

研究報告

二氧化碳濃度和氮肥對樟樹苗木生長與光合作用之影響¹

林君如² 許博行³

【摘要】樟樹苗木在常態與提高二氧化碳濃度（350, 700 $\mu\text{L L}^{-1}$ ）及不同氮肥（112, 224, 448, 896 ppm）施用下，經 12 週之培育後，顯示生長在常態二氧化碳濃度下之樟樹苗，以施用如 Hoagland solution 之 224 ppm 氮肥者最適合，太低或太高皆不宜。至於生長在提高二氧化碳濃度者，則顯現出隨施用濃度的增加而增加，以 896 ppm 有顯著的促進效果。此結果顯示生長在提高二氧化碳濃度下，供應超過 Hoagland solution 之標準氮肥濃度，非但不會抑制生長，反具促進效果。生長於 700 $\mu\text{L L}^{-1}$ 之二氧化碳濃度者，則隨氮肥濃度的增加而增加葉片數量及總葉面積，惟對單葉面積則顯現不出差異，顯然總葉面積的增加是因為葉片數目增加的結果。在乾物量方面，生長於高二氧化碳濃度者皆較高，且氮肥用量越高差異越大。在提高二氧化碳濃度下且供應足夠之氮肥，不只增加全株之乾物量且會有較多之光合產物分配至根部。提高二氧化碳濃度會使比葉面積下降，表示可增加葉片厚度。氮肥濃度與二氧化碳濃度無論對比葉面積或葉重比皆未見交感效應。在 350 $\mu\text{L L}^{-1}$ 二氧化碳濃度下測定光合作用，在提高二氧化碳濃度下生長之樟樹苗木，必需提高氮肥濃度才能與生長於大氣二氧化碳濃度者有相同的光合作用能力。

【關鍵字】樟樹、二氧化碳、氮養分、生長、光合作用

Research paper

Effects of Carbon Dioxide and Nitrogen on the Growth and Photosynthesis of *Cinnamomum Camphor* Seedlings¹

Juin Ru Lin² Bor Hung Sheu³

【Abstract】 Seedlings of *Cinnamomum camphora* were exposed to both ambient ($350 \pm 20 \mu\text{L L}^{-1}$) and enriched $700 \pm 30 \mu\text{L L}^{-1}$ levels of CO_2 in combination with four nitrogen concentrations (112, 224, 448 and 896 ppm) for 12 weeks. Seedling growth in enriched CO_2 were increased when nitrogen levels were increased from 112 to 896 ppm, however seedling growth in ambient CO_2 was inhibited by 896 ppm N-

1.本研究為行政院國科會經費補助計畫（NSC88-2313-B-005-031）

2.國立中興大學森林系研究生

Graduate student, Department of Forestry, NCHU.

3.國立中興大學森林系教授，通訊作者

Professor, Department of Forestry, NCHU. Corresponding author

fertilizer after 12 weeks. There were more leaf numbers and total leaf area of seedlings grown in elevated CO₂ concentration than in ambient concentration. The increment of total leaf area came from leaf numbers because the single leaf area was not different from those two seedlings grown in ambient and enriched CO₂ concentrations. Not only the dry weight of seedlings grown in elevated CO₂ concentration is higher than that in ambient concentration but also more photosynthates were allocated to root. The higher leaf thickness was found in seedlings grown in elevated CO₂ concentration than in ambient condition for they had a lower specific leaf area. Photosynthetic rates of seedlings grown in elevated CO₂ concentration were increased significantly only under the nitrogen supplement did not limited.

【Key words】 *Cinnamomum camphora*, carbon dioxide, nitrogen nutrient, growth, photosynthesis.

一、前言

過去的一些試驗中發現在提高二氧化碳濃度的環境下，必須供應足夠的氮養分才能維持植物的正常生長或提高生長量 (Bazzaz and Mial, 1993)。例如植物幼苗早期的生長，在養分供應充足的情形下，如果提高二氧化碳濃度，使淨光合作用能力提高，而增加乾物量，只有在限制養分下，則因光合產物的分配受影響而阻礙生長，尤其是氮及磷 (Thomas *et al.*, 1994)。大部份的植物皆可發現葉片含氮量與光合作用速率有正相關性，顯然光合作用能力受氮元素的供應充足與否的影響甚大 (Centritto and Jarvis, 1999)。碳和氮的吸收與同化作用具相互影響，若是碳的利用及吸收受到改變，則氮的利用及吸收也會受到影響，而碳的固定和同化作用需要氮肥配合，才能維持平衡 (Griffin *et al.*, 1993)。許多研究證實植物處於缺乏氮肥之逆境時，雖然生長在高濃度二氧化碳下，對氮肥的吸收卻無法增加，致使葉部 ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (rubisco) 含量減少 (Hocking and Meyer, 1985)。因此植物的生長需要二氧化碳和氮肥達成一定的比例下，才能得到一定的乾物量 (Silvola and Ahlholm, 1995)。本試驗針對臺灣重要原生樹種樟樹 (*Cinnamomum camphora* (L.) Presl) 之苗木做較長期的研

究，試驗的目的即在供應不等量之氮肥養分下，測試在提高二氧化碳濃度時，苗木的生長及生理上是否受限於氮營養源的供應。

二、材料與方法

(一) 材料與生長環境

試驗樹種以樟樹為材料，試驗用種子採集自南投縣中興新村之行道樹，混合濕水苔，濕藏於 4 °C 之冰箱一個月。1999 年 12 月 30 日種子播種於砂床，待子葉展開後移植至威特鉢 (1000 mL) 及容積為 3000 mL 之花盆中，其中第 4 週與第 8 週取樣用的苗木以威特鉢種植，而預定第 12 週所要取樣的苗木則以 3000 mL 花盆種植。盆內介質成分為砂：土 = 5：1。苗木培育約二星期後，於 2000 年 3 月 28 日放入六個透明強化玻璃生長箱 (L × W × H = 1.0 × 1.0 × 1.5 m)，其中三個生長箱通入大氣氣體 (二氧化碳濃度約為 350 μL L⁻¹)，另三個除通入大氣氣體外，另以飽和二氧化碳鋼瓶輸入，以混合至約 700 μL L⁻¹。每個生長箱放置 36 棵苗木，計 216 棵。生長箱溫度設定在 28/23 °C (日/夜)，相對濕度約 65 %，光照採自然光。各生長箱之二氧化碳濃度、溫度及相對濕度等資訊經纜線接入室內 24 小時監測。

(二) 氮肥之施用

試驗期間，每個生長箱之 36 棵苗木分別

施以營養液，營養液濃度除氮肥外，以 Hoagland's solution 之營養液配方 (Johnson *et al.*, 1957) 為主 (表1)。其中氮肥以四種濃度 (112、224、448、896 ppm) 混合營養液施用。每隔二天於早上各澆 50 mL 的營養液，未澆營養液的早晚則各澆 100 mL 的水補充之，試驗後期苗木較高時，則視情況增加澆水量。

(三) 試驗設計與統計分析

試驗設計分 2 種二氧化碳濃度及 4 種氮肥用量，共 $2 \times 4 = 8$ 種處理，每處理 3 重複。試驗所得之數據，以多變量一般線性模式 (Multivariate-General Linear Model, GLM) 分析二氧化碳濃度與氮肥之主效應，對各種形質生長參數及各種生理反應參數之影響，檢測二主效應之間是否存在交感作用。以單因子變異數分析 (one-way ANOVA)，分析不

同處理條件下，苗木彼此之間的差異性。並採用 LSD 顯著性分析測定其多重比較之顯著水準。

(四) 測定項目

1. 生長量調查

試驗前及試驗期間每 2 週調查 6 個生長箱中預定於第 12 週才破壞取樣的苗木之苗高及地際直徑，共計 7 次。

2. 葉片數目、葉面積與乾物量累積之調查

分別於第 4、8 及 12 週自不同處理中取 3 株樣木，分開葉、莖及根部，烘乾前，先以葉面積儀 (LI-3000, LI-COR, Inc.) 測定各株之葉面積，並計算各株之葉片數目，再將根、莖、葉置入 70 °C 的烘箱，烘乾 72 hr 後，取出秤其各株各部位的乾重，並計算各株之根梢比 (root/shoot ratio)、比葉面積 (specific leaf area, SLA) 及葉重比 (leaf

表 1. 營養液的配方
Table 1. Nutrient component.

Compound	Element	Final concentration of element (ppm)
大量元素 (Macronutrients)		
NH ₄ NO ₃	N*	224
K ₂ SO ₄	K	235
Ca(H ₂ PO ₄) ₂ · H ₂ O	Ca	160
MgSO ₄ · 7H ₂ O	Mg	24
微量元素 (Micronutrients)		
KCl	Cl	1.77
H ₃ BO ₃	B	0.27
MnSO ₄ · H ₂ O	Mn	0.11
ZnSO ₄ · 7H ₂ O	Zn	0.131
CuSO ₄ · 5H ₂ O	Cu	0.032
H ₂ MoO ₄ · H ₂ O	Mo	0.05
Fe-EDTA	Fe	1.12

* 氮肥濃度以 224 ppm 為基準，分別降低一半之 112 ppm 及升高 2 倍和 3 倍之 448 與 896 ppm，其他養分濃度則依循 Hoagland's solution 之原來濃度

weight ratio, LWR) 等, 計算式分別如下 (Nona *et al.*, 1991) :

根梢比=根部乾重/地上部乾重

比葉面積 ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) = 總葉面積/葉乾重

葉重比 (g g^{-1}) = 葉乾重/總乾重

3. 光合作用之測定

於試驗處理結束後 (第 12 週), 各處理每重覆取 3 株苗木, 每株苗木選取二片成熟葉片, 置於光合作用系統 (PACsys 9900, Data Design Group, USA) 之小同化箱內, 光照強度約維持在約 $1200 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 二氧化碳濃度為 $350 \mu \text{L L}^{-1}$, 葉溫設定為 28°C , 相對濕度維持在 70%, 測定時間均於上午 9 點以

後, 下午 4 點以前, 如果遇到雨天則延後。

三、結果

(一) 苗高與地徑生長

不同處理之苗高變化如圖 1, 在大氣二氧化碳濃度下生長之苗木, 苗高生長以最低濃度之 112 ppm 氮肥較低, 而 224 ppm 最高, 再高之 448 與 896 ppm 濃度非但無促進效果, 反略有被抑制現象, 惟在統計上皆未達 95% 之顯著水準。然而由地際直徑視之 (圖 2), 生長至第 2 週時, 祇施用 112 ppm 氮肥者, 已顯著被抑制, 而較高之 448 與 896 ppm 亦無促進效果, 此結果顯示生長在常態二氧

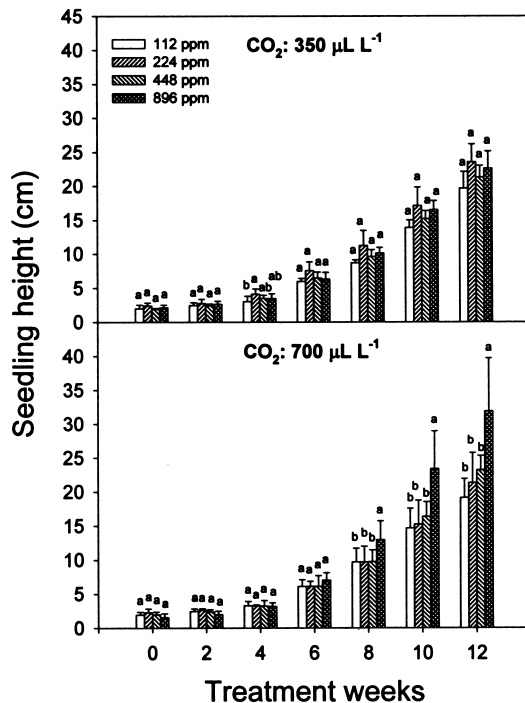


圖 1. 不同二氧化碳濃度及氮肥處理樟樹苗木之苗高

註：1. 112、224、448、896 ppm 為所施加的氮肥濃度

2. 英文字母不同表示彼此間具有顯著的差異 ($P < 0.05$),

圖上直線段為標準偏差 (standard deviation, SD)

Fig. 1. Seedling height of camphor tree grown under different CO₂ and nitrogen concentrations.

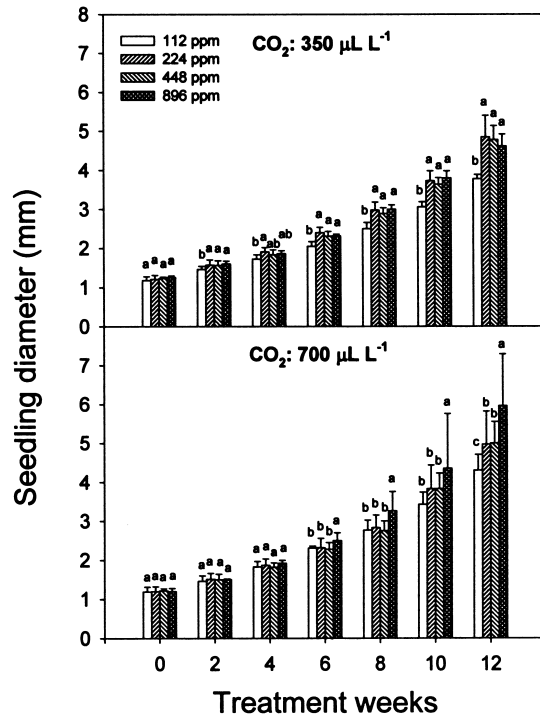


圖 2. 不同二氧化碳濃度及氮肥處理下樟樹苗木之地際直徑

註：1. 112、224、448、896 ppm 為所施加的氮肥濃度

2. 英文字母不同表示彼此間具有顯著的差異 ($P < 0.05$)，

圖上直線段為標準偏差 (standard deviation, SD)

Fig. 2. Seedling diameter of camphor tree grown under different CO_2 and nitrogen concentrations.

化碳濃度下之樟樹苗，以施用如 Hoagland solution 之 224 ppm 氮肥者最適合，太低或太高皆不宜。

至於生長在提高二氧化碳濃度 ($700 \mu L L^{-1}$) 者，在不同氮肥施用下，苗高隨生長期的增加，逐漸顯出差異，到第 8 週時，以最高濃度之 896 ppm 已呈現最高之生長 (圖 1)，到第 12 週時則顯現出隨施用濃度的增加而增加，以 896 ppm 有顯著的促進效果，其他三種濃度間在統計尚未呈現 95 % 的顯著差異。地際直徑方面 (圖 2)，生長至第 6 週時，高濃度之 896 ppm 已開始具促進效用，且一直

持續到第 12 週，而最低之 112 ppm 濃度則在第 10 週起有被抑制現象，到第 12 週時顯著較其他濃度施用者小。此結果顯示生長在提高二氧化碳濃度下，供應超過 Hoagland solution 之標準氮肥濃度，非但不會抑制生長，反具促進效果。

如果比較同一施肥濃度而不同二氧化碳濃度下至第 12 週之苗高與地徑則如表 2 所示，苗高方面在 448 ppm 以下之氮肥處理，不同二氧化碳濃度間並無差異，惟濃度提升至 896 ppm 時，高濃度之二氧化碳顯著大過於常態二氧化碳濃度者。地際直徑亦有相同之情

表 2. 不同氮肥及不同二氧化碳濃度在第 12 週之苗高與地徑

Table 2. Seedling height and diameter at the 12th week of seedlings grown at different nitrogen concentrations and different CO₂ concentrations.

	CO ₂ concentration	N concentration			
		112 ppm	224 ppm	448 ppm	896 ppm
苗高 (cm)	350 $\mu\text{L L}^{-1}$	19.66 ± 2.46 ^a	23.57 ± 2.64 ^a	21.30 ± 1.76 ^a	22.62 ± 2.54 ^b
	700 $\mu\text{L L}^{-1}$	19.12 ± 2.81 ^a	21.34 ± 4.41 ^a	23.21 ± 2.11 ^a	31.91 ± 7.81 ^a
地徑 (mm)	350 $\mu\text{L L}^{-1}$	3.78 ± 0.11 ^b	4.85 ± 0.55 ^a	4.78 ± 0.36 ^a	4.62 ± 0.30 ^b
	700 $\mu\text{L L}^{-1}$	4.30 ± 0.40 ^a	4.97 ± 0.85 ^a	5.00 ± 0.55 ^a	5.96 ± 1.33 ^a

*同一氮肥而不同二氧化碳濃度間以 t-test 比較後，不同字母表示差異顯著 ($p < 0.05$)

形，低濃度之氮肥除 112 ppm 外，高低二氧化碳濃度間無顯著差異，同樣將氮肥提升至 896 ppm 時，高濃度之二氧化碳顯著大於常態二氧化碳濃度下生長者。

(二) 葉片數目及葉面積

生長至第 12 週時，經量測其葉片數、總葉面積及單葉葉面積如表 3 所示。生長於常態之二氧化碳濃度時，葉數以 112 ppm 氮肥者最少，其次為 224 ppm，448 與 896 ppm 者顯著較多，而 896 ppm 並未能更有效促進苗木增生葉片。然生長於 700 $\mu\text{L L}^{-1}$ 之二氧化碳者，則隨氮肥濃度的增加而增加葉片數量，顯然氮肥如施用不足會構成限制因子。總葉面積在處理間的情形完全與葉數一樣，惟生長於高濃度之二氧化碳者除 112 ppm 者外，均較生長於常態濃度者為高。如果以單葉葉面積視之，可發現在不同處理條件間皆未顯出差異。經二因子變異數分析 (表 4) 結果顯現施肥與二氧化碳濃度或二者之交感效用，對葉片數與總葉面積均具有處理效果，惟對單葉葉面積則顯現不出差異。顯然總葉面積的增加是因為葉片數目增加的結果。

(三) 乾物量

在乾物量方面，無論是大氣或提高二氧化碳濃度下生長的苗木，氮肥供應較少的

112 ppm，苗木各部位的乾物量均低 (表 5)，顯然 112 ppm 之濃度已構成樟樹苗木生長的限制因子。氮肥濃度提高後，生長於常態二氧化碳濃度之苗木的葉、根及總乾重在三種氮肥濃度間接未呈顯著差異。然而生長於高二氧化碳濃度下，均可見隨氮濃度的增加而增加，尤其是最高之 896 ppm 濃度。如果比較不同二氧化碳濃度而相同之氮肥用量，則生長於高二氧化碳濃度者皆較高，由越往高氮肥用量差異越大。以根梢比視之，則低氮肥濃度顯著較其他氮肥濃度為高，此表示在氮肥供應不足下，氮養分會優先供應根部生長。在最高氮肥 (896 ppm) 供應下之根梢比則以生長在高二氧化碳濃度下者較高，此亦表示在提高二氧化碳濃度下且供應足夠之氮肥，不只增加全株之乾物量且會有較多之光合產物分配至根部。再經二因子變異數分析 (表 6) 發現，各部位之乾重量均顯著受氮肥用量與二氧化碳濃度的影響，尤其氮肥之影響更大，惟除葉乾重外，其餘均不受二因子交感的影響。

(四) 比葉面積及葉重比

樟樹苗木無論生長於大氣或提高二氧化碳濃度，均發現比葉面積隨施用氮肥濃度的增加而增加，在氮肥濃度達 896 ppm 時明顯

表 3. 不同二氧化碳濃度及氮肥處理下樟樹苗木之葉片數目、單葉面積及總葉面積

Table 3. Leaf numbers, single leaf area and total leaf area of camphor tree seedlings grown under different CO₂ concentrations and various nitrogen concentrations.

	CO ₂ concentration	N concentration			
		112 ppm	224 ppm	448 ppm	896 ppm
葉數	350 μ L L ⁻¹	72 ± 5.41 ^c	119 ± 6.48 ^b	167 ± 18.99 ^a	187 ± 16.60 ^a
	700 μ L L ⁻¹	78 ± 6.80 ^d	149 ± 2.83 ^c	214 ± 9.89 ^b	302 ± 22.42 ^a
總葉面積 (cm ²)	350 μ L L ⁻¹	761.07 ± 27.23 ^c	1567.47 ± 87.50 ^b	1934.12 ± 135.04 ^a	2005.04 ± 164.82 ^a
	700 μ L L ⁻¹	767.05 ± 53.46 ^d	1662.55 ± 169.17 ^c	2556.55 ± 149.01 ^b	3725.68 ± 317.74 ^a
單葉面積 (cm ²)	350 μ L L ⁻¹	10.81 ± 0.30 ^a	13.22 ± 0.48 ^a	12.57 ± 1.86 ^a	10.87 ± 0.84 ^a
	700 μ L L ⁻¹	10.21 ± 1.56 ^a	10.93 ± 2.74 ^a	12.64 ± 1.59 ^a	12.84 ± 1.22 ^a

註：表中所列數值為苗木之平均值 ± 標準偏差。英文字母表示 LSD 統計分析結果，不同字母間表示達5%顯著水準

表 4. 不同二氧化碳濃度和氮肥處理對葉片數目、葉面積及單葉面積影響之二因數變異分析

Table 4. The ANOVA of leaf numbers, single leaf area and total leaf area of Camphor tree seedlings grown under different CO₂ concentrations and various nitrogen concentrations.

	二氧化碳	氮肥	二氧化碳 × 氮肥
葉數	19.25 ^{***}	41.26 ^{***}	4.15 ^{**}
總葉面積 (cm ²)	33.84 ^{***}	72.73 ^{***}	13.43 ^{***}
單葉面積 (cm ²)	0.07 ^{ns}	0.62 ^{ns}	0.67 ^{ns}

註：1.表中所列之數值為 F 值

2.*表示顯著水準 P < 0.05，**表示 P < 0.01，***表示 P < 0.001，ns 表示無顯著差異

較低濃度的 112 及 224 ppm 為高 (表 7)，顯然足夠的氮肥會因增加單位重量下之葉面積而使葉片變薄。如果比較同一氮肥而不同二氧化碳濃度，由表 8 顯示二氧化碳濃度間的效應有顯著差異，顯然提高二氧化碳濃度會使比葉面積下降 (表 7)，亦表示可增加葉片厚度。而在葉重比方面 (表 7)，無論生長於何種濃度之二氧化碳下，同樣均顯出最低氮肥的 112 ppm 最小，其餘氮肥處理間則無顯著的差異，而不同二氧化碳濃度的效應亦未呈現顯著差異 (表 8)。氮肥濃度與二氧化碳濃度無論對比葉

面積或葉重比皆未見交感效應 (表 8)。

(五) 光合作用

在 350 μ L L⁻¹ 二氧化碳濃度測定光合作用，可發現在大氣二氧化碳濃度生長下之苗木，在氮肥供應較低的 112 ppm 及 224 ppm 時，光合作用能力顯著低於較高氮肥濃度的 448 與 896 ppm (圖 3A)。提高二氧化碳濃度下的苗木，也發現氮肥施用較低的 112 與 224 ppm，其光合作用能力顯著較 448 與 896 ppm 為低，後二者之比較，則又以 896 ppm 之氮肥施用量有較顯著的光合作用。

表. 5. 不同二氧化碳濃度及氮肥處理下樟樹苗木之乾物量

Table 5. Dry weight of Camphor tree seedlings grown under different CO₂ concentrations and various nitrogen concentrations.

	CO ₂ concentration	N concentration			
		112 ppm	224 ppm	448 ppm	896 ppm
葉乾重 (g)	350 μ L L ⁻¹	4.37 ± 0.60 ^b	11.16 ± 1.33 ^a	12.25 ± 1.61 ^a	12.06 ± 2.61 ^a
	700 μ L L ⁻¹	5.23 ± 0.57 ^d	11.80 ± 3.67 ^c	17.14 ± 2.03 ^b	22.37 ± 3.89 ^a
莖乾重 (g)	350 μ L L ⁻¹	2.32 ± 0.41 ^c	5.53 ± 1.33 ^b	6.04 ± 0.05 ^{ab}	6.89 ± 1.70 ^a
	700 μ L L ⁻¹	2.37 ± 0.31 ^d	5.86 ± 1.73 ^c	8.46 ± 1.34 ^b	12.30 ± 4.59 ^a
根乾重 (g)	350 μ L L ⁻¹	5.65 ± 1.34 ^b	9.83 ± 0.29 ^a	10.84 ± 3.46 ^a	9.46 ± 3.15 ^a
	700 μ L L ⁻¹	7.05 ± 0.46 ^c	11.95 ± 2.08 ^{bc}	15.28 ± 1.92 ^b	19.93 ± 4.59 ^a
總乾重 (g)	350 μ L L ⁻¹	12.34 ± 0.82 ^b	26.53 ± 2.33 ^a	29.13 ± 5.26 ^a	28.43 ± 7.35 ^a
	700 μ L L ⁻¹	14.66 ± 0.46 ^c	29.62 ± 7.05 ^b	40.88 ± 4.99 ^b	54.60 ± 13.61 ^a
根梢比	350 μ L L ⁻¹	0.86 ± 0.14 ^a	0.59 ± 0.05 ^b	0.58 ± 0.14 ^b	0.49 ± 0.07 ^b
	700 μ L L ⁻¹	0.93 ± 0.08 ^a	0.70 ± 0.13 ^b	0.60 ± 0.00 ^b	0.57 ± 0.03 ^b

註：表中所列數值為苗木之平均值 ± 標準偏差。英文字母表示 LSD 統計分析結果，不同字母間表示達 5% 顯著水準

表 6. 不同二氧化碳濃度和氮肥處理對乾物量影響之二因數變異分析

Table 6. The ANOVA of dry weight of Camphor tree seedlings grown under different CO₂ concentrations and various nitrogen concentrations.

	二氧化碳濃度	氮肥	二氧化碳 × 氮肥
葉乾重 (g)	12.63 ^{**}	8.80 ^{***}	4.29 [*]
莖乾重 (g)	6.41 [*]	14.98 ^{***}	2.72 ^{ns}
根乾重 (g)	7.00 ^{**}	4.67 ^{**}	2.50 ^{ns}
總乾重 (g)	8.98 ^{**}	10.28 ^{***}	3.13 ^{ns}
根/梢	3.21 ^{ns}	17.75 ^{***}	0.27 ^{ns}

註：1.表中所列之數值為 F 值

2.*表示顯著水準 P < 0.05, **表示 P < 0.01, ***表示 P < 0.001, ns 表示無顯著差異

如果以同一氮肥而不同二氧化碳濃度作比較 (圖 3B)，則可發現氮肥施用量在 448 ppm 以下時，皆以生長於大氣二氧化碳濃度者，有較高之光合作用能力。氮肥施用量高達 896 ppm

時，二者才未顯現差異。顯然在提高二氧化碳濃度下生長之樟樹苗木，必需提高氮肥濃度才能與生長於大氣二氧化碳濃度者有相同的光合作用能力。

表 7. 不同二氧化碳濃度與不同氮肥處理下之比葉面積 (SLA) 及葉重比 (LWR)
 Table 7. The specific leaf area and leaf weight ratio of Camphor tree seedlings grown under different CO₂ concentrations and various nitrogen concentrations.

	CO ₂ concentration	N concentration			
		112 ppm	224 ppm	448 ppm	896 ppm
350 μ L L ⁻¹	比葉面積 (SLA)	156.01 ± 1.80 ^b	149.79 ± 4.39 ^b	161.19 ± 4.67 ^{ab}	169.66 ± 2.72 ^a
	葉重比 (LWR)	0.35 ± 0.04 ^b	0.41 ± 0.01 ^a	0.42 ± 0.02 ^a	0.43 ± 0.03 ^a
700 μ L L ⁻¹	比葉面積 (SLA)	144.19 ± 4.58 ^{ab}	141.28 ± 2.46 ^b	147.40 ± 0.78 ^{ab}	162.77 ± 1.86 ^a
	葉重比 (LWR)	0.36 ± 0.03 ^b	0.40 ± 0.03 ^a	0.43 ± 0.02 ^a	0.43 ± 0.02 ^a

註：表中所列數值為苗木之平均值±標準偏差。英文字母表示 LSD 統計分析結果，不同字母間表示達 5 % 顯著水準

表 8. 不同二氧化碳濃度與氮肥處理對比葉面積及葉重比影響之變異數分析

Table 8. The ANOVA of specific leaf area and leaf weight ratio of Camphor tree seedlings grown under different CO₂ concentrations and various nitrogen concentrations.

	二氧化碳濃度	氮肥	二氧化碳×氮肥
比葉面積 (SLA)	9.04 ^{**}	6.77 ^{**}	0.21 ^{ns}
葉重比 (LWR)	1.06 ^{ns}	4.07 [*]	1.95 ^{ns}

註：1.表中所列之數值為 F 值

2.*表示顯著水準 P<0.05，**表示 P<0.01，***表示 P<0.001，ns 表示無顯著差異

四、討論

(一) 苗高及地際直徑

對植物而言，短期提高二氧化碳濃度最明顯的現象就是生長量的增加，惟此種反應也得依賴其它資源的相互配合，例如供給充足的光照和適當的養分等 (Lavola and Julkunen-Titto, 1994)。Pettersson 等 (1993) 認為無論植物生長在何種二氧化碳濃度都需供給適當的氮素，相對生長速率才會增加。本試驗設計不同的氮肥施用量於樟樹苗木，亦證實了這種現象，當苗木生長於高二氧化碳濃度時，須提供較多量的氮肥 (896 ppm) 即可顯著的誘導苗徑及苗高的生長 (圖 1 及圖 2)，相反地，施用太高

量之氮肥於大氣二氧化碳濃度下生長的苗木，則略會產生抑制生長。生長至第 12 週時，比較同一氮肥濃度 (表 2)，可發現高濃度之氮肥在高二氧化碳濃度下生長較常態二氧化碳濃度顯著增加其苗高與地徑。此表示提高二氧化碳濃度要顯現效果必須有足夠之氮肥供應。Pascale 等 (2001) 曾對櫟樹 (*Quercus robur*) 就不同氮肥供應下，探討二氧化碳濃度 (350 與 700 μ mol mol⁻¹) 對其生長與碳分配情形，亦發現提高二氧化碳濃度在生長後期以供應高氮肥者顯著增加其生長量。Kohen 和 Mousseau (1994) 也提出一年生或二年生的板栗 (*Castanea sativa*) 施加氮肥之後，乾物量累積

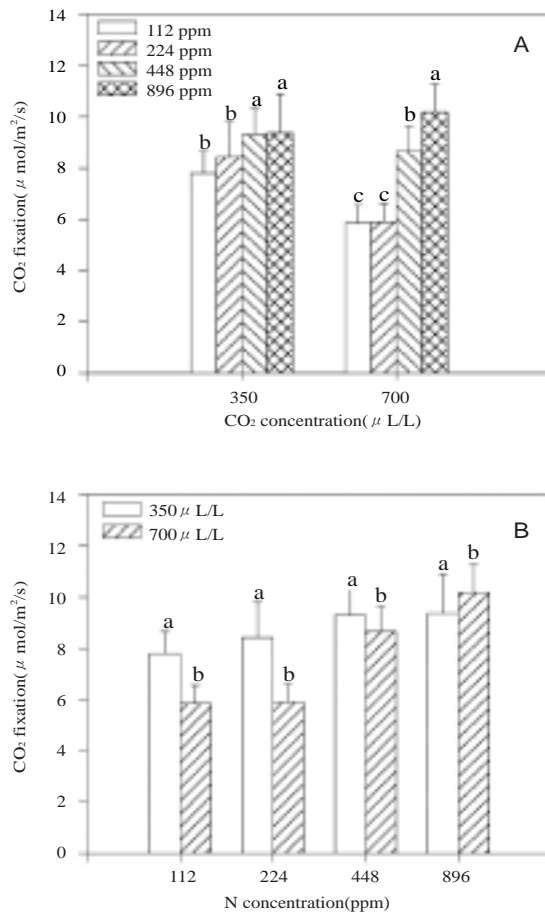


圖 3. A：不同二氧化碳濃度及氮肥處理樟樹苗木之光合作用速率

B：同一氮肥濃度處理而不同二氧化碳濃度下之光合作用速率

註：1.112、224、448、896 ppm 為所施加的氮肥濃度

2.英文字母不同表示彼此間具有顯著的差異 ($P < 0.05$)，

圖上直線段為標準偏差 (standard deviation, SD)

Fig. 3. A: The photosynthetic rate of Camphor tree seedlings grown under different CO₂ concentrations and various nitrogen concentrations.

B: The photosynthetic rate of Camphor tree seedlings grown under different CO₂ concentrations but the same nitrogen concentrations.

的比例因而增加，而當二氧化碳濃度提高時，氮肥又呈現缺乏的情況下，明顯地限制植物的生長。由上述之試驗結果及前人的研究，可認為雖然提高二氧化碳濃度有類似施

肥（增加光合作用之受質）效果，惟必須是氮肥非為限制因子。

(二) 葉片數目、葉面積及乾物量

一般而言，施用較足夠的氮肥可增加葉

片數目及總葉面積 (Prior *et al.*, 1997)。而提高二氧化碳濃度亦有增加葉數與總葉面積的效果 (Radoglou *et al.*, 1992)。本試驗的結果, 顯示葉數及總葉面積於提高二氧化碳濃度下較大氣二氧化碳濃度高, 且隨著氮肥濃度越高, 葉數及總葉面積也明顯的增加 (表 3)。此結果如同 Kohen 和 Mousseau (1994) 所提及以板栗苗木為材料, 於提高二氧化碳濃度下, 需施加較多肥料, 葉數及葉面積才會明顯的增加。氮肥施用量與二氧化碳濃度間對葉數與總葉面積有極為顯著的交感效應 (表 4), 顯然在提高二氧化碳濃度下, 如果氮肥供應充足, 將會顯著增加葉片數目及總葉面積。然而以單葉面積視之, 則無論是何種氮肥濃度或二氧化碳濃度均不影響其大小, 因此總葉面積的增加是來自葉片數目的增加, 且二者之交感效應亦未顯現顯著差異。如果比較表 2 之苗高與地際直徑, 應可說明氮肥濃度與提高二氧化碳濃度之所以可增進苗高及地徑生長, 植株葉片數量是一重要原因之一。

在乾物量方面, 以往的研究指出二氧化碳濃度增加, 植物乾物量累積也會明顯的增加 (Miglietta *et al.*, 1996; Sheu and Lin, 1999; Bauer and Berntson, 2001)。以本試驗而言, 提高二氧化碳濃度的同時再施用足夠的氮肥, 亦可明顯增加乾物量 (表 5)。一般而言, 苗木的乾物量會隨施用氮肥量的增加而增加 (Lailiang and Leslie; 2002) 而經二因子變異分析結果 (表 6), 此二因子分別對苗木各部位具有效應, 惟二因子之交感效應僅對葉部乾物量具有顯著影響, 其他部位則未呈交感效應, 顯然樟樹苗木對提高二氧化碳濃度與施用氮肥的同時, 主要表現在葉部, 此結果與 Weerakoon 等 (1999) 以稻米為材料, 研究顯示在提高二氧化碳濃度下, 氮肥濃度如增加, 則根、莖及葉部乾物量和嫩芽數目均高於未增加氮肥濃度者之結果, 略有不同。如前述, 提高二氧化碳濃度與施用足夠的氮肥, 僅對總葉

面積有促進效果, 那麼也僅對葉乾物量有影響是可理解的。

至於根/梢比方面, 無論是生長於常態或提高二氧化碳濃度下, 均顯現出低於正常氮肥濃度 (224 ppm) 之 112 ppm 者, 有著高之根/梢比, 且顯著高於其他氮肥處理者 (表 5)。雖然有學者指出二氧化碳濃度會影響植物乾物量的分配 (allocation) 和乾物量的產生, 當植物生長在養分缺乏的狀態時, 如果提高二氧化碳濃度, 根部之乾物量會明顯的增加 (Smart *et al.*, 1998)。在以麻櫟苗木為材料, 亦發現提高二氧化碳濃度及低氮肥處理下, 會造成根/梢增加, 且主要來自根部的生長 (Pascale *et al.*, 2001)。而 Rogers 等 (1994) 也指出提高二氧化碳濃度的結果, 除了增加細根長, 細根的更新率也會因此而增加。本試驗的結果, 在氮養分供應不足情況下, 無論在常態或提高二氧化碳濃度下, 均會有較多碳水化合物分配至根部而使根/梢比提高。

(三) 比葉面積及葉重比

在提高二氧化碳濃度的情形下, 會造成葉面積及葉片厚度增加, 是因為乾物量累積和葉肉細胞緻密的結果 (Radoglou *et al.*, 1992)。然而當提高二氧化碳濃度, 而供給的氮肥濃度低時, 比葉面積則會下降 (Pettersson *et al.*, 1993)。此種下降可能與葉部形態的改變有關, 葉部有較多的結構性碳水化合物和非結構性碳水化合物的累積 (Robertz, 1999), 而使葉片增厚。本試驗的結果 (表 7), 無論生長於大氣或提高二氧化碳濃度, 均發現比葉面積隨施用氮肥濃度的增加而增加, 顯然足夠的氮肥會因增加單位重量下之葉面積而使葉片變薄。比較同一氮肥而不同二氧化碳濃度, 則提高二氧化碳濃度會使比葉面積下降 (表 7), 而增加葉片厚度。葉重比 (LWR) 乃表示植物用於生產投資 (productive investment) 所占比例的多寡 (Hunt, 1990)。顯然提高二氧化碳濃度並未增加樟樹苗木用於生產投資的葉片, 然而無

論二氧化碳濃度的高低，氮肥的施用量如果太低，則會顯著降低此種用於生產投資的葉片。而此種生產投資下降，主要是葉片數量減少的原因，這可由葉片乾物量的結果（表 5）得知。

（四）光合作用

葉部的氮素約有 50 % 用來合成光合作用相關蛋白質，其中葉部的可溶性蛋白質主要成分為 rubisco，因此植物的光合作用速率和葉部氮含量有直接的關係（Evans and Terashima, 1988；Murray *et al.*, 2000）。例如 Tissue 等（1993）研究德達松（*Pinus taeda*）的過程發現苗木生長在低氮肥的養分狀態下，葉部氮的濃度、葉綠素含量、rubisco 活性和含量及光合作用速率都比生長在高氮肥時低。當樟樹葉部氮濃度下降時，rubisco 及葉綠素含量隨之減少，導致光合作用能力亦下降（許博行和張安璫，2001）。本試驗結果於圖 3A 發現大氣二氧化碳濃度下，氮肥施用 112 及 224 ppm 時，其光合作用能力較 448 與 896 ppm 低，而在提高二氧化碳濃度條件下，同樣也發現施用較低的氮肥，光合作用能力顯著低於高濃度之氮肥者，顯然氮肥濃度多寡會影響光合作用的能力。而同樣在二氧化碳濃度 350 μ L/L 測定下，發現氮肥施用量在 448 ppm 以下時，皆以生長在大氣二氧化碳濃度者，有較高之光合作用能力，而氮肥施用量高達 896 ppm 時，二者之間才未顯現差異（圖 3B）。顯然樟樹苗木生長在提高二氧化碳濃度下，需要提供較高氮肥濃度才能與生長於大氣二氧化碳濃度者有相同的光合作用能力。因此提高二氧化碳濃度，需要供應適當的氮肥，光合作用能力才會跟著增加（Griffin *et al.*, 1993; Tissue *et al.*, 1993）。相反地，在提高二氧化碳濃度下如果氮肥供應不足時，由圖 3 顯示光合作用會受抑制。這是因為氮肥吸收不足所致（Tissue *et al.*, 1993）而造成限制因子。另一方面，在缺乏氮肥的情況下，

葉部氮濃度較低，光合作用速率受到提高二氧化碳濃度下的刺激則減少（Larigauderie *et al.*, 1988）。即使施用較高之 896 ppm 氮肥，提高二氧化碳濃度亦未能顯現較常態二氧化碳濃度者高，此現象反映出長久處於高二氧化碳濃度下，會使光合作用產生惰化，此種惰化現象可能來自光反應的光捕捉能力下降（許博行和盧昕玗，1998；何冠琳和許博行，2001），也可能來自因葉內累積大量的碳水化合物所導致負迴饋作用，致使長期生長於高二氧化碳濃度下的植物光合作用速率降低（Sheu and Lin, 1999）。

五、引用文獻

- 何冠琳、許博行（2001）二氧化碳濃度與溫度對樟樹苗木之形質生長參數與葉綠素螢光反應之影響。林業研究季刊 23(3)：1-20。
- 許博行、張安璫（2001）二氧化碳濃度與溫度對樟樹苗木生長及光合作用之影響。台灣林業科學 16(1)：11-23。
- 許博行、盧昕玗（1998）二氧化碳與溫度對木荷苗木生長、葉綠素螢光反應與核酮醣雙磷酸羧化/加氧酵素之影響。中華林學季刊 31：141-152。
- Bauer G. A. and Berntson G. M. (2001) Ammonium and nitrate acquisition by plants in response to elevated CO₂ concentration: the roles of root physiology and architecture. *Tree Physiology* 21:137-144.
- Bazzaz F. A. and Mial S. L. (1993) Successional status, seed size, and responses of tree seedlings to CO₂, light, and nutrients. *Ecology*. 74 : 104-112.
- Centritto M. and Jarvis P. G. (1999) Long-term effects of elevated carbon dioxide concentration and provenance on four clones of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). II.

- Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency. *Tree Physiology* 19:807-814.
- Evans, J. R. and Terashima T. (1988) Photosynthetic characteristics of spinach leaves grown with different nitrogen treatments. *Plant Cell and Physiology*. 29(1):157-165.
- Griffin K. L., Thomas B. and Strain B. R. (1993) Effects of nitrogen supply and elevated carbon dioxide on construction cost in leaves of *Pinus taeda* (L.) seedlings. *Oecologia* 95:575-580.
- Hocking P. J. and Meyer C. P. (1985) Responses of Noogoora Burr (*Xanthium occidentale* Bertol.) to Nitrogen supply and carbon dioxide enrichment. *Annals of Botany* 55:835-844.
- Hunt, R. (1990) Basic Growth Analysis. Unwin Haman Inc. London
- Johnson, C. M., Sotut. P. R., Broyer. T. C., and Carton. A. B. (1957) Comparative chlorine requirements of different plant species. *Plant Soil* 8:337-353.
- Kohen A. E. and Mousseau M. (1994) Interactive effects of elevated CO₂ and mineral nutrition on growth and CO₂ exchange of sweet seedlings (*Castanea sativa*). *Tree Physiology* 14:679-690.
- Lailiang C. and Leslie H. F. (2002) Growth of young apple trees in relation to reserve nitrogen and carbohydrates. *Tree Physiology* 22, 1297-1303
- Larigauderie A. Hilbert D. W. and Oechel W. C. (1988) Effect of CO₂ enrichment and nitrogen availability on resource acquisition and resource allocation in a grass, *Bromus mollis*. *Oecologia* 77:544-549.
- Lavola, A. and Julkunen-Tiitto R. (1994) The effect of elevated carbon dioxide and fertilization on primary and secondary metabolites in birch, *Betula pendula* (Roth). *Oecologia* 99:315-321.
- Miglietta F. Giuntoli A. and Bindi M. (1996) The effect of free air carbon dioxide enrichment (FACE) and soil nitrogen availability on the photosynthetic capacity of wheat. *Photosynthesis Research* 47:281-290.
- Murray M. B., Smith R. I. Friend A. and Jarvis P. G. (2000) Effect of elevated [CO₂] and varying nutrient application rates on physiology and biomass accumulation of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Tree Physiology* 20:421-434.
- Nona R. C., Harold A. M., and Kimberlyn. W (1991) Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. *In Plant Physiological Ecology*. Chapman and Hall 328-365.
- Pascale M., Guehl J. M., Muller J. F., and Gross P. (2001) Interactive effects of elevated CO₂ concentration and nitrogen supply on partitioning of newly-fixed ¹³C and ¹⁵N between shoot and roots of pedunculate oak seedlings (*Quercus rober*). *Tree Physiology* 21:165-174.
- Pettersson R., McDonald A. J. S. and Stadenberg I. (1993) Response of small birch plants (*Betula pendula* Roth.) to elevated CO₂ and nitrogen supply. *Plant, Cell and Environment* 16:115-1121.
- Prior S. A., Runion G. B., Mitchell R. J., Rogers H. H. and Amthor J. S. (1997) Effects of atmospheric CO₂ on longleaf pine: productivity and allocation as influenced by nitrogen and water. *Tree Physiology* 17:397-405
- Radoglou, K. M., Aphalo P. and Jarvis P. G.

- (1992) Response of photosynthesis, stomata conductance and water use efficiency to elevated CO₂ and nutrient supply in acclimated seedlings of *Phaseolus vulgaris* L. *Annals of Botany* 70:257-264.
- Roberntz P. (1999) Effects of long-term CO₂ enrichment and nutrient availability in Norway spruce. I. Phenology and morphology of branches. *Trees* 13:188-198.
- Rogers, H. H., Runion G. B. and Krupa S. V. (1994) Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots the rhizosphere. *Environmental Pollution* 83:155-189.
- Russell, R. S. (1977) *Plant Root Systems*. McGraw-Hill, London
- Sheu, B. H. and Lin, C. K. (1999) Photosynthetic response of seedlings of the sub-tropical tree *Schima superba* with exposure to elevated carbon dioxide and temperature. *Environmental and Experimental Botany* 41, 57-65.
- Silvola J. and Ahlholm U. (1995) Combined effects of CO₂ concentration and nutrient status on the biomass production and nutrient uptake of birch seedlings (*Betula pendula*). *Plant and Soil* 168-169:547-553.
- Smart, D. R., Ritchie K., J. Bloom A. and Bugbee B. B. (1998) Nitrogen balance for wheat canopies (*Triticum aestivum* cv. Veery 10) grown under elevated and ambient CO₂ concentrations. *Plant, Cell and Environment* 21:753-763.
- Thomas R. B., Lewis J. D. and Strain B. R. (1994) Effects of leaf nutrient status on photosynthetic capacity in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) seedlings grown in elevated atmospheric. *Tree physiology* 14:947-960.
- Tissue, D. T., Thomas R. B. and Strain B. R. (1993) Long-term effects of elevated CO₂ and nutrients on photosynthesis and rubisco in loblolly pin seedlings. *Plant, Cell and Environment* 16:859-865.
- Weerakoon W. M., Olszyk D. M. and Moss D. N. (1999) Effects of nitrogen on responses of rice seedlings to carbon dioxide. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 72:1-8.