

樟樹不同冠層位置之光合作用淨生產力

洪儷文¹、王亞男²

(收件日期：民國 91 年 8 月 15 日、接受日期：民國 92 年 3 月 12 日)

【摘要】本研究主要目的在獲得樟樹全株葉部一年光合作用生產力的資料，並探討影響樟樹的光合作用主要的環境及生理因子為何。經成對樣本 T 檢定法後發現，樟樹陽葉與蔭葉間無論是在光合作用、蒸散作用及環境因子方面均差異顯著，但陽葉或蔭葉在樹冠上下二層間則無顯著差異。在所有季節光度均為影響樟樹光合作用的主要因子。光度與葉溫為多數測定日影響陽葉光合作用的主要因子，而葉溫多為蔭葉光合作用的主要影響因子。試驗中也發現每日上午九時的瞬間光合作用率與當日二氧化碳收穫量有顯著正相關性。本研究的樟樹植株總葉面積為 124 m²，其中陽葉面積佔 30%，蔭葉面積佔 70%，全株一年約可固定 234 kg 的二氧化碳，其中陽葉貢獻 54%，蔭葉貢獻 46%。

【關鍵詞】淨光合作用率、蒸散作用速率、葉溫、光度、一日二氧化碳收穫量。

NET PHOTOSYNTHETIC PRODUCTIVITY AT DIFFERENT CANOPY LAYERS OF *CINNAMOMUM CAMPHORA*

Li-Wen Hong¹ Yan-Nan Wang²

(Received: August 15, 2002; Accepted March 12, 2003)

【Abstract】 The aims of this study were to obtain the annual photosynthetic productivity of a single camphor tree and discuss the main environmental and physiological factors in photosynthesis. We found there were significant differences between the sun-grown leaves and the shade-grown leaves in photosynthesis, transpiration and environmental factors. But there was no difference between the upper and the lower canopy layer. PPFD was the major influence factor in photosynthesis. In every reason. PPFD and leave temperature were the major influence factors of sun-grown leaves. leave temperature was the major influence factor of shade-grown leaves in photosynthesis in many experiment days. Besides, the instantaneous rate of photosynthesis at 9:00 am daily showed significantly positive correlation to diurnal CO₂ gains. Total area of camphor leaves were 124 m², the sun-grown leaves is covered 30%, and shade-grown leaves 70%. There were 234 kg of CO₂ could be fixed by a single camphor in a whole year. The sun-grown leaves contributed 54% of CO₂ fixation, the other 46% was fixed by shade-grown leaves.

【Key words】 net photosynthesis rate, transpiration rate, leaf temperature, photon flux density, diurnal CO₂ gain.

¹ 國立台灣大學森林系碩士班研究生。

Graduate student, Department of Forestry, National Taiwan University.

² 國立台灣大學森林學研究所教授，通訊作者。

Professor, Department of Forestry, National Taiwan University, Corresponding Author.

I、前言

光合作用是植物和部分細菌及部分原生生物利用來自太陽光的能量產生醣類的過程。森林冠層的樹葉在進行光合作用時，將太陽輻射能轉變為化學能，並將大氣中的碳素固定在植物體內，所以森林冠層在森林生態系的能量流動與物質循環上扮演著重要的角色 (郭, 2000)。因此，研究森林冠層氣體交換作用的日變化及季節變化，不但可了解在某特定環境條件下，限制冠層葉光合作用的外在因素及內在過程為何，同時這也是測定冠層葉一天、一季或一整年淨初生產力最直接的方法 (Zotz and Winter, 1993)。

在一過程中，植物經歷自然環境中變動的溫度、光度、相對濕度和大氣的二氧化碳濃度。這些環境因子的日變化，加上土壤水及養分有效性季節變動，在不同的時間尺度下均影響植物與周遭空氣的氣體交換 (Zotz and Winter, 1996)。

本實驗測定樟樹 (*Cinnamomum camphora*) 光合作用的日變化與季節變化，藉此探討供試樟樹冠層葉光合作用與其他環境因子及生理因子間的關係。此外，並以每日二氧化碳的固定量表示樟樹葉部的日生產力，再利用各測定日的生產力進而評估樟樹葉部的年生產力。本研究也比較不同冠層高度之陽葉與陰葉間淨光合作用的差異，並探討影響各冠層位置不同葉子光合作用的主要環境及生理因子。本研究也計算陽葉與陰葉對供試樟樹葉部生產力貢獻的比例。

II、材料與方法

(I) 試驗地概況及試驗樹種

試驗地位於林務局羅東林區管理處南澳工作站周圍的樟樹林，屬南澳事業區第 15 林班，面積 8.99 公頃，海拔平均約 25 公尺，地勢平

坦，四面比鄰為山地保留地及水田，西面為南澳新建辦公室及原生植物標本園景區。本區土壤為砂質壤土，土層淺薄。整個試驗期間 (2001 年 3 月 - 2002 年 2 月) 平均相對溼度為 79.38%，在溫度與降水方面，最高月均溫出現在 2001 年 8 月，達 28.7°C，最低月均溫出現在 2002 年 1 月，僅 16.7°C，降水量最大值出現在 2001 年 9 月，當月累積降水量高達 1088 mm，最小值出現在 2002 年 3 月，當月累積降水量僅有 83.2 mm (資料來源：中央氣象局)。本試驗所選取的樟樹位於南澳原生植物標本園樟樹林內，樹齡 26 年，樹高約 10.4 公尺，枝下高 3.21 公尺，胸徑 35.2 公分，基徑 48.4 公分，樹冠幅直徑平均寬約 3.6 公尺。

(II) 到達樹冠層的設施及儀器測定

為測定樟樹樹冠不同高度葉片的生理活動，於該植株四周搭建高約 10 公尺的竹製鷹架，並於竹架 5.5 公尺及 7 公尺高處分別搭設工作用木板平台，可到達樟樹樹冠上層及下層，分別測定該處葉片生理活動。

本試驗所使用的儀器為 CI-301PS 攜帶式光合作用測定儀 (CID, Inc., USA)，本測定儀是由紅外線 CO₂ 氣體分析系統 (CI-301) 及一個可替換式的葉箱所組成。儀器在實驗時讀入光度 (PPFD)、氣溫、葉面溫度、相對濕度和 CO₂ 濃度等數值後，儀器內部的微處理器可計算收集來自葉箱中感測器和 CO₂ 分析系統的資料，計算出光合作用速率、蒸散作用速率、氣孔導度和葉箱內葉片周圍的 CO₂ 濃度。

(III) 生理活動的測定及資料分析

試驗期間 (2001 年 3 月至 2002 年 2 月) 每月以光合作用測定系統分別測定樟樹最上層與下層的陽葉及陰葉各三片的光合作用及其他生理活動。根據 Zotz 和 Winter (1996) 在雨林冠層葉子的研究顯示，在以 5、15、30 或 60 分鐘為間隔的測定時間估算每日的破收穫，其結果實質上都是相同的。故本實驗設計為每隔

一小時分別測定各層之陽葉與陰葉的氣體交換。陽葉的判定是一日平均受光度為 $100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上之葉片，其餘為陰葉。實際測定時大致可以枝條頂端第一片葉片以下 15 cm 以內的葉片歸為陽葉，其餘為陰葉。實驗期間每個測定日均測相同的葉片，但不同測定日由於葉片可能受傷或掉落，所以不同測定日可能使用不同葉片。每次測定時間原則上為早上八時至下午四時止，共八個小時。

試驗原定自 2001 年 3 月起至 2002 年 2 月止，連續每月進行樟樹葉部生理活動測定。惟因 2001 年 9 月納莉颱風來襲後，北宜公路及蘇花公路道路嚴重坍方中斷，無法到達試驗地，後因儀器發生障礙維修，導致 2001 年 9 月至 2002 年 1 月的資料闕如。因此，除因實驗進行中下雨或其他因素中斷外，全年完整收集整日樟樹葉部生理活動資料次數為 8 次，8 次完整測定日期分別為 2001 年 3 月 24 日、4 月 29 日、5 月 5 日、6 月 16 日、7 月 7 日及 8 月 4 日，2002 年 2 月 14 日及 3 月 9 日。

測定所得的資料以 SPSS (Statistical Package for the Social Science) 10.0 版統計軟體中成對樣本 T 檢定法 (pair t-test)，對不同位置間葉片生理參數與環境因子之差異性進行分析。另外，為了解各環境因子對植物生理反應的影響，以逐步迴歸分析 (step-wise multiple regression analysis) 法，對光合作用速率、蒸散作用速率與各項環境因子或生理因子間關係予以分析。

(IV) 全株葉面積的推估

採取特定大小之枝條，包含上層 1 枝與下層 2 枝共 3 枝樣本。這 3 個枝條直徑為 6.5-7.2 cm，長度約為 2.8-3.7 m，全株共有 25 枝類似大小之枝條，故所採之枝條數量約佔全株枝條的 1/8。依據葉片生長位置先區分為陽葉與陰葉，分別加以計數後每個枝條平均陽葉有 1358 片，陰葉 2190 片，乘以全株枝條數 (25 枝) 後得全株陽葉約為 33950 片，陰葉約為 54750 片。從中隨機取陽葉 149 片，陰葉 309 片，將

葉片排列於掃描器上，掃描成黑白影像檔 (*.tif) 後，利用影像檔中黑色與白色像元 (pixels) 的比例 (實際上係利用 ERSI 公司所生產之 ArcView 軟體內建影像分析模組 (Image Analysis) 進行像元數的統計)，乘以實際掃描區域之面積，即可得知該區域內所有葉片的面積總和，最後再除以葉片數量便可求得該幅掃描影像內的平均葉面積，將此平均值乘以全株陽葉或陰葉葉片數目後，即可得全株陽葉葉片與陰葉葉片面積。

(V) 全株全年碳收穫量的推估

將某測定日各時段陽葉與陰葉的淨光合作用率分別平均，得到一日各時段平均之瞬間淨光合作用速率，單位為 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。計算個別測定日一日淨光合作用總量，單位由 μmol 換算成 mmol。將各測定日碳收穫量由莫耳數換算成重量單位，單位為 $\text{gCO}_2 \text{ m}^{-2}\text{day}^{-1}$ 。然後將一日碳收穫量由單位面積換算成實際陽葉、陰葉的面積，再換算成以公斤為重量單位，單位為 $\text{kg CO}_2 \text{ stem}^{-1}\text{day}^{-1}$ ，此即為全株陽葉及陰葉某測定日的總碳收穫量。將所有測定日陽、陰葉的總碳收穫量平均，再乘以一年 365 日，可得陽、陰葉的全年總碳收穫量，單位為 $\text{kg CO}_2 \text{ year}^{-1}$ 。將得到的陽葉與陰葉全年總碳收穫量相加，可得該株樟樹所有葉片的全年總碳收穫量。

III、結果

(I) 樟樹不同冠層位置葉片生理活動及環境因子的日變化

在各測定日環境因子與光合作用速率、蒸散作用速率及氣孔導度日變化方面，以 2001 年 3 月 24 日為例，樟樹上層陽葉與下層陽葉的光合作用日變化趨勢與光度日變化趨勢相同 (圖 1)。例如在上午 9 時與 12 時這二個時段光度升高，淨光合作用速率也隨之升高，但在陰葉的部分，雖然淨光合作用率與光度的日

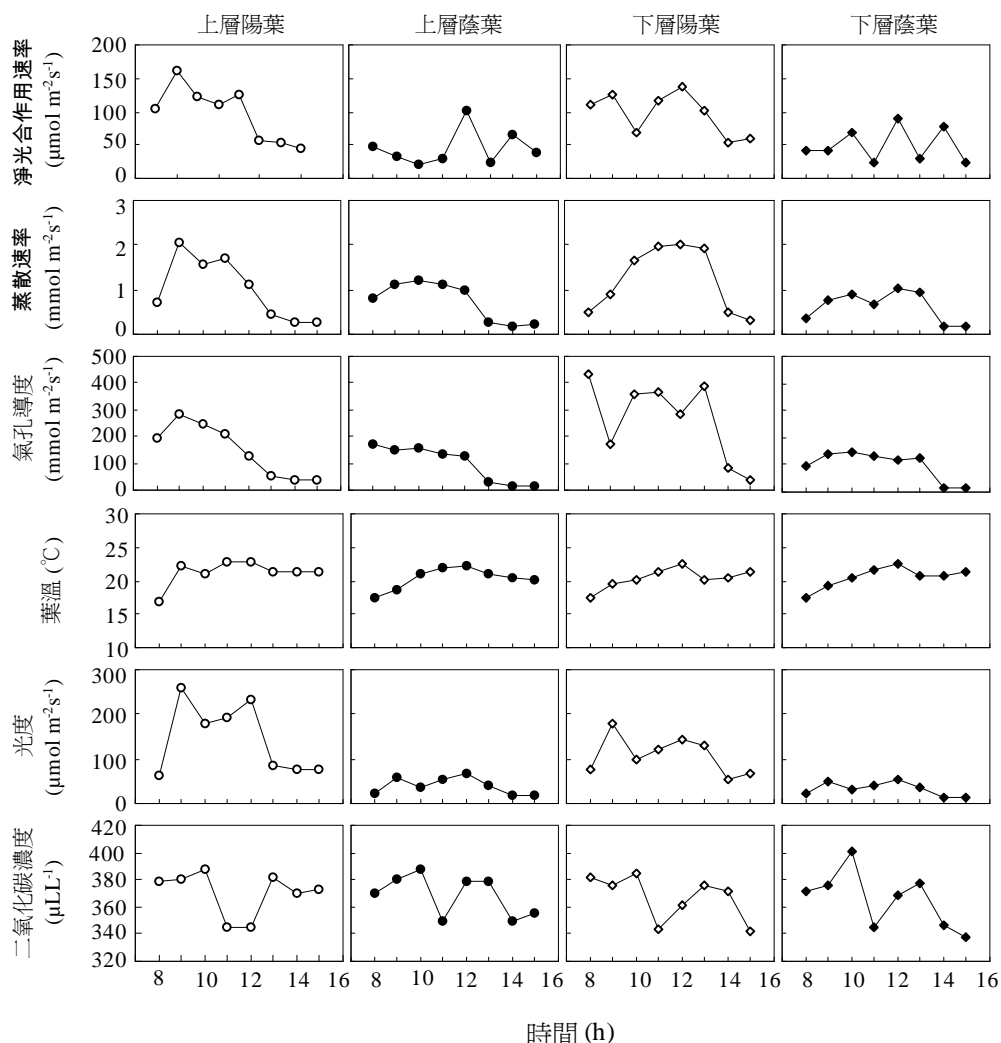


圖 1 樟樹不同位置陽葉與蔭葉於 2001 年 3 月 24 日生理活動及環境因子的日變化

Fig. 1 Daily changes (March 24, 2001) of physiological activity and environmental factor of camphor obtained from sun-grown and shade-grown leaves

變化趨勢並不相近，但在上午 12 時光度出現最大值時，淨光合作用速率也達到最大值，其餘的試驗日在光度與光合作用的日變化趨勢也有類似的結果。2001 年 8 月 4 日是試驗期間溫度較高之一日，而光度小於 $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 時陽葉的淨光合作用速率日變化趨勢大致與光度日變化相符，上層陽葉在上午 11 時光度及葉溫突然降低，淨光合作用速率反而略為升高，氣孔導度也達到最大值；當上層陽葉與下層陽葉光度到達 $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上時，淨光合作用速

率反而略為下降（圖 2）。上層蔭葉淨光合作用日變化與光度日變化趨勢大致相符，在上午九時光度達到最高時淨光合作用率也達到最高；下層蔭葉部分日變化趨勢與光度變化則未完全吻合，但是在光度突然升高時，淨光合作用也有與光度相似忽然升高的現象（圖 2）。

綜合 8 次生理活動日變化測定結果（表 1）發現全年葉片淨光合作用率平均值上層陽葉為 $8.08 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、上層蔭葉 $2.94 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、

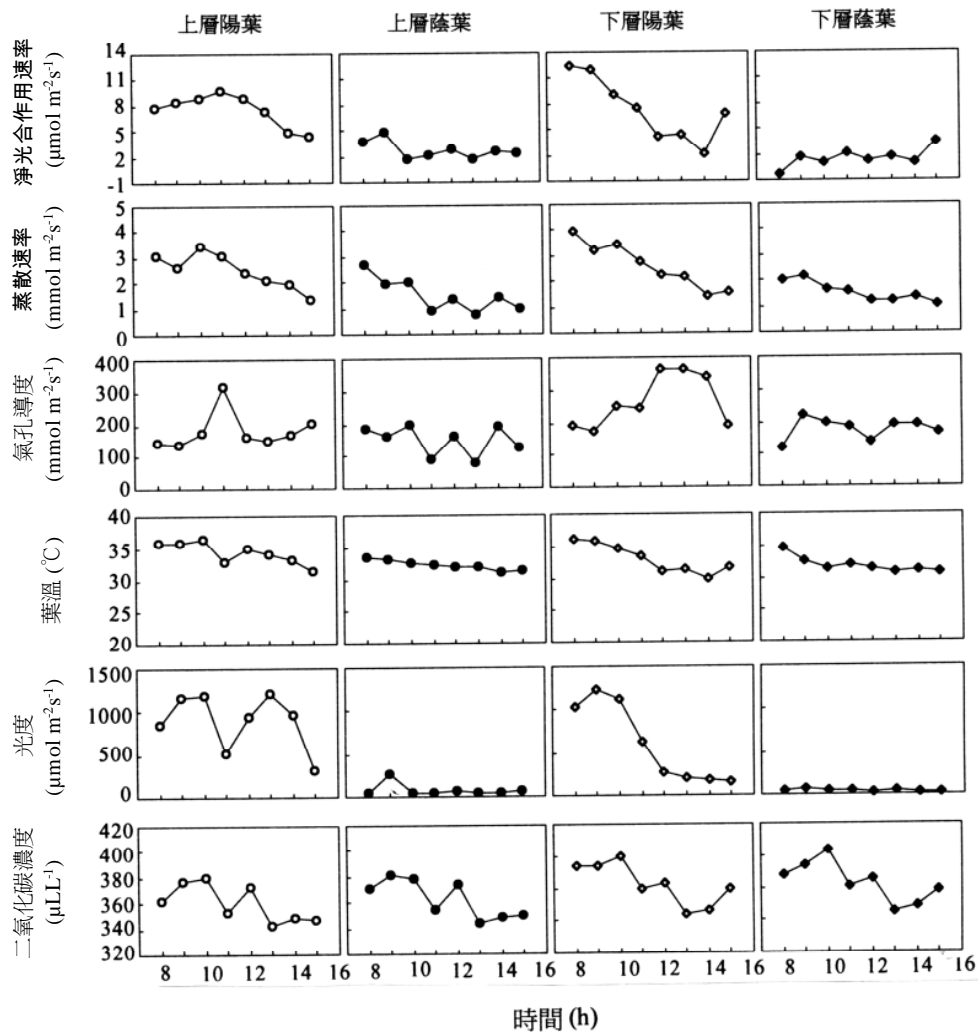


圖 2 樟樹不同位置陽葉與蔭葉於 2001 年 8 月 4 日生理活動與環境因子的日變化

Fig. 2 Daily changes (August 4, 2001) of physiological activity and environmental factor of camphor obtained from sun-grown and shade-grown leaves

$\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、下層陽葉 $6.83 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、下層蔭葉 $2.42 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。全年蒸散作用速率平均值分別上層陽葉為 $2.34 \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、上層蔭葉 $1.57 \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、下層陽葉 $2.34 \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、下層蔭葉 $1.49 \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。上層之陽葉葉片與蔭葉葉片、下層之陽葉與蔭葉葉片淨光合作用速率日平均最大值均出現在 2001 年 3 月 24 日，分別為 10.46 、 6.70 、 9.63 與 $5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。最小值出現在 2002 年 2 月 14 日，分別為 1.50 、 3.88 、

1.30 及 $2.41 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。

綜合比較不同冠層位置間葉溫、光度、淨光合作用速率、蒸散作用速率及氣孔導度以成對樣本 T 檢定分析二者之間是否存在顯著差異 (表 2)，結果顯示 8 個試驗日中，在樹冠上層陽葉與蔭葉間的葉溫有 7 日差異顯著，光度與淨光合作用速率每日皆差異顯著，蒸散作用速率有 5 日差異顯著，氣孔導度方面則 8 日皆無顯著差異。樹冠下層陽葉與蔭葉間在光

表 1 樟樹光合作用參數 8 次野外測定結果之各日及全年平均表

Table 1 Mean value of daily and whole year photosynthesis of the camphor tree on eight measurement data

日期	樹冠位置	淨光合作用速率 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	蒸散作用速率 ($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	葉溫 ($^{\circ}\text{C}$)	光度 (PPFD)	二氧化碳濃度 ($\mu\text{L L}^{-1}$)
Mar 24, 01	上層陽葉	10.46±3.82	1.13±0.67	21.2±2.1	155±80	370.1±17.6
	上層蔭葉	5.44±3.51	0.77±0.40	20.0±1.8	47±21	372.2±14.7
	下層陽葉	9.44±3.36	1.32±0.73	20.8±1.0	113±45	364.9±16.6
	下層蔭葉	5.00±2.56	0.63±0.34	20.5±1.6	32±15	365.6±21.1
Apr 29, 01	上層陽葉	9.17±1.61	4.22±1.59	31.2±2.3	1289±591	356.9±28.4
	上層蔭葉	3.13±1.49	2.93±1.25	34.3±3.0	72±27	357.0±25.5
	下層陽葉	8.15±2.85	3.81±1.92	33.1±4.3	906±429	357.1±30.8
	下層蔭葉	3.31±2.56	2.79±1.72	30.6±3.0	119±45	364.5±31.3
May 5, 01	上層陽葉	9.81±3.56	2.73±1.26	30.4±3.1	694±516	360.3±4.1
	上層蔭葉	3.56±1.00	1.67±0.50	27.9±1.4	92±36	360.2±3.9
	下層陽葉	8.56±3.62	2.63±1.40	30.3±3.1	570±473	359.8±5.2
	下層蔭葉	2.27±1.03	1.50±0.86	28.5±1.4	42±16	359.3±3.1
Jun 16, 01	上層陽葉	8.56±4.26	3.75±1.46	34.5±3.8	879±683	367.9±2.9
	上層蔭葉	2.30±1.01	1.74±0.72	32.6±1.3	46±9	371.3±2.9
	下層陽葉	7.30±4.26	3.68±1.33	33.5±3.3	885±759	363.6±5.7
	下層蔭葉	2.10±1.12	2.18±0.77	31.8±1.6	49±13	366.6±5.5
July 7, 01	上層陽葉	8.53±2.53	2.89±0.89	33.1±1.8	867±420	353.4±7.7
	上層蔭葉	3.20±0.92	2.25±0.61	31.6±0.6	91±45	355.8±11.8
	下層陽葉	6.91±2.61	3.02±0.89	33.0±2.2	762±572	361.8±15.5
	下層蔭葉	2.51±1.35	1.90±0.71	31.4±1.0	66±32	358.2±14.3
Aug 4, 01	上層陽葉	7.54±1.94	2.50±0.68	34.3±1.8	894±329	360.1±14.4
	上層蔭葉	2.71±1.05	1.52±0.65	32.2±0.9	82±79	362.2±14.9
	下層陽葉	7.32±3.74	2.59±0.91	33.0±2.4	605±465	362.4±12.9
	下層蔭葉	1.49±1.06	1.52±0.42	31.8±1.3	37±17	362.7±12.6
Feb 14, 02	上層陽葉	3.88±1.89	0.40±0.22	19.9±0.9	179±75	378.2±4.9
	上層蔭葉	1.50±0.86	0.48±0.21	19.3±0.8	31±11	375.3±9.9
	下層陽葉	2.41±1.80	0.38±0.15	19.3±0.8	78±38	377.8±12.7
	下層蔭葉	1.30±1.07	0.28±0.14	18.9±0.7	24±10	374.0±4.8
Mar 9, 02	上層陽葉	6.69±2.70	1.46±0.46	23.4±1.3	338±124	375.0±10.2
	上層蔭葉	1.65±1.31	1.18±0.35	22.4±1.4	45±21	377.2±6.2
	下層陽葉	4.52±3.07	1.25±0.29	23.0±0.2	245±185	372.2±6.3
	下層蔭葉	1.34±0.87	1.09±0.51	22.0±0.6	33±16	372.8±4.2
Annual mean	上層陽葉	8.08±2.08	2.34±1.31	28.5±6.0	662±402	365.2±8.9
	上層蔭葉	2.94±1.25	1.57±0.79	27.5±6.1	63±24	366.4±8.5
	下層陽葉	6.83±2.30	2.34±1.23	28.3±6.2	521±335	365.0±6.8
	下層蔭葉	2.42±1.25	1.49±0.82	27.0±5.5	50±31	365.5±5.7

表 2 樟樹上下層的陽葉與蔭葉各配對在不同測定日生理活度環境因子間差異顯著性的比較(data 為 p 值，畫底線者具顯著差異， $p < 0.05$)

Table 2 The correlation analysis showed significant differences between upper and low layers of sun-grown and shade-grown leaves of camphor physiological and environmental factors at different daily measurements

	上陽 Vs 上蔭	下陽 Vs 下蔭	上陽 Vs 下陽	上蔭 Vs 下蔭
2001/3/24				
葉溫	0.129	0.106	<u>0.047</u>	0.779
光度	<u>0.004</u>	<u>4.8×10^{-4}</u>	0.086	<u>0.005</u>
淨光合作用速率	<u>0.020</u>	<u>0.028</u>	0.796	0.377
蒸散作用速率	0.207	<u>0.009</u>	0.505	0.091
氣孔導度	0.177	<u>0.004</u>	<u>0.046</u>	<u>0.044</u>
2001/4/29				
葉溫	<u>1.12×10^{-4}</u>	0.014	0.100	<u>0.001</u>
光度	<u>0.002</u>	<u>0.001</u>	<u>0.048</u>	0.784
淨光合作用速率	<u>2.33×10^{-5}</u>	<u>3.56×10^{-4}</u>	0.293	0.878
蒸散作用速率	<u>0.007</u>	<u>0.001</u>	0.300	0.738
氣孔導度	0.340	0.703	0.404	0.917
2001/5/5				
葉溫	<u>0.016</u>	0.068	0.832	0.138
光度	<u>0.030</u>	<u>0.037</u>	0.163	<u>0.008</u>
淨光合作用速率	<u>0.004</u>	<u>0.006</u>	0.272	<u>0.054</u>
蒸散作用速率	0.088	<u>0.005</u>	0.638	0.683
氣孔導度	0.295	0.120	0.915	0.111
2001/6/16				
葉溫	<u>0.048</u>	0.055	<u>0.002</u>	0.064
光度	<u>0.017</u>	<u>0.043</u>	0.382	0.656
淨光合作用速率	<u>0.005</u>	<u>0.014</u>	<u>0.007</u>	0.388
蒸散作用速率	<u>0.010</u>	<u>0.002</u>	0.461	0.061
氣孔導度	<u>0.043</u>	<u>0.014</u>	0.120	0.051
2001/7/7				
葉溫	<u>0.015</u>	<u>0.023</u>	0.934	0.743
光度	<u>0.001</u>	<u>0.010</u>	0.392	0.122
淨光合作用速率	<u>0.001</u>	<u>0.005</u>	0.092	0.290
蒸散作用速率	<u>0.004</u>	<u>3.45×10^{-4}</u>	0.531	0.065
氣孔導度	0.551	0.310	0.228	0.241
2001/8/4				
葉溫	<u>0.002</u>	0.064	0.095	0.150
光度	<u>1.64×10^{-4}</u>	<u>0.009</u>	0.123	0.104
淨光合作用速率	<u>3.73×10^{-4}</u>	<u>0.005</u>	0.864	0.077
蒸散作用速率	<u>0.003</u>	<u>0.002</u>	0.577	0.982
氣孔導度	0.348	<u>0.025</u>	0.054	0.244
2002/2/14				
葉溫	<u>0.016</u>	<u>0.015</u>	0.064	0.145
光度	<u>0.003</u>	<u>0.012</u>	<u>0.003</u>	0.094
淨光合作用速率	<u>0.011</u>	0.187	<u>0.038</u>	0.782
蒸散作用速率	0.593	0.067	0.841	<u>0.025</u>
氣孔導度	-	-	-	-
2002/3/9				
葉溫	<u>2.21×10^{-4}</u>	<u>0.008</u>	0.527	0.414
光度	<u>0.001</u>	<u>0.018</u>	0.169	0.228
淨光合作用速率	<u>0.005</u>	<u>0.028</u>	0.207	0.472
蒸散作用速率	<u>0.015</u>	0.416	0.253	0.594
氣孔導度	-	-	-	-

※ 單位：葉溫($^{\circ}\text{C}$)、光度($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、淨光合作用速率($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、蒸散作用速率($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、氣孔導度($\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)。因為儀器故障所以有些未有數據。

—— 較顯著 ($0.01 \leq P < 0.05$)，—— 顯著 ($0.001 \leq P < 0.01$)，—— 極顯著 ($P < 0.001$)。

表 3 影響樟樹冠層陽葉與蔭葉淨光合作用速率之環境及生理因子

Table 3 Environmental and physiological factors influenced the net photosynthesis in sun-grown and shade-grown leaves of the camphor tree

(逐步迴歸分析法 : F-選入的機率 ≤ 0.050 , F-刪除的機率 ≥ 0.100)

日期	陽 葉		蔭 葉	
	影響因子	R ²	影響因子	R ²
2001 年 3 月 24 日	光度	0.320	二氧化碳濃度	0.195
	二氧化碳濃度	0.363		
2001 年 4 月 29 日	相對溼度*	0.287	葉溫	0.222
2001 年 5 月 05 日	光度	0.626	葉溫	0.252
	葉溫	0.576	二氧化碳濃度	0.143
2001 年 6 月 16 日	葉溫	0.700	葉溫	0.158
2001 年 7 月 07 日	葉溫	0.312	二氧化碳濃度	0.111
2001 年 8 月 04 日	光度	0.516	-	-
	葉溫	0.466		
	二氧化碳濃度	0.387		
2002 年 2 月 14 日	光度	0.258	-	-
2002 年 3 月 09 日	光度	0.268	光度	0.571
	葉溫	0.495		
	二氧化碳濃度	0.352		

※* 標記者為負相關

表 4 不同季節影響樟樹冠層淨光合作用速率之環境及生理因子

Table 4 Environmental and physiological factors influenced the net photosynthesis in shade-grown leaves of the camphor tree in different seasons

(逐步迴歸分析法 : F-選入的機率 ≤ 0.050 , F-刪除的機率 ≥ 0.100)

季節	主要影響因子	R ²
春季 (2001 年 3 月 24 日 , 4 月 29 日 , 5 月 5 日)	光度	0.129
	葉溫	0.250
	相對溼度	0.293
	光度	0.559
夏季 (2001 年 6 月 16 日 , 7 月 7 日 , 8 月 4 日)	葉溫	0.573
	二氧化碳	0.623
	相對溼度	0.612
	氣孔導度	0.603
冬季 (2002 年 2 月 14 日 , 3 月 9 日)	光度	0.476

度、淨光合作用速率及蒸散作用速率方面也有與上層陽葉與蔭葉間類似的差異存在，氣孔導度方面僅在 2001 年 3 月 24 日、6 月 16 日與 8 月 4 日這 3 天出現差異。樹冠上層與下層陽葉間、上層與下層蔭葉間，多數測定日之環境因子與生理因子上並無顯著差異，唯有在 2002

年 2 月 14 日光度較低時，光度與淨光合作用速率皆出現顯著差異，顯示陽葉與蔭葉間光度、淨光合作用速率及蒸散作用率普遍存在顯著差異，而樹冠上層與下層相同位置的葉片間則無顯著差異。

此外，本次試驗也發現在上午九時的瞬間淨光合作用速率與全天碳收穫量有顯著的相關性，其二次曲線迴歸式的 R^2 高達 0.8827 (圖 3)，其迴歸方程式為： $Pr_{(day)} = -0.0256(P_{9h})^2 + 1.0459(P_{9h}) - 0.3119$ 。

(II) 影響樟樹冠層淨光合作用速率的因子

為明瞭樟樹冠層淨光合作用速率的影響因子，將 8 個測定日所得的資料以逐步迴歸分析法篩選出影響淨光合作用速率的主要環境因子及生理因子。結果發現陽葉淨光合作用速率主要受光度及葉溫這二個環境因子的影響，其中受光度及葉溫影響的分別有 5 日，另外，有 3 日是因大氣中二氧化碳濃度影響樟樹陽葉的淨光合作用速率 (表 3)。在蔭葉的部分 (表 3)，由於光度普遍偏低，主要影響其淨光合作用速率的因子為葉溫與大氣中二氧化碳濃度，8 個測定日中淨光合作用速率有 3 日受葉溫影響，有 3 日受大氣中二氧化碳濃度的影響，只有 2002 年 3 月 9 日的主要影響因子為光度，其中 2001 年 8 月 4 日與 2002 年 2 月 14 日並無發現任何影響淨光合作用速率的主要因子。以不同季節而言，春季、夏季與冬季影響淨光合作用速率的主要因子為光度。此外，在春季影響冠層淨光合作用速率的主要因子還包括葉溫與相對溼度，而在夏季則幾乎所有的環境因子皆是影響冠層淨光合作用速率的主要因子 (表 4)。

(III) 葉部年生產量的推估

本研究所測定的樟樹經估算全株陽葉與蔭

葉數量，發現陽葉葉片為 33,950 片，佔全株葉片總數 38.3%；蔭葉葉片為 54,750 片，佔全株葉片總數 61.7%，總計全株葉片數則為 88,700 片。陽葉葉片平均葉面積為 10.8 cm^2 /片，蔭葉葉片平均葉面積為 16.0 cm^2 /片。以所估算之葉片數量及平均葉面積計算全株總葉片面積為 124 m^2 ，其中 37 m^2 為陽葉葉片，佔全株總葉面積 30%，其餘 87 m^2 為蔭葉葉片，佔全株總葉面積 70%。

經計算本研究樟樹的生產力，得知全株平均一日碳收穫為 0.64 $kg CO_2 day^{-1}$ ，一日碳收穫以 2001 年 3 月 24 日最高達 1.04 $kg CO_2 day^{-1}$ ，一日碳收穫最低的是 2002 年 2 月 14 日 (圖 4)，只有 0.29 $kg CO_2 day^{-1}$ 。全株冠層年淨光合作用碳收穫量為 234 $kg CO_2 day^{-1}$ ，其中陽葉

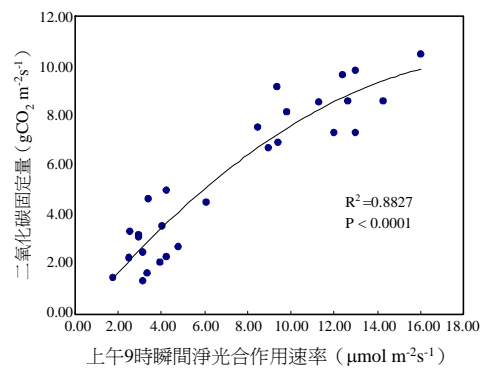


圖 3 樟樹上午九時瞬間淨光合作用速率與二氧化碳固定量之關係

Fig. 3 The relationship between instantaneous rate of net photosynthesis and carbon dioxide fixation by unit area of camphor measured at 9:00 AM

表 5 樟樹冠層陽葉與蔭葉一年固定二氧化碳量

Table 5 Whole year carbon dioxide fixation by sun-grown and shade-grown leaves of the camphor tree

	葉面積 (m^2)	佔全株葉面積比率 (%)	二氧化碳固定量 ($kg CO_2 year^{-1}$)	佔全株二氧化碳固定量比率 (%)
陽葉	36.63	30	126	54
蔭葉	87.34	70	108	46
合計	123.97	100	234	100

※樹齡 26 年，胸徑 35.2 公分，樹高 10.4 公尺，枝下高 3.21 公尺，樹冠幅平均寬 3.6 公尺。

的碳收穫量為 126 kg CO₂day⁻¹，佔全株年碳收穫量的 54%，蔭葉的碳收穫量為 108 kg CO₂ day⁻¹ 佔全株年碳收穫量的 46% (表 5)。

IV、討論

本研究樟樹上層樹冠與下層樹冠陽葉之光合作用速率並無顯著差異存在，在蔭葉亦然，這與 Owens (1996) 以橡樹和柏木進行不同冠層位置光合作用研究所得的「樹冠最頂端位置的葉片比在其他中層或下層位置的葉片有顯著較大的氣體交換速率」，以及廖 (2002) 研究林下栽植的樟樹光合作用速率所得下層葉平均淨光合作用速率為上層葉的 49%，結果明顯不同有顯著差異。推測可能是本次試驗對象的樟樹過去曾經予以打枝，枝條較為疏開且樹冠型屬寬闊圓盤型，且屬於上層木而非林下栽植的樟樹，故影響光合作用速率最主要之環境因子 - 光，在樹冠上層與下層間常無顯著差異。此外，也可能是試驗期間受限於竹製鷹架所能提供的工作區域，吾人雖測量上層樹冠葉片之光合作用速率，卻無法測量最頂端葉片之光合作用速率，以致在上下層樹冠間光度無顯著差異。本試驗中，陽葉與蔭葉之淨光合作用速率有顯著的差異，造成此顯著差異的主因應是蔭葉葉片彼此遮蔭所造成受光度降低的結果。光為啟動光合作用系統的能量來源，樟樹葉片彼此大量遮蔭的結果，使得蔭葉葉片在較低光度下無法達到大之光合作用速率。

郭 (2000) 於南仁山進行白榕與林下植物之光合作用研究時，曾經提出「上午 9 時所測得的光合作用速率與當日碳收穫量有極顯著相關」，吾人在這次實驗中也發現相似的狀況(圖 3)。若以上午 8 時至 10 時之間三個小時的光合作用速率與當日碳收穫做迴歸，則上午 8 時之光合作用速率與當日碳收穫之相關性較低 (R² 為 0.69)，而雖然上午 10 時所測得的光合作用速率與當日碳收穫也有顯著的相關性 (R² 為 0.81)，但仍以上午 9 時所測得的光合作用速率與當日碳收穫的相關性更高 (R² 為

0.88)。此結果表示在實用上若以上午 9 時所測得之淨光合作用速率所得到的二次迴歸方程式： $Pr_{(day)} = -0.3119 + 1.0459 (P_{9h}) - 0.0256 (P_{9h})^2$ 來預測這株樟樹冠層一日的碳收穫量也許是可行的。

在本試驗期間春季、夏季與冬季三個季節，光度皆為影響整個冠層光合作用速率的主要因子，其中樟樹冠層的光合作用速率在冬季只有受光度一個因子影響，這與許多研究報告中所指出「光度是影響光合作用最主要的限制因子」(Percy 1987, Zotz and Winter 1993) 結果相符。而較為特別的是，在夏季期間，可能由於環境變異較大，幾乎所有測定的環境因子皆成為影響冠層光合作用的因子。進一步將冠層葉片區分為陽葉與蔭葉，8 個試驗日中影響陽葉冠層光合作用速率的因子多為光度與葉溫，其中光度與葉溫共同影響的有 3 日，且多元逐步分析的結果發現光度的 R² 大於葉溫，顯示光度的影響仍然大於葉溫，並且可能是光度影響葉溫更進而影響光合作用速率。蔭葉的部分，因為各日光度普遍偏低，多元逐步分析的結果發現主要影響因子成為葉溫及二氧化碳濃度，甚至有 2 日無任何影響光合作用速率的環境因子，但是以日變化圖(圖 1、2)來看，在光度普遍偏低的情況下，若瞬間光度突然遽增時，仍然可見瞬間光合作用速率的提高，故推測光度仍然是影響蔭葉淨光合作用速率的重要因子。

就生理因子而言，除了在夏季氣孔導度成為影響冠層光合作用速率的因子外，其他季節

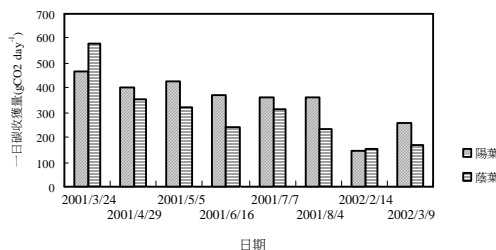


圖 4 樟樹冠層陽葉與蔭葉各日二氧化碳固定量

Fig. 4 Daily carbon gain measured

季氣孔導度對光合作用速率的影響大於光度及葉溫。若以陽葉與陰葉區分來討論，則在每個試驗日皆未發現氣孔導度對當日光合作用速率有顯著的影響。本次試驗發現 2001 年 3 月 24 日葉片的淨光合作用速率為全年最高者，可能與葉片年齡有關係，因為 2001 年 3 月 24 日正是此株樟樹新葉開展完成的階段，即使在光度偏低時，陽葉瞬間淨光合作用速率也能達到 $10 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (圖 1)，當日平均淨光合作用速率達到全年最大值，而後隨著葉片漸漸老化而淨光合作用速率也隨著下降，至 2002 年 3 月 9 日，老葉落下而新葉開始開展，淨光合作用速率開始遞增，此結果與 Rajkumar (1998) 等人以 20 株三年生的茶樹進行葉的年齡對光合作用速率影響的研究，所得之「幼齡的茶樹葉子有較低的 Pn 值，相對的固定大氣中二氧化碳也較少，而後 Pn 值隨著葉片的年齡增加而遞增。葉子開展後到了葉片成熟期，Pn 值達到最大值，然後隨著葉片老化開始下降」的結果相符。

本株樟樹陽葉與陰葉平均單葉面積分別為 $10.788 \text{ cm}^2/\text{片}$ 及 $15.952 \text{ cm}^2/\text{片}$ ，陰葉約為陽葉平均葉面積的 1.5 倍大，這結果與 Helms (1976) 所提出「陽葉比起陰葉面積較小」結果相符。由於陰葉的光合作用速率比陽葉明顯低許多，所以雖然陰葉在整株樟樹的葉片數量及葉面積方面皆佔較大的比例 (61.72%、70%)，但是以全年葉部碳收穫量而言，陽葉 (54%) 仍然比陰葉 (46%) 多，換句話說，陽葉仍是樟樹二氧化碳固定的主要部份。

V、結論

本實驗這株 26 年生，樹高約 10.4 公尺，胸徑 35.2 公分的樟樹，一年約可固定 234 kg 的二氧化碳，陽葉與陰葉一年的光合作用淨生產量分別佔全年固定量的 54% 及 46%。雖然陽葉總葉面積只佔全株的 30%，但由於陽葉與陰葉的淨光合作用速率有顯著差異，就全株生產力而言，陽葉仍較陰葉多貢獻了 8%，而淨光合

作用速率的差異主要來自環境因子的變異，其中影響不同位置葉片主要的環境因子為光度與葉溫。本研究也發現上午 9 時瞬間淨光合作用速率與當日碳收穫有顯著正相關。

以不同冠層位置而言，上下層樹冠間在環境因子 (葉溫、光度) 及生理因子 (淨光合作用速率、氣孔導度、蒸散作用速率) 的比較上並無顯著差異。在上層樹冠的陽葉與陰葉間，幾乎所有測定日的葉溫、光度、淨光合作用速率及蒸散作用速率都有顯著差異，下層樹冠的陽葉與陰葉間，光度及淨光合作用速率與蒸散作用速率也有顯著差異。

VI、引用文獻

- 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。臺灣林業科學 15(3): 351-363。
- 廖述惠 (2002) 樟樹與台灣檉於林下栽植二氧化碳固定效益之研究。中華林學季刊 35(4): 361-373。
- Helms J. A. (1976) Factors influencing net photosynthesis in trees: an ecological viewpoint. In: Tree Physiology and Yield Improvement. (Cannell and Last), pp. 55-73. Academic Press, New York.
- Owens M. K. (1996) The role of leaf and canopy-level gas exchange in the replacement of *Quercus virginiana* (Fagaceae) by *Juniperus ashei* (Cupressaceae) in semiarid savannas. American Journal of Botany 83(5): 617-623.
- Pearcy R. W. (1987) Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. Funct Ecol. 1: 169-178.
- Rajkumar R., L. Manivel and S. Marimuthu (1998) Longevity and factors influencing photosynthesis in tea leaves. Photosynthetica 35(1): 41-46.

Zotz G. and K. Winter (1993) Short-term photosynthesis measurement predict leaf carbon balance in tropical rain-forest canopy plants. *Planta* 191: 409-412.

Zotz G. and K. Winter (1996) Diel pattern of

CO₂ exchange in rainforest canopy plants. *In*: Mulkey SS *et al.* (ed.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. New York: Chapman and Hall. pp. 89-113.