低,因此氣孔導度受到限制,而後隨著輻射量越大,氣孔導 度也越大;越接近樹冠上層,氣孔導度越小。在自然的環境下,冠層與大氣的交互作用 是複雜的,其需考量到微環境之差異性,會有實地操作上的困難,故曾有學者提出「冠 層氣孔導度(Gt)」的計算方式,主要的觀念是將影響氣孔導度之微環境因子,如:個 別氣孔、葉面的邊界層差異、微環境影響的大氣渦流一併考慮,也就是說,所得之導度 為一以冠層為尺度的「"平均"氯孔導度」(Köstner et al., 1996)。而植物氣孔開闔會因 環境而變異,受光照及飽和水蒸氣壓差影響很大(Arneth et al., 1996; Saugier et al., 1997)。

「導度」可視為是一種對傳導水分能力的量化值,單位通常為單位時間內、單位 面積植物所傳輸之水量。當導度大,此時植物體可蒸散較多的水份,同時也具備較旺盛 的光合作用能力。將T1 ~ T9 樣樹所量測出的樹液流量,及各樣樹之邊材面積、葉面 積,再將量測之大氣溫度、濕度換算為飽和水蒸氣壓差,同帶入 Monteith & Unsworth (1990)所建議的式子(公式 13),即可得各樣樹之冠層氣孔導度(G,),試圖以樹 液流法來計算冠層氣孔導度,瞭解植物個體間氣孔導度的差異性,並探索台灣扁柏對於 水分傳輸、養分及能量輸送的情形。

$$G_{t} = \frac{K_{G}(T) \cdot E_{L}}{D}$$
公式 13
$$G_{t} 為 冠層 氯 孔 導度 (m/sec)$$

$$K_{G} 為 導度 常數 (kPa.m3/kg)$$

$$(=115.8 + 0.4236T, T 為 氯 溫-℃)$$

 E_L 為單位葉面積之邊材樹液流量 (m³/m².sec)

$$(=u \cdot \frac{A_s}{A_L}, A_s$$
為邊材面積-平方公尺, A_L 為葉面積-平方公尺)

D 為飽和水蒸氣壓差 (kPa)

$$\left(=\left[0.618\times2.718^{\left[17.27.T\right]}_{T+237.37}\right]\left[\frac{1-RH}{100}\right]$$
, RH 為相對濕度-%)

本研究將計算而得之各冠層氣孔導度,與基本特徵分別作迴歸分析(圖 51), 所得結果顯示,冠層氣孔導度與樹高有最明顯的對數相關,關係式為 y = -76.294Ln(x) + 212.81, R² = 0.7383。此結果與前人研究結果類似:樹高越高,則氣孔導度越小(Schäfer et al., 2000),然由於本研究中所選擇之樣樹樹高差異不大,故於量測樹高時人為所產 生之不確定性誤差,會對結果造成比較大的影響,故氣孔導度與樹高於本研究所得之關 係,尚須斟酌。



圖 51. 周徑、木質部、樹高、葉面積、冠幅與冠層氣孔導度關係圖。關係式分別為 y = $29.319x^{-0.211}$, R² = 0.0105; y = $18.004x^{-0.0777}$, R² = 0.0112; y = -76.294Ln(x) + 212.81, R² = 0.7383; y = $17.767x^{-0.0816}$, R² = 0.0106; y = -2.0989Ln(x) + 16.151, R² = 0.1069。

將冠層氣孔導度與環境因子做對照,試圖瞭解冠層氣孔導度與環境因子間的關係。冠層氣孔導度與樹液流速在天氣晴朗、無雲霧籠罩的日子(以2005/04/06為例), 有類似的起伏曲線(圖 52),但有著時間差的存在。在濕度大、雲霧籠罩的日子(以 2005/04/13 為例),冠層氣孔導度與樹液流速亦有著類似的曲線(圖 53),但比起天 氣晴朗的日子(最大導度可達將近 80g/cm².min),此時之最大導度僅能維持於約 9



圖 52. 冠層氣孔導度與樹液流速畫夜變化圖。以 2005/04/06 為例(天氣晴朗),樹液 流速與冠層導度有類似的起伏曲線,但有時間差的存在。



圖 53. 冠層氣孔導度與樹液流速晝夜變化圖。以 2005/04/13 為例(濕度大、雲霧籠罩), 冠層氣孔導度與樹液流速亦有著類似的曲線,無時間差的存在。

氣孔開闔受光照及飽和水蒸氣壓差影響很大(Saugier et al., 1997)。一般而言, 不論晴天或陰天,本樣區以樹液流法所計算出之台灣扁柏最大冠層導度均出現於下午至 傍晚,由圖面(圖 54、圖 55)判讀的結果發現,日輻射與飽和水蒸氣壓差對於冠層導 度的大小影響,皆沒有文獻中來的明顯。而本樣區於過去所做的觀察發現:日輻射對蒸 散作用的影響最直接,飽和水蒸氣壓差的影響較不明顯。而在晝夜變化趨勢上,冠層導 度與樹液流速的情形接近;在氣候狀況良好,雲霧籠罩時數不多的日子,冠層導度會大 致呈現一鐘形曲線,約在傍晚時到達曲線高峰,大約為 74cm³/cm².min;而當雲霧籠罩 時數長、日照較小的日子,所計算出之冠層導度不大,約為 9cm³/cm².min,並無明顯之 趨勢走向。德國東北的菲希特爾山脈(Fichtelgebirge)樣區,樣區之優勢樹種為挪威雲杉, Köstner et al. (1998b)於內所做之結果為:氣孔導度趨勢呈鐘形曲線,天氣狀況佳時, 最大值出現於上午10:00,約為25.2cm/min,而在氣候不佳時,最大值出現於上午9:00, 約為 22.8cm/min。德國西南的佛萊堡 (Freiburg) 樣區,蘇格蘭松之氣孔導度曲線在畫 夜變化上亦呈鐘形曲線,最大時出現於上午十點,約為 30cm/min (Köstner et al. 1996)。 Sturm et al. (1998)的研究中亦有相同的結果,在早上,氣孔導度與日照有明顯之正相 關,而當在接近中午之時,導度則受飽和水蒸氣壓差影響,當飽和水蒸氣壓差上升時, 氣孔導度會受其影響而下降。Köstner et al. (1992)於紐西蘭南島之原始森林對三種不 同樹種使用樹液探針,分別計算氣孔導度,其導度最大值分別出現於上午 6:00、6:30、 9:00,量值為60cm/min、25.2 cm/min、24 cm/min。美國北卡羅來納州(North Carolina) 的 Southeast Tree Research and Education site 所進行之研究也發現, 氯孔導度最大出現於 早上,並會隨日出而變大,而後便會與飽和水蒸氣壓差有關(Ewers and Oren, 2000)。

Oren et al. (2001)對氣孔的觀察也發現,在一般的狀況下,光線充足時,飽和 水蒸氣壓差會上升,此時,大部分的植物氣孔導度會下降,可避免自身水分過度流失, 以保持體內水分的平衡,在他們的樣區中,白天的飽和水蒸氣壓差與日輻射有日輻射越 大,飽和水蒸氣壓差亦越大的關係。氣孔導度實難以區分是受日照還是飽和水蒸氣壓差 影響,在許多使用平均氣孔導度計算式的研究中都有相同的結果:歸納整理後,早晨及 傍晚,也就是日照較小的時刻,氣孔導度主要受日輻射影響,會隨其變大而變大,而當 日輻射充足時,飽和水蒸氣壓差則成了影響氣孔導度的重要因子,當飽和水蒸氣壓差越 大,氣孔導度則越小 (Köstner et al., 1998b; Köstner et al., 1996)。

由圖面上對氣孔導度與日輻射、飽和水蒸氣壓差的變化觀察,氣孔導度受二者之影響難以判別,本樣區氣孔導度最大值發生於日照及飽和水蒸氣壓差幾乎接近零時,這

67

似乎不符合其他樣區所研究之結果與推論。本研究所使用之冠層氣孔導度公式需考慮之 環境參數為:溫度及飽和水蒸氣壓差,而由於本研究樣區之相對濕度極高、又長期籠罩 於雲霧中,一天的趨勢有著與其他樣區相當不同的趨勢走向,在此種溫度及濕度狀況, 使得飽和水蒸氣壓差相當的低(常出現極端值),故推測本樣區對台灣扁柏使用樹液流 法所測得之樹液流速,帶入公式計算冠層氣孔導度並不恰當。

試著將 2005/04/02 ~ 2005/04/21 每日之最大冠層氣孔導度、飽和水蒸氣壓差及 日輻射做圖(圖 56),發現大致上之起伏類似,因此,可以確定的是:冠層氣孔導度 是有受到飽和水蒸氣壓差、日輻射之影響,只是公式所得之數值的絕對值有待商榷,而 相對值是可以參考的。建議可使用氣孔導度計對台灣扁柏之氣孔狀況進行進一步的瞭 解,以比較由公式推算與實際量測值之差異,並作確認。



圖 54. 冠層氣孔導度、飽和水蒸氣壓差與日輻射之晴天晝夜變化圖。以 2005/04/06 為 例(天氣晴朗),冠層氣孔導度之起伏並無明顯受日輻射、飽和水蒸氣壓差之影 響。



圖 55. 冠層氣孔導度、飽和水蒸氣壓差與日輻射之陰天晝夜變化圖。以 2005/04/13 為 例(濕度大、雲霧籠罩),冠層氣孔導度起伏範圍小,受日輻射、飽和水蒸氣壓 差影響相當微弱。



圖 56.每日最大之冠層氣孔導度、飽和水蒸氣壓差及日輻射關係圖。當飽和水蒸氣壓差 越大、日輻射越大,冠層氣孔導度越大,三者之起伏狀況相似。

5. 結論

本研究於 2005 年 4 月 2 日至 2005 年 4 月 21 日,以改良式樹液探針(S-Type) 將存在於植物體之樹幹背景溫度梯度所造成的誤差扣除,並另外嘗試使用「局部最大值 法」對量化樹液流速時所需決定之電壓最大值進行運算。所得結論如下:

- I. 本研究調查9棵台灣扁柏胸高直徑(x)與邊材面積(y),再加入前人所調 查之14棵台灣扁柏,共計23棵,關係式為y=1.0331x^{1.6868}, R²=0.9437。
- Ⅱ. 台灣扁柏之樹幹背景溫度梯度於氣候條件較佳的日子,夜晚兩探針之差值 (上面的溫度減下面的溫度)為正值;白天則呈現負值。上、下兩探針(10cm)
 之樹幹背景溫度梯度最高相差不超過1℃/10cm。
- III. 於本樣區使用 Granier 樹液探針對台灣扁柏之樹液流動進行實驗,探針之被 加熱端(上針)與探測端(下針)距離至少 10cm,可使探測端不被導入樹 身之熱量影響。
- IV. 原先所忽略之樹幹背景溫度梯度會使所測得之樹液流速被高估,故將其納入 考量後,平均每日單株台灣扁柏流速最多可降低約 30%,對於全林分之減 少蒸散量約為 33%;而使用「局部最大電壓值法」將電壓值量化為流速後, 平均每日單株台灣扁柏流速可增加約 11%,全林分蒸散量約增加 10%。故 本樣區全林份於 2003/7/13 ~2004/05/31 近 11 個月之蒸散量,由 194mm 修 正為 149mm。
- V. 樹液流速主要受日輻射影響,以飽和水蒸氣壓差較大時,影響較大。而雲霧 沈降量與樹液流速有負相關的關係。

6. 參考文獻

- 朱慧君,2005,臺灣扁柏森林生態系養分存量與枯落物養分流量之研究。國立東華大學 自然資源管理研究所碩士論文。
- 李光敦,2003,水文學,頁89-103,五南圖書出版股份有限公司,台北。
- 吳敏如,2004,以微氣候模式估算雲霧森林中台灣扁柏的雲霧沈降量。國立東華大學自 然資源管理研究所碩士論文。
- 洪志凱,2004,樹液探針之發展與應用。國立台灣科技大學機械工程研究所碩士論文。
- 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。
- 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。
- 葉青峯,2004,台灣扁柏森林的生物量及雲霧沈降量估算。國立東華大學自然資源管理 研究所碩士論文。
- 劉美娟,2004,鴛鴦湖森林生態系地表苔蘚植物對養分循環之影響。國立東華大學自然 資源管理研究所碩士論文。
- 羅勻謙,2004,鴛鴦湖地區台灣扁柏森林生態系蒸散作用之研究。國立東華大學自然資源管理研究所碩士論文。
- Andrade, J. A., F. C. Meinzer, G. Goldstein, N. M. Holbrook, J. Cavelier, P. Jackson and K. Silvera (1998). Regulation of water flux through trunks, branches and leaves in trees of lowland tropical forest. Oecologia 115, 463-471.
- Arneth, A., F. M. Kelliher, G. Bauer, D. Y. Hollinger, J. N. Byers, J. E. Hunt, T. M. Mcseveny, W. Ziegler, N. N. Vygodskaya, I. Milukova, A. Sogachov, A. Varlagin and E. -D. Schulze (1996). Environmental regulation of xylem sap flow and total conductance of Larix gmelinii trees in eastern Siberia. Tree Physiology 16, 247-255.
- Braun, P. and J. Schmid (1999). Sap flow measurements in grapevines (*Vitis vinifera* L.) 2.Granier measurements. Plant and Soil 215, 47-55.
- Bernier, P.Y., N. Bréda, A. Granier, F. Raulier and F. Mathieu (2002). Validation of a canopy gas exchange model and derivation of a soil water modifier for transpiration for sugar

maple (*Acer saccharum* Marsh.) using sap flow density measurements. Forest Ecology and Management 163, 185-196.

- Cermak J. and N. Nadezhdina (1998). Sapwood as the scaling parameter-defining according to xylem water content or radial pattern of sap flow? Annales des Science Forestieres 55, 509-521.
- Chang, S. C., I. L. Lai and J. T. Wu (2002). Estimation of fog deposition on epiphytic bryophytes in a subtropical montane forest ecosystem in northeastern Taiwan. Atmospheric Research 64, 159-167.
- ChapinⅢ, F. S., P. A. Maston and H. A. Mooney (2002). Principles of terrestrial ecosystem ecology, pp. 97-121. Springer-Verlag, New York, NY.
- Chazdon, R. L. and R. W. Pearcy (1991) . The importance of sunflecks for forest understory plants. Bioscience 41, 760-766.
- Cochard, H., N. Bréda and A. Granier (1996). Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought : evidence for stomatal control of embolism? Annales des Science Forestieres 53, 197-206.
- Do, F. and A. Rocheteau (2002). Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes.1.Field observations and possible remedies. Tree Physiology 22, 641-648.
- Ellsworth, D.S. (1999). CO₂ enrichment in a maturing pine forest: are CO₂ exchange and water status in the canopy affected ? Plant, cell and environment 22, 461-472.
- Else, M. A., A. E. Tiekstra, S. J. Croker, W. J. Davies and M. B. Jackson (1996) . Stomatal closure in flooded tomato plants involves abscisic acid and a chemically unidentified anti-transirant in xylem sap. Plant Physiology 1012, 239-247.
- Ewers, B. E. and R. Oren (2000). Analyses of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. Tree Physiology 20, 579-589.
- Ewers, B. E., R. Oren, K. H. Johnson and J. J. Landsberg (2001a). Estimating maximum mean canopy stomatal conductance for use in models. Canadian Journal of Forest Research 31, 198-207.

- Ewers, B. E., R. Oren, N. Philllips, M. Strömgren and S. Linder (2001b). Mean canopy stomatal conductance responses to water and nutrient availabilities in *Picea abies* and *Pinus taeda*. Tree Physiology 21, 841-850.
- Granier, A. (1985). Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. Annales des Sciences Forestières 42, 81-88. (引自Granier, 1987)
- Granier, A. (1987). Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. Tree Physiology 3, 309-320.
- Granier, A., P. Biron and D. Lemoine (2000). Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. Agricultural and Forest Meteorology 100, 291-308.
- Granier, A., P. Biron, B. Köstner, L. W. Gay and G. Najjar (1996a). Comparison of xylem sap flow and water vapour flux at the stand level and derivation of canopy conductance for Scots pine. Theoretical and applied climatology 53, 115-122.
- Granier, A., R. Huc and S. T. Barigah (1996b). Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. Agricultural and Forest Meteorology 78, 19-29.
- Hall, R. L., S. J. Allen, P. T. W. Roseir and R. Hopkins (1998). Transpiration from coppiced poplar and willow measured using sap-flow methods. Agricultural and Forest Meteorology 90, 275-290.
- Hanan, N. P. and S. D. Prince (1997). Stomatal conductanceof West-Central Supersite vegetation in HAPEX-Sahel: measurements and empirical models. Journal of hydrology 188-189, 536-562.
- Hetherington, A. M. and F. I. Woodward (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. Nature 424, 901-908.
- Hopkins, W. G. (1999),植物生理學(廖玉婉、徐善德、林美華、謝永祥、吳弘達、 鍾仁彬譯),頁27-74,頁179-199,啟英文化事業有限公司,台北。
- Jarvis, P. G. (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. Philosophical transactions of the royal society of London B273. 593-610. (引自Schäfer *et al.*, 2000)
- Jones, H. G. (1992). Plants and microclimate, 2nd Ed., pp.131-161. Cambridge university press, New York, NY.

- Köstner, B., A. Granier and J. Cermak (1998a) Sapflow measurements in forest stands : methods and uncertainties. Annales des Science Forestieres 55, 13-27.
- Köstner, B., E. M. Falge, M. Alsheimer, R. Geyer, J. D. Tenhunen (1998b) Estimating tree canopy water use via xylem sapflow in an old Norway spruce forest and a comparison with simulation-based canopy transpiration estimates. Annales des Science Forestieres 55, 125-139.
- Köstner, B. M. M., E. D. Schulze, F. M. Kelliher, D. Y. Hollinger, J. N. Byers, J. E. Hunt, T. M. McSeveny, R. Meserth and P. L. Weir(1992). Transpiration and canopy conductance in a pristine broad leafed forest of *Nothofagus*: an analysis of xylem sap flow and eddy correlation measurements. Oecologia 91, 350-359.
- Köstner, B., P. Biron, R. Siegwolf and A. Granier (1996). Estimates of water vapor flux and canopy conductance of Scots Pine at the tree level utilizing different xylem sap flow methods. Theoretical and Applied Climatology 53, 105-113.
- Lambers, H., F. S. ChapinⅢ and T. L. Pons(1998). Plant physiological ecology, pp. 62-220. Springer-Verlag, New York, NY.
- Linesley, R. K., Jr., M. A. Kohler and J. L. H. Paulhus (2000),水文學(徐碧治、林廣台 譯),頁1-6,美商麥格爾·希爾國際股份有限公司(台灣),台北。
- Lu, P., P. Biron, N. Breda and A. Granier (1995). Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) under soil drought in the Vosges mountains : water potential, stomatal conductance and transpiration. Annales des Sciences Forestieres 52, 117-129.
- Monteith, J.L. and M. H. Unsworth (1990). Principles of environmental physics, pp. 291. Edward Arnold, London. (引自Ewers and Oren, 2000)
- Oren, R., J. S. Sperry, B. E. Ewers, D. E. Pataki, N. Phillips and J. P. Megonigal (2001). Sensitivity of mean canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit in a flooded *Taxodium distichum* L. forest : hydraulic and non-hydraulic effects. Oecologia 126, 21-29.
- Pataki D. E. and R. Oren (2003) .Species differences in stomatal control of water loss at the canopy scale in a mature bottomland deciduous forest. Advances in Water Resources 26, 1267-1278.

- Pearcy, R.W. (1990) . Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 41, 421-453.
- Philip, J. R.(1966). Plant water relation: some physical aspects. Plant physiology 17, 245-268. (引自羅勻謙, 2004)
- Ryan, M. G. and B. J. Yoder (1997) . Hydraulic limits to tree height and tree growth. Bioscience 47 (4) 235-242.
- Santiago, L. S., G. Goldstein, F. C. Meinzer, J. H. Fownes and D. Mueller-Dombois (2000). Transpiration and forest structure in relation to soil waterlogging in a Hawaiian montane cloud forest. Tree Physiology 20, 673-681.
- Saugier, B., A. Granier, J. Y. Pontailler, E. Dufrêne and D. D. Baldocchi (1997). Transpiration of a boreal pine forest measured by branch bag, sap flow and micrometeorological methods. Tree Physiology 17, 511-519.
- Schäfer, K. V. R., R. Oren and J. D. Tenhunen (2000) . The effect of tree height on crown level stomatal conductance. Plant, cell and environment 23, 365-375.
- Scholander, P. R., H. T. Hammel, E. D. Bradstreet and E. A. Hemmingsen (1965). Sap pressure on vascular plants. Science 148, 339-346. (引自Schäfer *et al.*, 2000)
- Sevanto S. (2003). Tree stem diameter change measurements and sap flow in Scots Pine. Ph.D. Dissertation. University of Helsinki, Helsinki, Finland.
- Sturm, N., B. Köstner, W. Hartung and J. D. Tenhunen (1998). Environmental and endogenous controls on leaf-and stand-level water conductance in a Scots pine plantation. Annales des Science Forestieres 55, 237-253.
- Wheeler, R. M., C. L. Mackowiak, N. C. Yorio and J. C. Sager (1999). Effects of CO₂ on stomatal conductance: do stomatal open at very high CO₂ concentrations? Annals of botany company 83, 243-251.
- Wilson, K. B., P. J. Hanson, P. J. Mulholland, D. D. Baldocchi and S. D. Wullschleger (2001). A comparison of methods for determining forest evapotranspiration and its components : sap-flow, soil water budget, eddy covariance and catchment water balance. Agricultural and Forest Meteorology 106, 153-168.

- Wullschleger, S. D., K. B. Wilson and P. J. Hanson (2000). Environmental control of whole-plant transpiration, canopy conductance and estimates of the decoupling coefficient for large red maple trees. Agricultural and Forest Meteorology 104, 157-168.
- Wullschleger, S. D., P. J. Hanson and D. E. Todd (2001). Transpiration from a multi-species deciduous forest as estimated by xylem sap flow techniques. Forest Ecology and Management 143, 205-213.
- Zhang, H., L. P. Simmonds, J. I. L. Morison and D. Payne (1997). Estimation of transpiration by single trees: comparison of sap flow measurements with a combination equation. Agricultural and Forest Meteorology 87, 155-169.