

# 森林樹冠層結構與生態系功能—以棲蘭山台灣扁柏森林樣區的長期研究為例

◎國立東華大學自然資源與環境學系·張世杰 (scchang@mail.ndhu.edu.tw)

如果把森林樹冠層定義為枝下高與樹頂之間的空間，它的組成份子就包括了所有的葉片、枝條、以及樹冠層內的樹幹。這些組成份子的數量、形狀、以及空間分布，是樹冠層結構的決定要素。森林生態系功能，亦即生態系能量、水分、及養分循環過程，大多會受樹冠層結構影響。

## 什麼生態系功能會受樹冠層結構影響？

樹冠層是森林生態系與大氣接觸的介面，許多物質與大部分的能量都在此進出生態系統。因此我們不難猜想，只要是自大氣向下傳送進入生態系，以及自生態系向上傳輸離開系統的各種過程，大概或多或少都會受到冠層結構的影響。具體來說，就是光合作用與呼吸作用的CO<sub>2</sub>交換，降水與蒸散作用的H<sub>2</sub>O交換，各種養分/污染物的沈降，植物揮發性有機物質的逸散，以及長/短波輻射的收支等。

然而當我們進一步檢視上述那些過程的機制時，還是可以把樹冠層結構的影響力區分出不同的程度。以生態系最重要的水分與養分輸入為例，我們可以把大氣沈降分成兩大類，其一是重力沈降(precipitation deposition)，是指物質因重力作用而自大氣垂直沈降至地表的過程，包括降雨、降雪、大的顆粒狀物質沈降等。另一類是攔截沈降(interception deposition)，是指懸浮於空氣中的物質隨氣流運動時，因為接觸冠層而被攔截進入生態系。量化重力沈降的方法很簡單，只要在離森林不遠的空曠處或是在森林樹冠層上方架設開口向上的雨水收集桶，就能依

水量、化學物質濃度、以及收集桶的開口面積推算沈降量。相反地，攔截沈降會受到大氣條件以及冠層表面積和表面特性的影響，定量研究相對困難。換句話說，大氣重力沈降並不受冠層結構特性影響。不論是何種植被類型、什麼樹種、什麼林份年紀、以及冠層的鬱閉程度，都不會改變來自大氣的降雨量及隨著降雨而進入生態系的養份量。但是冠層結構特性(包括枝條、葉片的數量、表面積、空間分布、以及對特定物質的攔截特性)卻對大氣攔截沈降有著決定性的影響。對枝條與葉表面積較大的樹冠層而言，氣流中的物質與樹冠層碰撞的機率較高，因而提高了攔截沈降量。冠層枝條與葉片的空間分布特性，影響了風速的垂直分布，自然也會造成冠層不同深度的枝葉與氣流中物質的碰撞機率。

接下來，我們來看看生態系CO<sub>2</sub>交換這個複雜的生態系過程，如何受樹冠層結構的影響。首先，CO<sub>2</sub>輸入過程，也就是光合作用，當然毫無疑問地受到冠層結構影響。生長於冠層中不同位置的林木葉片，因冠層結構特性彼此遮蔽而接收到不同強度的短波輻射，自然具有不同的光合作用能力。位於林下的地被植物僅能獲得穿透冠層的微量散射光及短暫斑光，其物種組成及光合作用量會受冠層整體葉面積指數以及結構影響。至於呼吸作用呢？若從溫度這個對呼吸作用影響最大的環境因子來觀察，林內溫度的垂直梯度理應對不同位置的枝葉樹幹呼吸作用造成不同程度的影響。鬱閉與開闊的不同樹冠層，造成各自林地的不同溫度分布特性，也一定會對土壤呼吸造成影響。

## 棲蘭山樣區的台灣扁柏樹冠層結構

棲蘭山樣區(Chi-Lan Mountain site)台灣扁柏天然下種更新林，是我們自2002年開始的長期研究樣區。我們的研究問題是：霧林帶森林的生態系功能如何受雲霧影響？我們進行了密集且連續的各種生態系過程的探索，當然也對森林樹冠層結構進行了分析工作。

我們在樣區選擇了不同徑級的8棵台灣扁柏樣木進行破壞性量測，分析其地上部各部位(樹幹、枝條、及葉片)的3維空間結構，並據以推估整個林份地上部各部位的生物量、表面積、及其垂直分布。

量測的方法如下：在樣木樹幹上標示方位，然後以鏈鋸從基部將樣木伐倒，過程中盡量避免枝葉損傷。將伐倒的樣木從基部開始，每一公尺切成一段，記錄樣木樹高。將每一段樹幹放置於事前準備好的塑膠布上，此塑膠布畫有12個方位以及多個不同半徑的同心圓。自下至上依序將枝條編號並記錄每一個枝條的基部方位及末端方位、基部及末端高度、基部直徑、枝條上所有葉片的幾何中心的方位



台灣扁柏樹冠層結構量測(張世杰 攝)

與高度。為了簡化工作，二級枝條的方位與長度並沒有紀錄。為了瞭解附生植物的多樣性及分布，我們也同時將所有的附生植物自樹幹及枝條剝離下來，編號收集同時記錄其位置。之後，我們將枝條切下來，將葉片與枝條分離，並秤取樹幹、枝條、及葉片的濕重，同時採取部分樣品帶回實驗室進行乾重及養分的分析。透過樣木胸高直徑與地上部各部位生物量空間分布的迴歸分析，再以林份的每木調查胸高直徑資料，我們獲得了台灣扁柏葉、枝條、以及樹幹的垂直分布數據，並以此作為日後生態系功能研究的依據。

## 棲蘭山樣區的霧沉降估算

霧滴是直徑介於5-50  $\mu\text{m}$ 的水滴，由過飽和的水蒸氣凝結而成。棲蘭山樣區位於海拔1650 m的雪山山脈東麓，白天自蘭陽溪谷向上抬昇的氣流因降溫而形成雲霧，使得樣區具有非常規律的雲霧條件。根據我們2002年開始的氣象紀錄，11月的平均每日起霧時間長達12.3小時，而盛夏的8月每天也有4小時的起霧時間。因此，瞭解雲霧本身的物理化



棲蘭山3號塔(張世杰 攝)

學特性，以及這些特性如何形塑此處的生態系統，是一個重要的生態學問題。但如前所述，霧沈降屬於攔截沈降的一種，其沈降量受冠層結構的影響很大。因此，我們設計了以下的實驗來定量霧沈降量。

我們利用樣區的氣象塔來進行霧沈降實驗。根據樣區台灣扁柏葉片生物量的垂直分布調查，我們將冠層葉片分成三層(10.3–8.5 m、8.5–6.3 m、6.3–4.1 m，其葉片生物量分別為5.7、6.9、及4.1  $\text{ton ha}^{-1}$ )。在氣象塔的三個相對應高度，我們將剪下的帶葉小枝條懸掛于塔上，記錄在有霧的條件下重量的變化。據此，我們可以計算台灣扁柏葉片的霧水攔截效率(fog capture rate,  $\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$ )，再根據葉片的比葉面積(specific leaf area,  $\text{m}^2 \text{g}^{-1}$ )以及各層的葉生物量，計算林份的葉片霧沈降量。這樣的野外實驗，我們共進行了32次，並獲得了不同的能見度(visibility，用以代表霧的濃度)條件下的霧沈降量。最後，我們建構了一個霧沈降量與能見度之間的統計模式，然後以樣區能見度的監測資料來計算全年的霧沈降量。



光合作用量測(張世杰 攝)



枝條呼吸自動密閉氣室(張世杰 攝)

利用這樣的研究方法，我們估計了棲蘭山台灣扁柏樣區的林份霧沈降量，約為330  $\text{mm yr}^{-1}$ 。其中，雖然冠層上層的葉生物量僅佔34%，但是卻貢獻了50%的霧沈降量(164  $\text{mm yr}^{-1}$ )。這是由於不同層葉片的霧攔截效率差異所造成的，上層葉片的平均霧攔截效率為8.9  $\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ，遠高於中層(2.6  $\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$ )與下層(3.0  $\text{g m}^{-2} \text{h}^{-1}$ )的葉片。

## 棲蘭山台灣扁柏樹冠層碳收支研究

在全球暖化議題下，森林碳吸存的定量研究在近年來成為生態系生態學的研究重點項目。登錄於全球通量研究網路(FluxNet)以及各區域網路例如亞洲通量網路(AsiaFlux)的大量通量研究站，都以標準的渦流相關法(eddy covariance method)來量測生態系的淨 $\text{CO}_2$ 交換量。這個方法是以架設於樣區下風處通量塔上的高頻 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 分析儀及3維超音波風速計，來計算隨渦流進出生態系的 $\text{CO}_2$ 通量。由於此方法計算的是整體生態系的淨 $\text{CO}_2$ 通量，亦即，由光合作用、植物的自營性呼吸作用、以及動物和微生物的異營性呼吸作用所造成的



枝條呼吸自動密閉氣室系統(張世杰 攝)



樹幹呼吸自動密閉氣室(張世杰 攝)

淨效應，因此並不需要額外瞭解樹冠層特性。雖然渦流相關法可以讓我們直接定量生態系的碳吸存量，但是卻也有諸多限制，例如微氣象條件在低風速時無法滿足渦流相關法的基本需求；另外的重大限制則是無法讓我們分別瞭解生態系內各組成份子的光合作用與呼吸作用，因此不利於生態系模式的發展。

有鑑於渦流相關法的限制，我們在棲蘭山樣區除了渦流相關法的量測，也加上了氣室法(chamber method)這個研究取徑。企圖定量台灣扁柏各部位的CO<sub>2</sub>通量以及土壤呼吸量，由下而上地探討生態系CO<sub>2</sub>通量及其控制機制。為此，樹冠層CO<sub>2</sub>通量的研究成為最重要的項目之一，因為生態系的光合作用幾乎都發生在此處，而枝條與位於樹冠層內的樹幹的呼吸通量也因較旺盛的活性，可能有相當高的呼吸通量。樹冠層由上而下有成指數遞減的太陽輻射，影響葉片的光合作用特性及光合作用率。此外因晝夜淨輻射的變化，冠層內的氣溫及植體溫度也會形成相應的梯度變化。可以想像，如果想以氣室法來進行樹冠層CO<sub>2</sub>通量的量測，空間變異的考慮是非常重要的。

冠層生理生態學及通量的量測，以及他們的空間變異探討，若沒有方便的登上樹冠層的方法，勢必難以達成。位於棲蘭山台灣

扁柏研究樣區的「棲蘭山3號塔」，就是為此目的而搭設。此塔的內部面積為3 × 4.5 m<sup>2</sup>，四週每隔2 m的高度有一層工作平台，平台之間有樓梯可供上下走動。塔頂平台的高度為14 m，可以依需要而加高。在各層平台上所能觸及的台灣扁柏，包括內部的4棵及外圍的8棵，可提供充足的冠層葉片、枝條、與樹幹的量測樣點。棲蘭山3號塔旁的工作小屋，則是提供了研究所需的交、直流電源，以利各種量測設備的長期運作。

我們利用棲蘭山3號塔，對台灣扁柏冠層進行了相當多樣的研究，包括基礎冠層環境的監測(氣溫、樹幹溫度、枝條溫度、葉面濕度、CO<sub>2</sub>濃度)、台灣扁柏葉片每隔2週一次的生長量測、葉片光合作用特性(光反應曲線、CO<sub>2</sub>反應曲線)、葉片性狀(比葉面積、養分含量、葉綠素含量、葉面反射光譜)、枝條呼吸通量、以及樹幹呼吸通量。

以枝條呼吸通量為例，我們自製了一套自動化密閉氣室系統(automatic closed chamber system)來進行量測工作。所謂的密閉氣室，是一個將欲量測表面與大氣隔絕的裝置，在隔絕期間氣室內的CO<sub>2</sub>濃度變化可用來計算該表面的CO<sub>2</sub>通量。密閉氣室阻絕了量測表

面的正常大氣環境，因此操作時應盡量縮短時間，以免造成錯誤的量測結果/解讀。為了進行長期且多樣點的量測，人工操作勢必不可行，因此我們必須設計自動化多氣室的系統。自動化的氣室，能在指定的時間間隔自動關閉/開啟氣室，並在不同的氣室間依序切換量測。我們自製的枝條呼吸自動密閉系統，由8個氣室組成，CO<sub>2</sub>濃度以紅外線氣體分析儀分析(LI-820, LI-COR Biosciences, USA)，氣室的自動控制以及資料的收集則是以CR1000資料記錄器(Campbell, USA)進行。氣室本身是圓桶狀，以透明壓克力製作，一端有一個由氣壓桿推動的窗來開閉氣室。我們將氣室系統安裝於棲蘭山3號塔樹冠層平台上，8個氣室安裝於4個枝條，同一枝條上的兩個氣室則分別是距樹幹15及100 cm。我們設定的量測程序是每個氣室量測3分鐘，8個氣室依序量測後再循環，如此周而復始連續進行長期的量測。我們的初步量測結果顯示，位於冠層較高位置，以及位於枝條末端的呼吸通量較高，在推估林份枝條呼吸通量時，空間變異性是必須考慮的因素。



葉片自動密閉氣室(張世杰 攝)

除了枝條呼吸通量，我們也自製了類似的樹幹自動密閉氣室系統，初步量測結果也顯示了隨樹幹位置的提高而提高的呼吸量。至於葉片的自動密閉氣室系統，則已完成實驗室及校園內的測試，將在未來架設至棲蘭山樣區進行實際量測。

### 樹冠層結構對林地的影響

除了樹冠層本身的生態系功能，樹冠層結構也可能對其他生態系過程造成影響。經常被探討的例子是因為冠層結構水平方向的空間變異(尤其是未鬱閉的冠層)，造成穿落水的空間變異，進而造成土壤水份及養分動態的空間變異。半球面影像分析技術是以魚眼鏡頭從地面向上拍攝照片，再以影像分析軟體來計算冠層開闊度的冠層結構研究方法，常被用於樹冠層空間變異與季節動態的研究。我們在棲蘭山樣區不同年紀的林份，各以100 m長的穿越線，每隔1 m架設一個穿落水收集器，進行穿落水量與化學組成的空間變異分析。對比於每隔1 m所拍攝的半球面影像，我們可以很清楚地發現樹冠層結構與穿落水量的相關性。

### 結語

樹冠層不是一個靜止不動的地方。隨著森林年紀的增加，隨著季節的更替，樹冠層結構與特性一直在改變，而這樣的變化也影響了許多生態系的能量、水分、與養分動態。瞭解樹冠層結構與生態系功能之間的關係，不但是生態系生態學的基本工作，也是我們進一步探討諸如森林碳吸存與全球暖化關係的環境問題的基礎。我們期待有更多的生態學者走進森林，探索樹冠層的奧秘。🌳