

塔塔加鞍部的樹冠層養分動態 — 那些年，我們一直爬的臺灣雲杉

◎ 奧勒岡州立大學森林生態系統暨社會學系 · 博士班學生藍永翔 (skylan12@gmail.com)

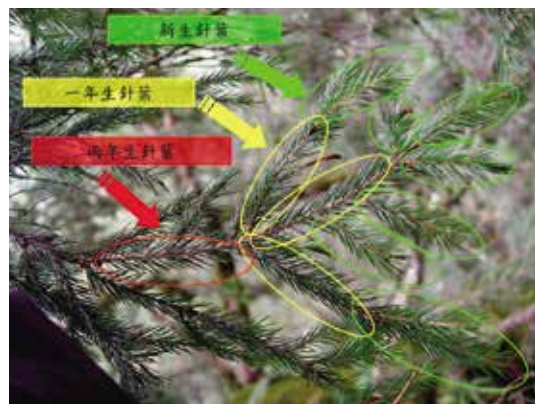
如果提到樹木，你會聯想到什麼？是靜立不動的植物，還是僅供觀賞的風景？事實上，植物雖然不能隨意移動，卻有自己一套適應世界的方法。從大地吸取水分及養分，從空氣中固定二氧化碳，轉變成生長所需要的各種化合物。人們所熟知的光合作用，並不是植物為了其他動物而製造氧氣的過程，而是為了自身生理代謝所需而演化出的天分。而一棵樹木有綠色葉片的部分，被科學家概稱為樹冠層(canopy)。由於葉片是植物行光合作用和各種合成代謝的主要場所，樹冠層的健康和森林的狀態息息相關。以往，人們無法到達20~30 m的樹梢，只能透過望遠鏡或是掉落的枯枝落葉探索；但1970年代開始，攀樹技術蓬勃發展，各種器械和方法逐漸成熟，研究人員得以使用繩索、汽船或吊塔等方式進入樹冠層，直接取得觀察資料或進行試驗，使得相關研究蓬勃發展。筆者自2005起開始接觸攀樹技術至今，參與過不少臺灣中高海拔的樹冠層生理生態學研究，本

文將介紹筆者於2007至2008年間在塔塔加鞍部進行的研究及結果，利用繩索攀樹技術了解樹冠層結構及季節性養分動態。

塔塔加鞍部位於南投縣和嘉義縣交界處的玉山登山口，有一片臺灣雲杉(*Picea morrissonicola*)的天然純林，林下有紅檜、木樨、衛矛等多種針闊葉樹種混生。根據樹芯資料推算，該片雲杉老熟林樹齡約為300年。此區林木高大，平均樹高約36 m，胸徑1.32 m，冠幅更長達26 m，樹上附生植物如蘚苔、地衣等十分繁茂。之所以選擇雲杉作為研究對象，是因為正常情況下，雲杉一年只抽芽生長一次，並且會在新生枝條的基部留下芽鱗痕(bud scale scar)，據此便能推算該枝條上針葉的年齡，適合用以探討葉齡與養分的關係，並針對某些年齡的針葉追蹤養分濃度。此外臺灣雲杉為世界雲杉屬分布的南界，又是臺灣中高海拔雲霧帶之優勢樹種，雖然不乏生理學及光合作用等研究報告，但對於新鮮針葉的養分及碳水化合物的探討則幾乎闕如，且尚



塔塔加鞍部雲杉林(藍永翔 攝)



一年抽一次芽的臺灣雲杉(藍永翔 攝)

未有人探討原老熟林樹冠層結構和養分分布的關係。故筆者以臺灣雲杉及其樹冠層為研究對象，探討其碳氮分布及季節動態。筆者使用單繩技術(Single Rope Technique, SRT)以及雙繩技術(Dynamic Doubled Rope Technique, DdRT)進入樹冠層，取得各個位置的樣本，每月採樣一次，為期兩年，並分析不同位置、葉齡以及季節對養分分布的影響。

看起來似乎聞風不動的雲杉，卻年復一年展現物候變化(phenology)：每年四月，去年入冬前便發育好的芽苞明顯膨大，五月脫去芽苞上的鱗片並開始生長、延長，大約六月針葉就會完全展開。夏秋兩季，新生針葉的顏色會逐漸轉為深綠色，中肋則開始木質化。在為期兩年的觀察中，發現雲杉其實是非常「守時」的物種，同一地區的物候發育時間幾乎重疊，不會因為年分不同而有所改變。生長的同時，毬果也開始發育，主要集中在於樹冠層頂端，生長季後會逐漸成熟及木質化。根據沈介文在2004年同一地區的觀察，四月下旬雌雄毬花開始生長，五月初成熟、授粉，五月中雌毬花就開始閉合，五月



使用攀樹技術取得針葉樣本(陳柏因 攝，圖中為作者本人)



物候示意組圖(藍永翔 攝)

底時雌毬果完全閉合後轉向下垂，接著逐漸木質化直到十月中。

提到光合作用，一般人會直接聯想到植物將大氣中的二氧化碳轉變為氧氣的反應，但光合作用事實上是植物利用葉綠素截取特定波長的可見光能量固定大氣中的二氧化碳，以形成碳水化合物來提供生長所需物質的過程。碳水化合物能藉由醱解作用轉化，進入呼吸作用系統，產生能量。醱類的含量也會影響植物開花結實，並參與許多生理及生長反應。碳是植物體內含量最多的元素。植物不需依賴其他生物或是環境因子，能藉由各種生合成途徑形成生長所需化合物(如纖維素、木質素等結構性物質)或二次代謝物(如單寧、萜類)等防禦物質。

而氮是構成葉綠素的重要成分之一，在植物體內的含量僅次於碳、氫、氧，也是構成核酸以及胺基酸的必需元素。雖然大氣中有將近八成的組成是氮氣，但絕大部分的生物無法直接利用，必須透過一些微生物如固氮細

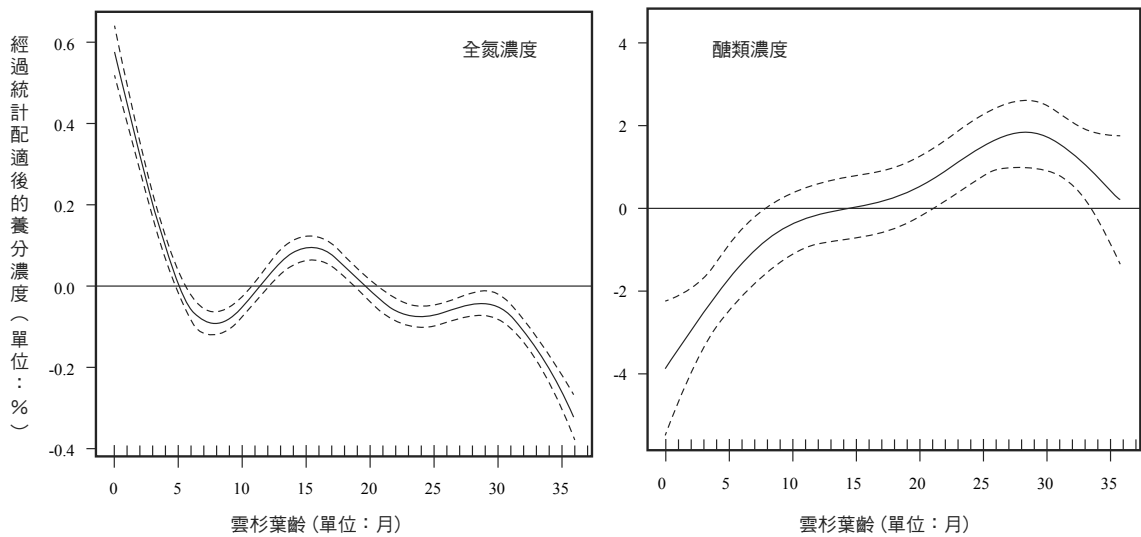
菌轉換成離子形式才能被植物吸收。同時，氮也是一種可以轉移的元素，主要由根部吸收而來，為酵素重要的組成，從而影響光合作用、呼吸作用以及新陳代謝等生理現象。

那麼，對於自然界裡限量的氮元素和經由光合作用自己製造的碳水化合物，臺灣雲杉又有什麼樣的分配策略呢？由於自然界中可以被植物吸收利用的氮元素有限，大部分植物在落葉前都會盡量將葉部的氮元素「回收」到其他的部位，例如新生的針葉或是枝條。在筆者的研究中，臺灣雲杉葉部的全氮濃度在芽苞剛開始脫鱗生長時特別高，顯示雲杉會將氮元素集中到即將發育的組織中。一些國外的研究也指出雲杉在生長季時，針葉中的氮濃度在生長季時會明顯降低，而新生針葉的氮濃度則會提高；但若於生長季前移除已經發育的芽苞，則原有針葉中的氮濃度不會改變，顯示芽苞應是氮元素主要的轉移目標；若除去此轉移目標，會使氮及碳水化合物等養分留在原有的針葉中。

對於氮元素的分布在不同的樹冠層位置有沒有差異，一直眾說紛紜。一般而言，因為樹冠層高度愈高，受光量愈大，許多國外的研究都指出氮元素的濃度會隨著樹冠層高度而增加；也有研究指出受光量較少的陰葉中氮濃度會高於受光較充足的陽葉。但在塔塔加鞍部的天然雲杉林裡，氮元素的分布在不同的位置上沒有顯著性差異。不過大部分國外的養分研究鮮少針對老熟林的樹冠層，而在開闢、生長良好的造林地，臺灣雲杉也會傾向將氮元素分配在外側的位置。或許成熟的林木有其他影響養分分布的策略和機制，這部分還需要未來更多的研究。

對一棵健康的樹木而言，年復一年的生長抽高，人們可以很明顯地看見時間的累積；但對這棵樹木的葉子而言，時間就是汰舊換新的同義詞。在植物生長的過程中，會主動將一些重要的元素轉移到較新的組織，並且把代謝產生的廢棄物轉移到即將凋零的老葉中。以塔塔加鞍部的臺灣雲杉為例，大部分的針葉年齡都在36個月以內；雖然也能發現五、六年的針葉，但生產力(光合作用效率)最好的還是一年生及兩年生的針葉。由於氮是限量元素，在舊有的針葉凋落前，植物都會盡量回收以作為新生葉片的養分來源。從芽苞脫鱗生長開始計算，雲杉的針葉在15個月時會有最高的全氮濃度，這是針葉完全成熟的特徵，此時也是光合作用效率最好的葉齡，是樹冠層生產力的主要來源。對照日曆時序，會發現15個月的成熟葉剛好會趕上陽光最盛的夏季，旺盛的光合作用將會影響雲杉該年的生長量。而一旦過了15個月，針葉中的氮元素濃度就逐漸減少，直至凋落。「時間會沖淡一切」，這句話同時也適用一根針葉裡的氮元素狀態。

植物光合作用的主要產物碳水化合物，經過各種生合成途徑合成生長所需的各種物質後，會運輸到植物體的其他部位。而光合作用產物的運輸具有鄰近優先的特質，前人研究指出，大部分植物開花結實所需要的碳水化合物主要來自於鄰近的枝葉，但若果實生長發育過分快速，也會由枝條或較遠的葉片得到足夠的養分。Egger等人(1996)認為在芽苞脫鱗時最重要的變化是澱粉的轉移，用以提供針葉生長發育的能量來源，故澱粉濃度的多寡可能和枝條、針葉的生長相關。



隨著葉齡增加，臺灣雲杉葉部養分濃度的變化

根據筆者研究，臺灣雲杉的針葉中也有醣類轉移的現象。樹木體內的養分移轉可概分為兩個時期，一是春季及夏初，由過冬的儲存組織中轉移至枝條、針葉等生長組織 (Helmisaari, 1992)，因此在生長季前可觀察到醣類濃度升高，並於生長季時降低。二是秋季時由即將凋落的針葉中轉移至其他針葉及植體，作為度冬休眠時的儲存。在針葉凋落前，結構性的組織也會分解成較小的、可移動的分子，如蛋白質分解成胺基酸，以方便移動。針葉樹種多用針葉儲存這類物質，故於晚秋時能觀察到葉部養分累積的現象。

和氮元素不同的是，臺灣雲杉針葉內的醣類濃度明顯受到分布位置的影響，在樹冠層上層及外側的針葉內含有較高的醣類濃度。可能是這些位置的受光量較大，光合作用效率較好，能產生較多的碳水化合物。根據物候觀察，雄毬花、雌毬果也大多分布在這些受光良好的位置，顯示雲杉的開花結實和醣類的含量及樹冠層的位置有某種程度的關聯。此外，對於單一針葉而言，醣類濃度則是在新葉抽芽時就開始不斷在葉部累積，

雖然氮元素在葉齡15個月後就開始轉移到較新的組織和部位，但葉部的醣類濃度大約在第30個月時才會累積到高峰。

筆者2007~2012年在塔塔加鞍部的臺灣雲杉林內參與了各種物候及生理生態學的研究。除了養分分布之外，也參與了同一地區的樹液流特性及垂直分布、樹冠層微氣候測量、以及形成層動態研究等。樹冠層的研究經驗很特殊，除了這個領域目前所知不多、極具挑戰性之外，在40 m高的枝條上行走坐臥也是難以言說的感受。而月復一月的採樣和觀察，讓筆者發現雲杉為了生存，有自己生長的節奏和策略，並不像一般認知的植物就是不動的生物。雖然樹木無法自由移動，但仍透過各種細微的方式感知並適應這個世界。例如在正午的時候利用鉀離子造成的滲透壓差改變枝葉的角度，避免太陽直射造成葉部蛋白質的傷害；又或是釋放化學物質以抵擋昆蟲及真菌的攻擊。為了適應外在環境，並在嚴峻的競爭下脫穎而出，看似不動的植物體內，運行著各種生理反應，環環相扣，缺一不可。而樹冠層，正是這一切的起點。☀️