

南仁山森林不同耐陰性樹苗光合作用性狀及其對光量的可塑性

郭耀綸^{1,2}，賴幸榆¹

¹國立屏東科技大學森林學系，²通訊作者(ylkuo@mail.npust.edu.tw)

[摘要] 本研究測定墾丁國家公園南仁山迎風坡森林，30種天然更新樹苗的光合作用性狀，並測定4種耐陰性樹種及2種非耐陰性樹種，分別生長在弱光（相對光量2-10%）及強光（24-36%）環境之樹苗的4項光合作用性狀，計算光合作用可塑性指標，並量測其葉部性狀供計算形態可塑性指標，期能了解這些樹苗在生理上如何調適林內多變的光環境。結果發現在24種耐陰樹種中，有11種樹苗的光補償點在3~5 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，另12種在5~8 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 間，而非耐陰植物的光補償點較高，有5種在10~17 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 範圍。此30種苗木的光補償點與暗呼吸率間，有顯著直線正相關。第二項試驗發現4種耐陰性樹種長在弱光處的樹苗均有很低的光合作用光補償點、光飽和點及暗呼吸率，但同一樹種長在強光處的樹苗上述表現均可有大幅度的提升，而非耐陰種樹苗此方面的調適程度較低，但非耐陰種的強光樹苗具有較高的光飽和光合作用率。供試樹種中以耐陰性樹種的恆春石斑木的光合作用可塑性最高，而大頭茶的葉部形態可塑性最高，非耐陰性樹種的白匏仔此兩方面的可塑性均最低。整體而言，本研究的耐陰種樹苗光合作用及葉部形態對光量的可塑性，高於供試的非耐陰種樹苗。

關鍵詞：墾丁國家公園、光補償點、光環境、葉部形態可塑性指標、耐陰性、光合作用可塑性指標

Photosynthetic Characteristics and Plasticity to Light in Tree Seedlings with Different Shade Tolerant Ability in Nanjenshan Forest

Kuo Yau-Lun^{1,2} Lai Shin-Yu¹

¹Department of Forestry, National Pingtung University of Science and Technology, ²Corresponding author(ylkuo@mail.npust.edu.tw)

ABSTRACT: The photosynthetic characteristics of 30 naturally regenerated tree seedlings in the windward forest of Nanjenshan, Kenting National Park were measured. In addition, four photosynthetic characteristics under low light (2-10% relative light intensity) and high light (24-36% relative light intensity) of four shade tolerant species and two shade intolerant species were investigated to calculate their physiological plasticity index. Their leaf morphological characteristics were also measured to calculate morphological plasticity index. Among seedlings of the 24 shade tolerant species, 11 of them had light compensation points at 3-5 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ and 12 species were around 5-8 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Seedlings of five shade intolerant species, on the other hand, had higher light compensation points varying from 10 to 17 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. A significantly positive linear relationship was found between light compensation point and dark respiration rate among all species. It was also found that all seedlings of the four shade tolerant species grown under low light had lower dark respiration rate, light compensation point, and light saturation point, while these photosynthetic characteristics increased for the seedlings

grown under high light. However, seedlings of shade intolerant species grown under high light showed higher light saturated photosynthetic rates. Among studied 6 species, *Rhaphirolepis indica* exhibited the highest physiological plasticity; *Gordonia axillaris* had the highest leaf morphological plasticity; and *Mallotus paniculatus* showed the lowest in both physiological and morphological plasticity indices. In conclusion, shade tolerant species showed higher physiological and morphological plasticity to light than shade intolerant species.

Keywords: Kenting National Park, light compensation point, light environment, morphological plasticity index, photosynthetic plasticity index, shade tolerance

前言

森林為具有多層構造之植物社會，樹冠層對太陽輻射具有大量截取作用，故林內之光量也隨之降低(Kozlowski *et al.*, 1991)，因此在整個樹冠層立體結構不同空間位置上的葉片，在同一個時間所接收到的光量有很大的不同，如熱帶森林地被層植物接受到的光量約只有樹冠層光量的 0.5~2.0% (Chazdon and Fetcher, 1984; Oberbauer *et al.*, 1989)。林下植物及樹苗的生長及生存受可用的光資源影響很大(郭耀綸、范開翔，2003)，因此林下植物需在林隙(gap)形成前適應並利用林內極低的光量，也必須有效利用較高光量的斑光(sunfleck)，林隙一旦出現，則必須藉由形態及生理的可塑性(plasticity)，對改變的環境資源善加利用(Lamber *et al.*, 1998)。一個生理可塑性高的物種，表示它對不同的環境條件具有馴化的潛力，因此在環境資源提高時，即可激發遺傳潛力以利用增加的資源，促進生長或增強其競爭能力(Chazdon *et al.*, 1996)。

過去在台灣本土樹種生理表現對光環境可塑性的研究，曾發現黃心柿(*Diospyros maritime*)的光合作用對不同光量的可塑性低，而大葉山欖(*Palaquium formosanum*)該可塑性很高(郭耀綸，吳祥鳴，1997)；台灣樹蘭(*Agalia formosana*)的光合作用對光量的可塑性很高，而鐵色(*Drypetes littoralis*)很低(郭耀綸等，1999)；台灣梭羅木(*Reevesia formosana*)的生理對不同的光量也有很高的可塑性(郭耀綸、江璧合，2003)。國外有研究指出當光環境由低光改變到高光時，非耐陰性樹苗生理上對光量改變的可塑性高於耐陰性樹苗(Bazzaz and Carlson, 1982; Strauss-Debenedetti and

Bazzaz, 1996)，但也有研究發現相反的結果(Sim and Percy, 1989; Turnbull, 1991; Chazdon, 1992)。台灣原生樹種不同耐陰性的樹苗，當光環境由低光改變到高光時，其光合作用性狀對光量改變反應的程度有何差異，尚無研究可做比較。

本研究室於 2002 年七月起，在南仁山迎風坡森林設置 45 個面積 1 m² 的小苗樣區，記錄到高度低於 1 m 的天然更新樹苗有 69 種，平均每 m² 有 14 種 32 株(郭耀綸等，2007)。該森林經歷 2003 年 9 月杜鵑颱風及 2005 年 7 月海棠颱風的擾動後，森林內不同空間的光環境有明顯改變。該森林原本生長在林下低光環境的樹苗，對颱風過後提高的光量，其光合作用性狀是否具有可塑性，可有效的利用這些增加的光資源因而提高生長？這是生態系功能上值得探討的課題。因此本研究第一項試驗在迎風坡森林內及林外空地，測定 30 種不同耐陰性樹苗的光合作用光補償點(light compensation point)、暗呼吸率(dark respiration)及光量子收益(quantum yield)，比較耐陰與非耐陰兩類樹苗此三項光合作用特性的差異。此外，本研究也選定二種非耐陰及四種耐陰樹種分別生長在不同光環境下的苗木，測定各樹苗的合光合作用特性及葉部形態，目的之一為探討同種樹苗生長在不同光量的植株，其光合作用特性與葉部形態可塑性的程度，另一個目的為比較此兩類樹苗光合作用特性與形態可塑性的差異。因為原本在林下建立的耐陰性樹苗，有機會在樹冠層遭擾動後照到高光，光環境變動較大，因此本研究提出的假說為：生長在不同光量梯度的耐陰性樹苗，在光合作用特性上和葉部形態上的可塑性都會比非耐陰性樹苗大。

材料與方法

一、迎風坡森林 30 種更新苗的光合作用光補償點、暗呼吸率之測定

於墾丁國家公園南仁山生態保護區，南仁山步道 3.5 K 迎風坡森林，在過去已設立的小苗樣區內，選取 24 種耐陰樹種的苗木，包括竹柏、香楠、小葉樟、長尾栲、捲斗櫟、錐果櫟、嶺南青剛櫟、江某、大錦蘭、大頭茶、大明橘、軟毛柿、福木、九節木、山豬肝、小葉木犀、台灣黃杞、台灣蕘花、野牡丹、頷垂豆、台灣八角、日本賽衛矛、恆春石斑木及奧氏虎皮楠；非耐陰性樹種有蟲屎、白柏、白匏仔、血桐、長穗木及山芙蓉共 6 種，後 3 種是選取南仁山步道 0.2 K 處空曠地的苗木，每種各 3 株供試驗用。供試 90 株樹苗高度在 6~99 cm 之間，以 10~40 cm 者為多，有 61 株。各植物的學名列於表 1。

藉攜帶式光合作用系統 (portable photosynthesis system, LI-6400, LI-COR, USA)，測定所選定之 30 種樹苗各 3 株，每株一個葉片的淨光合作用率。測定時先將該系統葉箱內的 CO_2 設定在 $380 \mu\text{l L}^{-1}$ ，相對濕度 70~80%，葉溫 28°C ，並將該系統之紅光-藍光光源設定光量為 $0 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，測葉片之 CO_2 交換速率，此數值為負值，表示在無光照時細胞釋出 CO_2 的速率，此即為該樹苗的暗呼吸率 (Hieke, 2002)。之後將光量分別調高至 4、8、15 及 $50 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，分別測得葉片在各光量時的淨光合作用率。將在上述不同光量下測得之淨光合作用率(y)與測定時之光量(x)做直線迴歸，求得迴歸式後，將 y 值設為 0，計算 x 值，即得該葉片之光合作用光補償點，迴歸式的斜率即為該葉片之光量子收益 (Hieke, 2002, 鄭鈞騰、郭耀綸, 2004)，該數值可指示葉片光合作用機構將光子利用在固定 CO_2 的效率 (Lamber *et al.*, 1998)。所測定的葉片為充分伸展、健全無損傷、位於該植株上部之葉片。測定日期為 2006 年 2 月至 5 月，共計 7 個測定日。

二、耐陰與非耐陰樹苗生理及葉部形態可塑性之比較

為了瞭解同一樹種生長在不同光量梯度微環境的樹苗，其光合作用性狀及葉部形態是否能對不同的光環境有改變的能力，以耐陰性樹種台灣八角、大頭茶、奧氏虎皮楠及恆春石斑木，以及非耐陰性樹種白匏仔與白柏，共計 6 種的天然更新苗供比較。試驗地森林不同地點樹冠層的鬱閉程度不同，林下光量的空間分布極不均質，相對光量由鬱閉林下的 1%，到颱風吹倒樹木形成林冠孔隙 (canopy gaps) 的 36% 都有。此外，各供試樹種天然更新樹苗在林內的空間分布也極不均質，因此各樹種在同一光量幅度所能尋獲的供試樹苗數也不盡相同。選取的樹苗於 2006 年 5 月 21 日，藉光量計 (LI-190SA, LI-COR) 測定植株上部一片健全的葉片的受光量，此即為光合作用測定所用的葉片。在同一時間另於樹冠層上方測定全光數值，計算各樹苗接受到的相對光量。試驗所選取的樹苗若長在相對光量 2~10% 的微環境，則稱為弱光植株，若長在相對光量 24~36% 的微環境，則稱為強光植株。本試驗弱光植株各樹種選取 4~7 株，強光植株奧氏虎皮楠 5 株，其餘 5 種各 3 株，光量介於兩者間的植株各 3~5 株，各樹種測定的株數在 10 株 (奧氏虎皮楠) 至 14 株 (台灣八角與恆春石斑木) 之間。

本試驗各供試樹種所選取的弱光植株中，有 3 株已在上一試驗測得光補償點及暗呼吸率，而新選取的所有苗木則依與上一試驗相同的方法測定光補償點及暗呼吸率。此外，各樹種由強光與弱光植株中各選取 3 株，測定其光飽和點 (light saturation point, LSP) 及光飽和光合作用率 (photosynthetic rate at LSP, A_{sat}) (郭耀綸等, 2004)。本研究進行生理測定時若為非耐陰性樹種則先照以 $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的光量，待淨光合作用率達穩定後記錄數據，再將光量提高至 $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，若淨光合作用率比前一光量級高，則將光量依序提高至 1400 或 $1600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 進行測定；若某光量級測得的淨光合作用率不比前次光量級高，甚或降低，則前次光量級測得的淨光合作用率視為該葉片之 A_{sat} 值，而該光量級則視為飽和光量。若測定的樹種為耐陰種，則起始的光量級由 $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 開始，逐次增加至 800、1000、1200 及 $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。

表 1. 南仁山迎風坡森林 30 種供試樹苗的光合作用光補償點、暗呼吸率及光量子收益之平均值及標準誤(SE, n=3)

樹種	學名	光補償點 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	暗呼吸率 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	光量子收益 (mol mol^{-1})
耐陰樹種				
竹柏	<i>Nageia nagi</i>	3.14±0.76	-0.17±0.04	0.059±0.004
軟毛柿	<i>Diospyros eriantha</i>	3.19±1.20	-0.23±0.03	0.062±0.007
小葉樟	<i>Cinnamomum brevipedunculatum</i>	3.58±0.15	-0.24±0.02	0.058±0.007
恆春石斑木	<i>Rhaphiolepis indica var. hiiranensis</i>	3.66±0.61	-0.22±0.04	0.060±0.005
江某	<i>Schefflera octophylla</i>	3.97±0.84	-0.29±0.11	0.072±0.014
大錦蘭	<i>Anodendron benthamiana</i>	4.00±0.13	-0.33±0.13	0.078±0.019
福木	<i>Garcinia multiflora</i>	4.30±1.54	-0.18±0.02	0.060±0.150
九節木	<i>Psychotria rubra</i>	4.32±0.89	-0.42±0.22	0.087±0.011
長尾栲	<i>Castanopsis carlesii</i>	4.37±1.13	-0.33±0.10	0.064±0.002
台灣八角	<i>Illicium arborescens</i>	4.46±0.89	-0.31±0.11	0.053±0.007
山豬肝	<i>Symplocos theophrastifolia</i>	4.91±1.48	-0.30±0.15	0.062±0.003
小葉木犀	<i>Osmanthus marginatus</i>	5.01±1.06	-0.35±0.06	0.059±0.007
大頭茶	<i>Gordonia axillaris</i>	5.09±1.53	-0.22±0.06	0.054±0.004
奧氏虎皮楠	<i>Daphniphyllum glaucescens</i>	5.25±2.14	-0.34±0.15	0.070±0.007
野牡丹	<i>Melastoma candidum</i>	5.82±0.22	-0.39±0.06	0.063±0.006
捲斗櫟	<i>Quercus pachyloma</i>	6.08±0.51	-0.29±0.05	0.055±0.004
大明橘	<i>Myrsine sequinii</i>	6.41±1.67	-0.32±0.04	0.047±0.003
錐果櫟	<i>Cyclobalanopsis longinux</i>	6.53±1.91	-0.36±0.12	0.062±0.015
台灣黃杞	<i>Engelhardia roxburghiana</i>	7.61±1.21	-0.45±0.01	0.063±0.007
台灣蕘花	<i>Wikstroemia taiwanensis</i>	7.83±1.22	-0.54±0.10	0.067±0.015
日本賽衛矛	<i>Microtropis japonica</i>	8.04±2.77	-0.49±0.19	0.065±0.011
香楠	<i>Machilus zuihoensis</i>	8.12±1.98	-0.44±0.06	0.059±0.009
額垂豆	<i>Pithecellobium lucidum</i>	8.19±1.38	-0.54±0.08	0.070±0.005
嶺南青剛櫟	<i>Cyclobalanopsis championii</i>	14.06±1.36	-0.72±0.14	0.049±0.008
非耐陰樹種				
蟲屎	<i>Melanolepis multiglandulosa</i>	5.24±1.17	-0.32±0.08	0.063±0.009
白柏	<i>Sapium discolor</i>	10.11±4.18	-0.73±0.24	0.073±0.005
血桐 ¹⁾	<i>Macaranga tanarius</i>	11.83±0.29	-0.87±0.04	0.079±0.004
白匏仔	<i>Mallotus paniculatus</i>	12.32±1.46	-0.83±0.11	0.061±0.013
長穗木 ¹⁾	<i>Stachytarpheta urticaefolia</i>	16.67±0.62	-1.04±0.12	0.079±0.007
山芙蓉 ¹⁾	<i>Hibiscus taiwanensis</i>	16.88±2.93	-1.42±0.39	0.078±0.005

¹⁾ 生長在強光空曠地。

各樹種光合作用可塑性指標值 (photosynthetic plasticity index, PPI) 之估算, 是先分別計算同一樹種的強光植株與弱光植株某生理性狀(LCP、Rd、LSP 及 A_{sat}) 之差異, 某樹種某性狀之差值為此 6 樹種中最大者, 則該樹種該性狀的可塑性指標值得 10 分, 其餘各樹種依該性狀差值和上述最大差值的比例, 計算可塑性指標值, 其值在 0 至 10 分之間(Bazzaz and Carlson, 1982; 郭耀綸、吳祥鳴, 1997; 郭耀綸等, 1999)。同一樹種累加這四項 PPI 分數, 可得該樹種的 PPI 總值。

除了光合作用的測定, 各供試樹種的 3 株強光植株及 3 株弱光植株, 每株採取植株上部完整無損傷的葉片 2 片, 以葉面積儀 (LI-310A, LI-COR) 量測各葉片單葉面積, 之後以電子式游標尺量測葉片厚度, 再以 80°C 烘乾 2 天後稱重得單葉重, 將此值除以單葉面積, 計算其比葉重。以各樹種強光植株及弱光植株的平均單葉面積、單葉重、葉厚度及比葉重 4 項性狀, 計算各樹種的各項葉部形態可塑性指標值 (morphological plasticity index, MPI), 計算方法(郭耀綸等, 1999)如同上述生理可塑性指標值。累加這四項葉部 MPI 分數, 可得該樹種葉部 MPI 總值。

結果與討論

一、三十種天然更新樹苗在低光下的光補償點與暗呼吸率

天然更新的 24 種耐陰性樹苗, 有 11 種的光補償點(LCP)在 $3.14\sim 4.91 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 之間, 另 12 種在 $5.01\sim 8.19 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 之間, 而 6 種生長在光量較高的非耐陰植物的 LCP 有 5 種則在 $10.11\sim 16.88 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 範圍(表 1)。

整體而言, 耐陰性植物的 LCP 較非耐陰性植物的 LCP 低。耐陰種嶺南青剛櫟的 LCP 較特殊, 其值高達 $14.06 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 與非耐陰植物的 LCP 類似; 一般認為是非耐陰種的蟲屎, 其 LCP 只有 $5.24 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 與其它 5 種非耐陰植物的 LCP 差異頗大(表 1)。

就林內光量而言, 晴天中午約在 $50\sim 70 \mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 範圍, 該數值範圍均比本研

究供試植物的 LCP 高出許多, 表示所測定的苗木在晴日都可以有淨碳收穫 (carbon yield)。

暗呼吸率(Rd)方面, 只有生長在強光空曠地的長穗木與山芙蓉的 Rd 是高於 $-1.00 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (釋出 CO_2 較多), 有 3 種非耐陰性植物的 Rd 在 $-0.73\sim -0.87 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 之間, 惟蟲屎僅 $-0.32 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 而 24 種耐陰性樹苗除了嶺南青剛櫟外, 其餘 23 種的 Rd 均低於 $-0.55 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (釋出 CO_2 較少) (表 1)。

因為在林下低光環境植物的淨光合作用率很低, 每單位時間釋出的 CO_2 若較低, 就會有較低的 LCP, 因此可有效的利用低光資源來製造碳水化合物, 有利苗木的生存。

在光量子收益 (QY) 方面, 耐陰性樹苗該值在 0.05~0.09 範圍, 而非耐陰性樹苗約在 0.06~0.08, 兩類耐陰性植物此性狀類似(表 1)。Lamber *et al.* (1998) 指出已馴化(acclimated) 強光或遮陰環境的不同植物的 QY 類似, 都約為 0.06。本研究兩類耐陰性植物的 QY 值與上述情況是一致的。

合併此 30 種植物的數據, 發現各樹種的 LCP 與 Rd 之間有顯著直線相關 (圖 1), LCP 越大的植物其 Rd (CO_2 釋放量) 也越大, 然而 LCP 或 Rd 與 QY 間均無顯著相關性 ($p > 0.05$, 數據未顯示)。

過去曾在南仁山森林測得與本研究相同的 13 種樹苗, 包括小葉樟、錐果櫟、奧氏虎皮楠、軟毛柿、福木、台灣八角、日本賽衛矛、大明橘、小葉木犀、九節木等 10 種耐陰樹苗, 以及血桐、白匏子、蟲屎等 3 種非耐陰樹苗的光合作用性狀(鄭鈞騰、郭耀綸, 2004)。該研究是分別在 CO_2 濃度 360 及 $400 \mu\text{l L}^{-1}$ 的條件下測定各種樹苗的 LCP 與 Rd。將上述研究與本研究所用相同的 13 種植物的數據比較 (表 2), 發現本研究在 CO_2 濃度 $380 \mu\text{l L}^{-1}$ 的條件下測得兩類植物的 LCP 與 Rd 的平均值, 除了非耐陰植物的 LCP 稍低之外, 其餘數值多界於上述研究兩項 CO_2 濃度下的 LCP 或 Rd 測值之間(表 2)。例如上述研究 10 種耐陰樹苗在 CO_2 濃度 360 及 $400 \mu\text{l L}^{-1}$ 時測得的 LCP 平均值, 分別為 6.5 及 $4.8 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 而本研究

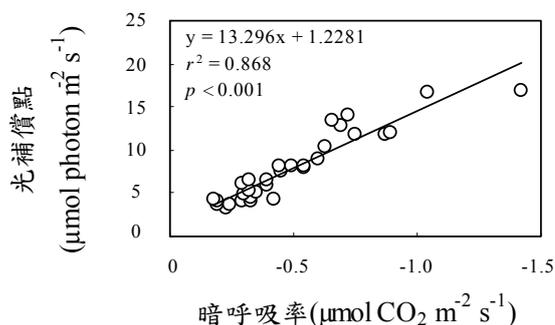


圖 1. 南仁山森林 30 種天然更新樹苗的光合作用光補償點與暗呼吸率間的關係。

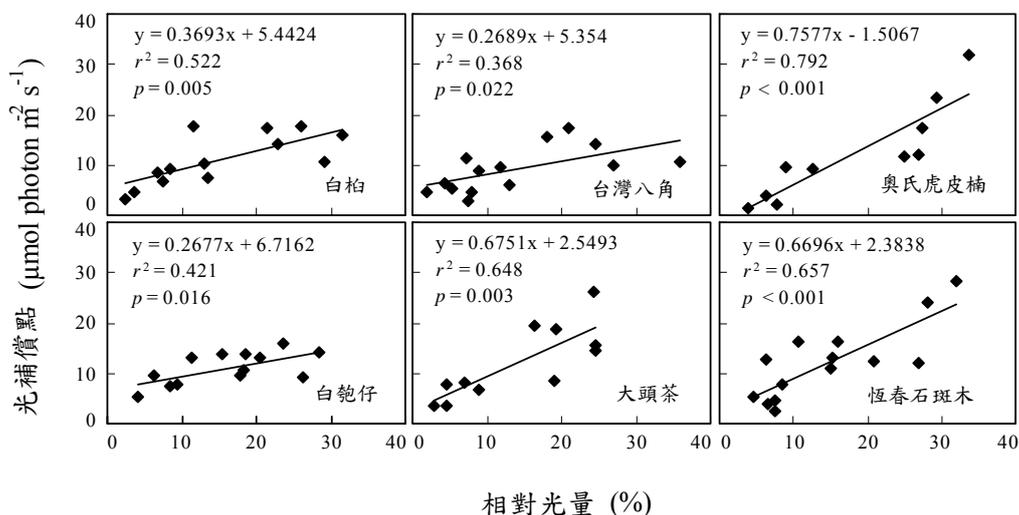


圖 2. 南仁山森林六種天然更新樹苗的光合作用光補償點與苗木生長處相對光量間的關係。

表 2. 南仁山森林天然更新樹苗在不同 CO₂ 濃度測得的光補償點(LCP, μmol m⁻²s⁻¹) 與暗呼吸率 (Rd, μmol CO₂ m⁻²s⁻¹) 之平均值及標準誤(SE, n=3)

耐陰性種類	CO ₂ 360 (μl L ⁻¹) ¹		CO ₂ 380 (μl L ⁻¹) ²		CO ₂ 400 (μl L ⁻¹) ¹	
	LCP	Rd	LCP	Rd	LCP	Rd
耐陰樹苗 (10 種)	6.5±0.3	-0.37±0.03	5.1±0.5	-0.32±0.03	4.8±0.4	-0.26±0.02
非耐陰樹苗 (3 種)	11.5±1.0	-0.70±0.13	9.8±2.3	-0.67±0.18	10.1±0.6	-0.65±0.13

¹ 鄭鈞騰、郭耀綸(2004)之研究結果

² 本研究

10 種相同的耐陰樹苗在 CO_2 濃度 $380 \mu\text{L L}^{-1}$ 的 LCP 平均值為 $5.1 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (表 2)。此兩研究所測定的植株完全不同，但測得的結果有很好的的一致性，且均顯示耐陰樹苗的 LCP 或 Rd 均比非耐陰樹苗低。此外，過去也曾在墾丁高位珊瑚礁天然林內測得耐陰樹種黃心柿、毛柿 (*D. discolor*) 及大葉山欖苗木的 LCP，約在 $3.5\sim 5.0 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 之間 (郭耀綸、吳祥鳴, 1997)，此 LCP 範圍與本研究的結果也類似。

二、耐陰樹苗與非耐陰樹苗光合作用性狀可塑性之比較

經測定 4 種耐陰性與 2 種非耐陰性樹種，生長在相對光量 1~36% 的樹苗各 10 株以上的 LCP 與 Rd，發現所有 6 種樹苗各單株的 Rd 與可用光量間皆呈顯著直線負相關 (數據未顯示)，而 LCP 與植株葉片能獲得的可用光量之間均有顯著直線正相關 ($p < 0.05$, 圖 2)。該直線迴歸式的斜率，以奧氏虎皮楠、大頭茶及恆春石斑木較大，分別可達 0.758、0.675 及 0.670，表示此 3 種樹苗由低光到高光其 LCP 會有很大的改變，而同屬耐陰性樹種的台灣八角該斜率只有 0.269，表示其 LCP 隨光環境改變的幅度很侷限，而兩種非耐陰種白柏與白匏仔的 LCP 隨光環境改變的幅度僅高於台灣八角 (圖 2)。將 2 種非耐陰種、4 種耐陰種的數據分別合併，得到此兩類耐陰性樹苗的 LCP 或 Rd 與苗木接受到的光量間具有顯著直線相關 (圖 3)，且耐陰性樹苗 LCP 及 Rd 與光量間的直線迴歸式的斜率 (0.5806 及 -0.0292) 均會比非耐陰種 (0.4014 及 -0.0225) 大。表示耐陰性樹苗由低光到高光其 LCP 及 Rd 會比非耐陰種有更大幅度的改變。

此外，將各樹種生長在強光與弱光環境各 3 株苗木的光飽和點 (LSP) 或光飽和光合作用率 (A_{sat}) 的數據，與苗木接受到的光量間進行迴歸分析，發現各樹種上兩性狀與光量間大多呈顯著正相關 ($p < 0.05$ ，數據未顯示)，只有白匏仔與台灣八角的 A_{sat} 與相對光量是不具顯著相關。進一步將 2 種非耐陰種、4 種耐陰種的數據分別合併，結過得到此兩類耐陰性樹苗的 LP 或 A_{sat} 與苗木接受到的光量間亦有顯著直

線正相關 (圖 3)。然而，非耐陰種樹苗的 A_{sat} 對光量的反應 (斜率 0.217) 較耐陰種大 (斜率 0.159) (圖 3)。

比較同一樹種強光植株與弱光植株光合作用性狀的差異，發現各樹種強光植株的 4 項光合作用性狀，大多會顯著高弱光植株 (表 3)，大頭茶、奧氏虎皮楠及恆春石斑木強光植株的 LCP 分別可達 18.9、24.1 及 $21.5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，此數值高於非耐陰性的白柏與白匏仔，Rd 亦如此，顯示該 3 種耐陰性樹苗的上兩性狀對光量梯度具有很高的改變幅度 (表 3)。恆春石斑木強光植株的 A_{sat} ($10.8 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)，有類似非耐陰性樹種白匏仔 ($11.0 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 的表現。非耐陰種的白柏，其弱光植株的 A_{sat} 相當低，平均只有 $3.1 \pm 0.3 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，類似耐陰種植物的表現。大頭茶強光植株的 LSP 僅在 $600\sim 900 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 之間，平均為 $733 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，顯示該苗木較不能利用高於 $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上的光資源。

藉各樹種強光植株與弱光植株的 LCP、Rd、LSP 及 A_{sat} ，計算其光合作用可塑性指標值，發現在兩處不同光環境下，奧氏虎皮楠樹苗的 LCP 與 Rd 改變幅度均最大，該兩性狀的可塑性指標值均為最高分的 10 分，而台灣八角與白柏分別在 LSP 與 A_{sat} 兩項有最大的改變幅度，各得 10 分的指標值 (表 4)。各樹種累加 4 項光合作用可塑性指標值，結果以恆春石斑木的指標總值 34.6 分最高，依序分別為奧氏虎皮楠 (30.3 分)、大頭茶 (28.1 分)、白柏 (26.5 分) 及台灣八角 (25.2 分)，而白匏仔的光合作用可塑性最低，僅 16.5 分 (表 4)。比較兩類耐陰性樹苗的光合作用可塑性指標總值，整體而言以耐陰性樹苗較高，因為除了非耐陰種的白柏 (26.5 分) 稍高於台灣八角 (25.2 分) 外，另 3 種耐陰種樹苗該總值均高於本研究的 2 種非耐陰樹苗 (表 4)。

在葉部形態可塑性方面，發現大頭茶在所有 4 個葉片形態性狀的改變幅度均為此 6 樹種中最大者，葉片形態可塑性指標總值為 40 分 (表 5)。白匏仔葉片在葉片厚度與比葉重方面的改變幅度極小，其葉部形態可塑性指標總值與光合作用可塑性指標總值一樣，均為供試 6 樹種中最低者。恆春石斑木的葉部形態可塑性較特

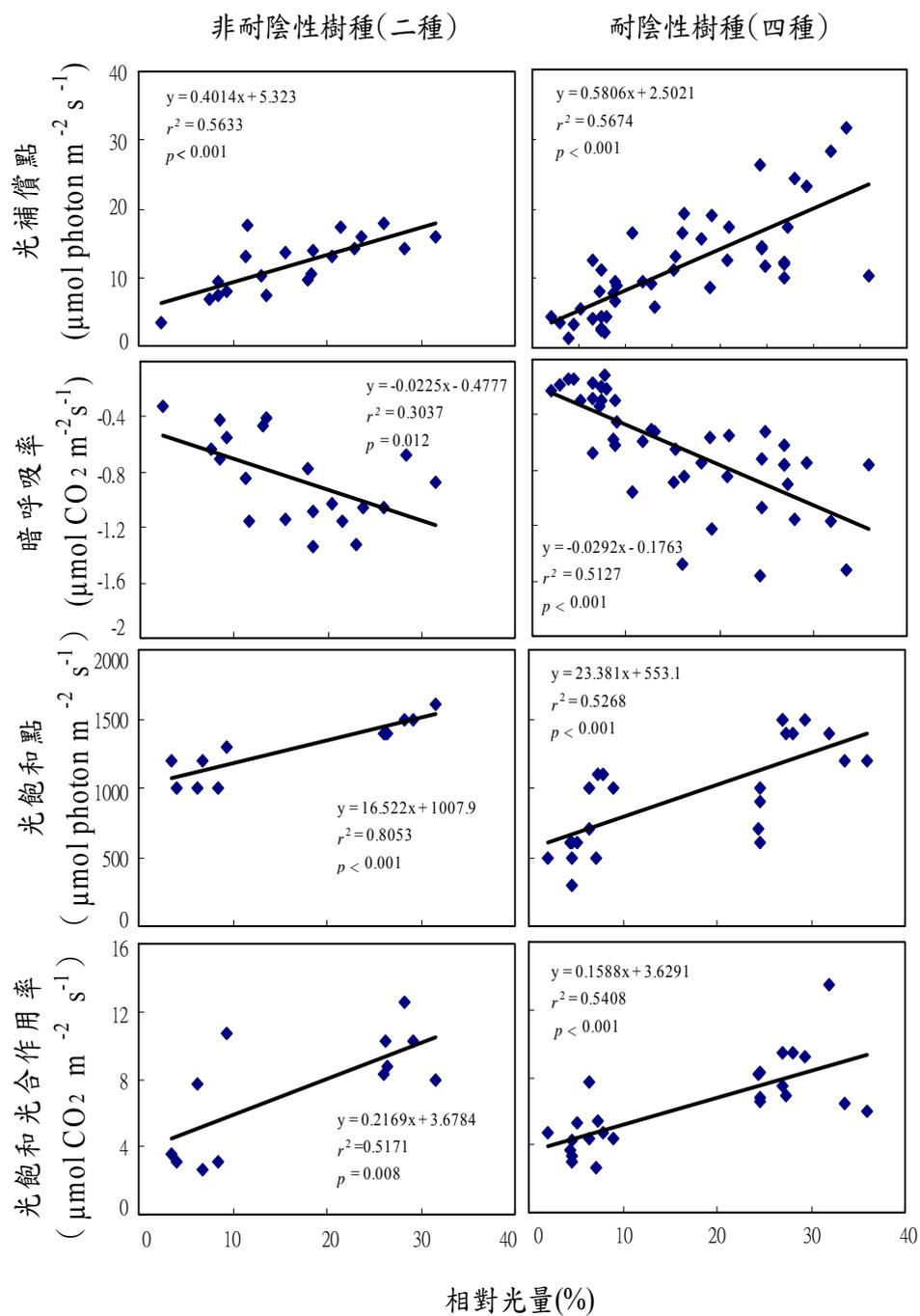


圖 3. 南仁山森林耐陰與非耐陰性樹種苗木的光合作用光補償點、暗呼吸率、光飽和點、光飽和光合作用率分別與苗木生長處相對光量的關係。

表 3. 供試六樹種生長在強光(24-36%)與弱光(2-10%)環境的樹苗光合作用性狀之平均值及標準誤 (SE, n=3)。括號內數值為各性狀之範圍

樹種	光補償點		暗呼吸率		光飽和點		光飽和光合作用率	
	$(\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1})$		$(\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1})$		$(\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1})$		$(\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1})$	
	強光	弱光	強光	弱光	強光	弱光	強光	弱光
耐陰樹種								
白柏	14.8±2.2 ^a (10.6~17.8)	7.5±1.2 ^{b1)} (4.6~9.3)	-0.88±0.10 ^a (-0.70~1.05)	-0.37±0.17 ^b (-0.15~0.70)	1500±58 ^a (1400~1600)	1133±67 ^b (1000~1200)	8.8±0.7 ^a (7.9~10.3)	3.1±0.3 ^b (2.6~3.6)
白匏仔	12.1±1.2 ^a (9.1~12.9)	7.6±1.3 ^b (5.2~9.7)	-0.68±0.09 ^a (-0.52~0.84)	-0.51±0.14 ^a (-0.24~0.73)	1433±23 ^a (1400~1500)	1100±100 ^b (1000~1300)	11.0±1.1 ^a (8.8~12.5)	7.2±2.2 ^a (3.1~10.7)
非耐陰樹種								
台灣八角	11.6±1.3 ^a (10.1~14.2)	6.5±1.5 ^b (4.5~6.5)	-0.86±0.10 ^a (-0.75~1.07)	-0.26±0.02 ^b (-0.22~0.29)	1233±145 ^a (1000~1500)	567±33 ^b (500~600)	6.7±0.4 ^a (6.6~7.5)	4.6±0.4 ^b (3.7~5.2)
大頭茶	18.9±3.7 ^a (14.6~26.3)	6.5±1.5 ^b (3.4~8.1)	-0.93±0.32 ^a (-0.52~1.56)	-0.30±0.09 ^b (-0.14~0.43)	733±88 ^a (600~900)	433±67 ^b (300~500)	7.7±0.5 ^a (6.8~8.3)	3.0±0.2 ^b (2.7~3.3)
奧氏虎皮楠	24.1±4.2 ^a (17.9~31.7)	25.3±2.1 ^b (2.3~9.4)	-1.06±0.24 ^a (-0.75~1.52)	-0.34±0.15 ^b (-0.11~0.61)	1368±88 ^a (1200~1500)	1033±33 ^b (1000~1100)	7.5±0.9 ^a (6.4~9.2)	4.5±0.1 ^b (4.3~4.7)
恆春石斑木	21.5±4.8 ^a (12.2~28.2)	7.5±2.6 ^b (4.5~12.7)	-0.98±0.18 ^a (-0.62~1.17)	-0.34±0.16 ^b (-0.16~0.67)	1344±33 ^a (1400~1500)	800±153 ^b (600~1100)	10.8±1.3 ^a (9.5~13.5)	5.8±1.0 ^b (4.3~7.7)

¹ 同一樹種同一性狀有不同英文字母者，具顯著差異($p < 0.05$)，t-test。

表 4. 供試六樹種生長在強光(24-36%)與弱光(2-10%)環境的樹苗光合作用可塑性指標值 (photosynthetic plasticity index, PPI)

光合作用性	白柏		白匏仔		台灣八角		大頭茶		奧氏虎皮楠		恆春石斑木	
	強光	弱光	強光	弱光	強光	弱光	強光	弱光	強光	弱光	強光	弱光
光補償點(LCP, $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	14.8	7.5	12.1	7.6	11.6	5.5	18.9	6.5	24.1	5.3	21.5	7.5
PPI	3.9	(7.3) ¹	2.4	(4.5)	3.2	(6.1)	6.6	(12.4)	10	(18.8)	7.4	(14.0)
暗呼吸率(Rd, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	-0.88	-0.37	-0.68	-0.51	-0.86	-0.26	-0.93	-0.30	-1.06	-0.34	-0.98	-0.34
PPI	7.1	(-0.51)	2.4	(-0.17)	8.3	(-0.60)	8.8	(-0.63)	10	(-0.72)	8.9	(-0.64)
光飽和點(LSP, $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	1500	1133	1433	1100	1233	567	733	433	1368	1033	1433	800
PPI	5.5	(367)	5.0	(333)	10	(666)	4.5	(300)	5.0	(355)	9.5	(633)
光飽和光合作用率(A_{sat} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	8.8	3.1	11.0	7.2	6.7	4.6	7.7	3.0	7.5	4.5	10.8	5.8
PPI	10	(5.7)	6.7	(3.8)	3.7	(2.1)	8.2	(4.7)	5.3	(3.0)	8.8	(5.0)
總 PPI	26.5		16.5		25.2		28.1		30.3		34.6	

¹ 括號內數值為強光植株與弱光植株該性狀之差值。

殊，此樹種在兩處不同光量環境生長的樹苗，其單葉面積與葉厚度的改變幅度均極小，只有比葉重能有較大程度的改變(表 5)。由此可推測恆春石斑木極高的光合作用可塑性，應是其光合作用機構在生化方面的改變，使其 R_d 、 LSP 及 A_{sat} 有大幅度的調適，而不是葉部解剖構造改變的結果。比較兩類耐陰性樹苗的葉部形態可塑性指標總值，整體而言也以耐陰性樹苗較高，因為除了非耐陰種的白柏(16.8 分)稍高於台灣八角(12.3 分)與恆春石斑木(9.9 分)外，另 2 種耐陰種樹苗該總值均高於本研究的 2 種非耐陰樹苗(表 5)。此 6 樹種光合作用與葉部形態兩項可塑性指標總值，經相關性分析後

並無顯著相關($p>0.05$)，然而各樹種生長在強光與弱光兩微生育地的苗木，其光飽和光合作用率改變的幅度，與比葉重改變的幅度，兩者間有顯著正相關(圖 4)。此現象表示同一樹種在不同光量處生長的苗木，其光合作用潛力(例如光飽和光合作用率)是可以隨苗木葉片比葉重的增減而同步改變。因為比葉重越大的葉片，其單位葉面積可能有較多的葉肉細胞，而較多的葉肉細胞則是有較多的光合作用機構，可固定較多的 CO_2 ，故有較高的光合作用率表現。由此可推論，若某樹種之比葉重對光量的可塑性較大，則其光飽和光合作用率對光量的可塑性也可能較大。

表 5. 供試六樹種生長在強光(24-36%)與弱光(2-10%)環境的樹苗葉部形態可塑性指標值 (Morphological Plasticity Index, MPI)

形態性狀	白柏		白匏仔		台灣八角		大頭茶		奧氏虎皮楠		恆春石斑木	
	強光	弱光	強光	弱光	強光	弱光	強光	弱光	強光	弱光	強光	弱光
單葉面積 (cm ²)	18	8	40	25	15	24	34	10	34	19	13	13
MPI	4.2	(10) ¹	6.3	(15)	3.8	(9)	10.0	(24)	6.3	(15)	0	(0)
葉厚度(mm)	0.15	0.06	0.26	0.26	0.38	0.35	0.34	0.23	0.33	0.22	0.35	0.34
MPI	8.2	(0.09)	0	(0)	2.7	(0.03)	10.0	(0.11)	10.0	(0.11)	0.9	(0.01)
單葉乾重 (mg)	73	20	126	78	183	221	423	85	266	109	172	122
MPI	1.6	(53)	1.4	(48)	1.1	(38)	10	(338)	4.5	(157)	1.5	(50)
比葉重(mg cm ⁻²)	3.9	2.6	3.2	2.8	11.4	9.2	12.5	7.8	7.6	5.7	12.6	9.1
	2.8	(1.3)	0.9	(0.4)	4.7	(2.2)	10.0	(4.7)	4.0	(1.9)	7.5	(3.5)
總 MPI	16.8		8.5		12.3		40.0		24.8		9.9	

¹ 括號內數值為強光植株與弱光植株該性狀之差值。

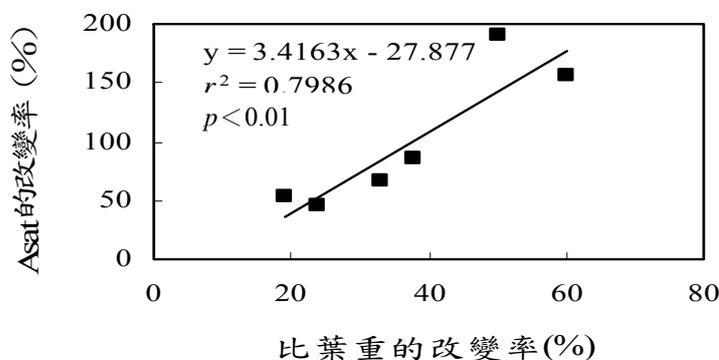


圖 4. 可塑性試驗的六種樹苗生長在強光與弱光環境植株光飽和光合作用率(A_{sat})的改變率與比葉重的改變率間的關係

結論

- 一、南仁山迎風坡森林內 24 種耐陰樹種的天然更新苗的光合作用光補償點均很低，除了嶺南青剛櫟之外，多在 3~8 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 範圍，遠低於白天林內光量，表示這些樹苗在晴日都可以有淨碳收穫。
- 二、該森林天然更新的耐陰種樹苗光合作用表現對光量梯度具有很高的可塑性，生長在較高光量處的苗木，在光補償點、光飽和點及暗呼吸率三方面有很高的可塑性，但光飽和光合作用率則沒有大幅度的改變。
- 三、本研究結果支持「耐陰種樹苗光合作用性狀方面的可塑性高於非耐陰樹苗」的假說。

致謝

本研究承蒙墾丁國家公園管理處經費補助，特此申謝。

引用文獻

- 郭耀綸、江璧合，2003。台灣特有樹種台灣假黃楊、小芽新木薑子及台灣梭羅木的生長及光合作用對光量的反應，台灣林業科學，18(1): 55-66。
- 郭耀綸、吳祥鳴，1997。黃心柿、毛柿及大葉山欖苗木光合作用與形態對不同光量的可塑性，中華林學季刊，30(2): 165-185。
- 郭耀綸、楊月玲、吳祥鳴，1999。墾丁熱帶森林六種樹苗生長性狀及光合作用對光量的可塑性，台灣林業科學，14(3): 255-273。
- 郭耀綸、范開翔，2003。南仁山森林倒木孔隙三年間的更新動態，台灣林業科學，18(2): 143-151。
- 郭耀綸、范開翔、黃慈薇、李彥屏、吳惠綸、蔡瑞芬，2004。台灣三十種闊葉樹陽葉氣體交換潛力之研究，台灣林業科學，19(4): 375-386。
- 郭耀綸、彭世賢、曾繁絢，2007。南仁山迎風

- 坡森林小苗更新動態及其受颱風的影響，國家公園學報，17(2): 15-25。
- 鄭鈞騰、郭耀綸，2004。南仁山森林內的二氧化碳濃度梯度及其對林下小苗光合作用的影響，台灣林業科學，19(2): 97-106。
- Bazzaz, F. A. and R. W. Carlson. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54: 313-316.
- Chazdon, R. L. and N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Chazdon, R. L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rainforest shrubs across natural gap transects. *Oecologia* 92: 586-595.
- Chazdon, R. L., R. W. Pearcy, D. W. Lee, and N. Fetcher. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: S. S, Mulkey, R. L. Chazdon, A. P. Smith. (eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. pp. 5-55. Chapman & Hall, New York.
- Hieke, S., C. M. Menzel, P. Lüdders. 2002. Effects of light availability on leaf gas exchange and expansion in lychee (*Litchi chinensis*). *Tree Physiology* 22:1249-56.
- Kozlowski, T. T., P. J. Kramer, and S. G. Pallardy. 1991. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego, California, 657 pp.
- Lambers, H., F. S. Chapin III, T. L. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer, New York, 540 pp.
- Oberbauer, S. F., D. A. Clark, D. B. Clark. 1989. Comparative analysis of photosynthetic light environments within the crowns of juvenile rain forest trees. *Tree Physiology* 5: 13-23.
- Strauss-Debenedetti, S. and F. Bazzaz. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. In: S. S, Mulkey, R. L. Chazdon, A. P. Smith. (eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. pp. 162-186. Chapman & Hall, New York.
- Sims, D. A. and R. W. Pearcy. 1989. Photosynthetic characteristics of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, and a related crop species, *Colocasia esculenta* grown in contrasting light environment. *Oecologia* 79: 53-59.
- Turnbull, M. H. 1991. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species. *Oecologia* 87: 110-117.