

國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系

碩士論文

School of Forestry and Resource Conversation

College of Bio-Resources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

棲蘭山區亞熱帶雲霧林台灣扁柏冠層養分之動態

Canopy nutrient dynamics of *Chamaecyparis obtusa* var.

formosana in a subtropical montane cloud forest

in Chilanshan area, Taiwan

康家韶 Chia-Shao Kang

指導教授：關秉宗 博士

邱志郁 博士

Advisors: Dr. Biing T. Guan

Dr. Chih-Yu Chiu

中華民國 九十七 年 六 月

June, 2008

國立臺灣大學碩士學位論文
口試委員會審定書

棲蘭山區亞熱帶雲霧林台灣扁柏冠層養分之動態

Canopy nutrient dynamics of *Chamaecyparis obtusa*
var. *formosana* in a subtropical montane cloud forest
in Chilanshan area, Taiwan

本論文係康家韶君（學號 R94625010）在國立臺灣大學森林環境暨資源學系所完成之碩士學位論文，於民國九十七年六月十九日承下列考試委員審查通過及口試及格，特此證明

口試委員：

邱志郁

Chiu

邱志郁

Chiu

郭幸榮

（指導教授）

Sig-Rong Guo

林世杰

Shi-Jie Lin

沈金峰

Shen-Jin Feng



森林環境暨資源學系主任

羅漢強

誌 謝

本論文研究期間，承關秉宗老師及中央研究院生物多樣性中心邱志郁研究員，兩位指導老師在各方面的支持，包含學問上的啟發、寶貴經驗的分享、添購昂貴的攀樹器材及提供攀樹訓練機會等，讓我無論在野外工作、化學分析、以及資料後處理上都能取得充分的資源與幫助。論文初稿承蒙郭幸榮老師、鹿兒陽老師、宜蘭大學林世宗老師及兩位指導老師的細心審閱。尤其感謝小郭老師滿滿篇幅的建議與指引，鹿老師在口試前針對整個實驗過程進行討論，及邱老師在過程中不厭其煩地多次批閱與指導等，均讓我在論文結果論述方面更有信心。

在棲蘭進行野外採集的兩年期間，承退輔會森林保育處提供許多資源以及 100 線工作人員的高度配合，得以順利完成。感謝林進龍主任對出差大小事務的幫助，以及論文撰寫期間提供寶貴的相關資料，也謝謝 120 線工作站的阿姨曾幫忙照料美味的三餐。

採樣過程中，慶幸有許多朋友接力式的協助，才使樣本採集的工作得以完善。首先謝謝蘇俊郎先生為期半年的攀樹訓練，及鈺涵協助架設樣木引繩，使往後的工作順暢許多。採樣初期，特別感謝給予定心作用的介文、小蔡、透抽和謙佑學長，在我還沒建立起樹上獨立作業的自信甚至照顧到同行的夥伴前，只有你們願意不求工資而犧牲假日地陪同採集，且此期間給予很多技術上的指導，令我充實許多。謝謝研究室的所有夥伴：俊伯學長、菁羚、郁欣、盈秀、立松、俊毅、雅慧及永翔，跟你們一起工作有種患難精神，每個人都是一種個性，也讓每次出差的樂趣十分多樣。採樣的中後期也特別感謝雅嵐、惠合和小星星的積極配合，讓野外工作瞬間輕鬆許多，也因為有你們的分擔解憂，讓我能夠迅速成長，空閒之餘還能瞎搞些有趣的事。此外，陳峻先生、育霖、小欣、雅慈學姊、國銘學長、盈展、婉均、世鐸、育秀學姊、佳慧、皖文、賴佩、宜鈴學姐、葉子、鵝、老劉、

貴惠、福隆、KIRIN、韋漢、慧玲、建華、小黃學姐、惟仁、煥彰學長、欣怡、佳霖、欣宜、先禹及令名，你們都是最適時的好幫手。

中研院的分析工作對我而言是個大工程，剛進實驗室時對一切都極為生疏，有賴植微所 R410 的助理們的帶領與協助，以及在技術上的經驗分享，才能在時間內完成大量樣本的分析。特別感謝芸茜和惠合，除了實驗上的大力幫忙外，還時常請我享用養身滋補的美味料理；謝謝慧玲協助完成土樣的分析，那陣子的崩潰情緒因為有你才能穩定下來；謝謝佩儀幫忙處理 EA 各種鬼打牆似的失控現象；謝謝文文、郁欣、雅嵐、翁博士及張博士，願意接收我的許多問題；也謝謝最重要的月梅阿姨，你是全實驗室最辛苦的人，所以絕對別再主動問研究生假日要不要替他加班了。幸好有實驗室的大家，再怎麼苦惱困頓的過程都能得以紓解。此外，特別還要感謝劉欣宜同學負責粗磨那向山一樣高的巨大樣本量，請容我對你致上最深的敬意，每次想到你必須長時間在惡劣的環境中工作，還如此地高效率、高品質，讓我能夠無後顧之憂地衝進度，除了感謝之外是說不完的感動。

論文修改期間，還要感謝東華大學張世杰老師願意提供台灣扁柏養分通量的監測資料，幫助我釐清問題；也謝謝宜鈴學姐和惠合耐心地替我檢閱初稿；福隆犧牲午休與我進行討論並指引許多寫作論述的靈感；郁欣和 frog 學長給予英文摘要的建議；阿武學長時常幫忙解答我想半天找不到出路的問題；研究室最勤於下廚的柏因，對於那即時的美味讓研究室有家的溫暖；以及士弘在統計問題上總是耐心地替我解惑，也幫助我補足及修正許多論文的細節。

最後，感念康爸爸和康媽媽的包容，研究所三年下來只有零碎的時間可以陪伴你們，也謝謝康姐姐總是快速替我補足各種營養食品，得以維持撰寫論文期間的僅存精神，僅以此論文獻給最重要的你們，以及所有幫助過我的工作夥伴們和論文戰友 AgBr 與 Seattle，有你們真好。

摘要

植物葉部是森林養分主要的匯積處，藉由冠層葉部養分組成，有助於瞭解植物對養分的吸收利用，及反映生立木之營養狀況。為瞭解各養分於台灣扁柏 (*Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*) 林木冠層空間內的分配樣式與其影響因子，本試驗於台灣東北部之棲蘭山區選定三個林分進行研究，分別為未經干擾之老熟林、經林地枯倒木整理之老熟林及天然次生林，其中兩老熟林分別擁有 6 株樣木，而次生林則包含 12 株樣木。本研究將樣木冠層分為 6 個空間位置，自 2006 年 1 月至 2007 年 12 月逐月採取冠層各空間位置之葉部樣本，並取其奇數月分進行葉部全碳、全氮、鉀、鈣及鎂濃度之分析；另於 2007 年 11 月採集土壤樣本以進行土壤基本性質分析。結果顯示台灣扁柏冠層葉部養分受到季節、生育地土壤肥沃度以及不同的冠層空間等因子之影響，而具有不同的動態形式。整體而言，不同程度之林地擾動使土壤環境有異，進而影響冠層氮、鈣及鎂於林分間之差異。季節動態方面：碳、氮素隨生長季開始增加，且兩者於生長季後期均有再移轉之現象(轉移對象可能是繁殖體，如雌毬果)；休眠時期唯碳素持續累積而氮素則伴隨枯老葉凋零進行養分再移轉至新鮮葉片中。鉀於生長季時隨大量新鮮組織建構而受稀釋，且於颱風季節具有明顯的淋洗效應。相對來說，鎂及鈣之季節效應較為微弱。空間分布方面顯見老熟林及次生林分之冠層已達最佳碳分配。各養分方面：老熟林受光適應及冠層結構較稀疏之影響，隨冠層垂直高度位置越高而氮濃度降低；反之，次生林因林分密度高的影響，顯見頂層-外幅達氮濃度最高的表現。由於鉀與氮均是參與光合作用過程的重要養分元素，故於林分間的分配樣式近乎一致。三個林分之鈣與鎂濃度均以樹冠內側高於外幅，且因冠層位置高度越高具有較大量的新鮮葉片之影響，鎂濃度因此隨冠層位置越高而遞減。

關鍵字：棲蘭山、冠層養分分布樣式、養分季節趨勢、台灣扁柏

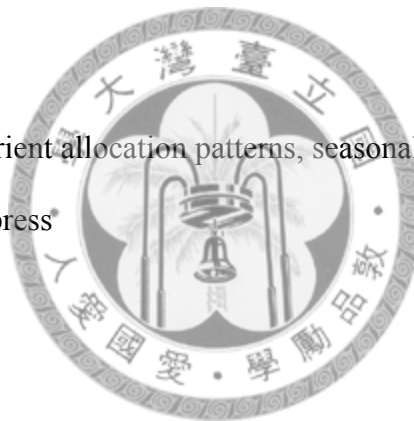
Abstract

As a major nutrient sink in a forest, knowing the canopy foliar nutrient components will enhance our understandings to the nutrient uptakes and utilizations of trees. To understand the within canopy nutrient allocation patterns and the factors influencing the patterns of Taiwan yellow false cypress (*Chamaecyparis obtusa* var. *formosana*), we selected three Taiwan yellow false cypress stands in the Chilanshan area, northeastern Taiwan. The three stands represented an undisturbed old-growth stand, an old-growth stand subjected to salvaging operations, and a naturally regenerated second-growth stand. Six trees were selected in each of the two old-growth stands, whereas 12 trees were selected in the second-growth for analysis. Six foliar samples were collected per tree from six positions of a canopy every month since January, 2006 to December, 2007. The odd month samples were then analyzed for concentrations of total carbon (TC), total nitrogen (TN), potassium (K), calcium (Ca), and magnesium (Mg). Soil properties were analyzed from soil samples collected in November, 2007.

The study showed that the canopy nutrient dynamics of Taiwan yellow false cypress were influenced by seasons, site fertility, and canopy positions. As a whole, there were significant differences of foliar N, Ca and Mg concentrations among the three stands, which were affected by site nutrition conditions. With respect to the seasonal dynamics, foliar C and N increased with the onset of the growing season, and were translocated (likely to the reproductive organs) in the late growing season. In late fall, foliar N was retranslocated from the senescent leaves to the younger ones. There was a strong dilution effect of foliar K in the growing season and a leaching effect in the typhoon season. In contrast, no strong seasonal trend was detected for the foliar Mg and Ca concentrations. In all three stands, optimizing carbon production could be used to

explain the within canopy nutrient allocation patterns. In general, the foliar N concentration decreased with increasing vertical canopy position in the old-growth stands, which were relatively sparse. In contrast, due to a high stand density of the second-growth stand, foliar in the outer-top canopy position had the highest N concentration. Because K and N were both major nutrients related to photosynthetic process, their within canopy spatial patterns were almost identical in all three stands. The foliar Ca and Mg concentrations were higher at the inner than at the outer canopy positions in all three stands. The foliar Mg concentration decreased with increasing vertical position, as the top canopy position usually has a large amount of younger foliage.

Keyword: Chilanshan, nutrient allocation patterns, seasonal nutrient trends, Taiwan
yellow false cypress



目 錄

口試委員會審定書.....	i
誌謝.....	ii
中文摘要.....	iv
英文摘要.....	v
目錄.....	vii
表目錄.....	xi
圖目錄.....	xii
附表目錄.....	xiii
附圖目錄.....	xiv
1. 前言 Introduction.....	1
1.1 森林養分循環概述.....	1
1.2 冠層葉片養分於生態上代表之意義.....	2
1.2.1 枯枝落葉.....	2
1.2.2 新鮮葉片.....	2
1.3 植物葉片中各營養元素之特性.....	3
1.3.1 碳.....	3
1.3.2 氮.....	4
1.3.3 鉀、鈣及鎂.....	4
1.4 葉部養分的季節性變動.....	5
1.5 冠層葉部各組成分分布與動態.....	5
1.5.1 冠層碳分布之相關研究.....	6
1.5.2 冠層氮分布之相關理論及假說.....	7

1.5.3 冠層鉀、鈣及鎂元素分布之樣式.....	9
1.6 大尺度林分下之冠層養分動態.....	9
1.7 檜木之分布及其重要性.....	10
1.8 檜木冠層養分之相關研究.....	11
1.9 研究目的.....	12
2. 研究區域概述 Site Description.....	15
2.1 地理位置.....	15
2.2 氣候概況.....	15
2.3 試驗地點與植物組成概況.....	16
2.4 各試驗地之土壤概況.....	17
3. 材料與方法 Materials and Methods.....	19
3.1 取樣方法.....	19
3.1.1 樣木及葉部樣本.....	19
3.1.2 土壤樣本.....	20
3.1.3 採樣時序.....	21
3.2 樣本處理及化學分析.....	21
3.2.1 葉部樣本.....	21
3.2.2 土壤樣本.....	23
3.3 資料處理及統計方法.....	24
3.3.1 氣溫資料.....	24
3.3.2 季節的判定.....	25
3.3.3 土壤資料之分析.....	25
3.3.4 葉部各組成分資料之分析.....	26
4. 結果 Results.....	30
4.1 時間性的動態.....	30

4.1.1 氣候整體趨勢及颱風擾動時序.....	30
4.1.2 生長季節之門檻溫度與生長季之界定.....	31
4.2 不同試驗地間土壤基質之差異.....	33
4.2.1 土壤 pH 值.....	33
4.2.2 土壤全碳及全氮量.....	33
4.2.3 土壤可交換性鈉、鉀、鈣及鎂.....	33
4.2.4 土壤可交換性陽離子容量及土壤鹽基飽和度.....	34
4.3 葉部碳及各養分濃度之動態.....	34
4.3.1 年間之差異.....	34
4.3.2 各月分之變化趨勢.....	40
4.3.3 不同試驗地間冠層各組成分濃度之比較.....	46
4.3.4 各組成分濃度於冠層空間位置之差異-分區結果.....	46
5. 討論 Discussion.....	49
5.1 林分間養分狀態之差異及其原因.....	49
5.1.1 土壤基質部分.....	49
5.1.2 冠層部分.....	52
5.1.3 小結.....	53
5.2 季節變化對葉部各組成分的影響.....	54
5.2.1 以氣溫判定之季節時序.....	54
5.2.2 葉部碳濃度與季節的關係.....	54
5.2.3 葉部養分濃度與季節的關係.....	56
5.3 冠層葉部的資源分配.....	60
5.3.1 碳的空間分布.....	60
5.3.2 葉部各養分之空間分布.....	61
5.3.3 冠層養分分配之相關研究與比較.....	67

6. 結論 Conclusions.....	69
7. 引用文獻 Literatures Cited.....	71
8. 附錄 Appendix.....	83



表 目 錄

表 1. 與冠層空間養分分布相關之研究及其結果概要.....	13
表 2. 各試驗地樣木之基本資料.....	20
表 3. 試驗期間(2006-2007 年)局部氣象資料參考值.....	30
表 4. 試驗期間(2006-2007 年)影響本研究試驗地之颱風資料列表.....	30
表 5. 本研究中三個試驗地之土壤基本性質.....	33
表 6. 老熟林中各因子對葉部碳濃度之 GAMs 配適結果.....	35
表 7. 次生林中各因子對葉部碳濃度之 GAMs 配適結果.....	35
表 8. 老熟林中各因子對葉部氮濃度之 GAMs 配適結果.....	36
表 9. 次生林中各因子對葉部氮濃度之 GAMs 配適結果.....	36
表 10. 老熟林中各因子對葉部鉀濃度之 GAMs 配適結果.....	37
表 11. 次生林中各因子對葉部鉀濃度之 GAMs 配適結果.....	37
表 12. 老熟林中各因子對葉部鈣濃度之 GAMs 配適結果.....	38
表 13. 次生林中各因子對葉部鈣濃度之 GAMs 配適結果.....	38
表 14. 老熟林中各因子對葉部鎂濃度之 GAMs 配適結果.....	39
表 15. 次生林中各因子對葉部鎂濃度之 GAMs 配適結果.....	39
表 16. 綜合三試驗地中各月分間各組成元素之變異數分析.....	40
表 17. 兩老熟林中各月分間各組成元素之變異數分析.....	42
表 18. 次生林中各月分間各組成元素之變異數分析.....	44
表 19. 冠層葉部各組成分於三試驗地間之濃度差異.....	46
表 20. 比較本研究與前人研究中冠層養分分布之結果.....	68

圖目錄

圖 1. 研究樣區圖.....	15
圖 2. 冠層採樣空間分配圖.....	19
圖 3. 本研究中台灣扁柏之冠層樣本枝葉分離示意圖.....	22
圖 4. GAMs 圖例-以各月分為解釋變數之部分反應曲線圖.....	28
圖 5. GAMs 圖例-模式檢驗結果.....	29
圖 6. 試驗期間(2006-2007 年)月均溫及每月累積雨量圖.....	31
圖 7. 以 2006 年(a.)與 2007 年(b.)全年日數對應每日均溫之變化.....	32
圖 8. 以 GAMs 配適之葉部碳(a.)、氮(b.)、鉀(c.)、鎂(d.)及鈣(e.)濃度的部分反應平滑曲線.....	41
圖 9. 以 GAMs 配適之老熟林葉部碳(a.)、氮(b.)、鉀(c.)、鎂(d.)及鈣(e.)濃度的部分反應平滑曲線.....	43
圖 10. 以 GAMs 配適之次生林葉部碳(a.)、氮(b.)、鉀(c.)、鎂(d.)及鈣(e.)濃度的部分反應平滑曲線.....	45

附表目錄

附表 1. 各因子對葉部碳濃度之 GAMs 配適結果.....	83
附表 2. 各因子對葉部氮濃度之 GAMs 配適結果.....	84
附表 3. 各因子對葉部鉀濃度之 GAMs 配適結果.....	85
附表 4. 各因子對葉部鈣濃度之 GAMs 配適結果.....	86
附表 5. 各因子對葉部鎂濃度之 GAMs 配適結果.....	87



附圖目錄

附圖 1. 2006 年與 2007 年於不同冠層位置下葉部碳濃度之季節變化.....	88
附圖 2. 2006 年與 2007 年於不同冠層位置下葉部氮濃度之季節變化.....	89
附圖 3. 2006 年與 2007 年於不同冠層位置下葉部鉀濃度之季節變化.....	90
附圖 4. 2006 年與 2007 年於不同冠層位置下葉部鈣濃度之季節變化.....	91
附圖 5. 2006 年與 2007 年於不同冠層位置下葉部鎂濃度之季節變化.....	92
附圖 6. 葉部碳濃度經全區(合併三試驗地)配適的模式檢驗圖.....	93
附圖 7. 葉部氮濃度經全區(合併三試驗地)配適的模式檢驗圖.....	93
附圖 8. 葉部鉀濃度經全區(合併三試驗地)配適的模式檢驗圖.....	94
附圖 9. 葉部鈣濃度經全區(合併三試驗地)配適的模式檢驗圖.....	94
附圖 10. 葉部鎂濃度經全區(合併三試驗地)配適的模式檢驗圖.....	95
附圖 11. 葉部碳濃度經分區(老熟林)配適的模式檢驗圖.....	95
附圖 12. 葉部氮濃度經分區(老熟林)配適的模式檢驗圖.....	96
附圖 13. 葉部鉀濃度經分區(老熟林)配適的模式檢驗圖.....	96
附圖 14. 葉部鈣濃度經分區(老熟林)配適的模式檢驗圖.....	97
附圖 15. 葉部鎂濃度經分區(老熟林)配適的模式檢驗圖.....	97
附圖 16. 葉部碳濃度經分區(次生林)配適的模式檢驗圖.....	98
附圖 17. 葉部氮濃度經分區(次生林)配適的模式檢驗圖.....	98
附圖 18. 葉部鉀濃度經分區(次生林)配適的模式檢驗圖.....	99
附圖 19. 葉部鈣濃度經分區(次生林)配適的模式檢驗圖.....	99
附圖 20. 葉部鎂濃度經分區(次生林)配適的模式檢驗圖.....	100
附圖 21. 以 GAMs 分別配適兩老熟林 MY (a.)及 M130(b.)之葉部鎂濃度的部份反應 平滑曲線.....	100

1. 前言 Introduction

養分動態(nutrient dynamics)是目前眾所關切的森林生態系議題。舉凡生態系中的物質循環皆與養分收支及能量傳遞有關。藉由森林養分動態的瞭解，近可細說構成森林的基本條件(Chapin, 1980)，遠可論及森林演替(succession)各階段物質與能量的調控狀態。期望可藉由森林之養分動態之瞭解，依照不同樹種其相異的養分生理調節，及不同林分之相異的養分循環機制，作為森林生產量的推估，以及輪伐或復育等作業的評估，使森林經營實務更加完善(Turner and Singer, 1976; Wang and Klinka, 1997; Ma *et al.*, 2007)。

1.1 森林養分循環概述

生態系的養分動態泛指物質的輸入(input)、輸出(output)與轉換(transformation)的過程(Perry, 1994; Waring and Running, 2007)。森林生態系中，經由大氣沉降(atmospheric deposition)、土壤母岩風化作用(weathering)、生物性固氮作用(biological nitrogen fixation)等機制以獲得養分的輸入；養分輸出或釋放的途徑則包含土壤沖蝕(soil erosion)及淋洗作用(leaching)，當林火發生或林地遭受人為砍伐、修枝等干擾時，將會直接或間接地加速影響上述養分釋放的速度(Perry, 1994)。

系統內養分循環(intrasystem nutrient cycle)是養分由土壤至森林冠層復回到土壤的過程(Eaton *et al.*, 1973)。森林地上部植物吸取土壤養分，以獲取維持生命及組織建構的元素需求；配合當地的環境條件，植物體藉由內部再循環(internal recycling)將養分作有效及適當的分配與利用。隨著季節變換，大量的地上部組織以枯落物(litterfall)的形式凋落於林地，而地下根部的死亡碎屑(detritus)和崩解(break down)所代謝之有機分泌物(exudates)最終經分解作用而迴歸土壤。此外，在雨量豐沛之森林生態系中，透過樹冠的淋洗作用及樹幹流(stemflow)等途徑，不需經由植物組織的分解，亦可直接將養分回饋至土壤(Perry, 1994; Waring and Running, 2007)。

1.2 冠層葉片養分於生態上代表之意義

冠層枝葉是森林養分主要的匯積處(sink)。在樹木整體生物量中枝葉所佔的比例雖小，卻富含一半以上生長所需的主要養分元素(Turner and Singer, 1976; Prescott, 2002)。粗放地估計林木各新鮮組織所含的養分元素濃度(單位重量之養分含量)，細小的枝條及根部約為葉片的 50-70%；粗大的枝條及根部則約為葉片的 20-30%；主幹僅佔葉片的 10-20% (Perry, 1994)。林木冠層葉片依據生長發育的季節週期，可區分為枯枝落葉(leaf litter)及新鮮葉片(fresh leaf)兩種形式。

1.2.1 枯枝落葉

由植物釋放於土壤的養分物質主要來自於枯落物的分解。Prescott (2002)在洛磯山脈之三種林分之研究中，曾指出冠層枯落物於林地上經分解所釋放的氮量，經 40 年模擬計算後，其貢獻遠高於地面植被及大、小型木質殘材(woody debris)。由於冠層決定了大部分的枯枝落葉量，此類枯落物經腐敗分解而進入土壤層之養分是植物體內營養元素的主要來源(source)。此外，枯落物所含的木質素對氮濃度之比值，對於分解作用、土壤內氮礦質化速率及土壤層有機質的累積影響極為顯著(Prescott, 2002; Inagaki *et al.*, 2007)，研究也顯示枯落物含氮量與土壤氮肥力(fertility)間有良好的正相關(Prescott *et al.*, 2000)。而對於多年生植物來說，其葉部枯落物之氮濃度的倒數(相當於單位氮含量可生產之葉部乾重)亦為地上部氮利用效率(nitrogen-use efficiency)極佳的判定指標(Inagaki *et al.*, 2007)。因此，葉部枯落物養分於森林生態方面極具重要性。

1.2.2 新鮮葉片

新鮮的葉部養分(foliar nutrients)組成反映植物對養分的吸收利用，故可用來評估生立木的營養狀況(Zhang and Allen, 1996)。林木生長與土壤肥力息息相關，在養分缺乏的土壤環境中可能降低林木之養分有效性，進而限制其生產量之多寡(Wang and Klinka, 1997)。葉部養分對生育地品質之反應除了應用在森林經營外，許多農

藝學家早已利用葉部養分濃度之比值作為農作物的綜合性營養診斷(Diagnosis and Recommendation Integrated System, DRIS) (Perry, 1994)，由此可知葉部養分分析技術在應用科學上的重要性不容忽視。

1.3 植物葉片中各營養元素之特性

與植物生長相關的養分按其需求多寡可分為巨量元素(macroelement)與微量元素(microelement)。巨量元素包含碳、氫、氧、氮、磷、硫、鉀、鈣及鎂等；微量元素則如硼、氯、錳、鐵、銅、鋅、鉬及鎳等(Perry, 1994)，本研究著重於巨量元素中的碳、氮、鉀、鈣及鎂。在植物體中，碳元素源自大氣中的二氧化碳(CO₂)，經由暗反應促使 CO₂ 還原成糖，而後四者則是植物從土壤層主動吸收的營養元素。以下分別概述各項元素在葉片中的功能性及重要性：

1.3.1 碳 (Carbon, C)

有機質主要由碳、氫及氧所組成，尤其以碳在活組織內含量最高(可達 40-60% 之乾物重量)。常見的碳化合物分子型態有碳水化合物、脂肪酸、烯類及酚類化合物等。大部分的碳化合物是植物組織的骨架(如纖維素及木質素)，具有支持的功能；其次則是負責能量之儲存(如醣類及澱粉)；少部分烯類及環狀化合物則可用以抵抗食草動物、病原體或紫外線的侵略與傷害(Perry, 1994)。

冠層葉片仰賴光合作用進行而獲得碳元素，按照不同功能性可以分為結構性碳(structural carbon)及非結構性碳(non-structural carbon) (Niinemets, 1997)。結構性碳是構成細胞壁的成分，以高分子多醣體形式的纖維素、半纖維素及木質素(lignin)等為主；非結構性碳則包含各種小分子醣類如葡萄糖、蔗糖及澱粉(Hoch *et al.*, 2003)，其餘則是碳含量較少的植物二次代謝物如單寧(tannins)、樹脂、樹膠、萜類(terpenes)、色素、脂肪、生物鹼(alkaloid)及蠟(wax)等(Horner *et al.*, 1988)。

1.3.2 氮 (Nitrogen, N)

氮是高等植物維持生長最重要的元素，與光合作用及呼吸作用密切相關，因而影響林木之生產量(production)。葉片組織中，氮化合物之分布包括葉綠素(約含6%的氮)、葉綠素蛋白、電子傳遞鏈蛋白及三磷酸腺苷(adenosine triphosphate, ATP)等合成酵素中(Field and Mooney, 1986)。與光合作用相關的蛋白質中約含有 16%的氮，是決定二磷酸核酮糖(ribulosebiphosphate, RUBP)之再生能力與羧化反應(carboxylation)進行的主要物質(Kull and Niinemets, 1998)。

1.3.3 鉀 (Potassium, K)、鈣 (Calcium, Ca)及鎂 (Magnesium, Mg)

植物體內也富含一部分來自土壤母岩風化而成的金屬元素，由於多為一價或二價，且具游離性之元素，此類土壤養分的有效性與植物所能吸收的量密切相關，對於組織的建構或植物生理反應亦有其重要性。

鉀影響植物組織內許多生理過程，包含滲透調節、氣孔開闔、光合作用電子傳遞及調控細胞內多種酵素系統的活性。鈣可以維持細胞膜的完整性，是中膠層(middle lamella)的成分之一，在細胞分裂與延長扮演重要角色。

高等植物葉片的葉肉細胞是最活耀的光合作用組織，葉肉細胞具有許多葉綠體(chloroplast)，內含能吸收光能之葉綠素(chlorophylls)，且葉肉細胞內 15-20% 的鎂便存在葉綠素分子之中。葉綠素分子是由紫質(porphyrin)骨架帶著一個羧基的側鏈與葉綠醇(phytol)組成，而紫質便是由鎂原子為中心之紫質環(porphyrin ring)為主體，故鎂為重要的葉片結構物。此外鎂也是光合作用能量傳遞的橋樑，居於光合酵素與 ATP 或二磷酸腺苷(adenosine diphosphate, ADP)分子之間調控反應的進行(Perry, 1994; 柯勇, 2002)。植物葉片組織中巨量營養元素的可移動能力(transportability)以鉀最佳；一般而言鈣與鎂屬於植物體中難移動之養分元素，其中鎂之移動能力稍高於鈣 (Larcher, 1995)。

1.4 葉部養分的季節性變動

植物的生長受到生育地的影響極大，包含了雨量、氣溫、土壤性質及地形等環境因子，往往這些生育地因子的變化與植物物候的變動並非一致。植物組織內的養分濃度隨著季節而改變(van den Driessche, 1974)，尤其生長季與休眠期之葉部養分濃度有明顯的區別，一般而言各種養分於休眠期時的狀態較為穩定(Zhang and Allen, 1996; Winborne, 2001)。運用長時間對養分的監測而得到的養分波動的連續趨勢，將更有利於釐清影響冠層動態之環境效應、個體生理機制影響及季節時序之效應。故季節性或連續性的調查於冠層養分動態之研究是必要的。

1.5 冠層葉部各組成成分分布與動態

冠層葉部營養狀態可以反應生育地的肥沃度，而冠層內部差異反應資源分配，並受其生長策略、所在的氣候環境、生態系擾動及演替等多變因交互作用的影響，於生態上牽涉的層面廣泛且複雜(van den Driessche, 1974; Turner *et al.*, 1977)。冠層具有三維立體的結構特徵，為了探究冠層養分的分布情形，分割冠層空間便是最佳的表現方式，期望以相對的冠層位置空間，針對各種氣候微環境(climate microenvironment)與空間梯度的關聯性給予適當的詮釋。

眾多因子均會促成冠層內微環境產生差異，其中以光照的影響最為直接且關鍵。光照是影響冠層內能量差異的來源，林木為了維持生長，必須仰賴太陽輻射供給能量以激發光合作用的進行，因此過去許多研究證實，光子通量密度(photosynthetic photon flux density, PPFD)在冠層頂端為最高，隨著冠層內垂直高度越低而遞減(Hirose and Werger, 1987; Hikosaka *et al.*, 1994; Kull and Kruijt, 1999; Han *et al.*, 2003)，此種垂直方向的梯度差異(gradient variance)是否影響植物體內養分的利用與分配？分配的機制又是如何？以上都是目前冠層養分研究最關切的重點。

養分於冠層的分布亦受冠層鬱閉程度影響。鬱閉的(closed)冠層足以使樹冠內之光有效梯度落差高達 50 倍左右(Niinemets, 2007)。從已鬱閉之美國赤松(*Pinus resinosa*)的冠層養分之研究發現，由於底層葉部受到強烈的遮蔽效應，可接收之光量因此顯著低於頂層，進而造成底層之光合速率低落，使底層葉片於新葉生長時，由於碳水化合物增加所產生的養分稀釋效應(dilution)較頂層弱，故反映出底層葉部養分濃度顯著高於頂層之趨勢。反之，較開闊(open)之黑雲杉(*Picea mariana*)冠層中，底層枝條間受遮蔽之程度較低，因此以受光度高之頂層葉部養分濃度較高(van den Driessche, 1974)。

冠層養分的分布與植物生理活動及物候調節有關。一般而言，多年生之針葉樹在一年內的發展可分為三個主要的生長階段：首先為冠層生長階段(crown growth phase)，此階段包含了小枝與葉片的生長；接著為幹生長階段(stem growth phase)，是主要的木質枝幹生產的時期；最終為再補給階段(recharge phase)，相當於休眠季節，是植物組織停止生長、活力最低的時期(Hatcher, 1990)。此外，依照各種養分元素在植物體中的功能性，分布形式也有差異(van den Driessche, 1974)。

1.5.1 冠層碳分布之相關研究

葉部碳濃度受光適應機制(light-acclimation mechanism)所影響而具空間梯度之差異(Leal and Thomas, 2003)。就結構性碳含量與樹高之關係而言，Vance and Zaerr (1991)的研究發現，落磯山黃松(*Pinus ponderosa* var. *scopulorum*.)及美國黃松之苗木藉由遮蔭處理促使可獲取之光量降低後，葉片中纖維素的含量顯著低於未遮蔭處理之苗木；一種名為 *Salix aquatica* 的柳屬植物與歐洲山毛櫸(*Fagus sylvatica*)之葉片隨著光的有效性增加其所含之木質素亦增，且木質素較其餘碳水化合物含有更大量的碳素及能量(Waring *et al.*, 1985; Niinemets, 1997)。此外，亦有研究指出隨冠層垂直位置的高度越高而相對光度越高，非結構性碳之含量亦有遞增之趨勢(Fjeld, 1992; Wullschleger *et al.*, 1992; Niinemets, 1997)。

1.5.2 冠層氮分布之相關理論及假說

林木行光合作用倚賴冠層葉片及光照，組織內養分提供葉片的建構及活力之維持，尤以光合蛋白質(photosynthetic protein)成分中的氮為首要(Franklin and Ågren, 2002)。因此許多研究著重於氮元素之冠層養分分配之假說或理論，期望藉此更加瞭解植物體對養分的吸收與利用機制。

(1) 葉片轉移模式 (leaf turnover model)

Hikosaka (2005)整合近幾年來的各項冠層葉氮含量之研究，以植物生理生態反應與植物生存策略兩個角度切入冠層的動態機制，並建立葉片氮含量轉移模式。假設一個穩定且成熟的冠層，經由土壤吸收之氮含量與葉片凋落後所釋放回環境中之氮含量相等，且冠層內不因外力流失之氮元素可藉由葉片的生理過程，達到最有效的傳遞及最佳的分配，則冠層結構將依照植物體的生長時序，藉由養分的動態流通，以達到冠層隨生長而向上發展之目的。

具體言之，冠層的光合作用速率決定了葉片的生產量，藉由葉片之生產得以促使冠層發展。土壤的氮經由植物體的吸收運送至冠層葉片組織，使得葉片組織中的氮濃度以及葉面積均提升。當葉片量逐漸累積，部分因受遮蔭而無法有效貢獻光合作用能力之老葉及陰葉(shade foliage)因此凋落。然而植物所尋求的生存策略，大多以達到最佳成長為目標，因此當受遮蔭之老葉即將凋落前，植物體會將部分氮再移轉(retranslocate)至冠層內仍存留的葉片中並繼續被利用，以利增進光合作用效率，使冠層氮含量達到最理想化。而進行養分調控，

(2) 氮分配理論 (nitrogen allocation theory)

木本植物中，因葉片伸展而造成冠層立體空間內具有層次交疊的現象，某些葉片組織受限於較少且較難獲取光量的冠層位置，因而驅動了植物體對氮資源分配的妥協(trade-off)調控(Mooney and Gulmon, 1982; Hollinger, 1996)。一般認為，空

間冠層之氮元素是依據每日光子通量密度(daily photosynthetic photon flux density, daily PPFD)而進行分配，且兩者間具有一定的相關性(Lavender and Carmichael, 1966; Morrison, 1972; Comerford, 1981; Schoettle and Smith, 1998; Winborne, 2001; Han *et al.*, 2003; Nippert and Marshall, 2003; Finzi *et al.*, 2004; Will *et al.*, 2004)。例如 Schoettle and Smith (1998)便指出，美國柱松(*Pinus contorta* ssp. *latifolia*) 之 daily PPFD 隨冠層垂直位置的高度越高而遞增，且冠層氮分布與 daily PPFD 成正相關。

Field (1983)更進一步提出最適葉部氮分配。由於冠層內每單位氮之光合作用臨界收穫(marginal photosynthetic gain)恆定，為使冠層光合作用達最高效率，將依照冠層中可接受之光合活性輻射(photosynthetically active radiation, PAR)量之高低，直接進行分配，故頂層之氮濃度多半較底層高(Richardson, 2004)。

(3) 光適應下之葉片塑性 (foliar plasticity)

然而實際狀況下，氮的冠層分布仍涉及許多植物體自身生理因子或是外在環境因子。從葉片生理表現方面著眼，陽葉(sun foliage)與陰葉是反映最適光合作用效率的馴化結果(van den Driessche, 1974; Brooks *et al.*, 1994; Brooks *et al.*, 1996)。簡而言之，陽葉是高光下適應的結果，陰葉則是低光下的產物，且兩者與冠層位置有高度相關性：陽葉多分布在樹冠頂層及外幅，而陰葉多位於樹冠底層及內側。在生理、解剖學及型態上，陽葉之寬度(needle width)、厚度(needle thickness)、橫切面積(cross-sectional area)、質量(needle mass)、氣孔密度(stomatal density)及維管素橫切面積(vascular bundle cross-sectional area)等各項葉部塑性均高於陰葉(Richardson *et al.*, 2001)，且由 Richardson (2004)研究中亦顯示包括氮、磷、鉀、鈣及銅等養分濃度均以陰葉顯著高於陽葉。對葉部氮濃度而言，光適應下之冠層氮分布樣式與最適氮分配之樣式完全相反。

1.5.3 冠層鉀、鈣及鎂元素分布之樣式

鑒於各養分之功能性，可發現過去許多研究特別對氮之冠層分布極為重視，因此延伸出上述各段之假說及分配理論。冠層鉀、鈣及鎂分布機制常受生育地土壤環境之影響，故少有歸納性的分配理論或模式。綜合表 1 之各項研究，相較於氮之冠層分配樣式較為複雜，許多特別之分配樣式僅能就該生育地條件而給予闡釋，這也是本研究之所以加入此三種養分元素之討論的目的。整體而言，冠層葉部鉀分布的相關研究中(表 1)，隨冠層垂直位置的高度越高而養分濃度遞增或遞減之趨勢各有說法且各佔半數；葉部鈣濃度隨冠層垂直位置的高度越高而遞減的研究佔多數；冠層的鎂元素則較趨向在冠頂具有較高濃度之表現。

1.6 大尺度林分下之冠層養分動態

若將尺度推及整個林分的冠層養分之分布，於生態上更具意義，也更能增加森林經營決策上的依據。森林生產量是經營管理上的要點，如同藉由立木蓄積量可反映該森林之碳吸存量，林分之冠層養分情況則是評估森林生產力及生育地品質的指標(Wang and Klinka, 1997)。

林分空間尺度方面，生育地土壤養分有效性亦影響林木冠層養分之分布。德達松(*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*)與輻射松(*Pinus radiata*)在缺乏鉀的生育地，冠層鉀分布隨冠層垂直位置的高度越高而遞增；位在鉀有效性較高的生育地中，冠層鉀分布則隨冠層垂直位置的高度越高而遞減(van den Driessche, 1974)。

時間尺度分面，許多生物的(biotic)與物理的(physical)因子隨著時間尺度而多變，並對該時期的植物社會有劇烈的影響。生物的因子包括個體之間的資源競爭行為，物理因子則包括自然或人為的擾動(disturbance)；成熟至演替後期的森林受生物因子影響甚鉅，相較之下，演替早期的森林便對物理因子的反應較激烈(Parrish and Bazzaz, 1982)。要同時比較不同演替時期之林分對冠層養分動態的影響，礙於材料的取得不易，因此相關的研究較少，也是本研究所希望能探討的方向之一。

1.7 檜木之分布及其重要性

檜木泛指柏科(Cupressaceae)、扁柏屬(*Chamaecyparis*)植物(Huang, 1994)。全世界的檜木共有六種，包含一變種(李素華，1995)。檜木的生長史悠久，可推及兩億年前之古大陸時期，受板塊移動的影響使其分布間斷。經過地質劇烈變動後，今日沿著北美洲東部沿岸至太平洋海域一帶之溫帶雲霧帶霧林區均能發現檜木的蹤跡(Zobel, 1998)。台灣本島擁有台灣扁柏(*C. obtusa* var. *formosana*)及紅檜(*C. formosensis*)兩種檜木植物，兩者具有相似之生態振幅，唯對於濕氣之反應不同。紅檜較台灣扁柏耐濕及耐貧瘠性環境，因此紅檜常分布於潮濕狹谷之山腹，而扁柏則常出現在急峻的山腹或山脊。於台灣本島之天然分布上，紅檜南起自北緯 22° 35' 南大武山一帶、北迄 24° 49' 北插天山一帶；台灣扁柏則南起自北緯 23° 28' 新高山一帶、北迄 24° 46' 烏嘴山一帶。受到濕度與雨量的影響，阿里山以南之山脈即不見有台灣扁柏之分布(郭寶章，1995)。由於檜木材具有極佳的材質、高強度、耐腐朽及抗蟲等特色，林業生產上有極高的經濟價值；再者，台灣扁柏與紅檜皆屬台灣特有種裸子植物，於森林保育方面之重要性不容忽視(王震哲，2000；洪富文等，2000)。

本研究以台灣扁柏為試驗樹種。其分布於中北部中海拔 1300-2800 m 之山區，可成純林，或與紅檜混生組成針闊葉混淆林之優勢樹種(柳楷，1975；李素華，1995；王震哲，2000)。台灣扁柏之樹高可高達 40 m，胸徑可寬達 3 m，樹幹通直，樹皮外觀具有深刻裂紋。其葉呈鱗狀葉，並互相重疊成瓦狀，葉之前端為鈍型。成熟毬果為球狀，直徑約 10-11 mm，具 8-10 片鈍狀果鱗。種子具薄翅，直徑約 4 mm (Huang, 1994)。台灣扁柏之生長可長達 1500 年，高齡及聳立的外觀使其有神木與巨木之別稱。位於本島北部的棲蘭山區是臺灣扁柏族群最豐富的地區之一，此山區擁有多個以台灣扁柏為優勢樹種之相異林相，包括 40-50 年生的天然更新次生林、成熟林以及約 500 年生之老熟林等(程膺，1999)，由於此區提供多樣化之台灣扁柏林分，更可增加本研究目的之廣度。

1.8 檜木冠層養分之相關研究

過去有許多關於針葉樹種冠層養分的相關文獻與成果(表 1)，但針對檜木之研究卻佔少數，由於檜木在林業經濟與生態保育上有其重要性，且身為溫帶雲霧森林中極具特色的物種，因此，對其冠層養分資源的分布狀況有深入探討之必要。

Zobel and Liu (1979)曾研究台灣兩種約 17 個月大之檜木小苗，發現其新鮮葉部養分的季節效應明顯；受土壤基質的養分含量差異之影響，野外個體和栽培個體的葉部營養狀況差異極大。

Hatcher (1990)也針對 22-31 年生的羅森檜(*C. lawsoniana*)進行不同葉齡、季節性的養分監測。其發現一年生的葉部氮濃度較當年生葉(未成熟葉)高，且較老的葉片其氮濃度於春季時有短暫遞減的趨勢。

Kao *et al.* (2000)於鴛鴦湖自然保留區台灣扁柏林分內，探討大氣中 CO₂ 與穩定性碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)在冠層梯度上的垂直變化，以及維管束植物和附生植物間的 $\delta^{13}\text{C}$ 比值($\delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}}$)。其結果顯示樹冠底層具有較高的 CO₂ 濃度及較低的 $\delta^{13}\text{C}$ ；台灣扁柏葉片及其附生植物樣本中的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{leaf}}$ 也隨樹冠高度增加而遞增。

Kao *et al.* (2004)同樣於鴛鴦湖自然保留區內，對台灣扁柏成熟葉及黃化老葉進行不同季節的養分元素分析。老葉中的氮、磷和鉀含量均顯著低於成熟葉，顯示葉片凋落前其營養元素有流失或被移轉之現象，其中以鉀之遞減量最多。

統整過去關於檜木冠層養分的研究中，未曾探討過營養元素在其冠層空間位置的分布情形，是本研究期望進一步深入之價值。

1.9 研究目的

將本研究之目的總結如下：

- (1) 以各月份之分析，試解釋台灣扁柏冠層葉部養分之季節性動態。
- (2) 藉由冠層空間位置的劃分，建立台灣扁柏葉部碳、氮、鉀、鈣及鎂濃度與冠層空間位置間的關係。
- (3) 比較棲蘭山區內不同的台灣扁柏林分特徵，探討可能影響冠層葉部組成分布之各項因子。

整體而言，本研究克服過去受限於樹高而無法到達林冠的困難，即使以樹塔作業可到達林冠採集，卻僅能侷限在小樣本數的分析。本研究將攀樹方法應用於冠層採樣，由於機動性較高，更有助於同時解釋冠層時間及空間的養分動態；並且期望能以較多的樣本重複數，呈現區域性林分之狀況，補足對台灣扁柏地上部養分循環之瞭解。日後若能進一步結合林分內枯落物、地下部、土壤層養分收支之相關研究，便能更完善地去描述兼具經濟及生態保育價值之台灣扁柏，其系統內養分循環機制。

本研究之延伸目的，則是將相同的分析方法運用在區域性之不同林分。棲蘭山區擁有不同年齡或不同演替階段之台灣扁柏，無論生理或環境條件是否相似，其皆能佔據一定規模的林地，即便生長過程中具有不同程度之擾動介入，亦能以優勢純林的樣貌呈現。結合眾多屬於表象的相似條件，屬於內在的養分及資源分配是否也有相似的樣式？皆是本研究最引人關切之處。

表 1. 與冠層空間養分分布相關之研究及其結果概要。

Species	Tree age (yr)	Foliage age (yr)	Site characters	Trends of nutrients within tree canopies			
				N	K	Ca	Mg
<i>Pinus resinosa</i> & <i>Pinus strobus</i> (White, 1954)	12	1	plantation	n.r.	Bot > Top	n.r.	n.r.
<i>Pinus radiata</i> (Will, 1957)	26	C, 1, 2, 3, 4, 5	plantation	no trend	Bot>Top	Bot>Top	no trend
<i>Pinus resinosa</i> (Madgwick, 1963)	32 (well site)	1, 2, 3	plantation	Bot>Top	Bot>Top	Bot >Top	Bot> ^{upper} Mid $\approx$ Top> ^{lower} Mid
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Lavender and Carmichael, 1966)	n.r.	n.r.	n.r.	Top>Bot	Top>Bot	Bot >Top	Top>Bot
<i>Pinus banksiana</i> (Morrison, 1972)	30-33	1, 2, 3	natural stand	no trend	Top>Bot	Bot >Top	no trend
<i>Abies balsamea</i> (Morrison, 1974)	24-31	1-3	plantation	leader is higher	leader is higher	Bot>Top (2, 3)	leader is higher
<i>Pinus resinosa</i> (Comerford, 1981)	49	C, 1	plantation	Top>Bot	Bot >Top	n.r.	n.r.
<i>Pinus rubens</i> (MacLean and Robertson, 1981)	15, 30, 90	new, old	natural stand	Top>Bot	Top>Bot Bot>Top(90 yrs)	Bot>Top (15, 30 yrs)	Top>Bot (30, 90 yrs)
<i>Abies fraseri</i> (Hockman <i>et al.</i> , 1989)	5	C, 1, 2	plantation	no trend	Top>Bot (C)	min. in Mid.	min. in Mid
<i>Larix decidua</i> (Myre and Camiré, 1996)	22	C, 1, 2	plantation	Bot>Top	Top>Bot	Top>Bot	Top>Bot
<i>Pinus taeda</i> (Zhang and Allen, 1996)	11	C, 1	plantation	Top>Bot	Top>Bot	Bot >Top	Bot >Top
<i>Pinus contorta</i> ssp. <i>latifolia</i> (Schoettle and Smith, 1998)	90	1-4	natural stand	Top>Bot (n.s.)	n.r	n.r	n.r

表 1. (續)

<i>Pinus taeda</i> (Winborne, 2001)	8	n.r.	plantation	Top>Bot	Top>Bot	Bot>Top	no trend
<i>Abies grandis</i> & <i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>glauca</i> (Nippert and Marshall, 2003)	n.r.	1	plantation	Sun>Sh	n.r.	n.r.	n.r.
<i>Pinus densiflora</i> (Han <i>et al.</i> , 2003)	80	2, 4, 6, 7-9	natural stand	Top>Bot Out>In	n.r.	n.r.	n.r.
<i>Picea rubens</i> & <i>Abies balsamea</i> (Richardson, 2004)	n.r.	1	natural stand	Sh>Sun	Sh>Sun	Sun>Sh	Sun>Sh (n.s.)
<i>Pinus taeda</i> (Finzi <i>et al.</i> , 2004)	3	C, 1	plantation	Top>Bot (C) Bot>Top (1)	n.r.	n.r.	n.r.
<i>Pinus taeda</i> & <i>Pinus Elliottii</i> (Will <i>et al.</i> , 2004)	4	C, 1	plantation	Bot>Top (older foliage)	n.r.	n.r.	n.r.

Definition of abbreviations:

C: foliage of current year; 1: foliage of 1-year old; 2: foliage of 2-years old; 3+: foliage of 3-year old or older than 3 years

Mid: foliage of middle layer of a canopy; Bot: foliage of bottom layer of a canopy; Out: foliage of outer layer of a canopy; In: foliage of inner layer of a canopy

Sh: shade foliage; Sun: sun foliage

n.s.: not significant (at $\alpha=0.05$); n.r.: not reported

2. 研究區域概述 Site Description

2.1 地理位置

本研究的三個森林試驗地位於臺灣東北部東經 121° 21'，北緯 24° 30' 附近之棲蘭山地區(圖 1)；地處雪山山脈北段，全區跨越大漢溪和蘭陽溪流域上游地區(賴宜鈴，2006)。棲蘭山地區於行政區分別隸屬於宜蘭縣、桃園縣及新竹縣；林業上涵括太平山事業區與大溪事業區，現今由行政院國軍退除役官兵輔導委員會榮民森林保育事業管理處管理，兩事業區營林總面積達 88168 ha (黃進和，1995)。

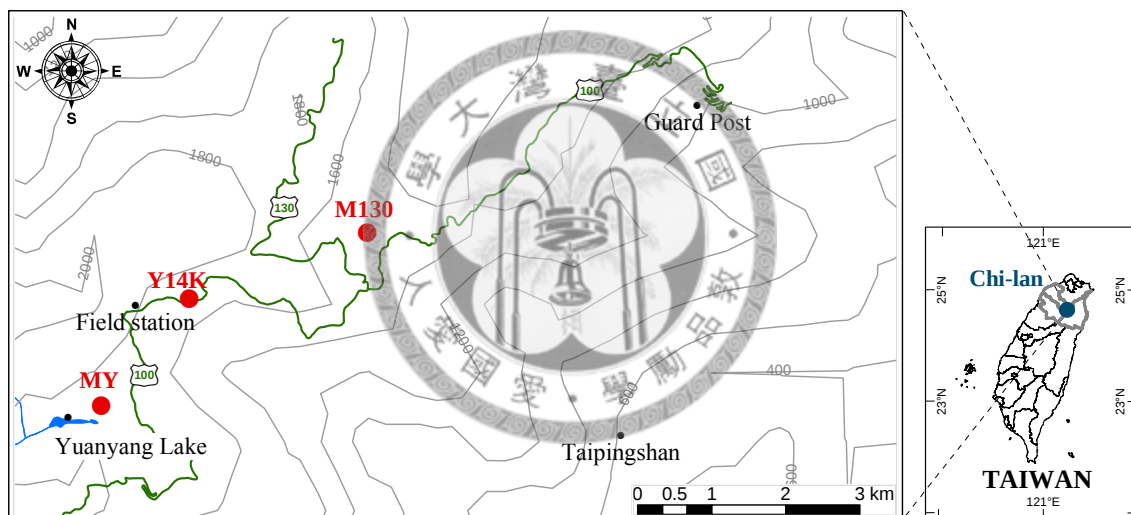


圖 1. 研究樣區圖。(GIS 資料來源:中央研究院計算中心 GIS 小組)

“●”為試驗地位置：MY—原始老熟林；M130—經整理之老熟林；Y14K—天然更新次生林。

2.2 氣候概況

棲蘭山區屬暖溫帶森林，位於台灣山地植群帶之櫟林帶(*Quercus* zone)，常伴隨盛行雲霧(prevalent cloud)的發生(Su, 1984)，亦稱為山地雲霧森林(montane cloud forest)。氣候上深受東亞季風的影響，具有明顯的季節性，全年無乾季。近乎終年起霧，每年平均霧日數可高達全年日數之 94%，且雲霧籠罩時間長，東北季風、風向與地形等因子的效應下使得冬季起霧比例高於夏季(賴宜鈴，2006)。颱風主要

發生在夏季 7 月到 10 月，常伴隨著極高的降雨量。根據 Lai *et al.* (2006) 從 1994 年到 2005 年的氣象資料顯示，此地之年均溫 12.7°C、2 月最冷月均溫為 5.9°C、7 月最暖月均溫為 18.1°C、年雨量 3396 mm。

2.3 試驗地點與植物組成概況

本研究以台灣扁柏為試驗對象，藉由棲蘭山區的經營歷史創造出不同的台灣扁柏林相，選定其中三個林分作為本研究之試驗地(圖 1)，林分間的差異包含了高對比的林分年齡，以及經過不同程度之擾動，提供本研究試驗上極佳的對照。

a. 鴛鴦湖附近原始老熟林 (MY)

此林分鄰近鴛鴦湖自然保留區，海拔約為 1700 m；MY 樣區之地形大致平坦。此區近乎無人為活動之擾動，為一原始的台灣扁柏老熟林，推測老熟個體之樹齡均有 500 年以上。由於高密度的倒木堆覆於林地上，導致許多底層植物難以立足於地表，因而植被覆蓋度相對於另兩者試驗地相對較少(僅就野外觀察，並無法以數據呈現)。此林分中第一層樹冠以台灣扁柏最具優勢，胸徑約在 80 cm 至 1 m 左右，其餘優勢樹種以台灣鐵杉(*Tsuga chinensis*)次之；第二層林木以白花八角(*Illicium philippinense*)最佔優勢，其他較重要之優勢植物有台灣杜鵑(*Rhododendron formosanum*)、台灣扁柏、厚皮香(*Ternstroemia gymnanthera*)，昆欄樹(*Trochodendron aralioides*)、深山野牡丹(*Barthea barthei*)、高山新木薑子(*Neolitsea acuminatissima*)、台灣鵝掌柴(*Schefflera taiwaniana*)、長果紅淡比(*Cleyera japonica*)、台灣樹參(*Dendropanax pellucidopunctata*)及阿里山茵芋(*Skimmia arisanensis*)等；地被植物則以台灣瘤足蕨(*Plagiogyria formosana*)最常見亦最佔優勢，但因溼度甚高，故地面常覆蓋大量之苔蘚類植物，其覆蓋度常達 50%以上；著生植物種類甚多，以細葉落蕨(*Mecodium polyanthos*)、肢節蕨(*Arthromeris lehmanni*)、波氏星蕨(*Microsorium buergerianum*)、石吊蘭(*Lysionotus pauciflorus*)、台灣一葉蘭(*Pleione formosana*)等較為常見(王震哲，2000)。

b. 經林地枯立倒木整理移除之老熟林 (M130)

此樣區位在棲蘭山區 130 線林道，海拔約為 1500-1650 m，坡度約 20-40°，坡向為東南—東北。1996-1997 年間，森林保育處曾對此林分施行枯立倒木移除作業，面積超過 30 ha；1998 年 2-3 月實施更新復育作業，清除斷面積直徑 10 cm 以下之雜木，經整地後，於林下栽植二年生之裸根檜木苗，同時配合中耕培土方式整地，保留木則進行天然下種更新作業(林進龍，2007)。此區為台灣扁柏純林，亞冠層之闊葉樹稀少，地被植物覆蓋度約 30% (Chang *et al.*, 2001)。

c. 天然更新次生林 (Y14K)

此樣區位在 100 線林道約 14 km 處南北兩側之天然更新次生林，海拔高度約 1600-1650 m，平均坡度 20-25°，坡面向東南方。1961 年間，此處曾進行檜木天然下種更新造林作業，全區面積達 191.12 ha，林分年齡為 40-50 年生(彭令豐 1988)。根據陳耀德(2003)於相近區域之植被調查結果，以台灣扁柏最為優勢，林分密度高達 1820 trees / ha，而闊葉樹出現頻度較高的有白花八角(*Illicium anisatum*)、台灣樹參、紅淡(*Adinandra formosana*)及早田氏冬青(*Ilex hayataiana*)。

2.4 各試驗地之土壤概況

本研究的三個試驗地之一的鴛鴦湖附近老熟林(MY) (圖 1)，其土壤來自灰化土(podzolized soils)及含高有機質的有機土(Chiu *et al.*, 1999)，有機層土壤厚度約 10 cm；緊鄰有機層即為花崗石(granite)母岩，此層僅約 60 cm。此區土壤具有強酸性，有機層(organic layers)之 pH 值範圍在 3.3 到 3.6 之間，鹽基飽和度(base saturation)低。有機層下方的礦質層(mineral layers)土壤質地多屬黏土(clay)及粉質黏土(silt-clay)，土壤中可溶性分子之向下移動因而受阻(Chen and Chiu, 2000)。

天然更新次生林(Y14K)之土壤亦呈酸性。此試驗地之土壤屬於壤土質地之 Lithic Leptosol，是由變質板岩和石英岩發育而成。有機質土壤厚度約 10 cm，礦質

土壤含石率(> 2 mm)高達 80-90%之體積百分比。終年高降水量使此區保持潮濕，不含任何不透水層之土壤，再加上排水良好，土壤養分之滲流(seepage)及徑流(run-off)現象明顯，故許多養分及可交換陽離子元素皆難以涵養(Chang *et al.*, 2007)。

經林下整理之老熟林(M130)在過去之相關研究中缺乏詳細的土壤背景資料，本研究也僅就土壤基本性質中部分項目進行分析，從本研究結果部分可得知此區之有機質土壤亦呈酸性，與 MY 及 Y14K 一致。由於此區之土壤背景資料並不如上述兩區齊全，期待日後能進一步分析與深入研究。



3. 材料與方法 Materials and Methods

3.1 取樣方法

3.1.1 樣木及葉部樣本

本研究共有三個樣區，分別為 MY、M130、及 Y14K(圖 1)，其中 MY 及 M130 樣區各取 6 株樣木、Y14K 樣區則取 12 株樣木。選取樣木的標準包括：(1)同一樣區內選取徑級差異不大者為樣木群；(2)老熟林(MY, M130)由於立木平均樹高可達 30 m(表 2)，考慮其可能受颱風影響而易風倒，故於 MY 及 M130 中盡可能挑選無其他個體緊臨之獨立木；(3)選取無歉頂、生長良好者；(4)以樣木冠層較完整、連續的面為採集方位。各試驗地之樣木基本資料如表 2。

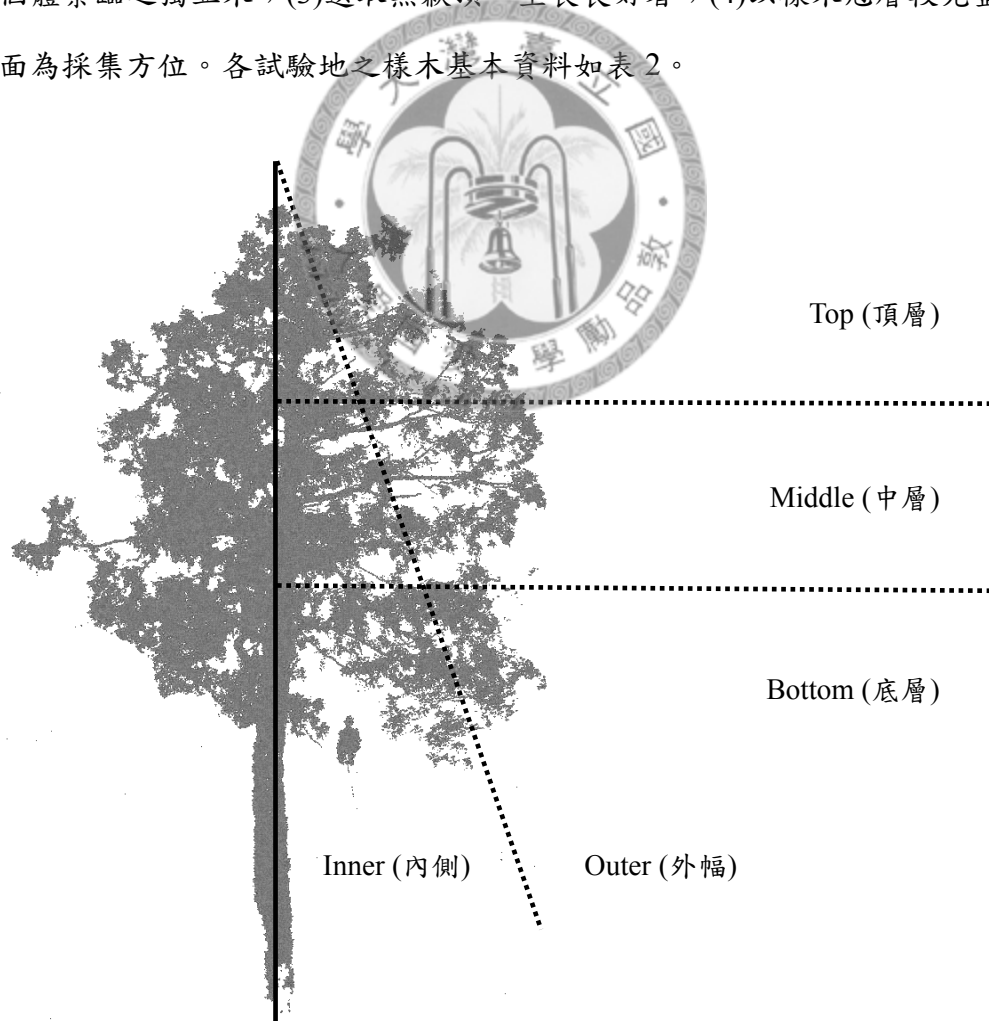


圖 2. 冠層採樣空間分配圖。

表 2. 各試驗地樣木之基本資料。

Site	Stand state	<i>n</i> (per site)	Mean DBH (cm)	Mean height (m)	Mean canopy depth (m)
MY	natural old-growth forest	6	88.1 ± 15.1	30.7 ± 2.8	16.1 ± 5.2
M130	old-growth forest with snags salvaging	6	120.6 ± 49.9	31.6 ± 4.7	17.6 ± 3.9
Y14K	Regenerated forest	12	28.8 ± 3.5	13.3 ± 1.6	7.8 ± 2.5

These values are means ± SE.

葉部樣本：本研究將冠層空間位置按垂直方向分成頂層(Top)、中層(Middle)及底層(Bottom)；按水平方向分成內側(Inner)及外幅(Outer) (圖 2.)，故每株樹會有 6 個不同空間位置之樣本數。利用單索攀樹技法(single climbing technology)爬升至冠層並採取各空間位置之台灣扁柏枝葉。為使每次採樣的分層標準一致，樣木選定時便於垂直方向之頂、中及底層三個位置上，以育苗作業常使用的蘭花牌串以細繩固定於該高度之側向枝幹；水平方向上，於冠層外幅難以明確地給予標定，因此水平方向之採集，則以靠近主幹的枝葉為內側樣本作為基準，並使用高枝剪配合攀樹橫向位移之技術，採取靠近冠層外幅的枝葉(圖 2)。包含上述 3 個樣區共有 24 株樣木，每月採集的樣本數為 144 個。

3.1.2 土壤樣本

本研究中兩個老熟林(MY, M130)內，由於台灣扁柏林木個體間隔較遠，故於每株樣木四周約相距 2-3 m 處，任意選擇 3 個定點，清除地表上的枯枝落葉層後，再以直徑 8 cm 的圓形採土器鑽取深度為 10 cm 之表土，並將每株樹之 3 點樣本混合裝袋來代表該樣區的一個土壤樣本。兩老熟林試驗地之土壤樣本重複數等於各區之樣木數($n=6$)。

次生林(Y14K)中由於個體間互相緊鄰，因此在每兩株樣木間任選 3 個定點，如同上述老熟林之方法進行土樣採集，故次生林中包含 12 株樣木及 6 個土壤樣本重複($n=6$)。

3.1.3 採樣時序

為了同時監測葉部養分與季節的相關性，於 2006 年 1 月起至 2007 年 12 月間逐月採樣，除正逢颱風日或豪雨至道路坍方的阻擾，皆於當月月初上山採集。土壤樣本則於 2007 年 11 月採集一次。

3.2 樣本處理及化學分析

3.2.1 葉部樣本

(1) 前處理

新鮮樣本於採樣後即放入 4°C 冰箱冷藏保存，採樣完一週之內完成樣本烘乾作業。將各個樣本以紙袋分別裝袋，放入烘箱，利用高溫 90°C 處理 1 小時使植體中的酵素停止活動；接著調降溫度至 70°C 持續乾燥 3 天以去除植體中所含之水分。烘乾後，分離其葉片、枝條、毬果與其他碎屑並保留葉片樣本；枝與葉的判定如圖 3，包含具有木質化鱗狀葉鞘的小枝(twig)延伸至綠葉的部分都歸類為葉片。由於台灣扁柏新葉生長是承接舊葉尖端的形式，且新葉抽芽時間不一致亦不單限於生長季，故無法詳細區分不同年齡之葉片(Zobel and Liu, 1979)，唯有在每次採樣時，盡可能避免採取枯黃及嫩綠之葉片；此外，以足量之葉片樣本在後續步驟混合均勻，皆有利降低葉部養分隨葉齡不同而異的影響。最後，將所有樣本以研磨機粗磨分別裝進小紙袋以減少樣本體積，最後分類集中放入封口袋以避免樣本反潮。

(2) 葉部各養分之分析

本研究從 2006-2007 年逐月進行採樣，總計共有 24 個月之樣本。基於時間與人力的考量，所有新鮮的葉片樣本經烘乾處理後，僅擇奇數月分之樣本進行以下各項分析工作。

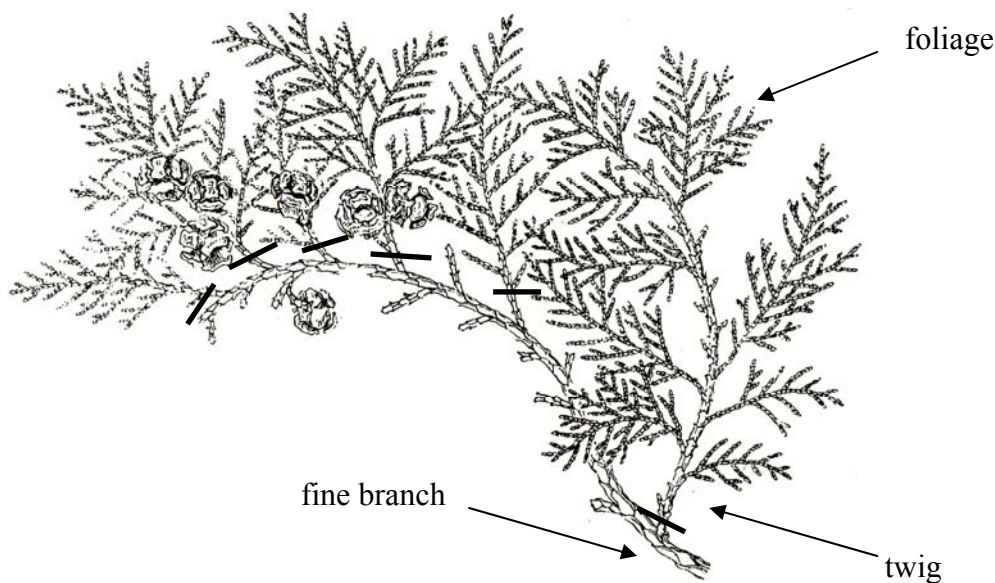


圖 3. 本研究中台灣扁柏之冠層樣本枝葉分離示意圖。粗線表示切下用於葉片分析的部位 (圖片來源：Flora of Taiwan 2nd edition)。

a. 全碳與全氮量 (total carbon and nitrogen)

取少許粗磨後之樣本，以高速震盪研磨機(ball mills, MM301, Retsch Inc., Germany)進行細磨。使用元素分析儀(elemental analyzer, EA, NA1500, Pantech Instruments Co., Ltd.)進行全碳及全氮量之測定，待測前須先以 60°C 預烘至少半天，以去除多餘水分；待冷卻後秤取約 5 mg，裝載入元素分析儀專用之錫囊，包覆緊實後便可進行測定。

b. 鉀(K)、鈣(Ca)及鎂(Mg) (Moore and Chapman, 1986)

以 60°C 預烘粗磨樣本，經冷卻後秤取約 0.5 g，置入 100 ml 之分解管中，再加入約 5 ml 之三酸分解液(HNO_3 : H_2SO_4 : HClO_4 = 4:1:1)，靜置 1 小時使粉狀樣本受酸液浸潤完全。接著，先以 80°C 低溫加熱 30 分鐘防止突沸，再以 150°C 高溫加熱 90 分鐘使其消化(digest)完全至澄清液狀。若加熱分解後仍有白色沉澱物，可加入約 20 ml 之 1 N HCl，稍微晃動分解管直到白色沉澱物完全溶解，並使用 Whatman No.1 圓形濾紙(直徑為 150 mm)過濾此消化液，再加入二次蒸餾水定量至 50 ml 以備測。

將備測之消化液稀釋成適當濃度後，以原子吸收光譜儀(atomic absorption spectrophotometer, AAS, AAnalyst-200, Perkin Elmer, Inc.)進行鉀、鈣與鎂濃度之測定。

3.2.2 土壤樣本

(1) 前處理

土樣採集後，立即秤量其鮮重且記錄其數值，並以孔徑 2 mm 的篩網篩土，再將過篩土壤置於常溫風乾數日。風乾土壤須以研鉢粗磨使樣本均勻混合，隨後裝入封口袋備測。

(2) 土壤基本性質分析

a. 土壤含水率 (soil moisture)


$$\text{Soil moisture (\%)} = \frac{W_{\text{air-dried}} - W_{\text{oven-dried}}}{W_{\text{oven-dried}}} \times 100\%$$

W : weight (g)

oven-dried soil is dried by 105°C for one day.

b. 土壤 pH 值 (Kalra and Maynard, 1991)

取 10 g 風乾土加入純水(土：純水=1：2)攪拌均勻，待靜置 1 小時後再次徹底攪拌，並插入 pH Meter 之電極且讀取溶液 pH 值。另外使用 0.01 M CaCl₂ 溶液，依照純水之 pH 測定流程操作。

c. 土壤全碳及全氮量

測定方法同上述之葉片樣本處理流程，使用元素分析儀進行該濃度之測定，唯秤取前不需經過預烘階段。烘乾土壤之全碳及全氮濃度須以土壤含水率換算風乾土之全碳及全氮濃度而得。

d. 可交換性鹽基 (exchange bases) (Kalra and Maynard, 1991)

交換性鹽基是依循淋洗－吸附原理，利用土壤對銨離子的吸附能力，置換土壤所吸附的陽離子後再進行置換溶液之定量分析。秤取約 4 g 風乾細磨土，分段加入 1N 醋酸銨(pH=7)至機械式真空萃取儀(mechanical vacuum extractor)進行萃取。利用醋酸銨萃取出之溶液，經感應耦合電漿原子放射光譜分析儀(inductively coupled plasma Spectrophotometer, ICP-AES)可測得土壤所吸附之 Ca^{2+} 與 Mg^{2+} ，此外 K^+ 與 Na^+ 則使用火焰光度計(flame photometer, Shrewood Scientific, Ltd.)測定。

e. 陽離子交換容量 (cation exchange capacity, CEC) (Kalra and Maynard, 1991)

接續 d. 所述之萃取流程，將醋酸銨萃取完成之土壤，以 95%酒精萃取濾洗，去除未受土壤吸附之 NH_4^+ 離子，再加入 NaCl 溶液萃取，促使土壤於前一次萃取所吸附之 NH_4^+ 離子再度被 Na^+ 置換析出，最後利用比色法(indophenol method)測定 NH_4^+ -N 之含量即可估算 CEC。

f. 鹽基飽和度 (base saturation, BS)

$$\text{BS}(\%) = \frac{(\text{Na}^+ + \text{K}^+ + \text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}) \times 100\%}{\text{CEC}}$$

3.3 資料處理及統計方法

3.3.1 氣溫資料

本研究之氣象資料是取自位在 100 線林道鴛鴦湖自然保留區外林道旁之氣象站，由中央氣象局與中研院植物所鴛鴦湖長期生態研究計畫(Yuan Yang Lake Long Term Ecological Research, YYL-LTER)合作設置而成。氣象資料取自天涯若比鄰－湖泊代謝的國際合作研究計畫網站 <http://ecogrid.nchc.org.tw:8088/lake0/index.jsp>。

3.3.2 季節的判定

物候學(phenology)之研究基礎建立於發育過程中各項形態階段(phenophases)的觀察，包含種子發芽、芽的出現、葉的開展、開花、葉的變色及草本植物的衰老等(陳冠瑋，2000)，透過這些形態變化可以提供我們對植物生理季節判定之依據。植物的生長發育及形態變化受環境因子調控，尤以溫度最重要，各器官發育的最適溫度或門檻溫度(threshold temperature)已廣泛地應用於物候學之研究(Hsu *et al.*, 2002)。

植物的休眠為頂端分生組織沒有發生細胞分裂的時期，且頂端分生組織的有絲分裂指數(mitotic index, MI)隨季節交替而異(Tien *et al.*, 2003)。有鑒於溫度是影響葉芽綻放(budburst)的重要因子，且休眠期間葉芽所處環境之溫度變化可影響其發育與綻放的過程(Fuchigami and Wisniewski, 1997; Larcher, 2003)。陳冠瑋(2000)曾於溪頭營林區有水坑，以台灣杉(*Taiwania cryptomerioides*)的營養芽(vegetative bud)為材料，配合外在形態及芽尖解剖之觀察，推估營養芽綻放之門檻溫度為 10°C。大部分休眠的林木須暴露在 10°C 或更低的溫度下冷激一段時間，待氣溫回暖方可誘導芽的綻放(Cannell and Smith, 1983)，由於目前尚無台灣扁柏之物候相關研究結果，故本研究沿用此門檻溫度，配合本研究區域之氣溫資料作為季節劃分之依據。

3.3.3 土壤資料之分析

本研究僅有一次土壤採樣資料，三個試驗地 MY、M130 及 Y14K 皆各有 6 個土樣重複數。使用變異數分析(Analysis of Variance, ANOVA)，再以 Fisher 最小顯著差異(Fisher's least significant difference, LSD)檢測兩兩變數(相異試驗地)中，各土壤基本性質均數間之差異。

3.3.4 葉部各組成分資料之分析

(1) 各月分之葉部各養分濃度差異

本研究中，隨著各月分之採集資料，三個試驗地 MY、M130 及 Y14K 各有 6、6 及 12 株樣木重複數。使用變異數分析(Analysis of Variance, ANOVA)，再以 Fisher 最小顯著差異(Fisher's least significant difference, LSD)檢測兩兩變數(不同月分)之均數差異。

(2) 以各月分為解釋變數之葉部養分濃度差異

此部分使用統計軟體 R (version 2.7.0)之廣義加法模式(generalized additive models, GAMs) (Wood, 2006)進行分析。GAMs 是傳統參數式迴歸分析延伸，以非參數式(non-parametric)的函數取代原有迴歸方程式中的參數式函數，使反應變數 y 與解釋變數之間的反應曲線完全由觀測資料所決定(曹立松，2007)，此模式如公式(1)：

$$h\{E(Y)\} = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \beta_3 x_3 + \beta_4 x_4 + \beta_{34} x_3 : x_4 + f(x_5) \dots \dots \dots \text{公式(1)}$$

此模式之反應變數為葉片之各種養分濃度，相關變數包含年分(x_1)、試驗地(x_2)、冠層位置因子中的垂直相(x_3)、水平項(x_4)與垂直-水平交感項($x_3 : x_4$)，以及非參數式之各月分平滑函數相 $f(x_5)$ (spline x)。以公式(1)可知由此模式推估後，各項因子對葉部養分濃度期望值 $h\{E(Y)\}$ 具有加法貢獻。

(3) 各項 GAMs 統計資訊之解釋 (Wood, 2006)

為了有助於判讀本研究所呈現之各項統計結果，本段以氮元素為例，試解釋經 GAMs 配適後之冠層養分濃度與各因子間的關係，以及評估該模式檢測之方法。

a. 設定 GAMs 公式： $N \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k=6, \text{bs} = "ts")$

① N —養分濃度，為模式之反應變數，此處以氮元素為例。

② $\text{as.factor}(\text{year})$ —年分因子，設定屬性為類別資料。

- ③ site—試驗地因子，本例中的試驗地因子包含 MY、M130 及 Y14K 三個試驗地項目。
- ④ ver * hor—冠層位置因子。ver (vertical)為垂直空間分層、hor (horizontal)為水平空間分層，冠層位置因子中的項目共包含垂直及水平兩個主因子效應，以及垂直與水平空間的交感效應。
- ⑤ s(month)—月分因子。由一個非參數式函數所構成。k 值為模式可容許的基底維度(basis dimension)，適度的調整可增加模式估測下有效的自由度(degrees of freedom, df)。
- ⑥ bs = “ts”—本模式以薄板迴歸曲線(thin plate regression splines, TPRS)的平滑方法為基底，使參數可收斂(shrinkage)至 0。

b. 配適結果中各項統計值之意義

- ① r^2_{adj} —adjusted R-squared。又稱判定係數(coefficient of determination)，可推估模式對反應變數之變異性。值越高代表有較佳的模式解釋能力。
- ② Deviance explained—偏差百分比。此模式可解釋變異或偏差之比率。
- ③ GCV score—廣義交叉驗證標準值(generalized cross validation score)。針對公式(1)中以月分為解釋變數之非參數式函數 $f(x_5)$ ，由於模式配適時的平滑過程會損失最小平方差，以最合適的平滑參數產生最小的 GCV score，將有助於妥協模式合適度與平滑度(smoothness)間的矛盾。
- ④ Scale est.—尺度參數的估測(scale parameter estimation)。使用 Pearson-like scale estimator 估計。

c. GAMs plot 之判讀

於 R (version 2.7.0) 程式套件 mgcv 中，針對本研究的資料輸入以下指令，可得到以各月分為解釋變數之氮的部分反應曲線圖(partial response curve)(圖 4)。圖中

x 軸表示各月分，橫軸基部具有圖內柱狀刻度(tick)者則代表具有觀測資料值的月分分布。y 軸表示以月分為解釋變數的平滑函數，由於此平滑函數 $s(\text{month})$ 對反應變數 N (以氮濃度為例) 具有加法貢獻，故藉由此平滑函數隨各月分的變化，可說明反應變數隨各月分之波動情形。

利用 $y=0$ 之橫點線可判斷此平滑函數隨月分的變化是否具顯著差異：反應曲線的變動發生於 $y=0$ 上方，表示葉部氮濃度(反應變數)於該月分有顯著增加之趨勢；反之，若變動發生於 $y=0$ 下方，葉部氮濃度則具顯著遞減之趨勢。此外，反應曲線兩側之虛線代表模式檢測下之 95%信賴區間(confidence intervals)，反應曲線之 95%信賴區間範圍若包含 $y=0$ 則說明此反應並不顯著。

[R command]

```
> N.gam=gam(N~as.factor(year)+site+yer*hor+s(month,k=6,bs="ts"),na.action=na.omit,data=gam)
> plot(N.gam)
```

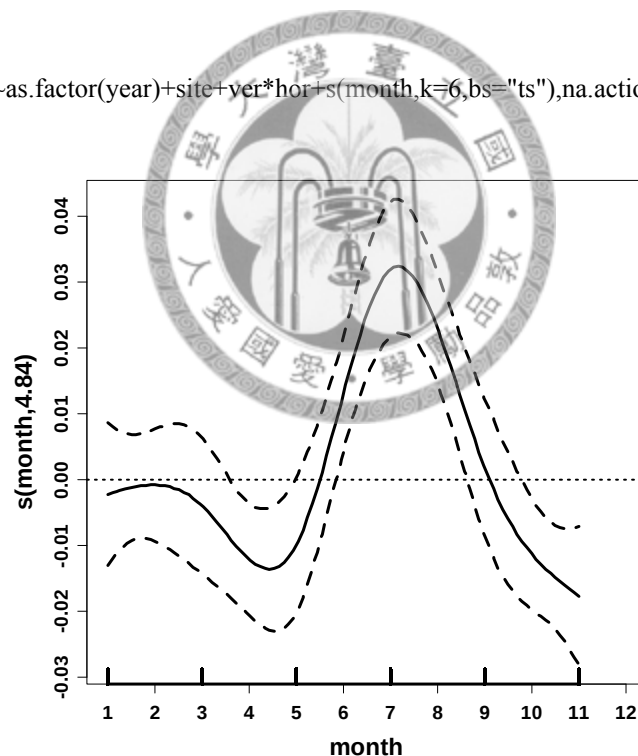


圖 4. GAMs 圖例-以各月分為解釋變數之部分反應曲線圖。以本研究之氮元素為例。

d. GAMs check 之判讀

透過此 GAMs 檢驗過程，有利於對模式配適結果進行優劣評估。此檢驗結果來自於是以 R (version 2.7.0) 程式套件 mgcv 中的 gam.check 指令，結果包含了四

個部分(圖 5)。圖 5-a.為高斯(Gaussian)假設下的常態機率圖(quantile-quantile plot, Q-Q plot),可檢驗樣本分布是否符合理論常態分布,嚴格來說,樣本若呈常態分布,其觀測值將會分布在 45°線上。圖 5-b.為殘差圖(residual plot),殘差即為實際觀測值與模式推估值的差值,在模式過程中,殘差可能包含許多未知的訊息,若模式正確,此殘差分布應為隨機分布,不具任何樣式(pattern)。由殘差分布柱狀圖(histogram of residuals)(圖 5-c.)可說明此模式配適下的殘差分布是否具有常態性,亦反映出樣本分布是否趨近理論常態分布。圖 5-d.則說明配適值(fitted value)與反應變數之關係,一般而言兩者需正相關,且越趨近於 45°線代表模式之推估能力越佳,此範例中可顯示出樣本間差異將造成模式推估能力被低估。

[R command]

```
> N.gam=gam(N~as.factor(year)+site+ver*hor+s(month,k=6,bs="ts"),na.action=na.omit,data=gam)
> gam.check(N.gam)
```

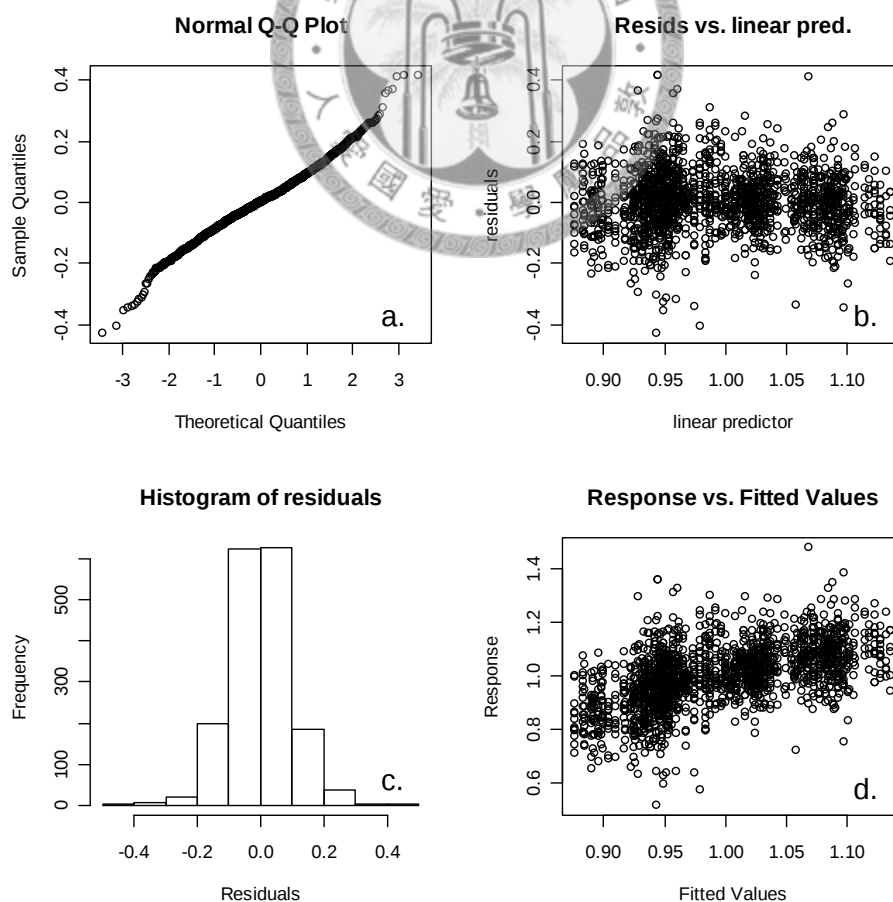


圖 5. GAMs 圖例-模式檢驗結果。以本研究之氮元素為例。

4. 結果 Results

4.1 時間性的動態

4.1.1 氣候整體趨勢及颱風擾動時序

根據 2006-2007 年之氣象資料，兩年之間逐月月均溫變化的趨勢一致，2007 年較 2006 年稍低但兩者無顯著差異(表 3);此兩年皆在夏季有較大量的每月累積雨量(圖 6)，2006 年集中於 5 至 9 月，2007 年則集中在 7 至 10 月，其中 2007 年 10 月之柯羅莎強度颱風於台灣北部登陸對當月累積雨量之影響最為劇烈(表 3、表 4、圖 6)。

表 3. 試驗期間(2006-2007 年)局部氣象資料參考值。此處之 max.與 min.分別表示每月平均溫度及雨量之最大及最小值；avg 與 accumulated 分別為年均溫度及年度累積雨量。此氣象資料是依據逐月採樣時間之月分定義，因此與真實月分略有出入。括號內文字表示該氣象事件發生之月分簡寫。

	Temperature (°C)			Precipitation (mm)		
	max.	min.	avg.	max.	min.	accumulated
2006 yr	19.29 (Jul)	6.09 (Jan)	12.97	735.5 (Jun)	85.5 (Oct)	3564.0
2007 yr	19.02 (Aug)	6.46 (Feb)	12.86	1291.0 (Oct)	50.0 (Mar)	4495.5

表 4. 試驗期間(2006-2007 年)影響本研究試驗地之颱風資料列表。(資料來源:中央氣象局網站)

年	編號	中文名稱	英文名稱	警報期間	強度	侵台颱風路徑
2007	15	柯羅莎	KROSA	10/04-10/07	強	台北北端登陸
2007	12	韋帕	WIPHA	09/17-09/19	中	經過東北外海，並未登陸
2007	08	聖帕	SEPAT	08/16-08/19	強	花蓮秀姑巒溪登陸
2007	07	梧提	WUTIP	08/08-08/09	輕	花蓮及臺東交界附近登陸
2006	04	碧利斯	BILIS	07/12-07/15	輕	宜蘭頭城登陸

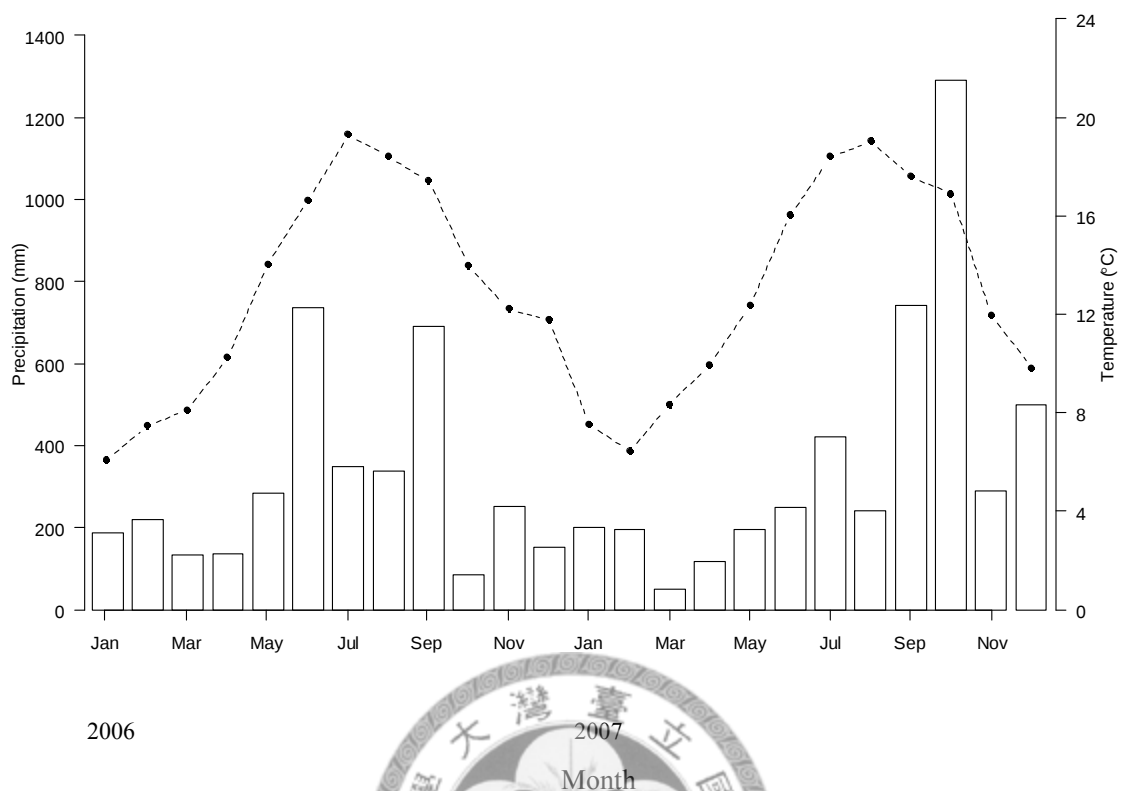


圖 6. 試驗期間(2006-2007 年)月均溫及每月累積雨量圖。虛線表示逐月均溫之趨勢；白色長條圖表示每月累積雨量。此處之月均溫與每月累積雨量是依據逐月採樣時間之月分定義，故與真實月分略有出入。

4.1.2 生長季節之門檻溫度與生長季之界定

以月均溫 10°C 作為台灣扁柏營養芽休眠與生長交替之門檻溫度。從休眠期間之日均溫最後一次低於 10°C 時訂為生長季開始，該生長季末之日均溫首次低於 10°C 時則定義為生長季結束，並進入休眠時期。結合上述對生長季界定之標準，由 2006 年與 2007 年之日數對應當日日均溫的變化(圖 7)可知：台灣扁柏於 2006 年的生長季從第 107 天始至第 306 天終 (4 月 17 日至 11 月 2)；於 2007 年的生長季則自第 109 天起至第 293 天結束(4 月 19 日至 10 月 20)。

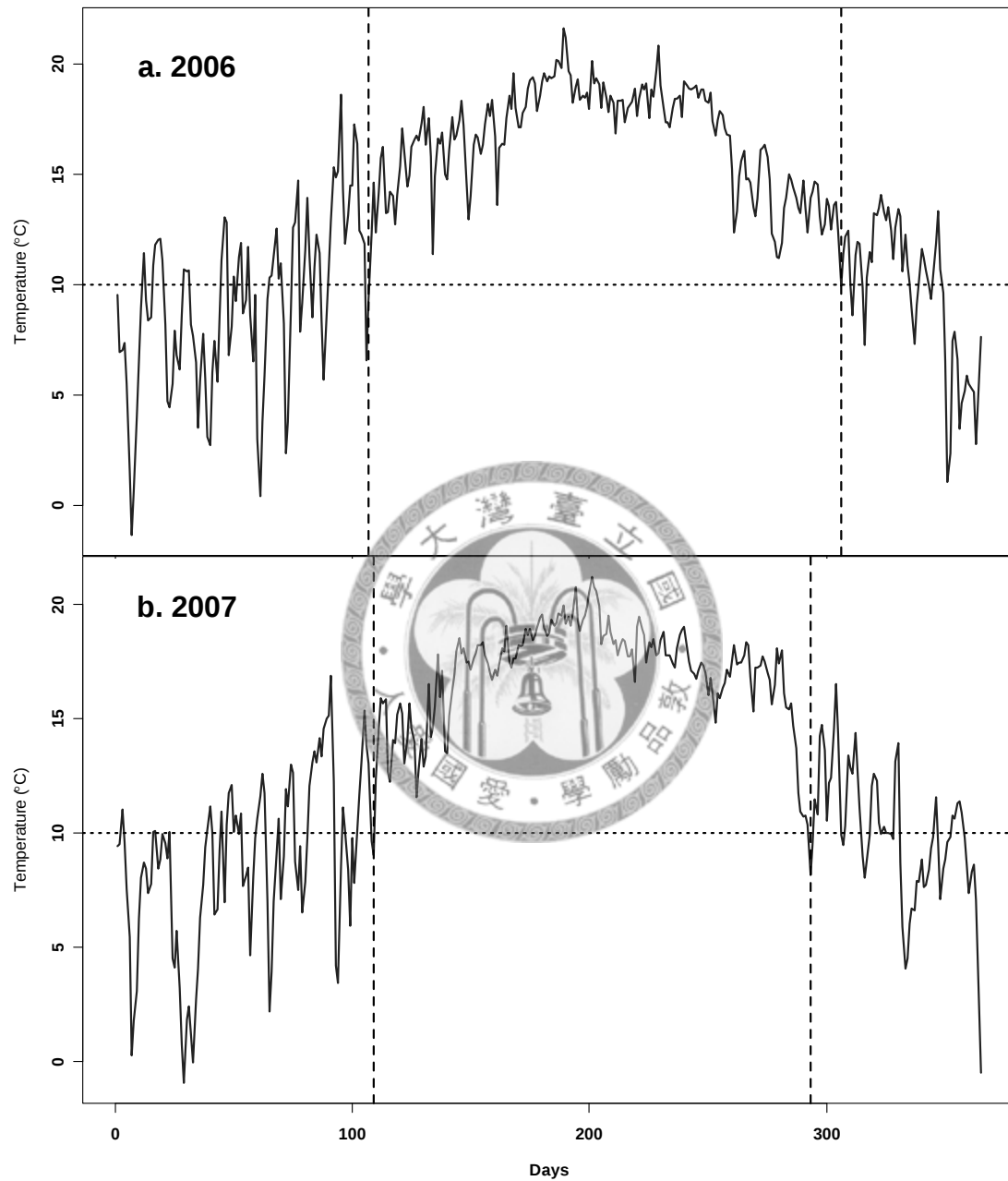


圖 7. 以 2006 年(a.)與 2007 年(b.)全年日數對應當日日均溫之變化。
 橫點線代表日均溫 10°C 的門檻溫度；(a.)與(b.)皆具有兩條縱虛線，其區間是依據門檻溫度界定之台灣扁柏生長季。

4.2 不同試驗地間土壤基質之差異

4.2.1 土壤 pH 值

本研究中三試驗地之表層土壤均屬強酸性。三個試驗地之間，無論 $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ 或 $\text{pH}_{\text{CaCl}_2}$ 均以 Y14K 最高且 MY 最低，但此三者間並無顯著差異(表 5)。

4.2.2 土壤全碳及全氮量

三試驗地之土壤全碳量並無顯著差異，全氮量則以 M130 最高，且顯著高於 MY 及 Y14K (表 5)。

4.2.3 土壤可交換性鈉、鉀、鈣及鎂

土壤可交換性之陽離子中，可交換性鈉離子含量於三試驗地間無顯著差異。三試驗地之可交換性鉀含量以 Y14K 最高、MY 最低，且 M130 則介於兩者之間，其中 Y14K 與 MY 具顯著差異；可交換性鈣含量以 Y14K 最高、M130 最低，且 MY 居中，其中 Y14K 與 M130 具顯著差異。可交換性鎂含量則以 M130 及 Y14K 顯著高於 MY (表 5)。

表 5. 本研究中三個試驗地之土壤基本性質。

Site	pH	pH	Total C	Total N	Exchangeable cations ($\text{cmol}_{(+)}\text{ kg}^{-1}$)				CEC	BS
	$[\text{H}_2\text{O}]$	$[\text{CaCl}_2]$	(%)	(%)	Na	K	Ca	Mg	($\text{cmol}_{(+)}\text{ kg}^{-1}$)	(%)
MY	3.54 ^a	2.65 ^a	37.78 ^a	1.62 ^b	0.18 ^a	0.91 ^b	6.02 ^{ab}	1.82 ^b	80.72 ^b	11.34 ^a
	(0.04) [†]	(0.04)	(3.57)	(0.09)	(0.02)	(0.07)	(1.68)	(0.21)	(8.85)	(1.71)
M130	3.57 ^a	2.61 ^a	43.20 ^a	2.27 ^a	0.20 ^a	1.01 ^{ab}	5.69 ^b	3.18 ^a	112.70 ^{ab}	9.35 ^a
	(0.09)	(0.14)	(2.02)	(0.05)	(0.01)	(0.04)	(2.20)	(0.29)	(9.15)	(2.33)
Y14K	3.74 ^a	2.77 ^a	47.48 ^a	1.89 ^b	0.20 ^a	1.26 ^a	13.32 ^a	2.79 ^a	118.29 ^a	14.87 ^a
	(0.06)	(0.05)	(2.22)	(0.10)	(0.01)	(0.09)	(2.09)	(0.20)	(9.34)	(1.54)
<i>p</i> value	0.1056	0.4515	0.0668	0.0002	0.5010	0.0072	0.0270	0.0029	0.0224	0.1467

[†] : (The value is standard error)

Values with the same letter(s) in each column are not significantly different at the 0.05 significance level (Fisher's least significant difference test).

4.2.4 土壤可交換性陽離子容量及土壤鹽基飽和度

土壤可交換性陽離子交換容量(CEC)以 Y14K 顯著高於 MY，而 M130 居中。土壤鹽基飽和度(BS)於三個試驗地之間則無顯著差異。

4.3 葉部碳及各養分濃度之動態

首先合併三試驗地全區的碳及各養分元素之資料，利用 GAMs 模式，以各月分之平滑項，對年分、試驗地及冠層空間位置等項目配適後之結果如附錄：附表 1-5。由於此三試驗地具有高對比的樣木年齡區別：MY 及 M130 的樣木均為 500 年以上之老齡木，而 Y14K 則為 40-50 年生之次生林，屬於不同演替階段之林分；加上三試驗地之葉部各組成分濃度均具有顯著差異，且於不同冠層位置間之葉部實測濃度趨勢稍有差異(附錄：附圖 1-5)，因此，再依照老熟林(MY, M130)及次生林(Y14K)兩種不同的林分狀態將試驗地分區配適，期望可從全區結果(合併三試驗地)以及分區結果(老熟林與次生林之區分)，對台灣扁柏冠層養分動態配適得到最佳的結果。以 GAMs 配適後之全區與分區模式檢驗結果，可參考附錄：附圖 6-20。

4.3.1 年間之差異

(1) 全區結果

本研究之採集歷時 2006-2007 年共 2 年，綜合三試驗地之結果，發現除了鈣之外，其餘各項組成於 2007 年之濃度均高於 2006 年，其中氮、鉀與鎂濃度具有顯著差異(附錄：附表 1-5)。

(2) 分區結果

老熟林之葉部碳、鉀及鎂濃度均以 2007 年高於 2006 年，其中碳及鉀之差異顯著；老熟林之葉部氮濃度於兩年間差異極小，而葉部鈣濃度則以 2006 年顯著高於 2007 年(表 6. 8. 10. 12. 14.)。次生林部分，除了葉部碳濃度以 2006 年顯著高於 2007 年之外，葉部氮、鉀、鈣及鎂濃度均以 2007 年高於 2006 年，其中氮、鈣與鎂具顯著差異(表 7. 9. 11. 13. 15.)。

表 6. 老熟林中各因子對葉部碳濃度之 GAMs 配適結果。(模式檢驗結果可參考附錄：附圖 11)

Formula: $C \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$

Carbon		Estimate	Std. Error	p value
(Intercept) †		50.73	0.10	<0.001
		<i>Year</i>		
2006		—	—	—
2007		0.35	0.07	<0.001
		<i>Site (old-growth stand)</i>		
MY		-0.34	0.07	<0.001
M130		—	—	—
		<i>Canopy position</i>		
<i>Vertical</i>	Top	0.16	0.12	0.159
	Middle	0.20	0.12	0.105
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	0.15	0.12	0.218
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	0.32	0.18	0.072
	Middle × Outer	0.18	0.18	0.298
s(month)		Edf	Est.rank	F
		4.731	5.000	58.12
r^2 (adj)		Deviance explained	GCV score	Scale est.
0.299		30.9%	1.115	1.098
				<i>n</i>
				854

†各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各組因子中某一項估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

表 7. 次生林中各因子對葉部碳濃度之 GAMs 配適結果。(模式檢驗結果可參考附錄：附圖 16)

Formula: $C \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$

Carbon		Estimate	Std. Error	p value
(Intercept) †		50.46	0.13	<0.001
		<i>Year</i>		
2006		—	—	—
2007		-0.24	0.10	<0.050
		<i>Canopy position</i>		
<i>Vertical</i>	Top	0.20	0.17	0.245
	Middle	0.40	0.17	<0.050
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	-0.05	0.17	0.775
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	0.31	0.24	0.212
	Middle × Outer	-0.01	0.24	0.956
s(month)		Edf	Est.rank	F
		0.811	1.000	5.289
r^2 (adj)		Deviance explained	GCV score	Scale est.
0.022		2.94%	2.160	2.140
				<i>n</i>
				861

†各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各組因子中某一項估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

表 8. 老熟林中各因子對葉部氮濃度之 GAMs 配適結果。(模式檢驗結果可參考附錄：附圖 12)

Formula: $N \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$

Nitrogen		Estimate	Std. Error	p value
(Intercept) †		1.10	0.01	<0.001
		<i>Year</i>		
2006		—	—	—
2007		-0.00	0.01	0.515
		<i>Site (old-growth stand)</i>		
MY		-0.06	0.01	<0.001
M130		—	—	—
		<i>Canopy position</i>		
<i>Vertical</i>	Top	-0.04	0.01	<0.001
	Middle	-0.01	0.01	0.400
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	-0.02	0.01	<0.050
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top x Outer	0.02	0.01	0.163
	Middle X Outer	-0.00	0.01	0.932
s(month)		Edf	Est.rank	F
		4.918	5.000	7.51
r^2 (adj)		Deviance explained	GCV score	Scale est.
0.183		19.5%	0.006	0.006
				n
				853

†各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各組因子中某一項估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

表 9. 次生林中各因子對葉部氮濃度之 GAMs 配適結果。(模式檢驗結果可參考附錄：附圖 17)

Formula: $N \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$

Nitrogen		Estimate	Std. Error	p value
(Intercept) †		0.92	0.01	<0.001
		<i>Year</i>		
2006		—	—	—
2007		0.02	0.01	<0.010
		<i>Canopy position</i>		
<i>Vertical</i>	Top	-0.06	0.01	<0.001
	Middle	-0.02	0.01	0.066
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	0.05	0.01	<0.001
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	0.06	0.02	<0.001
	Middle × Outer	0.02	0.02	0.176
s(month)		Edf	Est.rank	F
		4.02	5.000	7.59
r^2 (adj)		Deviance explained	GCV score	Scale est.
0.164		17.4%	0.012	0.012
				n
				861

†各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各組因子中某一項估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

表 10. 老熟林中各因子對葉部鉀濃度之 GAMs 配適結果。(模式檢驗結果可參考附錄：附圖 13)

Formula: $K \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$

Potassium		Estimate	Std. Error	p value
	(Intercept) †	4.93	0.09	<0.001
	<i>Year</i>			
	2006	—	—	—
	2007	0.28	0.06	<0.001
	<i>Site (old-growth stand)</i>			
	MY	-0.42	0.06	<0.001
	M130	—	—	—
	<i>Canopy position</i>			
<i>Vertical</i>	Top	-0.59	0.11	<0.001
	Middle	-0.05	0.11	0.672
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	-0.09	0.11	0.438
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	0.22	0.16	0.167
	Middle × Outer	-0.18	0.16	0.262
s(month)	Edf	Est.rank	F	p value
	3.596	5.000	9.051	<0.001
r^2 (adj)	Deviance explained	GCV score	Scale est.	n
0.145	15.5%	0.886	0.874	853

†各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各組因子中某一項估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

表 11. 次生林中各因子對葉部鉀濃度之 GAMs 配適結果。(模式檢驗結果可參考附錄：附圖 18)

Formula: $K \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$

Potassium		Estimate	Std. Error	p value
	(Intercept) †	4.89	0.08	<0.001
	<i>Year</i>			
	2006	—	—	—
	2007	0.02	0.06	0.752
	<i>Canopy position</i>			
<i>Vertical</i>	Top	-0.76	0.10	<0.001
	Middle	-0.39	0.10	<0.001
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	-0.05	0.10	0.620
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	0.65	0.14	<0.001
	Middle × Outer	0.31	0.14	<0.050
s(month)	Edf	Est.rank	F	p value
	4.226	5.000	14.84	<0.001
r^2 (adj)	Deviance explained	GCV score	Scale est.	n
0.141	15.2%	0.749	0.739	861

†各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各組因子中某一項估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

表 12. 老熟林中各因子對葉部鈣濃度之 GAMs 配適結果。(模式檢驗結果可參考附錄：附圖 14)

Formula: $\text{Ca} \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$

Calcium		Estimate	Std. Error	p value
	(Intercept) [†]	10.19	0.22	<0.001
	<i>Year</i>			
	2006	—	—	—
	2007	-0.40	0.16	<0.050
	<i>Site (old-growth stand)</i>			
	MY	1.62	0.16	<0.001
	M130	—	—	—
	<i>Canopy position</i>			
<i>Vertical</i>	Top	0.06	0.27	0.824
	Middle	-0.05	0.27	0.863
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	-0.70	0.27	<0.050
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	-0.49	0.39	0.206
	Middle × Outer	-0.02	0.39	0.948
s(month)	Edf	Est.rank	F	p value
	0.741	1.000	3.721	0.054
r^2 (adj)	Deviance explained	GCV score	Scale est.	n
0.143	15%	5.364	5.309	853

[†]各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各組因子中某一項估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

表 13. 次生林中各因子對葉部鈣濃度之 GAMs 配適結果。(模式檢驗結果可參考附錄：附圖 19)

Formula: $\text{Ca} \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$

Calcium		Estimate	Std. Error	p value
	(Intercept) [†]	12.55	0.22	<0.001
	<i>Year</i>			
	2006	—	—	—
	2007	0.38	0.17	<0.050
	<i>Canopy position</i>			
<i>Vertical</i>	Top	0.45	0.29	0.121
	Middle	-0.09	0.29	0.760
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	-0.85	0.29	<0.010
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	-1.55	0.41	<0.010
	Middle × Outer	-0.50	0.41	0.226
s(month)	Edf	Est.rank	F	p value
	2.351e ⁻⁰⁹	1.000e ⁺⁰⁰	0.744	0.389
r^2 (adj)	Deviance explained	GCV score	Scale est.	n
0.106	11.2%	6.056	6.007	860

[†]各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各組因子中某一項估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

表 14. 老熟林中各因子對葉部鎂濃度之 GAMs 配適結果。(模式檢驗結果可參考附錄：附圖 15)

Formula: $Mg \sim as.factor(year) + site + ver * hor + s(month, k = 6, bs = "ts")$

Magnesium		Estimate	Std. Error	p value
(Intercept) †		1.66	0.03	<0.001
		<i>Year</i>		
2006		—	—	—
2007		0.01	0.02	0.728
		<i>Site</i>		
MY		-0.43	0.02	<0.001
M130		—	—	—
		<i>Canopy position</i>		
<i>Vertical</i>	Top	-0.03	0.03	0.345
	Middle	-0.02	0.03	0.519
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	-0.02	0.03	0.616
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	-0.06	0.05	0.245
	Middle × Outer	-0.03	0.05	0.583
s(month)		Edf	Est.rank	F
		3.810	5.000	4.917
r^2 (adj)		Deviance explained	GCV score	Scale est.
0.371		37.9%	0.084	0.083
				n
				853

†各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各組因子中某一項估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

表 15. 次生林中各因子對葉部鎂濃度之 GAMs 配適結果。(模式檢驗結果可參考附錄：附圖 20)

Formula: $Mg \sim as.factor(year) + site + ver * hor + s(month, k = 6, bs = "ts")$

Magnesium		Estimate	Std. Error	p value
(Intercept) †		1.62	0.03	<0.001
		<i>Year</i>		
2006		—	—	—
2007		0.08	0.02	<0.001
		<i>Canopy position</i>		
<i>Vertical</i>	Top	-0.12	0.04	<0.010
	Middle	-0.10	0.04	<0.050
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	-0.06	0.04	0.110
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	0.01	0.05	0.873
	Middle × Outer	0.04	0.05	0.462
s(month)		Edf	Est.rank	F
		3.137	5.000	2.427
r^2 (adj)		Deviance explained	GCV score	Scale est.
0.043		5.35%	0.105	0.104
				n
				860

†各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各組因子中某一項估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

4.3.2 各月分之變化趨勢

(1) 全區結果

綜合三試驗地之實測值，以變異數分析各月分之各組成元素濃度，各月間差異如表 16，配合 GAMs 對全區資料配適的結果，均顯示葉部碳、氮及鉀濃度隨時間變化具明顯的趨勢(圖 8)。由圖 8 之各元素趨勢可得知，全年中碳濃度於 3 月開始升高至 6-7 月間，7 月左右碳濃度逐漸下降至 9 月時濃度再次增高，11 月達全年碳濃度最高。葉部氮濃度在 3 月之後有微幅遞減的趨勢，於 4 月中氮濃度開始攀升，至 7 月中達葉部氮濃度的高峰，接著便隨時間再度下降。葉部鉀濃度在 1 月最高，在 1-5 月間迅速下降，5-11 月在全年之中，葉部鉀濃度均維持顯著較低且穩定之趨勢。葉部鎂濃度在 GAMs 結果中，具有 1 月濃度較高，1 月之後隨著時間遞減的趨勢，但因各月間之 95%信賴區間均包含 $y=0$ ，整體而言其逐月趨勢並不顯著，亦可由變異數分析之結果得證(表 16)。而葉部鈣濃度方面，無法由 GAMs 模式得到良好的線性關係(自由度趨近於 0)，變異數分析之結果亦顯示鈣濃度無各月間之差異。

表 16. 綜合三試驗地中各月分間各組成元素之變異數分析。

		Foliar components				
		C (%)	N (%)	K (mg/g)	Ca (mg/g)	Mg (mg/g)
Month	Jan	50.72 ± 0.08 ^b	0.99 ± 0.01 ^b	5.13 ± 0.06 ^a	11.23 ± 0.17 ^a	1.50 ± 0.02 ^a
	Mar	50.30 ± 0.08 ^c	0.99 ± 0.01 ^b	4.63 ± 0.05 ^b	11.29 ± 0.15 ^a	1.51 ± 0.02 ^a
	May	50.67 ± 0.06 ^b	0.98 ± 0.01 ^b	4.52 ± 0.05 ^b	11.36 ± 0.16 ^a	1.49 ± 0.02 ^a
	Jul	50.87 ± 0.06 ^b	1.03 ± 0.01 ^a	4.50 ± 0.07 ^b	11.11 ± 0.15 ^a	1.47 ± 0.02 ^a
	Sep	50.61 ± 0.10 ^{bc}	0.99 ± 0.01 ^b	4.57 ± 0.06 ^b	11.28 ± 0.16 ^a	1.50 ± 0.02 ^a
	Nov	51.59 ± 0.09 ^a	0.98 ± 0.01 ^b	4.49 ± 0.05 ^b	11.13 ± 0.16 ^a	1.46 ± 0.02 ^a

These values are means ± SE; values with the same letter(s) in each column are not significantly different at the 0.05 significance level (Fisher's least significant difference test).

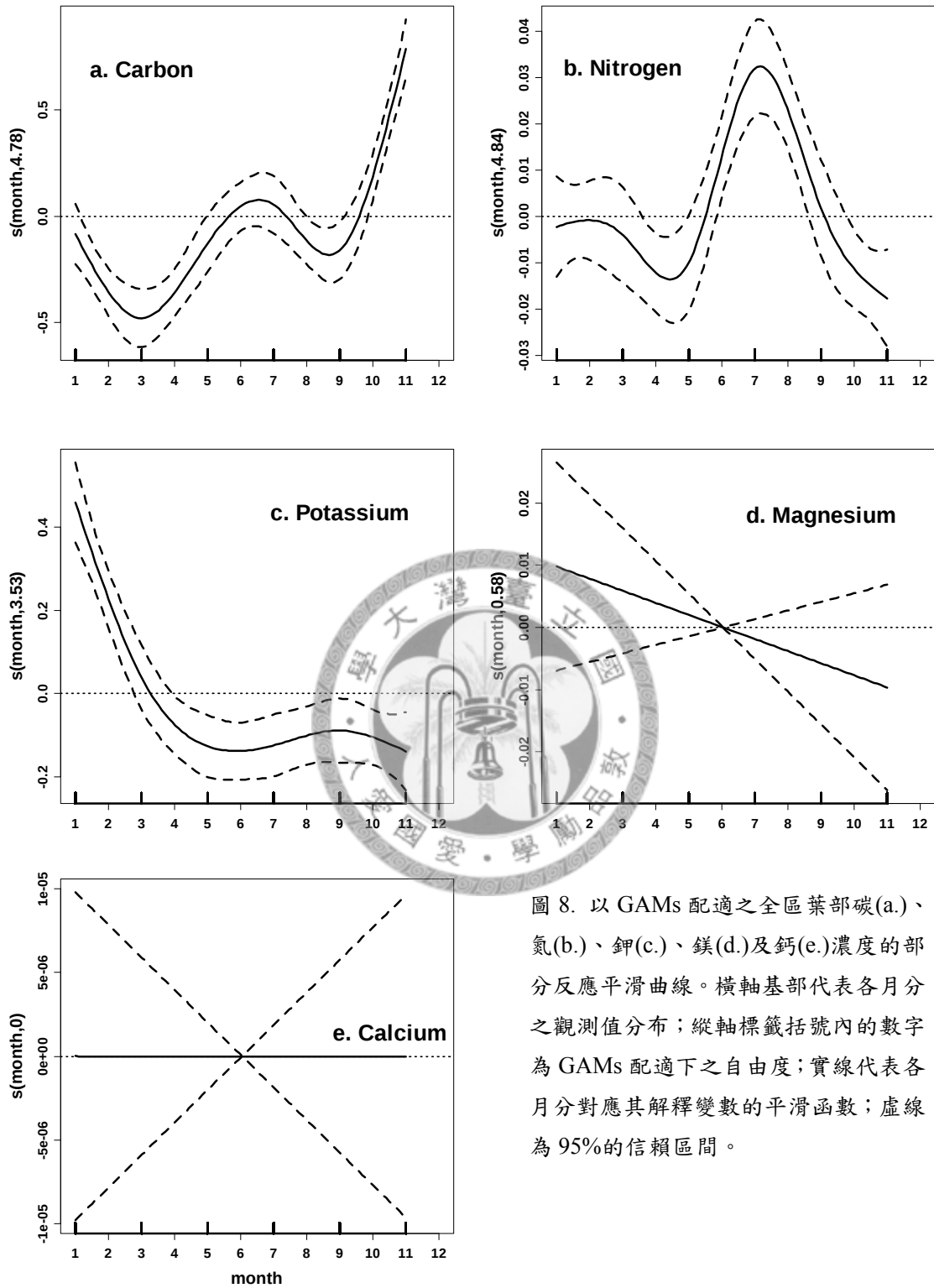


圖 8. 以 GAMs 配適之全區葉部碳(a.)、氮(b.)、鉀(c.)、鎂(d.)及鈣(e.)濃度的部分反應平滑曲線。橫軸基部代表各月分之觀測值分布；縱軸標籤括號內的數字為 GAMs 配適下之自由度；實線代表各月分對應其解釋變數的平滑函數；虛線為 95%的信賴區間。

(2) 分區結果-老熟林

綜合兩老熟林之實測值，以變異數分析各月分之各組成元素濃度，各月間差異如表 17，配合 GAMs 對分區-老熟林資料配適的結果，均顯示老熟林之葉部碳、氮、鉀及鎂濃度隨時間變化均具明顯的趨勢(圖 9)。葉部碳濃度從 3 月開始明顯遞增至 7-9 月間持平，9 月後碳濃度再次升高，至 11 月達全年碳濃度最高。葉部氮濃度於 1-3 月間隨時間遞增，3 月後明顯遞減，至 5 月氮濃度開始攀升，至 7 月達最高的葉部氮濃度，接著便隨時間再度下降至 9 月間，此時達全年最低的氮濃度。葉部鉀濃度在 1 月最高，在 1-5 月間迅速下降，5 月開始之 95%信賴區間包含 $y=0$ ，鉀濃度表現大致持平至 8 月，其後再次遞減。葉部鎂濃度於 1-3 月隨時間遞增，3 月之後隨著時間逐漸遞減，11 月為全年最低。葉部鈣濃度於各月間之 95%信賴區間均包含 $y=0$ ，整體而言其逐月趨勢並不顯著，亦可由變異數分析之結果得證(表 17)。

表 17 兩老熟林中各月分間各組成元素之變異數分析。

		Foliar components				
		C (%)	N (%)	K (mg/g)	Ca (mg/g)	Mg (mg/g)
Month	Jan	50.97 ± 0.11 ^b	1.04 ± 0.01 ^{bc}	5.08 ± 0.10 ^a	10.29 ± 0.22 ^a	1.36 ± 0.03 ^b
	Mar	50.36 ± 0.09 ^c	1.07 ± 0.01 ^{ab}	4.58 ± 0.08 ^b	10.81 ± 0.21 ^a	1.49 ± 0.03 ^a
	May	50.66 ± 0.07 ^{bc}	1.03 ± 0.01 ^c	4.46 ± 0.07 ^b	10.55 ± 0.23 ^a	1.44 ± 0.03 ^{ab}
	Jul	50.93 ± 0.07 ^b	1.08 ± 0.01 ^a	4.67 ± 0.10 ^b	10.23 ± 0.21 ^a	1.40 ± 0.03 ^{ab}
	Sep	50.92 ± 0.10 ^b	1.03 ± 0.01 ^c	4.58 ± 0.08 ^b	10.13 ± 0.19 ^a	1.39 ± 0.03 ^{ab}
	Nov	52.29 ± 0.10 ^a	1.04 ± 0.01 ^{bc}	4.38 ± 0.07 ^b	10.19 ± 0.19 ^a	1.35 ± 0.03 ^b

These values are means ± SE; values with the same letter(s) in each column are not significantly different at the 0.05 significance level (Fisher's least significant difference test).

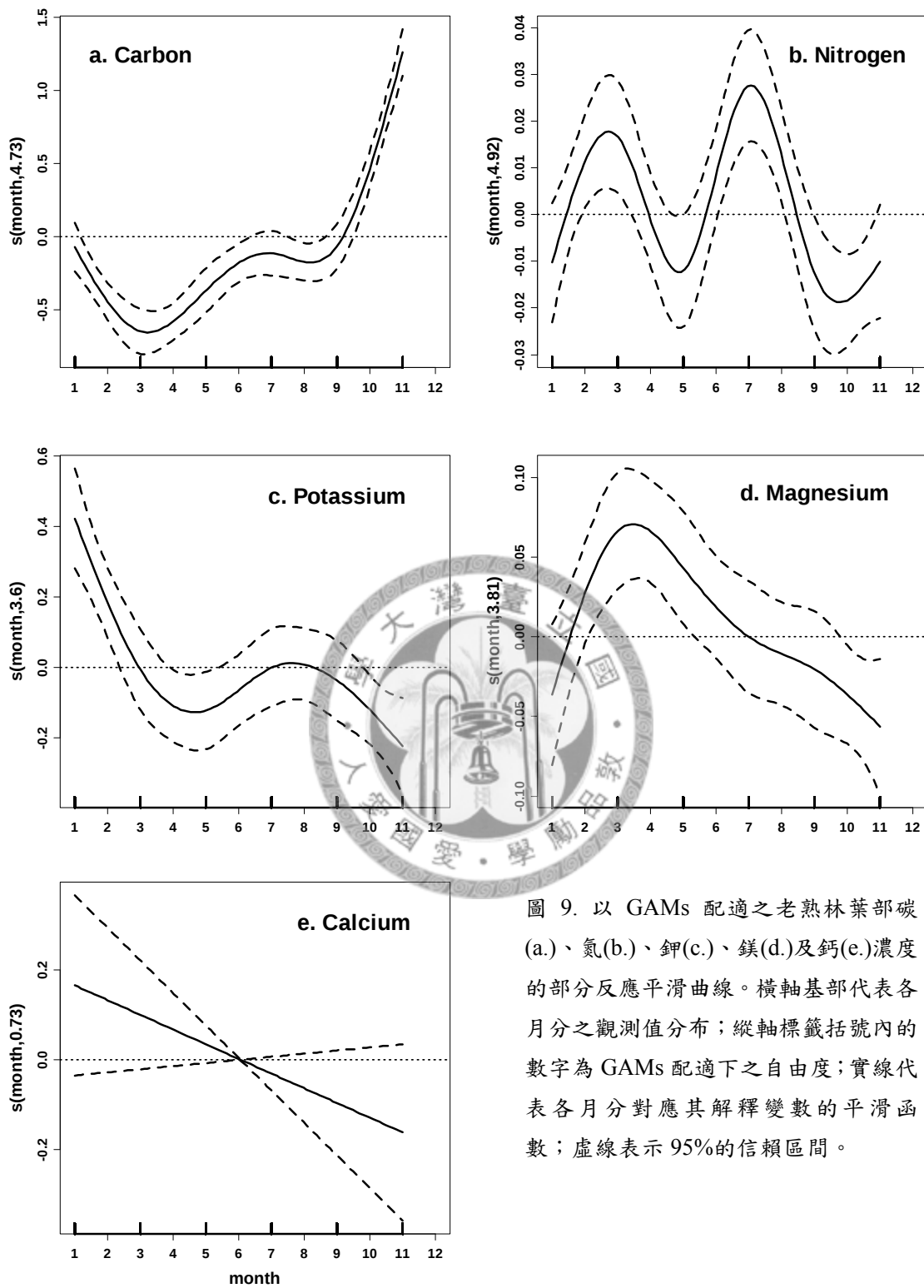


圖 9. 以 GAMs 配適之老熟林葉部碳(a.)、氮(b.)、鉀(c.)、鎂(d.)及鈣(e.)濃度的部分反應平滑曲線。橫軸基部代表各月分之觀測值分布；縱軸標籤括號內的數字為 GAMs 配適下之自由度；實線代表各月分對應其解釋變數的平滑函數；虛線表示 95%的信賴區間。

(3) 分區結果-次生林

以變異數分析次生林中各月分之各組成元素濃度，各月間差異如表 18，其顯示次生林之葉部碳、氮及鉀濃度隨時間變化具明顯的趨勢。依照 GAMs 結果則發現各月間之碳濃度 95%信賴區間近乎包含 $y=0$ ，顯示其各月間差異並不顯著(圖 10)。由於變異數分析與 GAMs 於統計方法上之差異，導致兩者分析結果並非完全一致。

由變異數分析結果發現，葉部碳濃度於各月間之趨勢與分區-老熟林之結果相似(表 17、表 18)。葉部氮濃度於 1-3 月間隨時間而遞減，3 月後攀升至 7 月且達最高的葉部氮濃度，其後便隨時間再度下降。葉部鉀濃度在 1 月最高，於 1-7 月間隨時間遞減，7 月後葉部鉀濃度微幅提高。葉部鎂濃度於各月趨勢之 95%信賴區間皆包含 $y=0$ ，故統計上各月之差異並不顯著，與變異數分析之結果一致(表 18)。而在葉部鈣濃度方面，無法由 GAMs 模式得到良好的線性關係，其自由度趨近於 0。

表 18. 次生林中各月分間各組成元素之變異數分析。

		Foliar components				
		C (%)	N (%)	K (mg/g)	Ca (mg/g)	Mg (mg/g)
Month	Jan	50.47 ± 0.12 ^{ab}	0.95 ± 0.01 ^{abc}	5.17 ± 0.08 ^a	12.13 ± 0.22 ^a	1.63 ± 0.03 ^a
	Mar	50.25 ± 0.14 ^b	0.92 ± 0.01 ^c	4.69 ± 0.07 ^b	11.76 ± 0.21 ^a	1.53 ± 0.03 ^a
	May	50.68 ± 0.09 ^{ab}	0.93 ± 0.01 ^{bc}	4.57 ± 0.06 ^{bc}	12.16 ± 0.21 ^a	1.54 ± 0.03 ^a
	Jul	50.80 ± 0.09 ^a	0.98 ± 0.01 ^a	4.34 ± 0.08 ^c	12.00 ± 0.20 ^a	1.53 ± 0.03 ^a
	Sep	50.29 ± 0.16 ^b	0.96 ± 0.01 ^{ab}	4.56 ± 0.08 ^{bc}	12.43 ± 0.23 ^a	1.61 ± 0.03 ^a
	Nov	52.89 ± 0.11 ^a	0.92 ± 0.01 ^c	4.59 ± 0.07 ^{bc}	12.06 ± 0.22 ^a	1.57 ± 0.03 ^a

These values are means ± SE; values with the same letter(s) in each column are not significantly different at the 0.05 significance level (Fisher's least significant difference test).

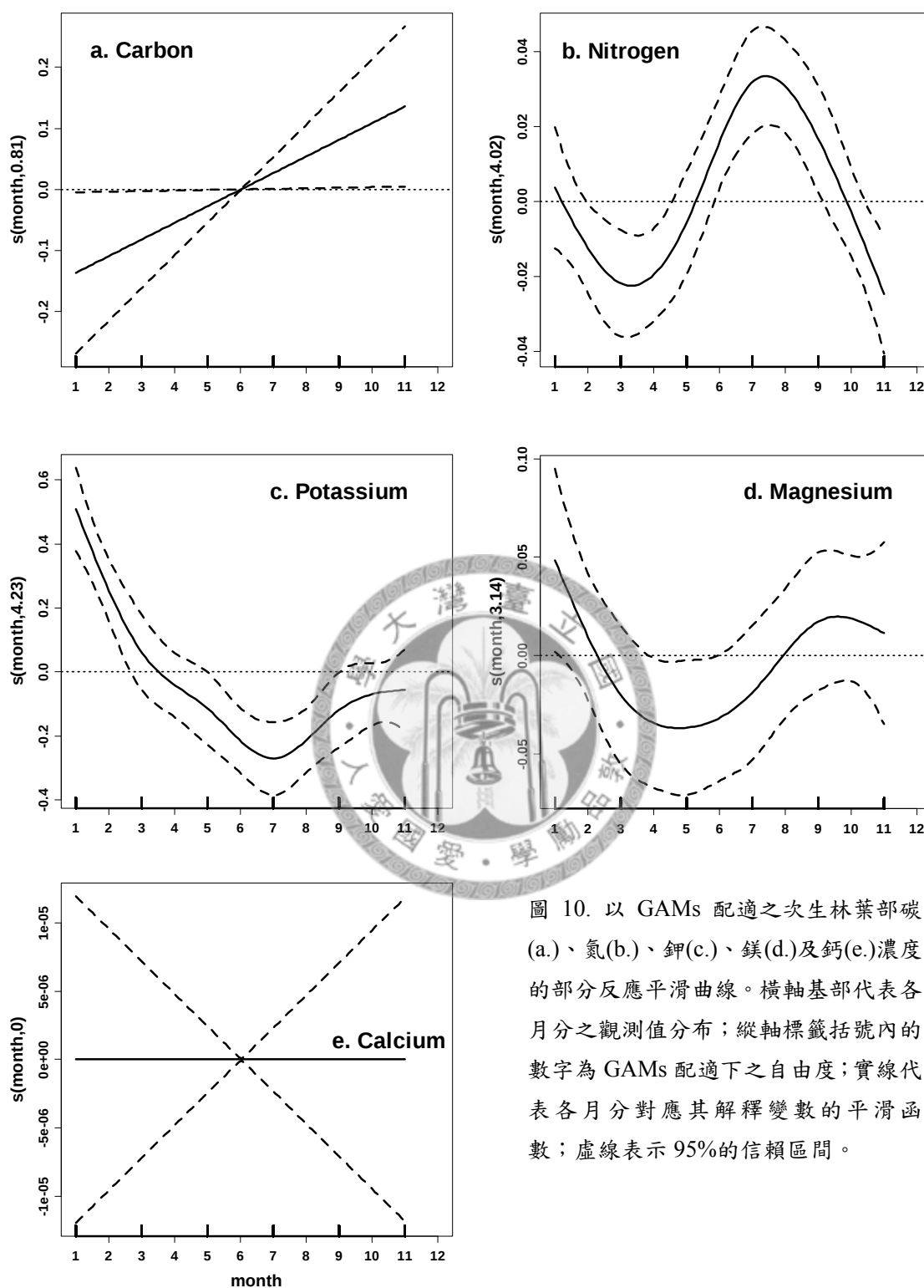


圖 10. 以 GAMs 配適之次生林葉部碳(a.)、氮(b.)、鉀(c.)、鎂(d.)及鈣(e.)濃度的部分反應平滑曲線。橫軸基部代表各月分之觀測值分布；縱軸標籤括號內的數字為 GAMs 配適下之自由度；實線代表各月分對應其解釋變數的平滑函數；虛線表示 95%的信賴區間。

4.3.3 不同試驗地間冠層各組成分濃度之比較

冠層各組成分濃度於三試驗地間均具顯著差異(表 19)。其中，葉部碳及氮濃度以 M130>MY>Y14K；葉部鉀及鎂濃度以 M130>Y14K>MY；葉部鈣濃度以 Y14K>MY>M130。

表 19. 冠層葉部各組成分於三試驗地間之濃度差異。

Site	Carbon (%)	Nitrogen (%)	Potassium (mg g ⁻¹)	Calcium (mg g ⁻¹)	Magnesium (mg g ⁻¹)
MY	50.85 ± 0.06 ^b	1.02 ± 0.00 ^b	4.41 ± 0.04 ^c	11.18 ± 0.10 ^b	1.19 ± 0.01 ^c
M130	51.19 ± 0.06 ^a	1.08 ± 0.04 ^a	4.83 ± 0.05 ^a	9.56 ± 0.12 ^c	1.62 ± 0.02 ^a
Y14K	50.56 ± 0.05 ^c	0.94 ± 0.00 ^c	4.65 ± 0.03 ^b	12.09 ± 0.09 ^a	1.57 ± 0.01 ^b

These values are means ± SE; values with the different letter(s) in each column are significantly different at the 0.05 significance level (Fisher's least significant difference test).

4.3.4 各組成分濃度於冠層空間位置之差異-分區結果

(1) 碳

老熟林(MY, M130)之冠層葉部碳濃度於垂直方向上以中層高於頂層，再高於底層；水平方向則越靠外幅碳濃度遞增，但各位置間並無顯著差異，垂直與水平方向亦無顯著的交互作用(表 6)。

次生林(Y14K)於垂直梯度上以中層顯著高於底層，頂層亦高於底層但無顯著差異；水平方向越遠離主幹其葉部碳濃度遞減，亦無顯著差異。此外，垂直與水平方向並不具顯著的交互作用(表 7)。

(2) 氮

老熟林(MY, M130)之冠層葉部氮濃度於垂直及水平方向上，隨垂直位置的高度越高、越遠離主幹之葉部氮濃度均遞減，尤以頂層顯著低於底層、外幅顯著低於內側。垂直與水平方向並不具顯著的交互作用(表 8)。

次生林(Y14K)於垂直梯度上，隨冠層垂直位置的高度越高，其葉部氮濃度遞減，且頂層顯著低於底層($p<0.001$)；水平方向上外幅顯著高於內側。次生林之空間分布在垂直與水平方向上具有顯著的交感作用，以頂層-外幅之葉部氮濃度顯著高於其他位置(表 9)。由於具有顯著的交感效應，故可忽略主效應(垂直及水平的效應)之貢獻。

(3) 鉀

老熟林(MY, M130)之冠層葉部鉀濃度分布，於垂直及水平方向上，隨垂直位置的高度越高、越遠離主幹之葉部鉀濃度均遞減，尤以頂層顯著低於底層。垂直與水平方向並不具顯著的交感作用(表 10)。

次生林(Y14K)於垂直及水平方向上，隨垂直位置的高度越高、越遠離主幹之葉部鉀濃度均遞減，以頂層及中層均顯著低於底層，且內外層差異亦顯著。次生林之空間分布在垂直與水平方向上具有顯著的交感作用，以頂層-外幅及中層-外幅之葉部鉀濃度均顯著高於其他位置(表 11)。由於具有顯著的交感效應，故可忽略主效應(垂直及水平的效應)之貢獻。

(4) 鈣

老熟林(MY, M130)之冠層葉部鈣濃度於垂直方向上以頂層最高、中層最低，彼此無顯著差異；水平方向上，外幅之葉部鈣濃度顯著低於內側。垂直與水平方向並不具顯著的交感作用(表 12)。

次生林(Y14K)於垂直方向上也以頂層最高、中層最低；水平方向上，外幅之葉部鈣濃度顯著低於內側。次生林之空間分布在垂直與水平方向上具有顯著的交感作用，以頂層-外幅之葉部鈣濃度顯著低於其他位置(表 13)。由於具有顯著的交感效應，故可忽略主效應(垂直及水平的效應)之貢獻。

(5) 鎂

老熟林(MY, M130)之冠層葉部鎂濃度於垂直及水平方向上，隨垂直位置的高度越高、越遠離主幹之葉部鎂濃度均遞減，但差異並不顯著。垂直與水平方向並不具顯著的交感作用(表 14)。

次生林(Y14K)於垂直及水平方向上，隨垂直位置的高度越高、越遠離主幹之葉部鎂濃度亦遞減，且頂層及中層均顯著低於底層。垂直與水平方向並不具顯著的交感作用(表 15)。



5. 討論 Discussion

依照本研究之結果，可知台灣扁柏冠層葉部養分受到生育地土壤肥沃度、季節以及不同的冠層空間等因子之影響，而具有不同的動態形式。

5.1 林分間養分狀態之差異及其原因

5.1.1 土壤基質部分

(1) 土壤全碳、氮 (或土壤有機質)

a. 水文活動之影響

針對過去研究對森林的描述，一般認為天然原始林在各方面均較受過人為干擾之林分健全，但本研究之土壤含氮濃度以天然原始林(MY)顯著低於受過人為干擾之林分(M130)，導致結果不符預期。由於 MY 試驗地靠近鴛鴦湖，地下水位之活動頻繁；加上夏季高頻度的降雨或颱風後的豪雨過後，經常性發生的逕流(run-off)及土壤淋洗作用因而導致此區有機質易流失。

許多研究也認為這類地表及地中之水位活動，均會對土壤有機質的留存有劇烈之影響(Hajabbasi *et al.*, 1997; Tockner *et al.*, 1999; Abbasi *et al.*, 2007)。Chen and Chiu (2000)曾將鴛鴦湖附近之原始森林，依照不同地形區分為山頂、山腰、山腳及湖邊進行調查；受到此區域高降雨量之影響，土壤水層具明顯的橫向及垂直動態，故土壤之水溶性有機碳(water soluble organic carbon; WSOC)流失度極高。本研究之 MY 與 Chen and Chiu(2000)之試驗位置相近，推測同是鄰近鴛鴦湖區域之土壤層性質類似，或有相似之地表及地中水文活動，因而導致本研究中 MY 土壤有機質顯著低於 M130。

b. 伐採擾動之影響

經伐採或土地利用變更後之林地作業(deforestation)將促使生育地中土壤養分具有較高的移動性，使土壤沖蝕效率或養分向底層滲濾(percolation)之流量大增，流失量甚至高於原來的 3 倍(Hajabbasi *et al.*, 1997)。許多研究結果證實，變更成耕作用途之林地(cultivate forest)與經砍伐林地之表土(0-30 cm)所含全氮量皆顯著低於原始林地(Hajabbasi *et al.*, 1997; Parker *et al.*, 2001; Abbasi *et al.*, 2007)。

據本研究結果，由於本試驗地之次生林分(Y14K)在 40-50 年前曾受大面積伐木作業的干擾，造成森林生物量急劇地縮減，阻斷原本由地上植物主導的養分吸收途徑；再加上棲蘭地區終年無乾季，土壤中含水量充足，更可加速硝化作用(nitrification)進行，並產生高含量的 NO_3^- ，增加氣態 N_2O 與 N_2 的釋放(Likens *et al.*, 1970; Bremner, 1997; Merino *et al.*, 1998)。綜合上述，由於不同擾動程度的影響，無論是土壤沖蝕、滲濾、抑或氣態釋出等流失途徑，均為本研究中三林分土壤全氮量差異(表 5)之可能原因。

(2) 可交換性陽離子

a. 伐採擾動之影響

森林土壤 CEC 會受過森林大規模砍伐或是變更林地為耕地之影響而降低(Hajabbasi *et al.*, 1997; Parker *et al.*, 2001; Ma *et al.*, 2007)，但本研究中，曾受大面積砍伐之 Y14K 林分，其有效性鉀、鈣、及鎂離子與土壤 CEC 皆顯著高於原始森林(MY)，推測是經砍伐後林地內日照量增加，促使土壤溫度提高而加速有機物分解的結果。

b. 林分年齡之影響

不同年齡之林分也會影響土壤可交換性陽離子之濃度，許多研究結果均顯示隨林分年齡越大，可交換性 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 及 Mg^{2+} 之濃度有降低的趨勢(Ranger *et al.*,

2002; Ma *et al.*, 2007)。土壤養分流量收支(current budget)受不同年齡之林分影響，流量收支是指土壤中的養分輸入量扣除輸出量(input-output)；輸入量來自土壤母岩風化及沉積作用的貢獻，輸出量則為生物量產生的養分固定及土壤層之淋洗作用。由 Ranger *et al.* (2002)的結果可知，幼齡林分之土壤可交換性 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 及 Mg^{2+} 流量收支均為負值；隨著林分年齡越老，其收支趨近平衡或正值。

c. 土壤母岩風化之影響

土壤中所含的鉀、鈣與鎂主要來自母岩風化。據新罕布夏州的布魯克林實驗林試驗站(Hubbard Brook Experimental Forest in New Hampshire)的估計，該生育地經風化作用而貢獻於土壤中的鉀、鈣、鎂及其他金屬離子，可高達 85-100%之年輸入量。此外，在溫帶及熱帶森林中，大氣中的乾沉降亦為鉀、鈣與鎂的主要來源：德國一處櫟木森林的乾沉降中就約有 78%與 89%的鎂(Perry, 1994)。

雖說土壤母岩風化可供給大量的金屬離子，由於風化作用須歷經較長的時間，且本研究之三個試驗地均位於棲蘭山區，即屬於同一區域性範圍，其土壤母岩之差異應極小，故此因子暫可忽略。

d. 枯落物之回饋

枯落物的來源有兩大類：地上部凋落物(aboveground litterfall)以及地下部枯落物(belowground litter)，其中，後者包含土壤層中的細根、菌根或菌根菌的繁殖體等，於大多數森林之系統內養分輸入比例也最高(Perry, 1994)。由生態系統間養分循環的角度來看，系統內(intrasystem)養分循環中許多養分元素是經由枯落物分解後進入土壤層。年輕林分之土壤養分存留較為不易，加上林分葉部枯落物量大或有機質分解效率高(Klopatek, 2002)，皆可能促成本研究中的次生林分土壤可交換性陽離子濃度高於老熟林、養分流量收支較老熟林低的結果。

三試驗地之土壤中的可交換性鉀、鈣與鎂離子之濃度均以次生林(Y14K)顯著高於原始老熟林(MY) (表 5)，此差異亦可能來自於枯落物量較多或其分解速率較高的影響。本研究中的次生林(Y14K)與原始老熟林(MY)之地理位置相距不遠，氣候條件於棲蘭山區內應無太大差異，假設兩試驗地之風化作用及地下部枯落物對土壤的養分供應無區域上的差異，則兩試驗地間土壤養分含量差異便可能來自於地上部凋落物的組成。據劉俊毅(2008)於棲蘭山區對台灣扁柏枯落物之研究結果：與本研究相同的兩試驗地中，台灣扁柏葉部枯落物乾重及其鉀、鈣與鎂的濃度，皆以次生林(Y14K)顯著高於原始老熟林(MY)，暫不論兩試驗地間的分解效率之差異，推測台灣扁柏葉部枯落物量及其養分濃度，是影響本研究中 Y14K 之土壤有效性鈣及鎂離子濃度顯著高於 MY 的主因，除此之外，亦不排除是 Y14K 之枯落物分解速率較高之貢獻。

5.1.2 冠層部分

三試驗地間，各冠層葉部氮濃度均以 M130 顯著最高於 MY (表 19)，MY 也有略高於 Y14K 之趨勢。一般而言，土壤與葉片養分間呈正相關之趨勢(Wang and Klinka, 1997)，本研究中亦證明三試驗地間葉部氮濃度的區別來自於土壤養分之差異(表 5)。由林分條件的差異視之，葉部氮濃度與林分年齡間並無相關。曾有研究指出 9-110 年生的歐洲赤松之葉部氮濃度的影響並不受林木年齡而有所差異，且即使某些研究結果顯示林木年齡對葉部養分具影響力，但仍缺生理學方面的實證支持(Turner *et al.*, 1977)，故本文中針對林分年齡與葉部氮濃度的關係並不多做詳述。

三試驗地間，各冠層葉部鉀濃度均以 M130 高於 Y14K 再高於 MY (表 16)。依照土壤性質之可交換性 K^+ 濃度在三試驗地的差異，並非完全相符(表 5)。對鉀元素而言，無論土壤環境或是植物體內之養分濃度所牽涉的因子甚廣，除了土壤與植物體間的系統內循環外，環境的因子影響亦不容忽視。鉀於植物組織內具高移動性，相較於其他二價陽離子如鈣、鎂，或與有機質鍵結的氮元素易受淋洗而流失，

土壤中的鉀離子也極易因土壤滲流而洗出(Aerts and Chapin, 2000)。眾多因子的綜合影響下，土壤與冠層葉部鉀濃度之間沒有顯著的相關性應屬合理的現象。

三試驗地間，各冠層葉部鈣濃度均以 Y14K>MY>M130，且具顯著差異(表 6)，本試驗地間冠層鈣濃度之趨勢與土壤基質之差異一致，可證實植物體內之鈣，來自生育地土壤中的有效性鈣離子含量的貢獻極大(Potočić *et al.*, 2005)。由於鈣在植物組織中不易移動的特性，使得冠層葉片中鈣的來源主要經由土壤吸收，因而有研究指出隨著林木高生長(height growth)越高，葉部鈣濃度亦高，兩者間呈高度正相關($r^2=0.857$) (Hoyle and Mader, 1964)。Wang and Klinka (1997)更指出，加拿大 British Columbia 的白雲杉(*Picea glauca*)隨著林分年齡(取樣對象包含 32-120 年生之林木)越高，林木高生長顯著遞減；以生長速率論之，隨林分年齡越大，則高生長速率越低。本研究之次生林(Y14K)林分較老熟林(M130)年輕甚多，Y14K 之高生長應顯著高於 M130，故兩者間以 Y14K 之葉部養分鈣濃度顯著較 M130 高。此外，三試驗地間，各冠層葉部鎂濃度均以 M130>Y14K>MY，且具顯著差異(表 17)，此區別與土壤機質中的有效性鎂離子濃度趨勢一致。

5.1.3 小結

三試驗地間，包含葉部碳、氮、鉀與鎂均以經整理老熟林(M130)顯著高於原始老熟林(MY)及次生林(Y14K)，唯鈣以 M130 顯著最低(表 17)。比較三試驗地的特徵(無實測數據)，M130 之林分密度明顯較 Y14K 小，林木個體間對光資源的競爭亦小；而 MY 靠近鴛鴦湖區，該鬱閉的林分內雲霧豐厚且水氣不易散去，散射光的效應使 MY 之光環境不如 M130 充分。冠層養分的多寡反映了植物的養分利用效率(nutrient-use efficiency)，其影響因子包括系統內外循環提供養分來源，以及啟動植物行光合作用的光能。亦有研究指出：如氮利用效率將隨著環境中光的有效性增加因而遞增(Hirose and Bazzaz, 1998)，由此論之，M130 相較於 MY 及

Y14K，在擁有較充足的有效光環境下，其各項冠層養分元素亦較高，唯有鈣為例，推測是受土壤機質中有效性鈣離子濃度的影響而具有相異之趨勢。

5.2 季節變化對葉部各組成分的影響

5.2.1 以氣溫判定之季節時序

本研究以門檻溫度 10°C 所判定之生長季初始的時間(4月中)以及進入休眠期的時序(10-11月)(圖 7)，此判定結果與日本學者 Miyoshi 及 Hayashida 對日本扁柏 (*Chamaecyparis obtusa*) 之研究結果相符(Koike, 1982)。曾有研究討論日本扁柏葉中所含之植物生長素(auxins) IAA (indole-3-acetic acid) 的季節變化，亦發現葉片於 4-10 月含有相對較高的 IAA (Hayashida, 1978)，與本研究之判定亦同。

實際觀察的結果，較靠近冠層外幅的部分枝條末端於 3-4 月左右展露新芽；5 月開始，較大量的鮮嫩新芽同步抽長，由此可知以門檻溫度界定與實際觀察之結果差異不大。以下各段便分別針對台灣扁柏葉部各元素於全區(合併三試驗地)以及分區(老熟林與次生林之區分)下之季節動態進行討論。

5.2.2 葉部碳濃度與季節的關係

(1) 葉片於春季的碳素累積

由本研究之全區及分區結果可知，一年之中隨季節時間變化，葉部碳濃度具有動態。大致來看，以 GAMs 配適下的全區與分區與此結果近乎一致。由於生長季初時枝芽(shoot)的抽長需要來自葉部碳累積的貢獻(Chabot and Hicks, 1982)，結構性碳水化合物在葉片發育成形過程扮演重要的角色，是本研究結果顯示生長季初葉部碳濃度隨時間而遞增之導因。利用 ^{14}C 標定追蹤的結果發現，某些針葉樹種於初春甚至綻芽前，冠層中已儲存的碳水化合物即以移轉的方式將部分碳元素運往新生組織中(Dickson, 1989)。

(2) 生長季末與休眠期前之葉部碳移轉現象

本研究中葉部碳濃度於 7-9 月時並無顯著增減之趨勢，應是來自於非結構性的碳於冠層間的移轉現象。故當葉片仍處在生長季階段，因部分碳的轉移而抑制葉部碳的累積之現象。

關於台灣扁柏之生殖週期(reproductive cycle)雖不在本研究範疇之內，但透過逐月採集其枝葉，由伴隨樣本之繁殖體狀況可大略推估其生殖發育階段。以花旗松為例，雌毬花對碳及養分的需求量遠較雄毬花高，礙於光合作用的有效性不高及受限於可行光合作用的時間較短，於雌毬花邁入成熟階段期間將透過冠層間非結構性碳的轉移而補足其發育所需的碳資源(McDowell *et al.*, 2000)。

本試驗期間，從 3-4 月起，可陸續採集到未成熟、呈嫩綠色之雌毬果(seed cones)，以及褐色之雄毬花(pollen cones)。直至 10-11 月，雄毬花多半脫離繁殖枝而出現機率降低，伴隨採集而來的雌毬果則呈現完全木質化的現象。當雌毬果隨時間逐漸發育，果鱗(scales)從綠色逐漸趨向褐色的外觀，可知其木質化程度提高；且研究期間，亦發現夏季時木質化程度明顯高於春季。由於 7-9 月間正值台灣扁柏繁殖體(reproductive organs)發育中晚時期，依據 McDowell *et al.* (2000)之論點的確可能發生葉片將可移動之碳水化合物運往繁殖體的現象，但此部分之說法，還需具備繁殖體的碳素分析資料作為佐證，才能給予明確之定論。

(3) 休眠季的碳素累積

本研究於 10 月起仍可觀察到葉部碳濃度再度遞增之趨勢。常綠樹種之葉片壽命(life span)較長，可持續進行碳的固定的時間亦長，即使邁入休眠期的葉部光合作用效率較低，但經由前人於野外之觀察，可證實某些針葉樹種，尤其生長在環境較寒冷的北方地區，其林木可於冬季、或休眠季中進行間歇性的碳固定作用，進而累積防凍的(cryoprotective)糖分，以補償葉片為了度過休眠期因呼吸作用所流失的碳，並儲存足夠之能量以供應次年初春時綻芽及枝芽抽長的需求(Schaberg *et al.*, 2000)。

5.2.3 葉部養分濃度與季節的關係

季節變化對冠層葉部養分的影響深受養分的稀釋作用、淋洗作用及再移轉作用的影響(Moorhead and McArthur, 1996)。本研究中，尤其以葉部之氮與鉀濃度之趨勢，確實反映了這些生長機制。

(1) 葉部氮濃度的季節表現

a. 初春時氮素受稀釋而濃度遞減，林分間具有差異

綜合全區之結果，葉部含氮濃度於生長季初(4-5 月)時微幅降低，過去許多文獻中均有相同結果(White, 1954; Miller, 1966; MacLean and Robertson, 1981; Chapin and Kedrowski, 1983; Hatcher, 1990; Moorhead and McArthur, 1996; Myre and Camiré, 1996; Zhang and Allen, 1996; Winborne, 2001; Xue and Luo, 2002)。此時葉部氮濃度大幅降低之現象，應為初春之新芽開始萌發時，葉片加速進行光合作用使碳化合速率上升，大量建構結構性及非結構性碳水化合物的結果，使得冠層葉部碳濃度增加(圖 8-a.)、葉片乾重增加，因此濃度相對受稀釋而下降(圖 8-b.)。

進一步觀察分區結果，發現老熟林及次生林間略有差異。老熟林同上述全區之表現，在初春明顯受養分稀釋作用的影響而葉部氮濃度先略為降低，而後大量遞增(圖 9 b.)；反觀次生林，葉片中的氮於初春時濃度並無顯著降低之趨勢，而自 4 月起直至 7 月持續遞增(圖 10 b.)。此現象並不表示次生林冠層葉片中的氮於生長季初不受稀釋作用的影響，與老熟林相異的情形可能源自於不同林分下養分吸收效率之差異。隨著初春大量建構組織，老熟林因樹高顯著高於次生林，養分吸收受限於自根部向上運輸之距離，因此短暫的初春期間，冠層養分濃度顯著降低，稀釋效應較次生林明顯許多；反觀次生林，則因建構速率遠高於稀釋效應而明顯遞增。

b. 夏季之葉部氮濃度最高

本研究結果顯示，全年中葉片在 7 月間擁有最高的氮濃度，且此現象在全區及分區的表現近乎一致(圖 8 b.、圖 9 b.、圖 10 b.)，且此時等同於台灣本島氣象上之夏季。冠層葉片中氮素的補充或削減可反映其自然生長下的生理活性(Turner *et al.*, 1977)，一般而言，年輕葉片擁有較高的生理代謝活性，當新葉建構完成時，將匯積大量的氮，其濃度因而遞增(Zhang and Allen, 1996)，因此可推測台灣扁柏之生長於夏季最為旺盛。雖季節效應於不同物種間具有差異，但不乏在松科(Pinaceae)植物之研究中發現其葉部氮濃度於夏季達最高(White, 1954; Nippert and Marshall, 2003; Finzi *et al.*, 2004)，與本研究有相似之結果。

c. 夏至秋季葉部氮濃度大幅遞減

無論全區或分區結果，葉片所含之氮於 9-11 月之濃度明顯低於其他各月。如同關於季節性碳濃度之段落所述，生長旺盛的夏季期間，碳素在冠層間具移轉之現象，且有向繁殖體移轉之可能。McDowell *et al.* (2000)亦指出繁殖體可由鄰近葉片中取得其生長發育所需之氮素，且氮於組織間的移動性更佳，而促使葉部的氮在冠層間移轉效率提升。本研究葉部氮濃度自 7 開始至 11 月間之遞減現象，推測也可能是葉片中移轉氮素以供應繁殖體的需求所致。此外，當年新生之葉片在此時期大多已建構成形成，葉部碳濃度未達最高的情況下光合作用仍持續進行，碳固定量增加導致稀釋效應提高，故葉部氮濃度相對遞減。過去亦有研究顯示，少數物種如花旗松及落羽杉，其葉部氮濃度均於仲夏(midsummer)時有顯著較低的表現(Lavender and Carmichael, 1966; Moorhead and McArthur, 1996)，似與本研究有雷同之處。

d. 休眠時期的葉部氮濃度於分區間有差異

葉片隨時間漸趨老化而凋落，經常伴隨著養分的再移轉現象，葉片凋落前將有限的養分資源轉往鮮活組織儲存，將使養分的利用更有效率(Mae, 2004)。

本研究之台灣扁柏休眠季約從 11 月至 3 月，此時老熟林與次生林的葉部氮濃度均於休眠季前期遞增、後期遞減。由劉俊毅(2008)於鄰近 MY 及 Y14K 之枯落物研究結果顯示，無論是老熟林或次生林於 10-2 月間均具有較大量之葉部枯落物，說明落葉期正值冠層發展之休眠季。由於邁入葉部生長末期，枝葉抽長之活力降低，是葉片老化及凋零的主要階段。因此，由季節時序及葉片的生理機制可推測，待凋落之枯老葉應陸續完成再移轉的作用(Ares and Gleason, 2007)，其移轉的目標可能為留存葉、主幹、或向下運輸至根部儲存(Dickson, 1989)；隨著時間落葉量逐漸增加，可採集到之枯老葉比例降低，換言之，冠層中的留存葉比例增加，故休眠期前段葉部氮濃度逐漸升高。

休眠期間，次生林之葉部氮濃度增減的反折時間點較老熟林早(圖 9 b.，圖 10 b.)，說明冠層氮的移轉效率於林分間有明顯的差異。對於針葉樹種來說，葉片中的氮並不僅限於由即將凋落之葉移轉至新葉，無論葉片之成熟程度為何，每個生長階段的針葉都可能參與此項機制(Ares and Gleason, 2007)。許多針葉樹之研究均指出氮元素的再移轉現象於秋季時相當顯著(White, 1954; Lavender and Carmichael, 1966; Chapin and Kedrowski, 1983; Hockman *et al.*, 1989; Moorhead and McArthur, 1996; Winborne, 2001; Finzi *et al.*, 2004)；此機制尤以落葉性樹種，如落葉松便是一例(Chapin and Kedrowski, 1983)。除此之外，柳杉在一年之中有兩次養分再移轉的高峰，其一為初春新葉綻芽之前，可幫助新芽綻放時就近快速取得養分；其二則發生在老葉凋落的秋季，有助於冠層養分的回饋再利用(Xue and Luo, 2002)。此類利用休眠季生長活力低時大量儲存氮素，經再移轉至新生組織等候初春綻芽之情形於常綠性針葉樹種中十分多見，此機制對於生長季間具有連續性綻芽(episodic flushing)生長特性之樹種尤其重要(Dickson, 1989)。

本研究的老熟林於 11-2 月間葉部氮濃度遞增，2 月之後隨即遞減；次生林則是先略增至 12 月而後大幅遞減。Nambiar and Fife (1987)曾發現輻射松在抽芽之際，將高達 54%的氮自成熟葉移轉至新葉芽苞。故初步推測，休眠季末期養分的

遞減趨勢可能來自於生長季綻芽前的養分再移轉的貢獻，此時發生的移轉對象為枝芽尖端芽點。兩林分間之差異，也意味著老熟林於此時之移轉效率高於次生林。

(2) 葉部鉀濃度的季節表現

無論全區或分區結果均顯示休眠季至生長季前的葉部鉀具明顯遞減之趨勢，如同葉部氮素之季節動態，冠層於此期間進行養分再移轉至新芽分生組織，以供應生長季開始對養分的大量需求。由本研究中鉀於冠層各位置隨各月分之濃度趨勢(附錄：附圖 3)顯示，兩個試驗年度均包含兩次鉀濃度下降的階段，但兩年之間發生濃度遞降的時序並不完全一致。無論全區或分區表現，2006 年與 2007 年之葉部含鉀濃度皆在 1 月到 3 月有顯著下降(表 16、表 17、表 18)，此現象應為生長季的養分稀釋效應，屬於季節影響養分濃度的第一階段，且次生林新葉建構較旺盛，故直至 6 月次生林仍稀釋後接續其遞減趨勢(圖 8)，老熟林之表現則持平(圖 9)。此林分間之差異於前人文獻中較為少見，其原因尚待進一步研究及資訊予以佐證。

棲蘭山區之降雨主要集中在 7 月到 10 月，降雨量受颱風頻率與規模的影響極大。植物體內鉀離子之移動性甚強，在森林生態系中屬於容易受淋洗而流失的養分元素。在老熟林分區結果中，葉部鉀濃度在 5 月至 11 月雖無顯著差異，但若逐一檢視該年之氣象資料，仍可發現兩年的 5-11 月，葉部鉀濃度皆有隨時間遞減之相似趨勢，且此兩年度於 5-11 月間遞減的趨勢具有時序上的差異(附錄：附圖 3)。2006 年的鉀濃度第二階段遞減趨勢發生在 5 月至 9 月，而 2007 年則於 7 月至 11 月之間。對照每月累積雨量後發現，2006 年在 5 月至 9 月有較高的降雨量，而 2007 年則為 7 月至 12 月；此外，2007 年 10 月之柯羅莎颱風(表 4)夾帶大量降雨，都是造成葉部鉀濃度於 2007 年 7 月至 11 月大幅下降的原因。許多研究也證實林木冠層中的鉀易受穿落雨(throughfall)的淋洗而流失，甚至鈣與鎂也可能受淋洗的影響(Turner and Singer, 1976; Zobel and Liu, 1979; Mclaughlin and Wimmer, 1999; Ma *et al.*, 2007)，故推測伴隨降雨後的淋洗效應是造成第二階段鉀濃度變動的主因(附錄：附圖 3)。

(3) 葉部鎂濃度的季節表現

冠層葉片中的鎂在土壤養分不缺乏的狀況下將隨春季至冬季遞增，且理想狀況下的鈣在葉片中亦有持續累積的現象(Zhang and Allen, 1996)。但本研究中，全區及分區下之次生林葉部鎂濃度並無顯著季節性趨勢(圖 8 d、圖 10 d.)，唯老熟林於 3 月達全年最高的葉部鎂濃度，而後便隨時間逐漸下降(圖 9 d.)。將兩老熟林分別在以 GAMs 配適之結果，其二者之季節趨勢均自春夏季後隨時間而遞減，且原始老熟林(MY)較經整理老熟林(M130)之遞減幅度大(附錄：附圖 21)。由兩老熟林之土壤性質可知 MY 之有效性鎂濃度顯著低於 M130，土壤環境差異如此大卻具有相同之季節動態，可見土壤基質之影響足以忽略。排除養分供給的限制，則此差異或許受限於林木生理機制，故推測因老熟林中鎂元素吸收與運輸的效率較次生林差，因而呈現如此結果。

(4) 葉部鈣濃度的季節表現

本研究之鈣濃度不具季節性趨勢(圖 8 e、圖 9 e、圖 10 e.)。有別於前人研究之結果，如紅雲杉與大冷杉的葉部鈣濃度於仲夏時期為全年最高，但缺乏對此趨勢再進一步的解釋與論述(MacLean and Robertson, 1981; Hockman *et al.*, 1989)。此外，花旗松、落葉松以及德達松之葉部鈣濃度則隨時間穩定增加(Lavender and Carmichael, 1966; Moorhead and McArthur, 1996)，一般認為，此現象是在含鈣充分的土壤環境中，葉片之蒸散流(transpiration)持續進行，促使葉部組織隨時間不斷累積鈣元素的表現(Zhang and Allen, 1996)。

5.3 冠層葉部的資源分配

5.3.1 碳的空間分布

本研究中老熟林冠層碳分布結果雖不顯著，但隨著冠層垂直位置的高度越高、越靠樹冠外幅，碳濃度均有遞增的趨勢(表 6)；而次生林中，垂直方向上樹冠

中層之葉部碳濃度雖顯著高於底層，但頂層僅略高於底層(表 7)。換言之，無論老熟林分與次生林分在冠層中葉部碳濃度無強烈的垂直梯度趨勢，可看作其並無明顯的碳分配樣式。當林木冠層具有最大之碳同化作用速率，則可獲得最大碳收穫，意同最佳之碳分配；Field (1983)所提出之最適氮分配理論亦認為最佳的碳分配，即表現出此冠層已達完整、鬱閉之發育階段。

5.3.2 葉部各養分之空間分布

由於葉片所含各養分元素的功能性不同而具有不同的分布樣式(pattern) (van den Driessche, 1974; Perry, 1994)，故以下將針對葉部各養分濃度於冠層分布之差異逐一進行討論：

(1) 氮

由三試驗地各空間位置葉部氮濃度之變化趨勢圖，可看出兩老熟林與次生林之間的分布樣式具有差異(附錄：附圖 2)。將林分年齡上有高對比(high contrast)的兩類林分個別以 GAMs 配適後，老熟林部分，趨向越往樹冠頂層及外幅，冠層氮濃度相對於較少(表 8)。本研究，老熟林的空間差異與一般對冠層養分分配的狀況較為類似。在過去的研究中，包含香脂冷杉、大冷杉、歐洲落葉松、德達松、紅雲杉等多種針葉樹種之研究結果，皆與本試驗之老熟林的結果有一致的趨勢(Madgwick, 1963; Myre and Camiré, 1996; Finzi *et al.*, 2004; Will *et al.*, 2004)。

除了光照環境外，林木的水分運輸、雲霧環境、冠層所遭受之風速以及光抑制效應(photoinhibition)等，都可能影響氮的分配。樹高會限制木本植物對水分的傳輸，位在冠層高度越高之葉片為避免因水分輸送管道凹陷而阻塞造成的氣孔傷害(cavitation)，以及為維持膨壓所耗費之能量損失，因而調降氣孔導度(stomatal conductance)，故隨著冠層高度越高，光合作用亦下降(Leal and Thomas, 2003; Koch *et al.*, 2004)。樹冠頂層之葉片由於過度暴露於強風下或受到光抑制效應的影響而較易受損傷，亦可能降低樹冠頂層葉片之光合效率及同化作用(Hollinger, 1996)。本

試驗地位在終年潮濕的棲蘭山區，多霧的環境使大氣中蘊涵充足的水分，故推測老熟林因樹高限制水分之現象似乎可藉由雲霧得以補償。

由賴宜鈴(2006)推估結果顯示，雲霧環境將使光量明顯降低。在與 MY 位置相近之試驗地所觀測到的檜木林冠層的光合作用有效光量，因雲霧影響之衰減率約 70.1%，可推測本研究之台灣扁柏所處之雲霧帶環境中，光合作用受散射光的影響較直射光大。也由於雲霧促使林內的光量均勻化，故可忽略光抑制效應之影響，但也更加突顯林分內有限之光量的重要性；再加上冠層屬於三維立體結構，樹高及葉片相互遮蔭的結果，提高光有效性與冠層位置間的相關性。光適應的結果使林木傾向於將較大量與光合作用相關之養分，分配於光有效性較差但冠幅範圍較廣的樹冠底層，當有微弱光線穿透樹冠時底層因資源分配的結果亦能進行有效的光合作用，以獲得整體冠層每日最大同化作用(van den Driessche, 1974; Brooks *et al.*, 1994; Brooks *et al.*, 1996)。

反觀次生林是相較於老熟林，較符合標準三角錐冠形結構，理論上應更貼近最適氮分配理論(Field, 1983)之結果，然而本研究之次生林，僅頂層-外幅之葉部氮濃度顯著高於其他冠層位置。以林分密度來看，本研究之次生林分密度高達 1820 trees / per ha (陳耀德，2003)；由現場觀察結果亦發現，此高密度的林分結構使林木互相緊鄰，近乎連續性的樹冠造成中、底層樹冠受遮蔭程度極高，故推測林分密度造成個體間互相遮蔽下對光的競爭特別明顯，為次生林的冠層交感作用顯著而趨向將氮分布於樹冠頂層-外幅之主因。

在自然生長的情況下，針葉樹之頂芽優勢(apical dominance)隨著林木年齡而減弱，是造成幼齡及老齡林木冠層結構差異極大的主因(Aarssen, 1995)。依照野外觀察結果，可以發現如此高對比的樹齡反映出冠層結構的不同。Ishii and McDowell (2002)曾比較德達松不同樹齡之冠層結構，研究發現 20-30 年生之幼齡林木最大徑級之側枝集中在底層樹冠，從樹冠底層越往頂層之側枝徑級漸小，且側枝為輪狀

生長形式，層次較密集；對照之下，450 年生老齡林木之最大徑級的側枝集中在中層，越往頂層及底層之側枝徑級均漸小，且側枝生長形式多為非聚集之單一原生枝幹(original branch)，加上平均冠層高度(average canopy height)較幼齡木大，樹冠整體結構較幼齡木破碎且不規則。本研究，次生林僅於樹冠頂層-外幅顯著具較高的葉部氮濃度(表 9)，且與老熟林分的養分分布樣式相差甚遠。參考上述約可推測由於老熟林(M130, MY)與次生林(Y14K)之林分年齡差異極大，顯見其冠層結構的高度對比，因而影響冠層氮素分配之機制。具體而言，M130 及 MY 屬於至少 500 年生以上的老熟林，Y14K 則屬於 40-50 年生之次生幼齡林，在演替階段上也具高度差異。老齡林木由於冠層破碎化，光線穿透率高於幼齡林木，使老齡林木枝內側葉部氮濃度受冠層遮蔽之影響較小，對植物資源分配的策略而言，將較多的氮分布於內側可以減低養分運送時能量的耗損，使分配機制較經濟且有效率(Leal and Thomas, 2003)。

承接上述老齡林與幼齡林的差異，若所推測之結果為合理，為何在實際觀測值中，原始老熟林(MY)於各垂直分層上之內側及外幅間的差異，並不如經整理老熟林(M130)明顯(附錄：附圖 2)？試比較 MY 與 M130 之林相，MY 屬於天然未受干擾之林分，植被組成相較於經枯倒木移除作業之 M130 豐富許多；就本研究兩試驗範圍內的台灣扁柏老齡木植株密度而言，MY 應略高於 M130 (無實測數據)。此外，MY 處於鴛鴦湖區附近，加上林分密度較高、林分鬱閉度較高致水氣不易消散，因此在水氣豐厚之 MY 林分中，加上多霧環境使光線散射且均勻化之影響，導致 MY 林木之冠層內側與外幅趨勢不如 M130 明顯可區別。

(2) 鉀

根據文獻搜尋之結果，部分研究指出隨著冠層垂直方向之位置越高，可接受光量越多，包含鉀在內的許多葉部養分濃度也會因而遞增(Lavender and Carmichael, 1966; Morrison, 1972; Morrison, 1974; Hockman *et al.*, 1989; Myre and Camiré, 1996;

Zhang and Allen, 1996; Winborne, 2001)，但亦有許多研究支持隨冠層垂直方向之位置越高，葉部鉀濃度隨之遞減的分布樣式(White, 1954; Will, 1957; Madgwick, 1963; Comerford, 1981; MacLean and Robertson, 1981; Richardson, 2004)。本研究，冠層葉部鉀在冠層垂直梯度上的分布樣式在老熟林與次生林間近乎相反(表 10、表 11)，可推測是林分年齡差異的影響。

葉部氮與鉀在老熟林與次生林中的分配樣式極為相似，葉部氮與鉀濃度在老熟林中皆隨冠層垂直方向之位置越高而遞減，越往樹冠外幅越低(表 8、表 10)；次生林之兩種養分濃度皆在頂層-外側的分配上具有強烈的交互作用，其濃度均顯著高於其他樹冠位置(表 9、表 11)。由結果可知此類參與光合作用的重要養分元素，如本研究之氮與鉀，在冠層的養分分配上具有一定的相關性。此外，氮與鉀在不同林分之冠層中分配的樣式一致，也符合許多文獻之結果(Madgwick, 1963; Lavender and Carmichael, 1966; Morrison, 1974; MacLean and Robertson, 1981; Zhang and Allen, 1996; Winborne, 2001)。其中 MacLean and Robertson (1981)曾針對三種不同年齡之紅雲杉林分進行冠層養分分布的探討，三種林分分別為次生林(15-yr)、未成熟林(30-yr)及成熟林(90-yr)，且氮與鉀之分布在三地間有所差異。其指出兩個較年輕的林分(次生林與未成熟林)之氮與鉀分布樣式一致，其氮與鉀之冠層分配皆隨冠層垂直方向之位置越高而遞增，反觀成熟林則隨之遞減，與本研究之結果極為相似。

(3) 鈣

a. 冠層垂直高度效應

過去針對鈣濃度於冠層空間梯度上之研究，大多針對垂直梯度做比較，以底層鈣濃度較高的結果佔多數(Will, 1957; Lavender and Carmichael, 1966; Morrison, 1972; Morrison, 1974; Zhang and Allen, 1996; Winborne, 2001)；頂層葉部鈣濃度較底層高的結果則相對較少(Hockman *et al.*, 1989; Myre and Camiré, 1996; Richardson,

2004)。本研究中老年林及次生林之樹冠，葉部鈣濃度均趨向越往外幅而顯著遞減，此外，次生林具有顯著的空間交感，頂層-外幅之葉部鈣濃度顯著低於其他空間位置(表 12，表 13)，可見得隨著冠層垂直高度越高，鈣素分配也隨之降低。由於鈣在冠層葉片間幾乎不發生移轉現象，主要是經由根部從土壤吸收，吸收後向上運輸的過程須抵抗萬有引力的反向作用，樹高的牽制便使冠層鈣分配比可移動性元素較為耗能且耗時。除此之外，Zhang and Allen (1996)曾指出德達松的針葉纖維束乾重(fascicle dry weight)隨冠層垂直位置的高度越高而遞增，因此促使頂層的鈣與鎂元素受到稀釋而濃度較底層低，對本研究的結果而言亦屬合理之推測。

b. 冠層空間與葉齡之影響

許多葉部生長所需之養分與葉片年齡具有相關，氮、磷及鉀等可移動性元素之濃度會隨葉齡越大，伴隨著養分再轉移作用使葉部養分濃度遞減；鈣濃度則因其不可移動性隨葉齡而不斷累積，生長點及幼葉中較缺乏鈣的現象也因此特別顯著(Potočić *et al.*, 2005)。林木之樹冠外幅或頂層屬於新芽活動旺盛之處，相對而言，越接近頂層之葉片具有較高比例之當年生葉片，越底層則以老葉比例較高(Hoyle and Mader, 1964)。本研究雖無數據可證實台灣扁柏冠層空間梯度上新葉及老葉的比例差異，僅能推測由於無法避免採集之樣本中各小葉葉齡不一致的情形，加上老熟林之外幅及次生林之頂層-外幅之新葉比例較高，促使該位置之葉部鈣濃度最低。

c. 林分年齡之影響

如同葉部氮濃度與空間梯度的相關討論中所提及：不同齡級的針葉樹種，其林木樹冠結構有明顯的差別。由此可之，冠層的發育情形通常可反應林分之年齡，故此段著重在樹冠之結構方面。

經觀察發現本研究中之幼齡木(次生林)仍具頂芽優勢，樹冠明顯呈三角錐型，相對於老熟林則呈破碎化且不規則的冠型。次生林在頂芽優勢的促進下，其頂層-

外幅之葉片於生長季時期可能具有更顯著、更高比例的新芽與新葉，因此葉部鈣濃度累積量也顯著較低，加上頂層光合作用速率因高比例新葉而提升，使稀釋效應較為明顯。故本研究中老年林於頂層-外幅的葉部鈣濃度，並不如次生林具有顯著較高的交感效應(表 12，表 13)。

(4) 鎂

a. 冠頂之養分稀釋效應較強

老熟林之冠層鎂分布樣式雖無顯著性差異，但趨向頂層與外幅之葉部濃度均有遞減之分配樣式；次生林與老熟林之趨勢一致，且樹冠頂層與中層之葉部鎂濃度顯著低於底層(表 14，表 15)，前人研究中，僅少數結果與此分布情況相近(Madgwick, 1963; Zhang and Allen, 1996)。如上述對鈣的討論，由於頂層針葉纖維束乾重隨冠層垂直位置的高度越高而遞增，使鎂也可能受到稀釋而濃度降低(Zhang and Allen, 1996)。

b. 冠層空間與葉齡之影響

本研究結果發現，鎂之趨勢與鈣類似，以元素之功能性來看，兩者皆為建構性元素，但鎂之移動性較鈣佳，故在植物生長過程中，透過老葉與新葉間的再移轉作用，鎂濃度隨葉齡變化之差異也較小(Madgwick, 1963; Morrison, 1972; Morrison, 1974; van den Driessche, 1974; Hockman *et al.*, 1989)，因此本研究中，無法區分葉齡的採樣方法下，冠層葉部鎂濃度之內外差異並不若鈣顯著，屬合理之現象。

c. 林分間的差異

鎂為葉綠素分子的核心構造，其目的為葉片的建構；氮則是牽涉羧化反應，直接參與光合作用有關的酵素活動(Perry, 1994)，可見鎂和氮均與光合作用極為密切。本研究中老年林之葉部氮與鎂濃度皆隨冠層垂直位置的高度越高而遞減，之所以具相似的分配樣式，或許便是由於此兩者均與光合機制密不可分所致。

然而次生林中氮與鎂之分配樣式卻不像老熟林的關係如此一致。如葉部氮元素在冠層空間分配之討論：由於次生林具有較高的林分密度以及高遮蔽性，個體間對光的競爭劇烈，葉部氮濃度在長時間的光適應下為達到每日最大同化作用，因此於頂層-外幅表現出顯著較高的氮分配，反觀次生林之葉部鎂濃度卻是隨冠層垂直位置的高度越高而遞減。由於鎂在葉片組織中的移動性並不如氮高，可能導致鎂於組織間對光適應機制的調控並不如氮迅速且有效；且次生林林分密度大(受遮蔽度較高)，其樹冠底層之葉片量雖因光的競爭劇烈而稍有減少，但仍有葉片持續生長，換言之，樹冠底層可接收的光量雖少(光合作用效率低落)，但對於鎂元素仍有基本的需求量。故次生林在以上各種複雜因子的作用下，包含養分的可移動能力、光適應的調節能力和高林分密度增加樹冠底層受遮蔭度等，均是導致次生林中鎂與氮於冠層分配的相關性降低的可能原因。

5.3.3 葉部養分於冠層位置之相關研究與比較

本文最後摘錄本研究中葉部養分在不同冠層位置的結果，並統整相關研究一併呈現於表 20，希望有助於未來冠層養分相關研究之搜尋。

表 20. 比較本研究與前人研究中冠層養分分布之結果。冠層空間分布的趨勢是針對老熟林 (old-growth stand) 與次生林 (regenerated stand) 分別進行討論。本表之前人研究文獻代號 (No.) 請參考表下所示。

Nutrient		Results reported in other studies [†]	
Results of current study		Similar	Different
<i>Trend of canopy positions (in old-growth stands)</i>			
Nitrogen	Bot > Top & In > Out	3,10,16,17,18	②,4,⑤,6,7,8,⑨,11,12,13,14,15
Potassium	Bot > Top & In > Out	1,2,3,7,8,17	4,5,6,9,10,11,13
Calcium	In > Out	none	2,4,5,6,11,13 (Bot > Top) 9,10,17 (Top > Bot)
Magnesium	Bot > Top & In > Out	3,11	②,4,⑤,6,9,10,⑬,17
<i>Trends of canopy positions (in regenerated stand)</i>			
Nitrogen	Maximum in Top-Out	4,6,7,8,11,12,13,14,15	②,3,⑤,⑨,10,16,17,18
Potassium	Maximum in Top-Out and Mid-Out	4,5,6,8,9,10,11,13	1,2,3,7,17
Calcium	In > Out & Minimum in Top-Out	none	2,4,5,6,11,13 (Bot > Top) 9,10,17 (Top > Bot)
Magnesium	Bot > Top & In > Out	3,11	②,4,⑤,6,9,10,⑬,17

[†] Numbers refer to species and investigators listed in the second part of this table.

• **Definition of abbreviations:**

Mid: foliage of middle layer of a canopy; Bot: foliage of bottom layer of a canopy;

Out: foliage of outer layer of a canopy; In: foliage of inner layer of a canopy

- The number inside the circle “○” refers to non-significant trend reported in the study.

No.	Species	Investigators
1.	<i>Pinus resinosa</i> & <i>Pinus strobus</i>	White (1954)
2.	<i>Pinus radiata</i>	Will (1957)
3.	<i>Pinus resinosa</i>	Madgwick (1963)
4.	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Lavender and Carmichael (1966)
5.	<i>Pinus banksiana</i>	Morrison (1972)
6.	<i>Abies balsamea</i>	Morrison (1974)
7.	<i>Pinus resinosa</i>	Comerford (1981)
8.	<i>Pinus rubens</i>	MacLean and Robertson (1981)
9.	<i>Abies fraseri</i>	Hockman <i>et al.</i> (1989)
10.	<i>Larix decidua</i>	Myre and Camiré (1996)
11.	<i>Pinus taeda</i>	Zhang and Allen (1996)
12.	<i>Pinus contorta</i> ssp. <i>latifolia</i>	Schoettle and Smith (1998)
13.	<i>Pinus taeda</i>	Winborne (2001)
14.	<i>Pinus densiflora</i>	Han <i>et al.</i> (2003)
15.	<i>Abies grandis</i> & <i>Pseudotsuga menziesii</i> var. <i>glauca</i>	Nippert and Marshall (2003)
16.	<i>Pinus taeda</i>	Finzi <i>et al.</i> (2004)
17.	<i>Picea rubens</i> & <i>Abies balsamea</i>	Richardson (2004)
18.	<i>Pinus taeda</i> & <i>Pinus Elliottii</i>	Will <i>et al.</i> (2004)

6. 結論 Conclusions

6.1 土壤與冠層養分於林分間之差異

土壤部分：曾受過大面積砍伐之次生林分，以及因鄰近湖區而地表與地中水文活動活躍之原始老熟林，此兩者之土壤有機質均易流失，因而明顯低於經枯倒木整理之老熟林分。此外，次生林中土壤有效性鉀、鎂及鈣離子濃度顯著較老熟林高，應是其枯落物量較高以及枯落物濃度較高所致。

冠層部分：三試驗地之葉部氮、鈣及鎂濃度具顯著差異，且深受土壤基本性質之影響。

6.2 時間性之葉部元素動態

葉部的碳自 3-4 月起隨生長漸趨旺盛，因葉片組織中結構性碳水化合物的增加因而濃度提升；7-9 月間因冠層間的非結構性碳具有再移轉之現象(可能的移轉對象為繁殖體)而無濃度增減之趨勢；生長季末 10-11 月間因大量合成非結構性碳水化合物，為補足度過休眠季之能量需求，故葉部碳濃度仍持續遞增。

葉部的氮於生長季前及生長季初綻芽期間均受稀釋作用影響因而濃度遞減。7 月為葉部氮濃度之高峰，此後發生冠層之氮移轉趨勢與碳相似，且移轉效率較高促使趨勢明顯下降。休眠季末期老熟林與次生林大致趨勢一致，唯獨老熟林葉部氮濃度開始遞減之時序較晚，可知老熟林在生長季前養分再移轉予枝芽尖端新生組織之效率較次生林高。

葉部的鉀於生長季前因養分再移轉而有明顯遞減之趨勢。生長季自 4 至 7 月仍受養分稀釋作用之影響而使老熟林表現持平，而次生林則呈遞減趨勢，顯見次生林受稀釋效應較劇烈，應為新葉生長速率較高的結果。7 至 11 月正值棲蘭山區的颱風季節，由 2006 及 2007 年因颱風導致較高雨量的時序差異，葉部鉀濃度之原始值遞減的時序亦因此而異，可見冠層的鉀確實受降雨淋洗之影響。

葉部的鎂於次生林中沒有明顯之季節性變化，而老熟林卻自生長季後隨時間遞減，有別於一般研究認為之趨勢；土壤性質中有效性鎂濃度差異顯著之兩老熟林表現一致，更突顯老熟林對鎂元素之吸收與運輸效率較差，故顯見老熟林冠層鎂元素較次生林不足之現象。此外，葉部的鈣於各林分中均無季節性之表現。

6.3 空間性之葉部元素動態

老熟林與次生林於冠層碳的分配並無明顯的樣式，說明棲蘭山區之台灣扁柏老熟林及次生林之冠層均已達最適碳分配，意即最大的冠層生產量。

老熟林與次生林之冠層氮分布樣式有明顯的區別。光適應下的老熟林，將分配較高之氮於受遮蔭程度較高的樹冠底層與靠近主幹之樹幹內側；反之，次生林因林分密度相對較高，個體間光競爭力較強，故其中、底層之葉部氮濃度顯著低於頂層，反映出次生林分對光環境具有個體間的競爭效應，為維持良好的生長，將分配較多的氮於有效光量最高之樹冠頂層-外幅。

冠層的鉀於老熟林與次生林之分配樣式與氮近乎一致，可推知此類參與光合作用的重要養分元素，如本研究之氮與鉀，在冠層的養分分配上具有一定的相關性。

本研究中老年林分及次生林皆受冠層中不同齡級葉片之分布比例之影響，葉部鈣與鎂之濃度皆以樹冠內側高於外幅，且兩種林分具有相似之分布樣式。鎂之趨勢並不如鈣顯著。按照過去的研究結果，冠層之鈣與鎂元素皆會隨葉齡增加而累積，唯鎂在葉部組織內的移動性較佳，故老葉中僅鈣會不斷地累積，而老葉中的鎂則會進行再移轉作用，這也說明了透過鎂在老葉中的再移轉作用，促使樹冠內外層鎂濃度之差異較小。此外，老熟林與次生林之葉部鎂元素受頂層年輕葉片比例較高之影響，促使其稀釋效應較強烈，故垂直方向均以底層之鎂濃度高於頂層。

7. 引用文獻 Literatures Cited

- 王震哲 (2000) 棲蘭山檜木林區植物資源調查研究 國立台灣師範大學生物系。
- 李素華 (1995) 世界檜木類。郭寶章編。中華林業叢書 956 號。台灣貴重針葉五木。
中華林學會。台北。第 3-13 頁。
- 林進龍 (2007) 棲蘭山檜木林冠層下檜木栽植苗之生長表現。國立宜蘭大學自然資源學系碩士論文 79 頁。
- 柯勇 (2002) 植物生理學。藝軒圖書出版社。台北市。
- 柳楷 (1975) 台灣檜木林之生態。台灣林業 1(13): 24-27。
- 洪富文、馬復京、游漢明、許原瑞、張乃航 (2000) 台灣原生檜木林面積的估算與其對保育的意涵。中華林學季刊 33: 143-153。
- 曹立松 (2007) 應用廣義加法模式建構六種台灣針葉樹物種分布範圍與氣候因子之關係。國立台灣大學森林環境暨資源學系碩士論文 70 頁。
- 郭寶章 (1995) 檜木類之生育地。郭寶章編。中華林業叢書 956 號。台灣貴重針葉五木。中華林學會。台北。第 14-18 頁。
- 陳冠瑋 (2000) 台灣杉營養芽生長之物候學。國立台灣大學森林學研究所碩士論文 92 頁。
- 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 114 頁。
- 彭令豐 (1988) 棲蘭山檜木天然下種更新造林之實施及現況。現代育林 3: 20-23。
- 程膺 (1999) 棲蘭山區樹木年輪和氣候關係之研究。國立東華大學自然資源管理研究所碩士論文 76 頁。
- 黃進和 (1995) 森林開發處之檜木林分布與經營。郭寶章編。中華林業叢書 956 號。台灣貴重針葉五木。中華林學會。台北。第 181-198 頁。

劉俊毅 (2008) 棲蘭山區台灣扁柏老熟林及次生林枯落物養分動態。國立台灣大學森林學研究所碩士論文 68 頁。

賴宜鈴 (2006) 光環境對台灣棲蘭山區亞熱帶雲霧林內兩種檜木小苗生長與建立之影響。國立台灣大學森林學研究所博士論文 128 頁。

Aarssen, L. W. 1995. Hypotheses for the evolution of apical dominance in plants: implications for the interpretation of overcompensation. *Oikos* **74**: 149-156.

Abbasi, M. K., M. Zafar, and S. R. Khan. 2007. Influence of different land-cover types on the changes of selected soil properties in the mountain region of Rawalakot Azad Jammu and Kashmir. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **78**: 97-110.

Aerts, R. and F. S. Chapin III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* **30**: 1-67.

Ares, A. and S. M. Gleason. 2007. Foliar nutrient resorption in tree species. Pages 1-32 in *New Research on Forest Ecology*. Nova Science Publishers, Inc., New York.

Bremner, J. M. 1997. Sources of nitrous oxide in soils. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* **49**: 7-16.

Brooks, J. R., T. M. Hinckley, and D. G. Sprugel. 1994. Acclimation responses of mature *Abies amabilis* sun foliage to shading. *Oecologia* **100**: 316-324.

Brooks, J. R., D. G. Sprugel, and T. M. Hinckley. 1996. The effects of light acclimation during and after foliage expansion on photosynthesis of *Abies amabilis* within the canopy. *Oecologia* **107**: 21-32.

Cannell, M. G. R. and R. I. Smith. 1983. Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of Applied Ecology* **20**: 951-963.

Chabot, B. F. and D. J. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annals Reviews of Ecology and Systematics* **13**: 229-259.

- Chang, N.-H., Y.-R. Hsui, F.-W. Horng, H.-M. Yu, and F.-C. Ma. 2001. Natural seeding and seedling occurrence in the *Chamaecyparis* forest at Chilan Mt. area. Taiwan Journal of Forest Science **16**: 321-326.
- Chang, S.-C., C.-P. Wang, C.-M. Feng, R. Rees, U. Hell, and E. Matzner. 2007. Soil fluxes of mineral elements and dissolved organic matter following manipulation of leaf litter input in a Taiwan *Chamaecyparis* forest. Forest Ecology and Management **242**: 133-141.
- Chapin III, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. Annual Review of Ecology and Systematics **11**: 233-260.
- Chapin III, F. S. and R. A. Kedrowski. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. Ecology **64**: 376-391.
- Chen, J.-S. and C.-Y. Chiu. 2000. Effect of topography on the composition of soil organic substance in a perhumid sub-tropical montane forest ecosystem in Taiwan. Geoderma **96**: 19-30.
- Chiu, C.-Y., S. Y. Lai, Y. M. Lin, and H. C. Chiang. 1999. Distribution of the radionuclide ¹³⁷Cs in the soils of a wet mountainous forest in Taiwan. Applied Radiation and Isotopes **50**: 1097-1103.
- Comerford, N. B. 1981. Distributional gradients and variability of macroelement concentrations in the crown of plantation-grown *Pinus resinosa* (Ait.). Plant and Soil **63**: 345-353.
- Dickson, R. E. 1989. Carbon and nitrogen allocation in trees. Pages 631-647 in Annales des Sciences Forestieres (France), Forest Tree Physiology. Elsevier, Nancy (France).
- Eaton, J. S., G. E. Likens, and F. H. Bormann. 1973. Throughfall and atemflow chemistry in a northern hardwood forest. The Journal of Ecology **61**: 495-508.

- Field, C. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* **56**: 341-347.
- Field, C. and H. A. Mooney. 1986. The Photosynthesis-Nitrogen Relationship in Wild Plants. Cambridge University Press.
- Finzi, A. C., E. H. Delucia, and W. H. Schlesinger. 2004. Canopy N and P dynamics of a southeastern US pine forest under elevated CO₂. *Biogeochemistry* **69**: 363-378.
- Fjeld, T. 1992. Effects of temperature and irradiance level on carbohydrate content and keeping quality of Christmas begonia (*Begonia* × *cheimanthus* Everett). *Scientia Horticulturae* **50**: 219-228.
- Franklin, O. and G. I. Ågren. 2002. Leaf senescence and resorption as mechanisms of maximizing photosynthetic production during canopy development at N limitation. *Functional Ecology* **16**: 727-733.
- Fuchigami, L. H. and M. Wisniewski. 1997. Quantifying bud dormancy: physiological approaches. *HortScience* **32**: 618-623.
- Hajabbasi, M. A., A. Jalalian, and H. R. Karimzadeh. 1997. Deforestation effects on soil physical and chemical properties, Lordegan, Iran. *Plant and Soil* **190**: 301-308.
- Han, Q., T. Kawasaki, S. Katahata, Y. Mukai, and Y. Chiba. 2003. Horizontal and vertical variations in photosynthetic capacity in a *Pinus densiflora* crown in relation to leaf nitrogen allocation and acclimation to irradiance. *Tree Physiology* **23**: 851-857.
- Hatcher, P. E. 1990. Seasonal and age-related variation in the needle quality of five conifer species. *Oecologia* **85**: 200-212.
- Hayashida, Y. 1978. Seasonal changes in growth substance in the leaves of *Chamaecyparis obtusa* ENDL. *Journal of Japanese Forestry Society* **60**: 67-70.
- Hikosaka, K. 2005. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Annals of Botany* **95**: 521-533.

- Hikosaka, K., I. Terashima, and S. Katoh. 1994. Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the distribution of nitrogen among leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. *Oecologia* **97**: 451-457.
- Hirose, T. and F. A. Bazzaz. 1998. Trade-off between light and nitrogen-use efficiency in canopy photosynthesis. *Annals of Botany* **82**: 195-202.
- Hirose, T. and M. J. A. Werger. 1987. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia* **72**: 520-526.
- Hoch, G., A. Richter, and C. Körner. 2003. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. *Plant, Cell and Environment* **26**: 1067-1081.
- Hockman, J. N., J. A. Burger, and D. W. Smith. 1989. Spatial and temporal variability of foliar nutrient levels in fraser fir christmas trees. *Forest Science* **35**: 632-639.
- Hollinger, D. Y. 1996. Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy. *Tree Physiology* **16**: 627-634.
- Horner, J. D., J. R. Gosz, and R. G. Cates. 1988. The role of carbon-based plant secondary metabolites in decomposition in terrestrial ecosystems. *The American Naturalist* **132**: 869-883.
- Hoyle, M. C. and D. L. Mader. 1964. Relationships of foliar nutrients to growth of red pine in western Massachusetts. *Forest Science* **10**: 337-347.
- Hsu, H.-W., S.-R. Kuo, N.-J. Chung, and Y.-C. Liang. 2002. Phenology of growth and development of strobili of *Taiwania cryptomerioides* Hay. *Taiwan Journal of Forest Science* **17**: 241-255.
- Huang, T.-C. 1994. *Flora of Taiwan*. 2nd edition.

- Inagaki, Y., A. Sakai, S. Kuramoto, E. Kodani, T. Yamada, and T. Kawasaki. 2007. Inter-annual variations of leaf-fall phenology and leaf-litter nitrogen concentration in a hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa* Endlicher) stand. Ecological Research. DOI: 10.1007/s11284-008-0461-9
- Ishii, H. and N. McDowell. 2002. Age-related development of crown structure in coastal Douglas-fir trees. Forest Ecology and Management **169**: 257-270.
- Jagels, R., M. Jiang, S. Marden, and J. Carlisle. 2002. Red spruce canopy response to acid fog exposure. Atmospheric Research **64**: 169-178.
- Kalra, Y. P. and D. G. Maynard. 1991. Methods Manual for Forest Soil and Plant Analysis. Forestry Canada, Northwest Region, Northern Forestry Centre.
- Kao, W.-Y., Y.-S. Chiu, and W. H. Chen. 2000. Vertical profiles of CO₂ cocentration and $\delta^{13}\text{C}$ values in a subalpine forest of Taiwan. Botanical Bulletin of Academia Sinica **41**: 213-218.
- Kao, W.-Y., C.-S. Lu, and T.-C. Chang. 2004. Foliar nutrient dynamics of five dominant plant species in Yuanyang Lake Nature Preserve, Taiwan. Taiwania **49**: 49-56.
- Klopatek, J. M. 2002. Belowground carbon pools and processes in different age stands of Douglas-fir. Tree Physiology **22**: 197-204.
- Koch, G. W., S. C. Sillett, G. M. Jennings, and S. D. Davis. 2004. The limits to tree height. Nature **428**: 851-854.
- Koike, T. 1982. The formation of new leaves on seedlings of *Chamaecyparis obtusa* S. et Z. treated photoperiodically from summer to winter. Journal of the Japanese Forestry Society **64**: 275-279.
- Kull, O. and B. Kruijt. 1999. Acclimation of photosynthesis to light: a mechanistic approach. Functional Ecology **13**: 24-36.

- Kull, O. and Ü. Niinemets. 1998. Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. *Functional Ecology* **12**: 472-479.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. 3rd edition.
- Larcher, W., editor. 2003. *Environmental influences on growth and development*. 4th edition. Springer-Verlag, Berlin.
- Lavender, D. P. and R. L. Carmichael. 1966. Effect of three variables on mineral concentrations in Douglas-fir needles. *Forest Science* **12**: 441-446.
- Leal, D. B. and S. C. Thomas. 2003. Vertical gradients and tree-to-tree variation in shoot morphology and foliar nitrogen in an old-growth *Pinus strobus* stand. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 1304-1314.
- Likens, G. E., F. H. Bormann, N. M. Johnson, D. W. Fisher, and R. S. Pierce. 1970. Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem. *Ecological Monographs* **40**: 23-47.
- Ma, X., K. V. Heal, A. Liu, and P. G. Jarvis. 2007. Nutrient cycling and distribution in different-aged plantations of Chinese fir in southern China. *Forest Ecology and Management* **243**: 61-74.
- MacLean, K. S. and R. G. Robertson. 1981. Variation in the major element content of red spruce foliage with season, crown position, tree and tissue age. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* **12**: 39-49.
- Madgwick, H. A. I. 1963. Variations in the chemical composition of red pine (*Pinus resinosa* Ait) leaves: a comparison of well-grown and poorly grown trees. *Plant and Soil* **21**: 70-80.
- Mae, T. 2004. Leaf Senescence and nitrogen metabolism. *in* L. D. Noodén, editor. *Plant Cell Death Processes*. Academic Press, London.

- McDowell, S. C. L., N. G. McDowell, J. D. Marshall, and K. Hultine. 2000. Carbon and nitrogen allocation to male and female reproduction in Rocky Mountain Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*, Pinaceae). *American Journal of Botany* **87**: 539-546.
- Mclaughlin, S. B. and R. Wimmer. 1999. Calcium physiology and terrestrial ecosystem processes. *New Phytologist* **142**: 373-417.
- Merino, A., J. M. Edeso, M.-J. González, and P. Marauri. 1998. Soil properties in a hilly area following different harvesting management practices. *Forest Ecology and Management* **103**: 235-246.
- Miller, W. F. 1966. Annual changes in foliar nitrogen, phosphorus, and potassium levels of loblolly pine (*Pinus Taeda* L.) with sites, and weather factors. *Plant and Soil* **24**: 369-378.
- Mooney, H. A. and S. L. Gulmon. 1982. Constraints on leaf structure and function in relation to herbivory. *BioScience* 32: 198-206.
- Moore, P. D. and S. B. Chapman. 1986. *Methods in Plant Ecology*. 2nd edition. Blackwell Scientific, Oxford.
- Moorhead, K. K. and J. V. McArthur. 1996. Spatial and temporal patterns of nutrient concentrations in foliage of riparian species. *American Midland Naturalist* **136**: 29-41.
- Morrison, I. K. 1972. Variation with crown position and leaf age in content of seven elements in leaves of *Pinus banksiana* Lamb. *Canadian Journal of Forest Research* **2**: 89-94.
- Morrison, I. K. 1974. Within-tree variation in mineral content of leaves of young balsam fir. *Forest Science* **20**: 276-278.

- Myre, R. and C. Camiré. 1996. The effect of crown position and date of sampling on biomass, nutrient concentrations and contents of needles and shoots in European larch. *Trees* **10**: 339-350.
- Nambiar, E. K. S. and D. N. Fife. 1987. Growth and nutrient retranslocation in needles of radiata pine in relation to nitrogen supply. *Annals of Botany* **60**: 147-156.
- Niinemets, Ü. 1997. Energy requirement for foliage construction depends in tree size in young *Picea abies* trees. *Trees* **11**: 420-431.
- Niinemets, Ü. 2007. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant, Cell and Environment* **30**: 1052-1071.
- Nippert, J. B. and J. D. Marshall. 2003. Sources of variation in ecophysiological parameters in Douglas-fir and grand fir canopies. *Tree Physiology* **23**: 591-601.
- Parker, J. L., I. J. Fernandez, L. E. Rustad, and S. A. Norton. 2001. Effects of nitrogen enrichment, wildfire, and harvesting on forest-soil carbon and nitrogen. *Soil Science Society of America Journal* **65**: 1248-1255.
- Parrish, J. A. D. and F. A. Bazzaz. 1982. Responses of plants from three successional communities to a nutrient gradient. *Journal of Ecology* **70**: 233-248.
- Perry, D. A. 1994. *Forest Ecosystems*. The Johns Hopkins University Press.
- Potočić, N., T. Čosić, and I. Pilaš. 2005. The influence of climate and soil properties on calcium nutrition and vitality of silver fir (*Abies alba* Mill.). *Environmental Pollution* **137**: 596-602.
- Prescott, C. E. 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology* **22**: 1193-1200.
- Prescott, C. E., H. N. Chappell, and L. Vesterdal. 2000. Nitrogen turnover in forest floors of coastal Douglas-fir at sites differing in soil nitrogen capital. *Ecology* **81**: 1878-1886

- Ranger, J., S. Allie, D. Gelhaye, B. Pollier, M.-P. Turpault, and A. Granier. 2002. Nutrient budgets for a rotation of a Douglas-fir plantation in the Beaujolais (France) based on a chronosequence study. *Forest Ecology and Management* **171**: 3-16.
- Richardson, A. D. 2004. Foliar chemistry of balsam fir and red spruce in relation to elevation and the canopy light gradient in the mountains of the northeastern United States. *Plant and Soil* **260**: 291-299.
- Richardson, A. D., P. M. S. Ashton, G. P. Berlyn, M. E. McGroddy, and I. R. Cameron. 2001. Within-crown foliar plasticity of western hemlock, *Tsuga heterophylla*, in relation to stand age. *Annals of Botany* **88**: 1007-1015.
- Schaberg, P. G., M. C. Snyder, J. B. Shane, and J. R. Donnelly. 2000. Seasonal patterns of carbohydrate reserves in red spruce seedlings. *Tree Physiology* **20**: 549-555.
- Schoettle, A. W. and W. K. Smith. 1998. Interrelationships among light, photosynthesis and nitrogen in the crown of mature *Pinus contorta* ssp. *latifolia*. *Tree Physiology* **19**: 13-22.
- Su, H.-J. 1984. Studies on the climate and vegetation types of the natural forests in Taiwan (II) Altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. *Quarterly Journal of Chinese Forestry* **17**: 57-73.
- The R Development Core Team. 2008. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <http://www.r-project.org/>.
- Tien, Y.-C., S.-R. Kuo, and N.-J. Chung. 2003. A phenological model of vegetative bud development in *Taiwania cryptomerioides* Hay. - variation among different clones at 2 sites. *Taiwan Journal of Forest Science* **18**: 191-200.

- Tockner, K., D. Pennetzdorfer, N. Reiner, F. Schiemer, and J. V. Ward. 1999. Hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danubem, Austria). *Freshwater Biology* **41**: 521-535.
- Turner, J., S. F. Dice, D. W. Cole, and S. P. Gessel. 1977. Variation of nutrients in forest tree foliage: a review. College of Forest Resources University of Washington Seattle, Washington
- Turner, J. and M. J. Singer. 1976. Nutrient distribution and cycling in a sub-alpine coniferous forest ecosystem. *The Journal of Applied Ecology* **13**: 295-301.
- Vance, N. C. and J. B. Zaerr. 1991. Influence of drought stress and low irradiance on plant water relations and structural constituents in needles of *Pinus ponderosa* seedlings. *Tree Physiology* **8**: 175-184.
- van den Driessche, R. 1974. Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. *The Botanical Review* **40**: 347-294.
- Wang, G. G. and K. Klinka. 1997. White spruce foliar nutrient concentrations in relation to tree growth and soil nutrient amounts. *Forest Ecology and Management* **98**: 89-99.
- Waring, R. H., A. J. S. McDonald, S. Larsson, T. Ericsson, A. Wiren, E. Arwidsson, A. Ericsson, and T. Lohammar. 1985. Differences in chemical composition of plants grown at constant relative growth rates with stable mineral nutrition. *Oecologia* **66**: 157-160.
- Waring, R. H. and S. W. Running. 2007. *Forest Ecosystems: Analysis at Multiple Scales* Academic Press.
- White, D. P. 1954. Variation in the nitrogen, phosphorus, and potassium contents of pine needles with season, crown position, and sample treatment. *Soil Science Society of America Proceedings* **18**: 326-330.

- Will, G. M. 1957. Variations in the mineral content of radiata pine needles with age and position in tree crown. *New Zealand Journal of Science and Technology* **38**: 699-706.
- Will, R. E., Barron-Gafford, G. Teskey, R. O., and B. D. Shiver. 2004. Within and between canopy variability of foliar nitrogen concentration for loblolly and slash pine stands planted at different densities. Pages 407-410 in 12th Biennial Southern Silvicultural Research Conference. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, Asheville, NC: U.S.
- Winborne, I. C. 2001. Seasonal nutrient dynamics and vertical nutrient distribution in Loblolly Pine (*Pinus taeda*). North Carolina State University.
- Wood, S. N. 2006. Generalized Additive Models: An Introduction with R. Chapman & Hall / CRC Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Wullschlegel, S. D., R. J. Norby, and D. L. Hendrix. 1992. Carbon exchange rates, chlorophyll content, and carbohydrate status of two forest tree species exposed to carbon dioxide enrichment. *Tree Physiology* **10**: 21-31.
- Xue, L. and S. Luo. 2002. Seasonal changes in the nutrient concentrations of leaves and leaf litter in a young *Cryptomeria japonica* stand. *Scandinavian Journal of Forest Research* **17**: 495-500.
- Zhang, S. and H. L. Allen. 1996. Foliar nutrient dynamics of 11-year-old loblolly pine (*Pinus taeda*) following nitrogen fertilization. *Canadian Journal of Forest Research* **26**: 1426-1439.
- Zobel, D. B. 1998. *Chamaecyparis* forests: a comparative analysis. Pages 39-53 in *Coastally Restricted Forests*. Oxford University Press, Oxford.
- Zobel, D. B. and V. T. Liu. 1979. Foliar nutrient concentrations of small *Chamaecyparis* in Taiwan. *Plant and Soil* **53**: 373-384.

8. 附錄 Appendix

附表 1. 各因子對葉部碳濃度之 GAMs 配適結果。

Formula: $C \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$

Carbon		Estimate	Std. Error	<i>p</i> value
	(Intercept) [†]	50.27	0.09	<0.001
	<i>Year</i>			
	2006	—	—	—
	2007	0.08	0.06	0.202
	<i>Site</i>			
	MY	0.29	0.08	<0.001
	M130	0.62	0.08	<0.001
	Y14K	—	—	—
	<i>Canopy position</i>			
<i>Vertical</i>	Top	0.19	0.11	0.084
	Middle	0.30	0.11	<0.010
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	0.05	0.11	0.635
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	0.31	0.15	<0.050
	Middle × Outer	0.08	0.15	0.584
	Edf	Est.rank	F	<i>p</i> value
s(month)	4.779	5.000	32.1	<0.001
<i>r</i> ² (adj)	Deviance explained	GCV score	Scale est.	<i>n</i>
0.131	13.7%	1.692	1.678	1715

[†]各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各項因子中某一組估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

附表 2. 各因子對葉部氮濃度之 GAMs 配適結果。

Formula: $N \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$

Nitrogen		Estimate	Std. Error	<i>p</i> value
(Intercept) [†]		0.94	0.01	<0.001
		<i>Year</i>		
2006		—	—	—
2007		0.01	0.00	<0.050
		<i>Site</i>		
MY		0.08	0.01	<0.001
M130		0.14	0.01	<0.001
Y14K		—	—	—
		<i>Canopy position</i>		
<i>Vertical</i>	Top	-0.05	0.01	<0.001
	Middle	-0.02	0.01	0.055
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	0.01	0.01	0.119
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	0.04	0.01	<0.001
	Middle × Outer	0.01	0.01	0.312
		Edf	Est.rank	F
s(month)	4.843	5.000	9.466	<i>p</i> value
r^2 (adj)	Deviance explained	GCV score	Scale est.	<i>n</i>
0.295	30.1%	0.010	0.010	1714

[†]各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各項因子中某一組估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

附表 3. 各因子對葉部鉀濃度之 GAMs 配適結果。

Formula: $K \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$

Potassium		Estimate	Std. Error	<i>p</i> value
	(Intercept) [†]	4.92	0.06	<0.001
	<i>Year</i>			
	2006	—	—	—
	2007	0.15	0.04	<0.001
	<i>Site</i>			
	MY	-0.24	0.05	<0.001
	M130	0.18	0.05	<0.010
	Y14K	—	—	—
	<i>Canopy position</i>			
<i>Vertical</i>	Top	-0.68	0.08	<0.001
	Middle	-0.22	0.08	<0.010
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	-0.07	0.08	0.370
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	0.43	0.11	<0.001
	Middle × Outer	0.07	0.11	0.521
	Edf	Est.rank	F	<i>p</i> value
s(month)	3.537	5.000	19.96	<0.001
<i>r</i> ² (adj)	Deviance explained	GCV score	Scale est.	<i>n</i>
0.124	13%	0.830	0.824	1714

[†]各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各項因子中某一組估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

附表 4. 各因子對葉部鈣濃度之 GAMs 配適結果。

Formula: Ca ~ as.factor(year) + site + ver * hor + s(month, k = 6, bs = "ts")

Calcium		Estimate	Std. Error	p value
	(Intercept) [†]	12.64	0.16	<0.001
	<i>Year</i>			
	2006	—	—	—
	2007	-0.02	0.12	0.845
	<i>Site</i>			
	MY	-0.91	0.14	<0.001
	M130	-2.53	0.14	<0.001
	Y14K	—	—	—
	<i>Canopy position</i>			
<i>Vertical</i>	Top	0.26	0.20	0.198
	Middle	-0.07	0.20	0.732
	Bottom	—	—	—
<i>Horizontal</i>	Outer	-0.78	0.20	<0.001
	Inner	—	—	—
<i>Interaction</i>	Top × Outer	-1.02	0.28	<0.001
	Middle × Outer	-0.26	0.28	0.355
	Edf	Est.rank	F	p value
s(month)	3.237e ⁻⁰⁹	1.000e ⁺⁰⁰	0.418	0.518
<i>r</i> ² (adj)	Deviance explained	GCV score	Scale est.	<i>n</i>
0.204	20.7%	5.758	5.728	1713

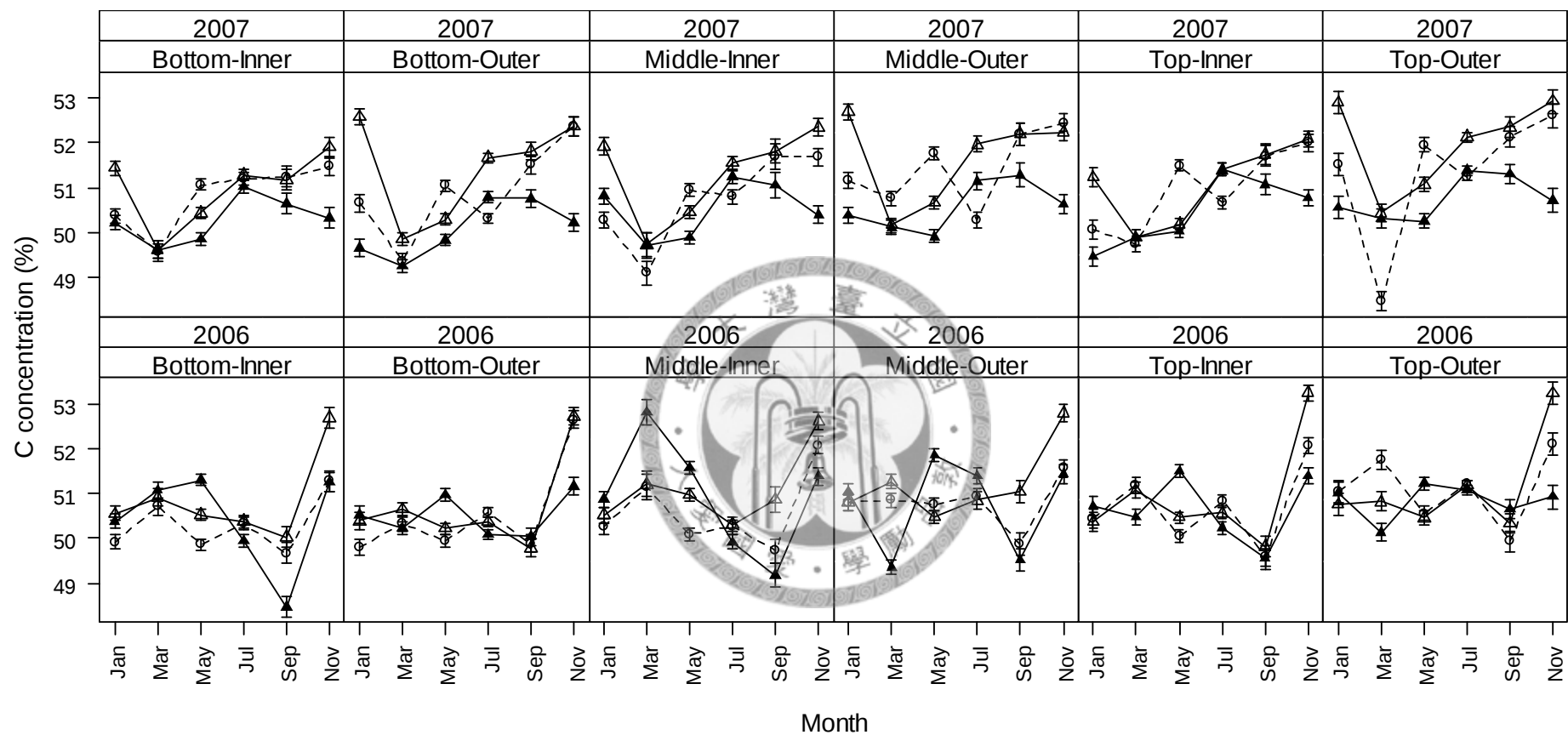
[†]各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各項因子中某一組估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。

附表 5. 各因子對葉部鎂濃度之 GAMs 配適結果。

Formula: $Mg \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$

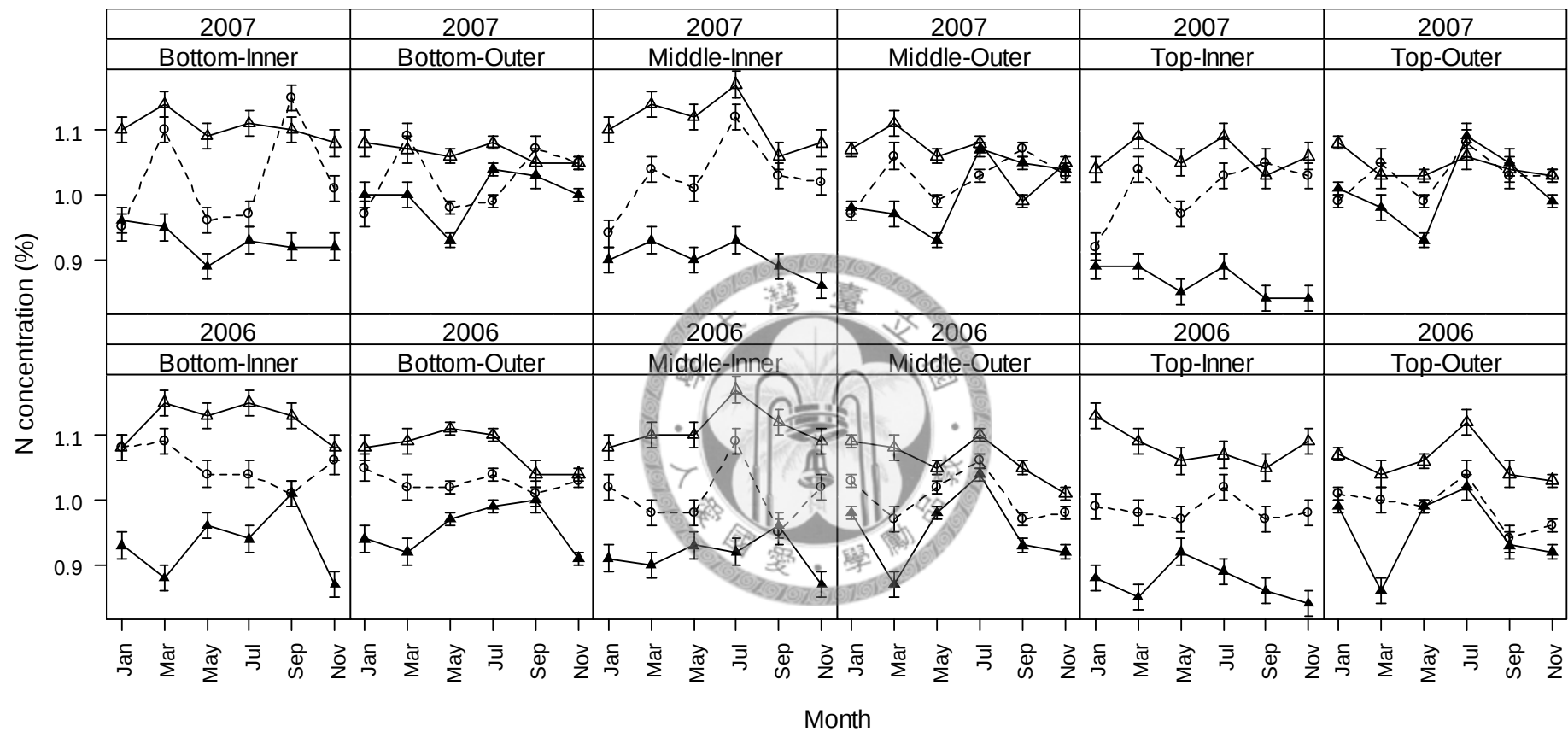
Magnesium		Estimate	Std. Error	p value	
(Intercept) [†]		1.62	0.02	<0.001	
		<i>Year</i>			
2006		—	—	—	
2007		0.04	0.01	<0.010	
		<i>Site</i>			
MY		-0.38	0.02	<0.001	
M130		0.05	0.02	<0.010	
Y14K		—	—	—	
		<i>Canopy position</i>			
<i>Vertical</i>	Top	-0.08	0.03	<0.010	
	Middle	-0.06	0.03	<0.050	
	Bottom	—	—	—	
<i>Horizontal</i>	Outer	-0.04	0.03	0.131	
	Inner	—	—	—	
<i>Interaction</i>	Top × Outer	-0.02	0.04	0.512	
	Middle × Outer	0.01	0.04	0.857	
		Edf	Est.rank	F	p value
s(month)		0.593	1.000	2.456	0.117
<i>r</i> ² (adj)	Deviance explained	GCV score	Scale est.	<i>n</i>	
0.248	25.2%	0.096	0.095	1713	

[†]各因子經 GAMs 配適下之(Intercept)，將會吸收各項因子中某一組估測值，這些被吸收的項目將做為其他類別資料之比較值。此表中被吸收之類別資料均以“—”表示。



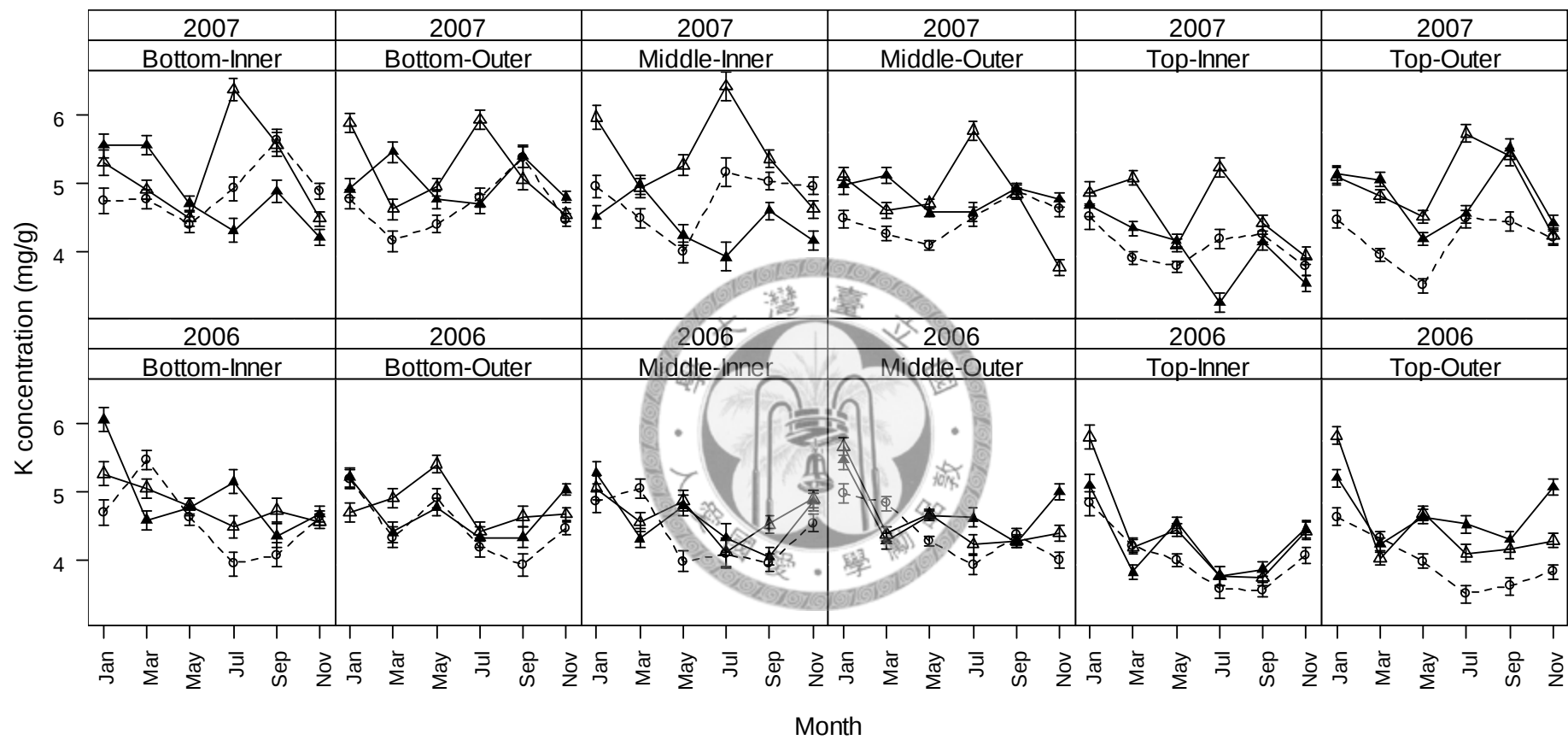
附圖 1. 2006 年與 2007 年於不同冠層位置下葉部碳濃度之季節變化。

不同試驗地之圖示：△—經整理之老熟林(M130)；○—原始老熟林(MY)；▲—天然更新次生林(Y14K)。



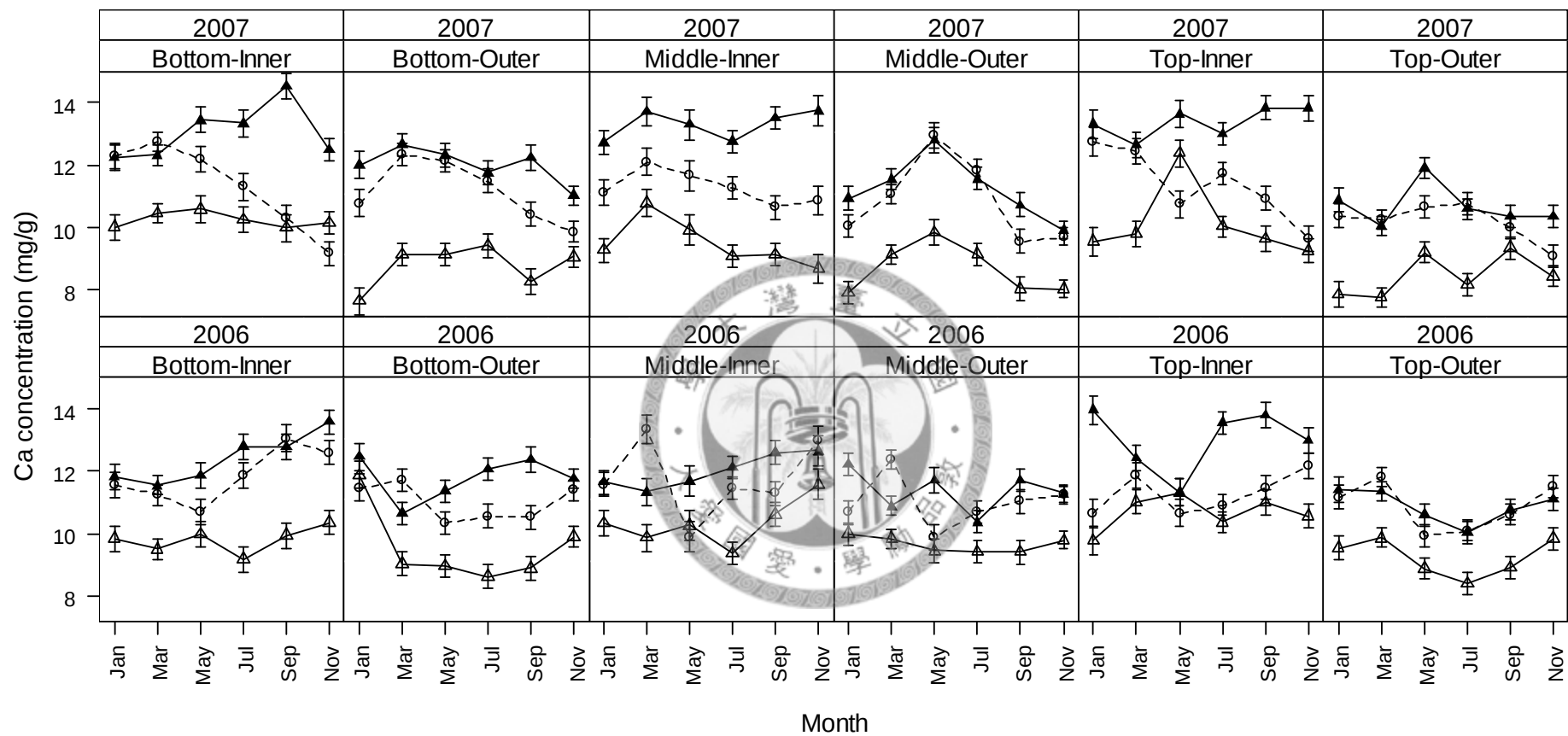
附圖 2. 2006 年與 2007 年於不同冠層位置下葉部氮濃度之季節變化。

不同試驗地之圖示：△—經整理之老熟林(M130)；○—原始老熟林(MY)；▲—天然更新次生林(Y14K)。



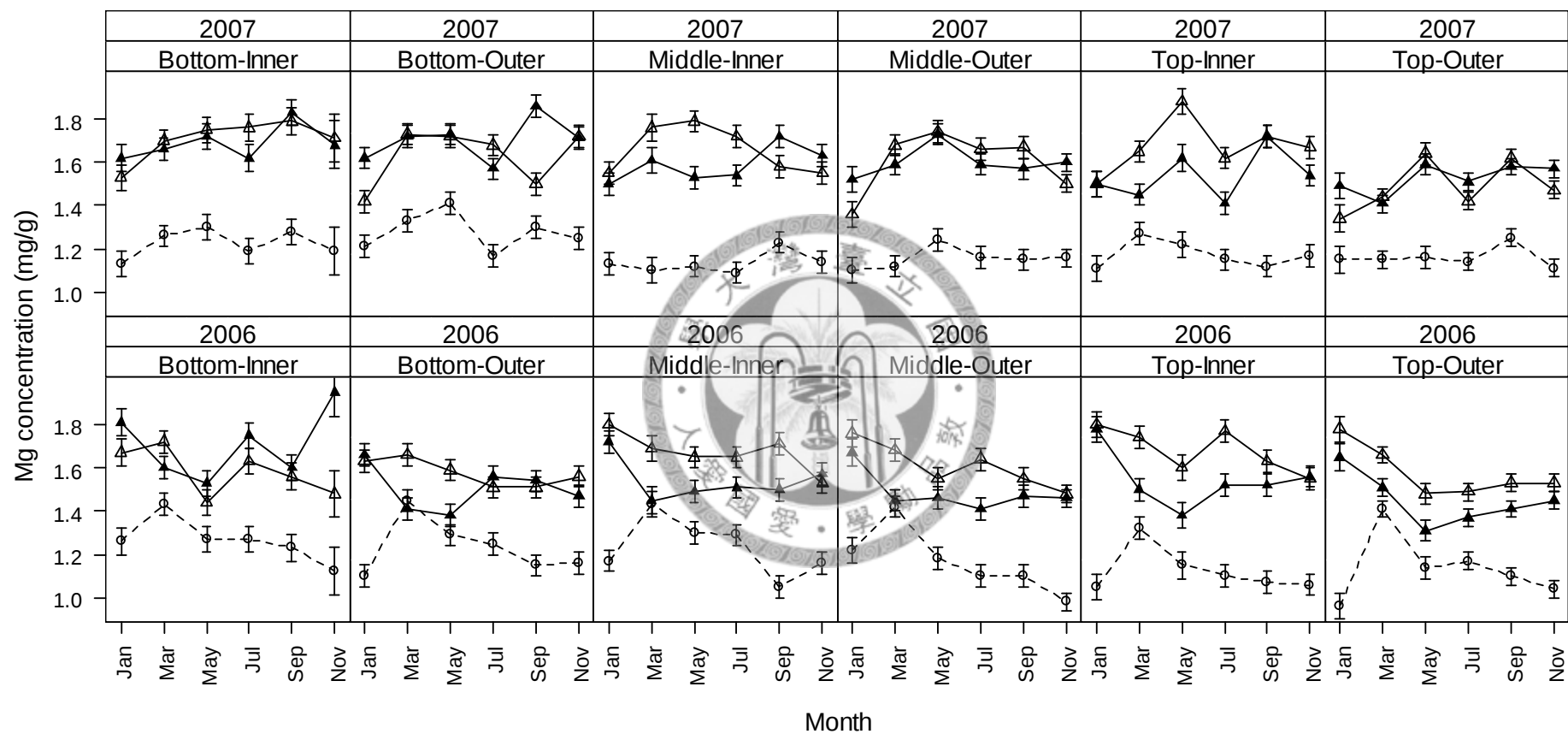
附圖 3. 2006 年與 2007 年於不同冠層位置下葉部鉀濃度之季節變化。

不同試驗地之圖示：△－經整理之老熟林(M130)；○－原始老熟林(MY)；▲－天然更新次生林(Y14K)。



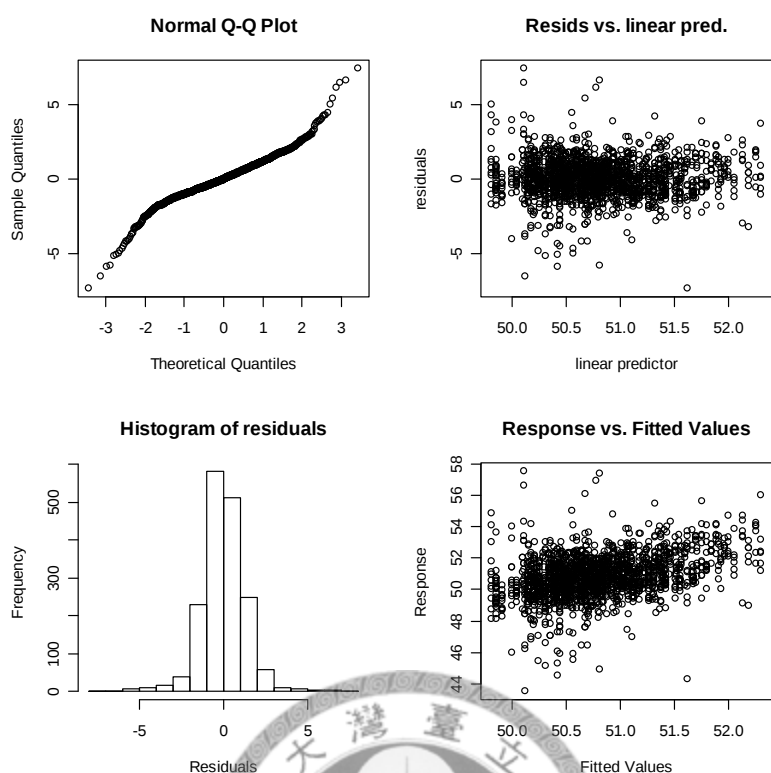
附圖 4. 2006 年與 2007 年於不同冠層位置下葉部鈣濃度之季節變化。

不同試驗地之圖示：△－經整理之老熟林(M130)；○－原始老熟林(MY)；▲－天然更新次生林(Y14K)。

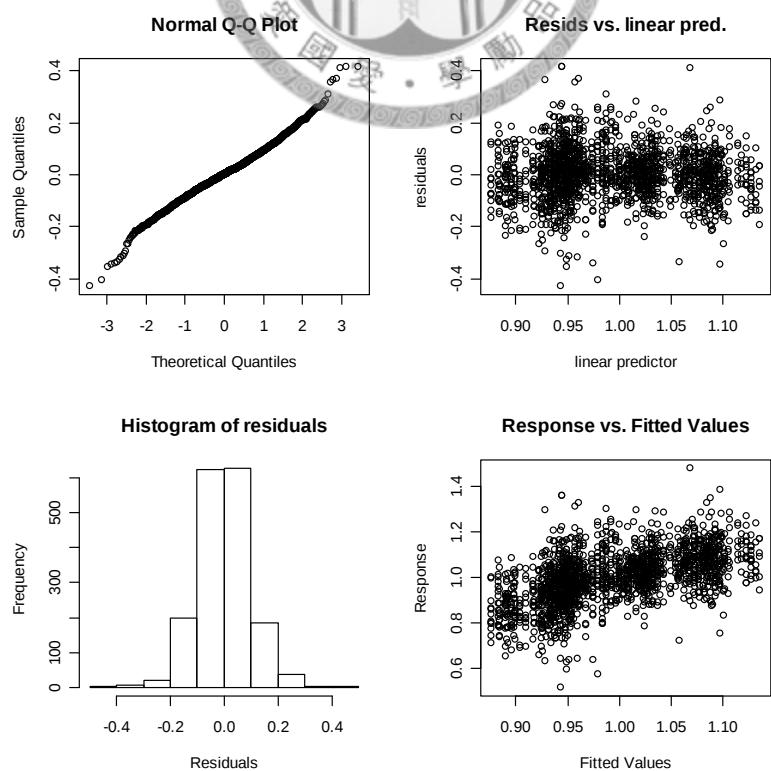


附圖 5. 2006 年與 2007 年於不同冠層位置下葉部鎂濃度之季節變化。

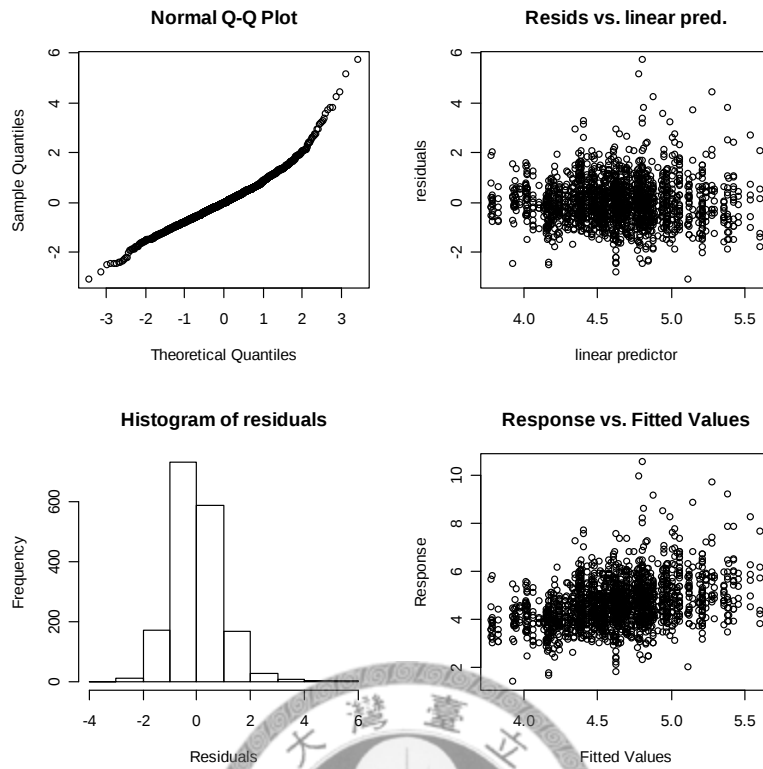
不同試驗地之圖示：△－經整理之老熟林(M130)；○－原始老熟林(MY)；▲－天然更新次生林(Y14K)。



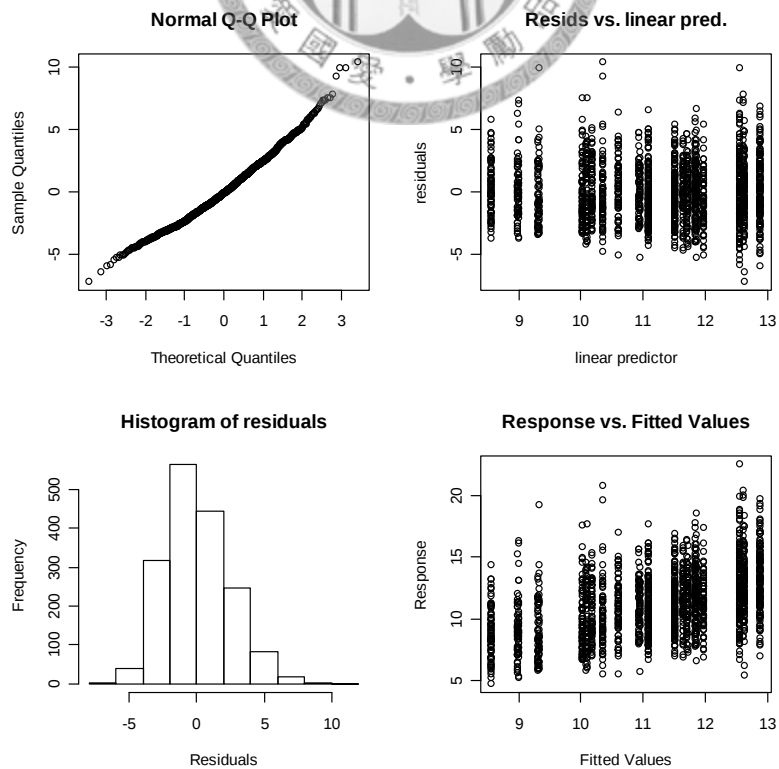
附圖 6. 葉部碳濃度經全區(合併三試驗地)配適的模式檢驗圖。
Formula: $C \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$



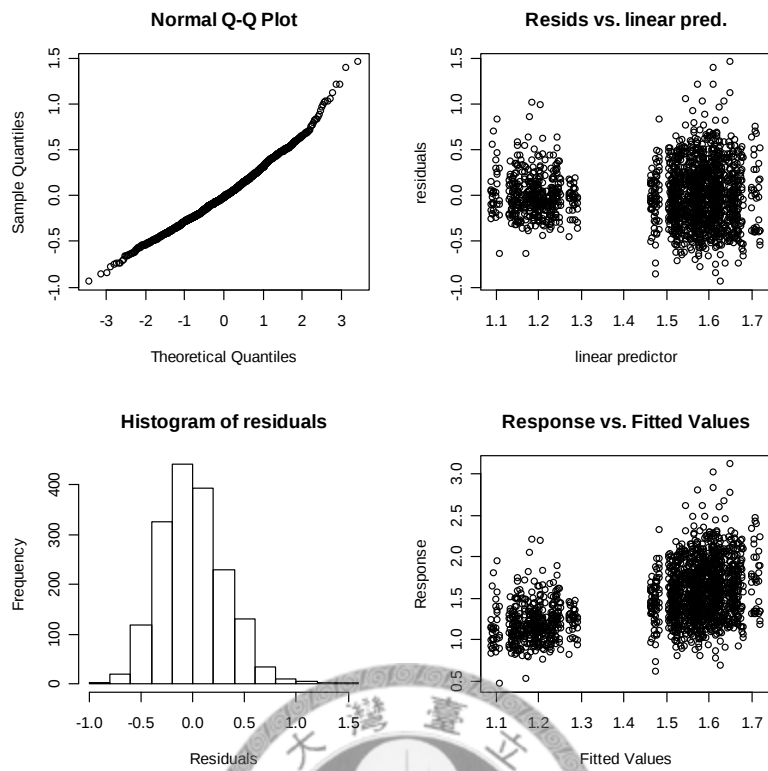
附圖 7. 葉部氮濃度經全區(合併三試驗地)配適的模式檢驗圖。
Formula: $N \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$



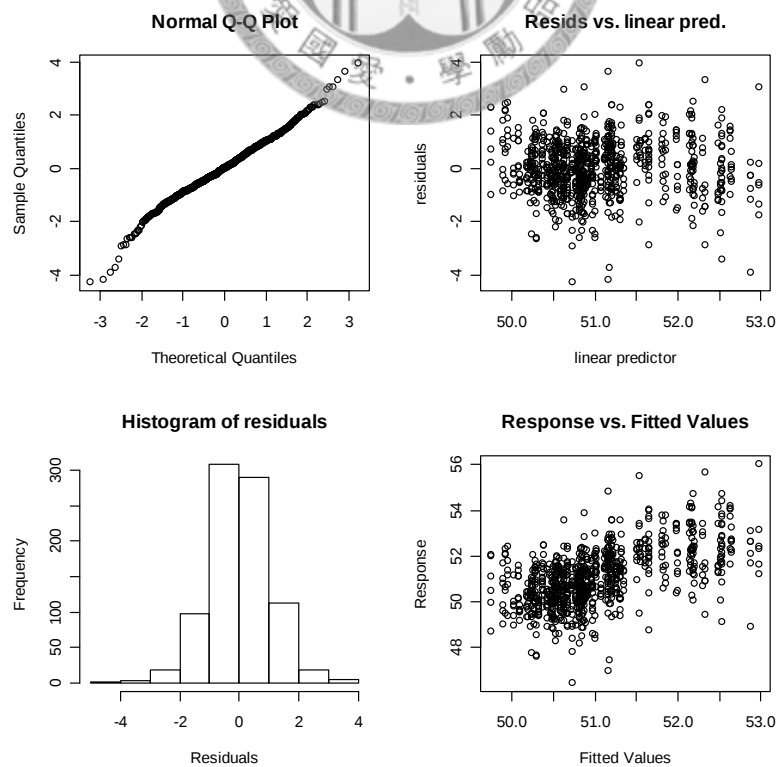
附圖 8. 葉部鉀濃度經全區(合併三試驗地)配適的模式檢驗圖。
Formula: $K \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$



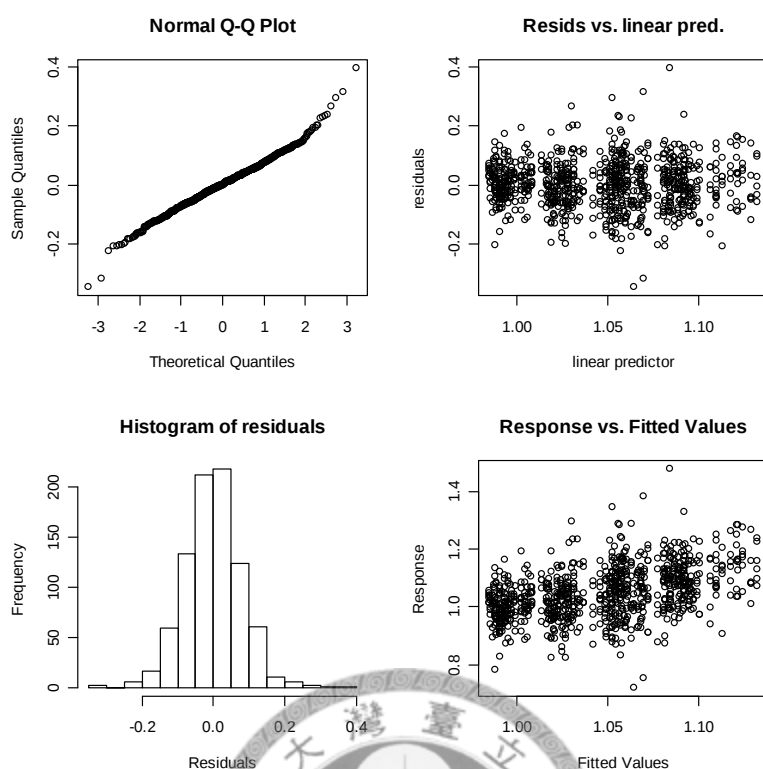
附圖 9. 葉部鈣濃度經全區(合併三試驗地)配適的模式檢驗圖。
Formula: $\text{Ca} \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$



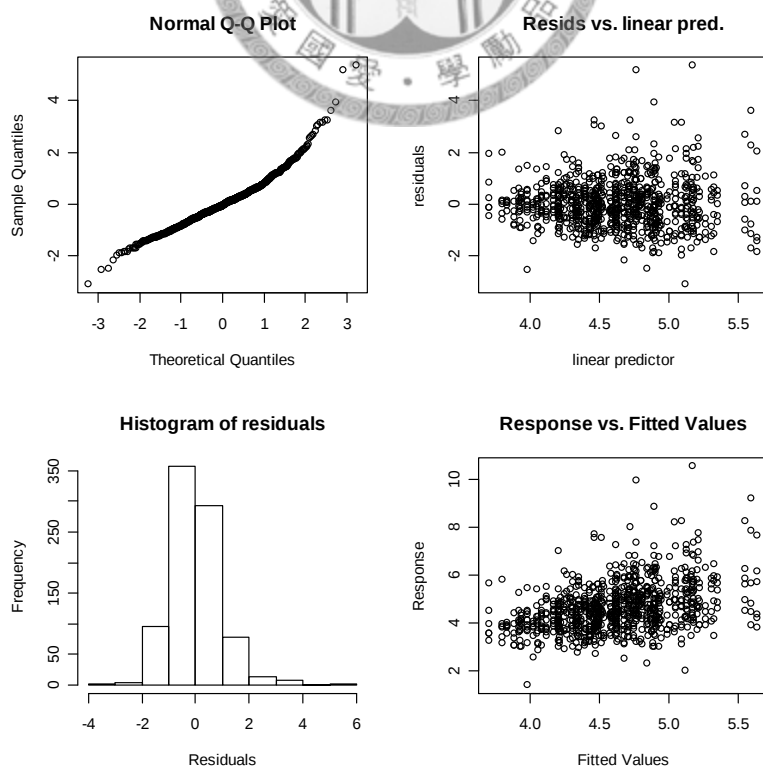
附圖 10. 葉部鎂濃度經全區(合併三試驗地)配適的模式檢驗圖。
Formula: $Mg \sim as.factor(year) + site + ver * hor + s(month, k = 6, bs = "ts")$



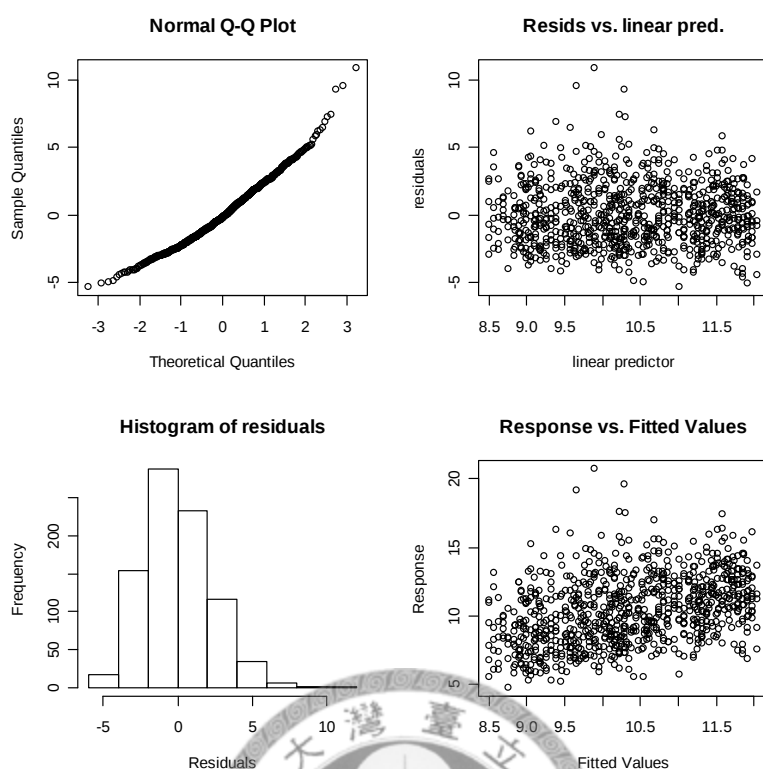
附圖 11. 葉部碳濃度經分區(老熟林)配適的模式檢驗圖。
Formula: $C \sim as.factor(year) + site + ver * hor + s(month, k = 6, bs = "ts")$



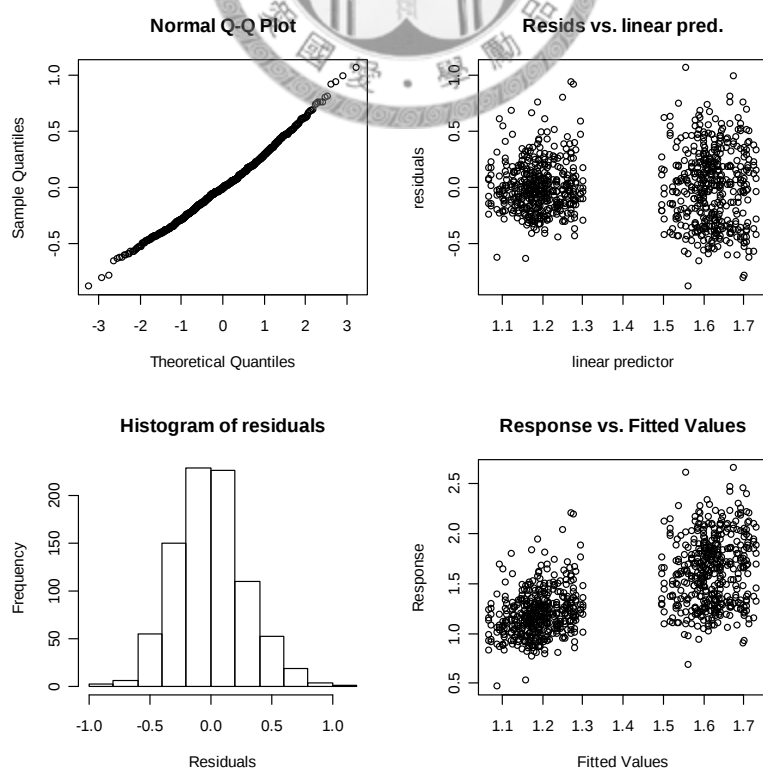
附圖 12. 葉部氮濃度經分區(老熟林)配適的模式檢驗圖。
Formula: $N \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$



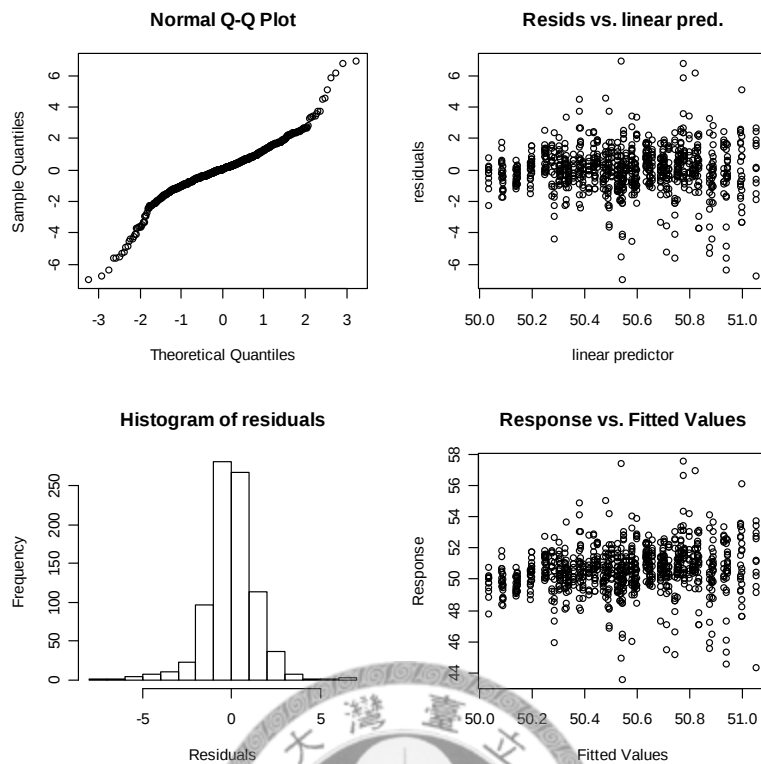
附圖 13. 葉部鉀濃度經分區(老熟林)配適的模式檢驗圖。
Formula: $K \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$



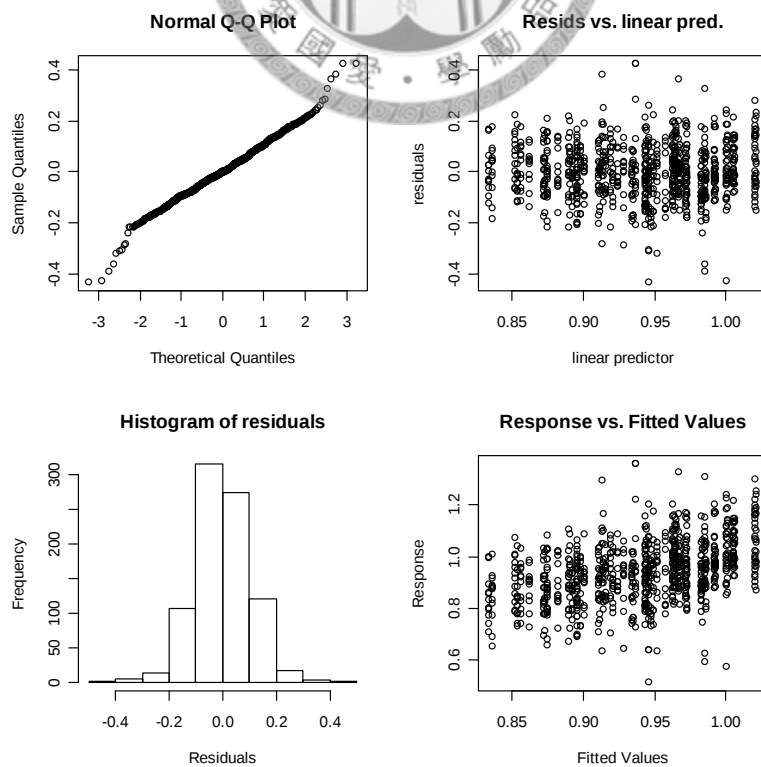
附圖 14. 葉部鈣濃度經分區(老熟林)配適的模式檢驗圖。
Formula: $\text{Ca} \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$



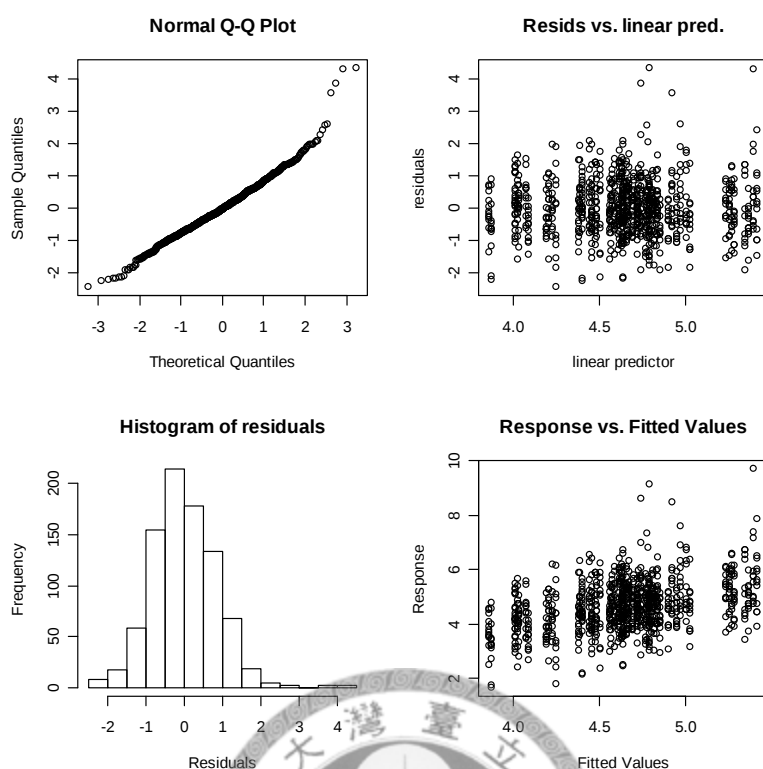
附圖 15. 葉部鎂濃度經分區(老熟林)配適的模式檢驗圖。
Formula: $\text{Mg} \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{site} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$



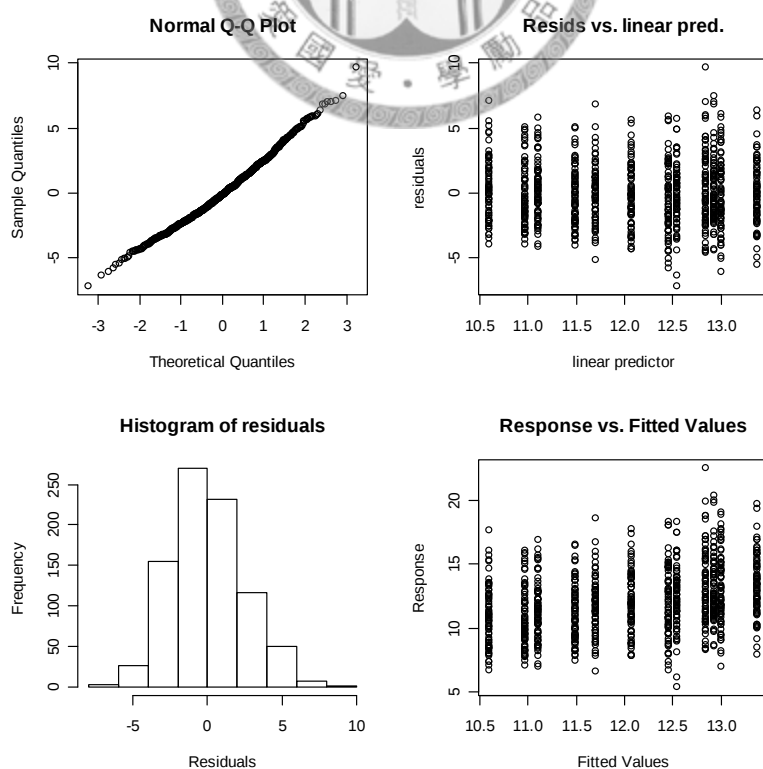
附圖 16. 葉部碳濃度經分區(次生林)配適的模式檢驗圖。
Formula: $C \sim \text{as.factor(year)} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s(month, k = 6, bs = "ts")}$



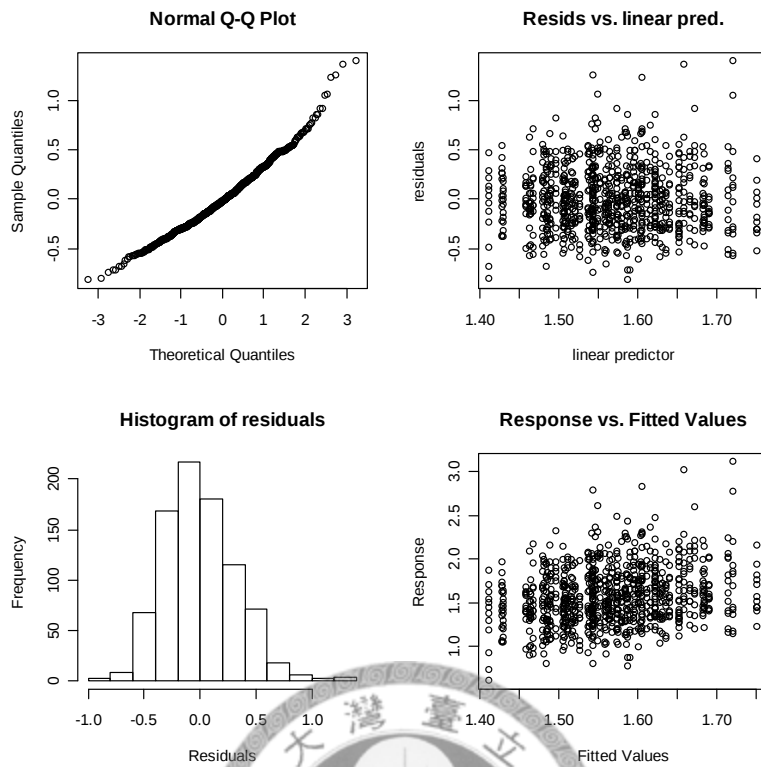
附圖 17. 葉部氮濃度經分區(次生林)配適的模式檢驗圖。
Formula: $N \sim \text{as.factor(year)} + \text{ver} * \text{hor} + \text{s(month, k = 6, bs = "ts")}$



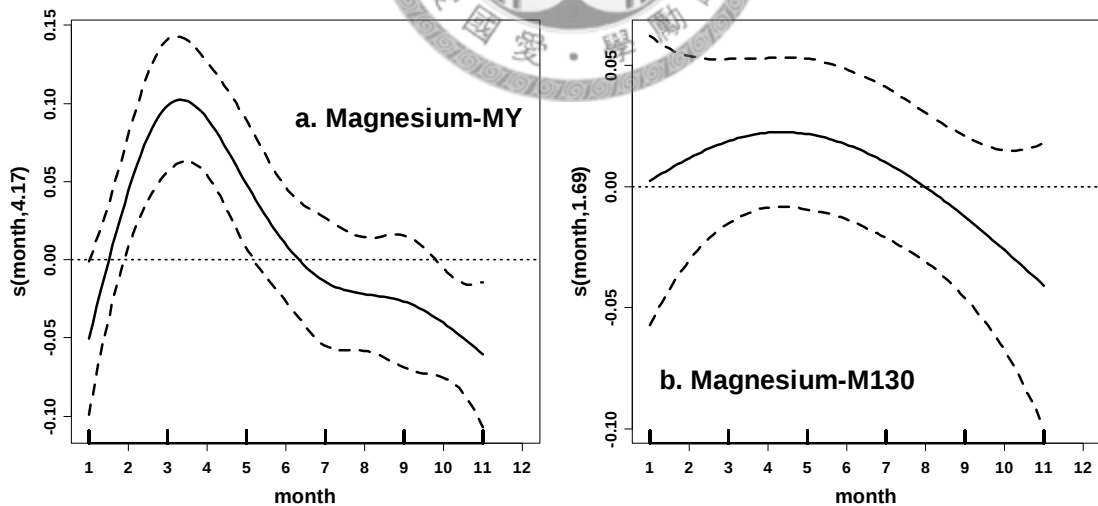
附圖 18. 葉部鉀濃度經分區(次生林)配適的模式檢驗圖。
Formula: $K \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$



附圖 19. 葉部鈣濃度經分區(次生林)配適的模式檢驗圖。
Formula: $\text{Ca} \sim \text{as.factor}(\text{year}) + \text{ver} * \text{hor} + \text{s}(\text{month}, k = 6, \text{bs} = "ts")$



附圖 20. 葉部鎂濃度經分區(次生林)配適的模式檢驗圖。
Formula: $Mg \sim as.factor(year) + ver * hor + s(month, k = 6, bs = "ts")$



附圖 21. 以 GAMs 分別配適兩老熟林 MY (a.)及 M130(b.)之葉部鎂濃度的部分反應平滑曲線。橫軸基部代表各月分之觀測值分布；縱軸標籤括號內的數字為 GAMs 配適下之自由度；實線代表各月分對應其解釋變數的平滑函數；虛線表示 95%的信賴區間。