

論述

大氣二氧化碳濃度與氮素影響森林生態系林木分布之初探—由林木生態生理學之觀點

何冠琳¹ 許博行²

一、前言

全球氣候變遷，尤其大氣二氧化碳濃度與溫度的增加，改變區域性降雨與土地利用型態。未來將對森林生態系之功能帶來衝擊與影響，並刺激森林生態系有所反應（Ward and Strain, 1999）。因此，有關評估森林在全球碳素循環中所扮演的角色，以及此一角色在大氣二氧化碳濃度增加的環境下將如何改變之許多試驗便應運而生（Norby *et al.*, 1999）。

大部分陸生生態系之淨最初生產力（net primary productivity, NPP）是受限於氮素的（nitrogen-limited），且氮素生物地質化學上的改變，常對陸生生態系之生產力與社會結構影響至深（Niklaus *et al.*, 2001）。Hirose與Kitajima（1986）提及植物生長於氮素受限狀態之最適氮素利用，並指出乾物量分配將有所調整，使葉片維持高氮素濃度。意即土壤氮素肥力與植物體含氮量均將影響植物生理與形態上的表現，進而影響植物存活於棲地之適應能力。

基於森林生態系正處於大氣二氧化碳濃度逐漸增加之環境，且在全球碳素循環扮演著重要的角色。森林生態系中植群能否適存於此般環境，其適應能力亦將受到其他環境因素的影響，尤其是土壤肥力與植物本身氮

素固定與轉移之能力。故而，將由林木生態生理學之觀點，探討森林生態系植群之社會結構與分布形態如何受到大氣二氧化碳濃度增加與氮素之影響，並說明植群之所以適存於其棲地之生態生理因素。

二、森林生態系與大氣二氧化碳濃度之關係

植物在進行光合作用過程中吸收二氧化碳，以有機物的形式把碳素固定在植物體內，所以森林具有「二氧化碳儲存庫」的重要地位。反之，群落呼吸、森林伐採後、凋落物與土壤有機碳分解等，將碳素釋放至大氣中，故又稱為「二氧化碳釋出源」（王，1992；Abram, 1996；Gyungsoo, 1997；周等，2000）。因此，森林生態系在調節全球碳素平衡、減緩大氣二氧化碳濃度上升以及維護全球氣候等方面具有不可替代的作用（Dixon *et al.*, 1994；劉等，2000）。隨著不同的森林類型所儲存的碳量有所不同。阮宏華等（1997）以蘇南丘陵之三種林分研究碳素循環，結果顯示：(1)不同樹種所含碳量亦不同，如次生櫟林、杉木人工林及國外松人工林之含碳量分別為 51.0%、54.5% 與 49.9%。而於相同樹種之不同器官其含碳量多寡亦有所差異；(2)杉木人工林、次生櫟林及國外松人工林之碳

1. 國立中興大學森林學系博士班研究生

Graduate student of ph. D, Department of Forestry, NCHU.

2. 國立中興大學森林學系教授，通訊作者

Professor, Department of Forestry, NCHU. Corresponding author.

素同化速率分別為 $5.79 \text{ t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ 、 $2.46 \text{ t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ 及 $2.46 \text{ t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ ；(3)森林生態系之碳素儲存，次生櫟林分 117.68 t ha^{-1} 、杉木人工林分 163.96 t ha^{-1} 及國外松人工林 174.62 t ha^{-1} 。總儲存碳量約有 32.9~43.3 % 存在於 0~80 cm 深的土層，其中的 50~60 % 集中於 0~20 cm 土層；(4)在三個森林生態系，總儲存碳量的 50 % 儲存於幹部材積。

Ward與Strain (1999) 歸納出植物對大氣二氧化碳濃度增加之反應，包括：(1)最初生理與分子反應；(2)生長與繁殖反應；(3)對植物之間競爭與和其他生物之交互作用的影響；(4)遺傳方面的反應；(5)對生態系層次的影響。並且，認為持續從分子至全球之不同層次範圍研究二氧化碳濃度增加之直接影響是重要的。因此，森林生態系之碳素積存 (carbon sequestration) 是由各種生理反應，如光合作用、呼吸作用、光合產物含量與分配、水分狀態、生長表現，以及植群競爭、動物攝食、微生物分解、演化反應與遺傳差異等生態作用之因素加以控制，詳列如表 1 所示 (Gower and Richards, 1990; Ward and Strain, 1999)。

植物與大氣之間首具生理意義之接觸是位於葉片，隨後便是與二氧化碳濃度增加之影響與二氧化碳同化作用之改變做聯想，把焦點放在葉片層次光合作用對二氧化碳增加之反應，且無庸置疑地是增加光合作用速率。但問題是相對於全球變遷對森林的衝擊，當大氣二氧化碳濃度增加，光合作用將增加多少？在較高層次過程中又有何意義？此答案將被與其他環境梯度之交互作用而複雜化，且隨著樹冠、季節性或樹種間而改變 (Norby *et al.*, 1999)。但是，高光合作用速率無法維持長時間，因而發生光合作用的降低調控 (down-regulation)。光合作用的降低調控常與積存 (sink) 的強度降低與低養分利用性 (尤其是氮素) 有關。在生化與葉片層次上的特性則為：降低葉綠素含量、降低 rubisco 含量與活性、限制 RuBP 與

表 1. 分子、生理與生態方面控制生態系之碳素積存(Ward and Strain, 1999)

Table 1. Molecular, physiological and ecological controls on carbon sequestering in ecosystem (Ward and Strain, 1999)

I. Molecular and physiological controls on carbon sequestering	
A. Molecular responses	1. Gene transcription
B. Primary physiological responses	1. Photosynthesis 2. Photorespiration 3. Dark respiration 4. Stomatal regulation
C. Secondary physiological responses	1. Photosynthate concentration 2. Photosynthate translocation 3. Plant water status a. Transpiration b. Tissue water potential c. Water-use efficiency d. Leaf temperature
D. Tertiary whole plant responses	1. Growth rate a. Mass b. Height c. Leaf area d. Node formation 2. Growth form a. Height b. Branch number c. Leaf area and number d. Root architecture e. Root versus shoot mass f. Leaf specific mass 3. Reproduction a. Flower number and size b. Fruit number and size c. Nectar production d. Seed size and number e. Seed germination 4. Phenology (development rate) a. Time to germinate b. Time to reproduction c. Time to leaf senescence d. Time to whole-plant senescence
II. Ecological controls on carbon sequestering	
A. Primary organism interaction	1. Plant-plant a. Competition 2. Plant-animal a. Herbivory b. Pollination c. Shelter 3. Plant-microbes a. Disease b. Decomposition c. Symbiosis
B. Secondary organism interaction	1. Evolutionary responses and genetic differentiation
C. Tertiary ecosystem responses	1. Integration of all effects through time

Pi 再生、葉片重／葉面積較高，及以葉片重為基準之氮素濃度降低。而這些降低調控之反應與葉片中碳水化合物累積增加，造成光合作用的回饋抑制（feedback inhibition）（Ward and Strain, 1999）。

最初刺激植物生長反應於二氧化碳濃度增加，除了光合作用的降低調控之外，另一可能原因是生物量分配與物候學上的調整（Ward and Strain, 1999）。Bazzaz 等（1993）選擇溫帶森林社會中 6 種共同發生（co-occurring）組成之苗木進行研究，結果發現二氧化碳濃度增加將提昇生長3年後的總生物量。由 3 年期間植物重量比率（plant mass ratio, 於高二氧化碳濃度之植物重量除以低二氧化碳濃度者）之形態指出最終生物量提昇大多歸因於第 1 年較高的生長速率（圖 1）。5 種樹種中有 4 種顯示第 1 年的重量比率最

大，3 年後則最低。此重量比率在第 2、3 年降低的情形表示，植物生長於大氣二氧化碳濃度下之相對生長速率（relative growth rates, RGR）變得較大或較類似於生長在高二氧化碳濃度者，故絕對生物量的差異較小。綜合所有樹種與條件，發現植物重量與相對生長速率之間存在顯著的負相關（圖 2），此關係在大氣與高二氧化碳濃度生長的植物並無差異。此種較大植物而其相對生長速率較低的情形，是包含植物結構、碳素分配、生理與物候等方面差異之交互作用過程所造成。

三、氮素養分對森林生態系之影響

養分的有效利用，常為有限資源，應可改善植物的淨碳量所得（net carbon gain），尤其是氮素養分，因其與光合作用能力正相關。例如：在冷溫帶與北方森林生態系氮素

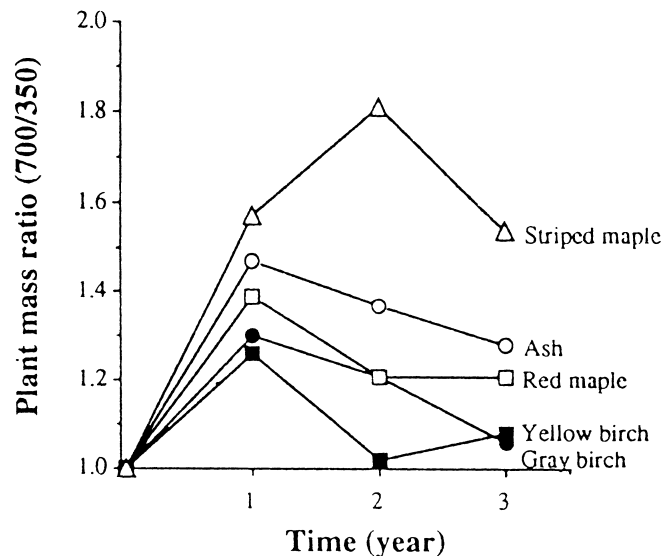


圖 1. 於各時間點之5種溫帶樹種生長於700 μLL^{-1} 二氧化碳濃度之植物總重除以 350 μLL^{-1} 二氧化碳濃度者之比值（Bazzaz *et al.*, 1993）

Fig. 1. Time course of the ratio of total mass of plants grown in 700 μLL^{-1} CO₂ divided by that of plants grown in 350 μLL^{-1} CO₂ for five temperate tree species (Bazzaz *et al.*, 1993).

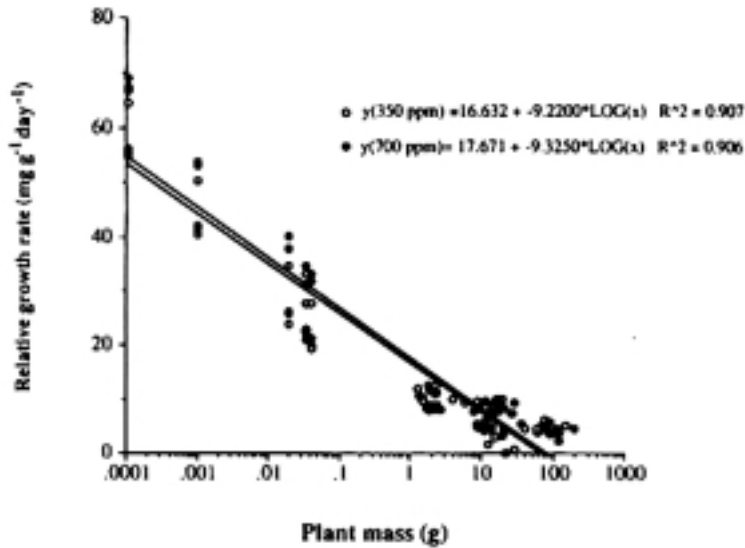


圖 2. 5 種溫帶樹種生長於 $350 \mu\text{LL}^{-1}$ 或 $700 \mu\text{LL}^{-1}$ 二氧化碳濃度之相對生長速率與植物大小的關係 (Bazzaz *et al.*, 1993)

Fig. 2. Relationship between relation growth rate ($\text{mg g}^{-1} \text{day}^{-1}$) and plant size (g) for five temperate tree species grown under 350 or $700 \mu\text{LL}^{-1} \text{CO}_2$.

利用性低，表示常綠樹習性，包含其養分之有效利用，主為適應於缺乏養分的環境 (Chain, 1980; Hirose and Kitajima, 1986)。氮素利用效率 (nitrogen use efficiency, NUE) 表示組織內單位氮量所產生的生物量，與單位葉片氮量、葉片壽命、氮素再轉移與氮素分配之瞬間光合作用速率等功能有關。相較於常綠性葉片，落葉性葉片將較多之最初氮素分配至新組織，以維持蛋白質與其他生化成分分解與重組所損耗之能量，與氮素濃度有顯著的正相關 (Hirose and Kitajima, 1986; Gower and Richards, 1990)。即一葉片氮量增加的成本等於某些葉片移去氮素使光合作用降低之損失，再加上蛋白質分解、胺基酸輸送與蛋白質再合成等損耗能量。尤其在 RuBP 之需能再生過程中的 RuBP 羧化反應與光驅動電子傳遞，與不同葉齡及樹冠位置之氮素再分配有關 (Field, 1983)。

Reich 與 Walters (1994) 以亞瑪遜雨林中 23 種屬於早期與晚期演替之樹種為對象，探討不同葉齡與光微環境 (light microenvironment) 下天然植群之葉重 (N_{mass}) 或葉面積 (N_{area}) 為基礎之葉片氮素、比葉面積 (specific leaf area, SLA, 葉片厚度或密度的倒數) 與光合作用能力 (A_{max}) 三者的關係。結果如表 2 所示，其中 12 種之 N_{mass} 與 SLA 具顯著相關且回歸曲線的斜率為正。因此， N_{mass} 隨著 SLA 增加 (較薄的葉片值較大) 而增加，其因是較老的葉片趨向累積碳素，故 SLA 與 N_{mass} 較年輕葉片低。而其中 18 種的 N_{area} 與 SLA 亦具有顯著相關，但回歸曲線斜率為負值，表示 N_{area} 隨著葉片增厚 (SLA 降低) 而增加。即較厚葉片 (SLA 小) 有較低的 N_{mass} 及較高的 N_{area} ，而 SLA 與 N_{area} 較具高度相關性。由表 3 則顯示有 13 個樹種之 A_{mass} 與 SLA 具顯著正相關，故較薄葉片具有

表 2. 23 種雨林樹種之氮素 (N) 與比葉面積 (SLA) 的關係 (Reich and Walters, 1994)
 Table 2. Nitrogen (N)-specific leaf area (SLA) relationships in 23 rain forest species (Reich and Walters, 1994).

Community/Species (n)	N _{mass} vs SLA				N _{area} vs SLA				Photosynthesis-N slope	
	r ²	P	slope	intercept	r ²	P	slope	intercept	mass-basis	area-basis
Disturbed Terra Firme/oxisols – Cultivated and weed species										
<i>Manihot esculenta</i> (24)	0.53	0.001	487	25.9	0.77	0.001	-34	2.40	29.9	11.0
<i>Solanum straminifolia</i> (14)	0.09	0.50	146	35.4	0.90	0.001	-42	2.62	21.1	8.8
Disturbed Terra Firme/oxisols – Secondary successional										
<i>Bellucia grossularioides</i> (21)	0.36	0.005	801	9.5	0.34	0.005	-91	2.80	11.2	5.1
<i>Cecropia ficifolia</i> (45)	0.09	0.05	656	12.3	0.10	0.05	-51	2.27	14.1	12.7
<i>Clidemia sericea</i> (17)	0.11	0.20	676	6.4	0.07	0.30	-40	1.68	15.1	14.5
<i>Vismia lauriformis</i> (21)	0.09	0.20	611	10.0	0.19	0.05	-77	2.39	20.0	14.7
<i>Vismia japurensis</i> (49)	0.31	0.001	739	6.6	0.16	0.005	-46	1.90	12.7	5.7
Disturbed Terra Firme/oxisols – Secondary successional and gap										
<i>Miconia dispar</i> (17)	0.53	0.001	1674	0	0.02	0.90	-2	1.69	7.9	6.7
Species-rich Terra Firme/oxisols										
“Cabari” (37)	0.42	0.001	471	17.2	0.84	0.001	-162	3.96	3.0	2.4
<i>Licania heteromorpha</i> (34)	0.13	0.05	189	14.1	0.86	0.001	-172	3.00	5.7	4.8
<i>Ocotea costulata</i> (28)	0.33	0.001	270	12.6	0.86	0.001	-114	2.79	NS	2.1
<i>Protium</i> sp. (41)	0.00	0.99	2	16.5	0.81	0.001	-134	3.04	NS	3.8
Legume-dominated Terra Firme/ultisols										
<i>Eperua purpurea</i> (23)	0.39	0.001	898	-0.8	0.00	0.80	4	0.78	4.0	4.8
Tall Caatinga/spodosol										
<i>Caraipa heterocarpa</i> (32)	0.50	0.001	192	7.8	0.87	0.001	-69	1.77	NS	5.2
<i>Eperua leucantha</i> (34)	0.06	0.15	147	11.1	0.73	0.001	-71	1.95	7.5	2.5
<i>Micrandra sprucei</i> (33)	0.00	0.90	24	9.4	0.58	0.001	-145	2.37	7.5	5.3
<i>Micropholis maguirei</i> (37)	0.01	0.75	56	7.1	0.63	0.001	-143	2.10	NS	NS
<i>Protium</i> sp. (23)	0.41	0.001	822	0.5	0.18	0.05	-49	1.39	7.4	5.4
Bana/spodosol										
<i>Aspidosperma album</i> (40)	0.01	0.75	84	8.5	0.61	0.001	-162	2.47	5.3	2.8
<i>Neea obovata</i> (30)	0.01	0.75	143	16.3	0.46	0.001	-168	3.51	4.5	3.0
<i>Protium</i> sp. (21)	0.10	0.20	444	4.5	0.13	0.10	-60	1.49	NS	4.8
<i>Retiniphyllum truncatum</i> (37)	0.27	0.001	665	1.1	0.00	0.80	-6	0.86	13.1	12.6
<i>Rhodognaphalopsis humilis</i> (18)	0.01	0.75	102	6.6	0.40	0.005	-108	1.82	NS	NS

較高的 A_{mass} 與 N_{mass}，此現象大多與葉齡有關，而非光照環境。幼葉比老葉有較高的 A_{mass}、N_{mass} 及 SLA，不同於高光照之上部樹冠與低光照之林下葉片有類似的 A_{mass} 與 N_{mass} 而忽略 SLA 差異之情形。意即影響葉片習性之變異，將對以葉重或葉面積為基礎的光合作用與氮素關係有不同的衝擊。

四、二氧化碳濃度、氮素與植群適存之交互作用

養分循環作為控制或修正植物對二氧化碳濃度之反應是重要的，而大部分著重於氮素之影響。許多試驗在於研究二氧化碳與氮素之間的交互作用，探討氮素循環如何隨著二氧化碳濃度增加而改變？而這些改變又如何影響碳素

表 3. 23種雨林樹種之以葉重 (N_{mass}) 與葉面積 (N_{area}) 為基礎的氮素和最大淨光合作用 (A_{mass} 、 A_{area}) 與比葉面積之相關性 (Reich and Walters, 1994)

Table 3. Correlations between nitrogen on a mass (N_{mass}) vs. area (N_{area}) basis; and maximum net photosynthesis on mass (A_{mass}) and area (A_{area}) bases vs. specific leaf area (SLA) in 23 rain forest species (Reich and Walters, 1994).

Community/Species (n)	N _{mass} vs N _{area}			A _{mass} vs SLA			A _{area} vs SLA		
	r ²	P	slope	r ²	P	slope	r ²	P	slope
Disturbed Terra Firme/ oxisols - Cultivated and weed species									
<i>Manihot esculenta</i> (24)	0.06	NS		0.65	0.001	+	0.22	0.05	+
<i>Solanum straminifolia</i> (14)	0.04	NS		0.12	0.05	+	0.33	0.05	-
Disturbed Terra Firme/ oxisols - Secondary successional									
<i>Bellucia grossularioides</i> (21)	0.07	NS		0.52	0.001	+	0.07	NS	
<i>Cecropia ficifolia</i> (45)	0.27	0.05	+	0.10	0.05	+	0.06	NS	
<i>Clidemia sericea</i> (17)	0.65	0.001	+	0.05	NS		0.07	NS	
<i>Vismia lauriformis</i> (21)	0.52	0.001	+	0.13	0.05	+	0.04	NS	
<i>Vismia japurensis</i> (49)	0.00	NS		0.42	0.001	+	0.09	NS	
Disturbed Terra Firme/ oxisols - Secondary successional and gap									
<i>Miconia dispar</i> (17)	0.29	0.01	+	0.33	0.001	+	0.03	NS	
Species-rich Terra Firme/ oxisols									
"Cabari" (37)	0.11	NS		0.06	NS		0.33	0.001	-
<i>Licania heteromorpha</i> (34)	0.34	0.01	+	0.11	NS		0.64	0.001	-
<i>Ocotea costulata</i> (28)	0.07	NS		0.14	0.05	+	0.32	0.001	-
<i>Protium sp.</i> (41)	0.31	0.001	+	0.06	NS		0.33	0.001	-
Legume-dominated Terra Firme/ ultisols									
<i>Eperua purpurea</i> (23)	0.66	0.001	+	0.05	NS		0.03	NS	
Tall Caatinga/ spodosol									
<i>Caraipa heterocarpa</i> (32)	0.23	0.01	-	0.09	NS		0.66	0.001	-
<i>Eperua leucantha</i> (34)	0.08	NS		0.10	NS		0.09	NS	
<i>Micrandra sprucei</i> (33)	0.38	0.001	+	0.01	NS		0.35	0.001	-
<i>Micropholis maguirei</i> (37)	0.28	0.001	+	0.38	0.001	+	0.22	0.01	+
<i>Protium sp.</i> (23)	0.71	0.001	+	0.45	0.001	+	0.30	0.01	+
Bana/ spodosol									
<i>Aspidosperma album</i> (40)	0.29	0.05	+	0.18	0.01	+	0.04	NS	
<i>Neea abovata</i> (30)	0.43	0.001	+	0.10	NS		0.08	NS	
<i>Protium sp.</i> (21)	0.60	0.001	+	0.06	NS		0.14	NS	
<i>Retiniphyllum truncatum</i> (37)	0.70	0.001	+	0.15	0.05	+	0.09	NS	
<i>Rhodognaphalopsis humilis</i> (18)	0.46	0.001	+	0.34	0.01	+	0.07	NS	

循環？此與森林生態系之養分動態息息相關 (Norby *et al.*, 1999)。包括植物體所含之氮素濃度，與土壤氮素肥力均對植群之適存於大氣二氧化碳增加之環境的能力與反應有所影響。

針對植群生長與氮素含量影響植群分布

而言，Shinano 等 (2001) 以相對生長速率、氮素濃度、氮素產生效率 (nitrogen-production efficiency)、氮素分配率 (nitrogen-distribution ratio) 與氮素利用效率等因子 (各因子之關係如式 1) 進行群團分析將 24 種溫帶樹種分成 3

群：Grope I (*Asteridae* and *Rosidae*)、Grope II (*Dilleniidae* and *Hamamelidae*) 與 Grope III (*Coniferopsidae*)，如圖 3、4 所示。

$$RGR = \left[\frac{\Delta DM / \Delta t}{N_{(leaf)}} \right] \left[\frac{N_{(leaf)}}{N_{(total)}} \right] \left[\frac{N_{(total)}}{DM} \right] \dots\dots(1)$$

其中， ΔDM 為移植至最終取樣期間乾物累積量， $N_{(leaf)}$ 為葉片氮素累積量， $N_{(total)}$ 為整株植物氮素累積量， DM 為植物平均乾物累積

量， Δt 為試驗期間。學者將 $\Delta DM / \Delta t / N_{(leaf)}$ 定義為氮素產生效率， $N_{(leaf)} / N_{(total)}$ 定義為氮素分配率， $DM / N_{(total)}$ 而則為氮素利用效率。

Kerstiens (1998) 以不同耐蔭性之 10 種被子植物與 5 種針葉樹研究耐蔭性可做為林木反應於大氣二氧化碳濃度增加時的預測因子，結果顯示較耐蔭樹種於高二氧化碳濃度時，生物量相對增加，而根據植物結構與生物量及氮

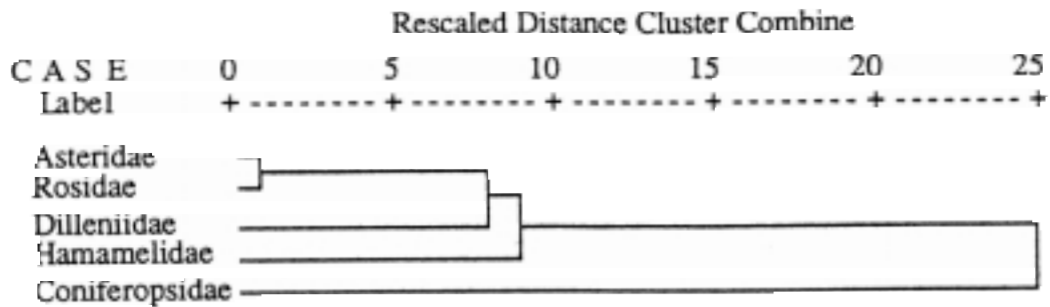


圖 3. 利用葉片氮素濃度、相對生長速率、氮素產生效率、氮素分配率與氮素利用效率之倒數施行群團分析所得之樹形圖 (Shinano *et al.*, 2001)

Fig. 3. Dendrogram of the hierarchical cluster analysis of each class by leaf nitrogen concentration, relative growth rate, N-production efficiency, N-distribution ratio to leaf and 1/N-use efficiency (Shinano *et al.*, 2001).

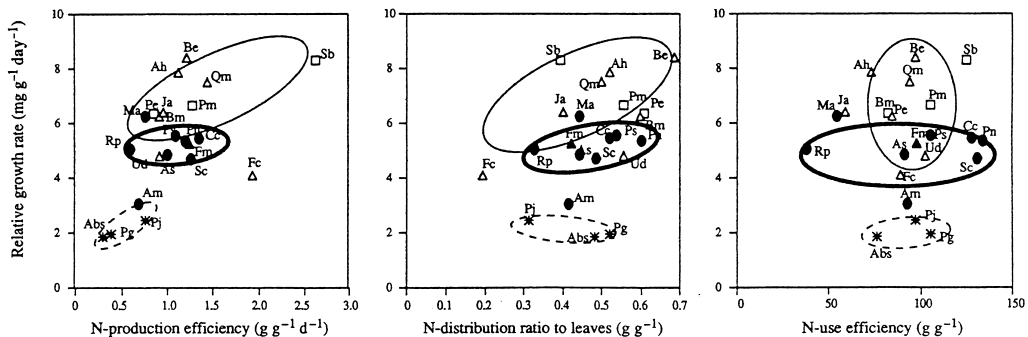


圖 4. 相對生長速率 (RGR; $mg\ g^{-1}day^{-1}$) 與氮素產生效率 ($g\ g^{-1}day^{-1}$)、氮素分配率 ($g\ g^{-1}$) 與氮素利用效率 ($g\ g^{-1}$) 之倒數之回歸關係 (Shinano *et al.*, 2001)

Fig. 4. Relationship between relative growth rate (RGR; $mg\ g^{-1}day^{-1}$) and N-production efficiency ($g\ g^{-1}day^{-1}$), N-distribution ratio to leaf ($g\ g^{-1}$) and 1/N-use efficiency ($g\ g^{-1}$) (Shinano *et al.*, 2001).

素分配，利用光、水分、養分等資源潛在受限於大氣二氧化碳濃度增加，而這些特性將對耐蔭性與二氧化碳濃度之交互作用有所反應。Bazzaz 與 Miao (1993) 發現早期演替、不耐蔭、天生速生之樹種對大氣二氧化碳濃度增加的反應不如緩生、耐蔭、晚期演替者來得強烈，表示較不耐蔭之樹種受到試驗生長狀態時之光照限制。

而就土壤氮素肥力而言，Niklaus 等 (2001) 長期研究養分貧瘠的石灰質草地，發現具有大氣二氧化碳濃度增加與種歧異度降低之交互影響，並發現土壤中硝酸根離子濃度與根長密度 (root length density)、微生物生物量氮素 (microbial biomass N)、豆科群落量，以及總氮庫有些微差異之試驗植群均無關。而種歧異度影響硝化作用 (nitrification)，對植物氮素吸收於空間與時間上的差異。相較於種類較豐富之植群，在低

種歧異度時，允許胺態氮累積於部分土壤剖面，結果硝化速率與土壤硝酸根離子濃度增加。大氣二氧化碳濃度增加，使得土壤含水量增加，進而促進硝酸根離子擴散至根部表面，使得土壤中硝酸根離子濃度降低與硝化速率減弱，此為土壤通氣性不良所致。Schlesinger 與 Lichter (2001) 結合碳穩定同位素所帶來之訊息，在土壤有機物作為一個動態指標。並指出土壤的角色如同一長期的碳素積存庫，需要多方瞭解在森林土壤中的碳素循環，且其研究發現生長於大氣二氧化碳濃度增加至 565 ppm 三年之試驗林，有明顯的碳素累積於枯枝落葉層。而枯枝落葉層中有機碳之快速恢復次數 (fast turnover times)，受制於此碳素積存庫之潛在大小。較深的礦質土層缺乏碳素累積，故未必有長期顯著之淨碳素積存於森林土壤中 (表 4)。

表 4. 薰二氧化碳氣體 3 年後之林下與土壤性質 (Schlesinger and Lichter, 2001)

Table 4. Forest floor and soil parameters (mean (s.e.) after three years of CO₂ fumigation (Schlesinger and Lichter, 2001).

Table 1 Forest floor and soil parameters (mean ± s.e.) after three years of CO ₂ fumigation									
Forest floor									
	Mass (g m ⁻²)	%C	%N	C:N	Total C (g m ⁻²)	Total N (g m ⁻²)	δ ¹³ C		
Control plots	1,833.5 (206.5)	38.24 (0.61)	0.90 (0.02)	42.71 (1.06)	700.98 (87.23)	16.55 (2.24)	-28.90 (0.27)		
Fumigated plots	2,359.6 (32.4)	37.68 (0.41)	0.88 (0.02)	43.36 (0.74)	883.92 (24.30)	20.57 (0.75)	-34.15 (0.71)		
<i>P</i>	0.008	0.484	0.471	0.637	0.014	0.009	0.002		
Mineral soil 0–15 cm depth									
	%C	%N	C:N	Total C (g m ⁻²)	Total N (g m ⁻²)	δ ¹³ C (‰)			
						Bulk soil	Coarse POM	Fine POM	<53 μm fraction
Control plots	1.31 (0.07)	0.07 (0.01)	18.09 (0.91)	1,901.43 (51.63)	105.8 (8.5)	-26.244 (0.182)	-26.819 (0.272)	-27.144 (0.120)	-25.831 (0.199)
Fumigated plots	1.59 (0.07)	0.08 (0.01)	18.98 (1.18)	2,207.65 (136.33)	118.6 (13.6)	-28.054 (0.195)	-29.746 (0.106)	-28.479 (0.078)	-27.214 (0.127)
<i>P</i>	0.037	0.839	0.581	0.180	0.570	0.002	0.001	0.001	0.004
Mineral soil 15–30 cm depth									
	%C	%N	C:N	Total C (g m ⁻²)	Total N (g m ⁻²)	δ ¹³ C (‰)			
						Bulk soil	Coarse POM	Fine POM	<53 μm fraction
Control plots	0.484 (0.054)	0.030 (0.003)	16.1 (0.47)	657.1 (61.8)	40.8 (3.9)	-24.199 (0.457)	-24.334 (0.381)	-26.110 (0.261)	-24.096 (0.507)
Fumigated plots	0.539 (0.057)	0.033 (0.004)	16.2 (0.52)	747.4 (46.4)	46.2 (1.7)	-24.955 (0.554)	-25.451 (0.156)	-26.840 (0.268)	-24.515 (0.585)
<i>P</i>	0.606	0.356	0.946	0.263	0.286	0.352	0.053	0.123	0.617

The *P* value is derived from one-way ANOVA used to test for treatment effects, with a covariate included in the model to account for initial site differences in forest floor mass and %C and %N of the mineral soil layers. One collection of forest floor mass and one measurement of %C in the mineral soil at 0–15 cm depth were deleted from the analysis following a test for outliers². POM, particulate organic matter

五、結語

隨著大氣二氧化碳濃度的逐年增加，全球氣候的變遷，勢必對陸生森林生態系造成無可避免的影響。倘若森林生態系中的各個樹種欲存活於變遷中的環境，其生理與生化反應則必須做出適當的調整，進而發展出更適應變遷的特性，否則終將遭受淘汰的命運。

爲了適應外在環境的變化，除了林木本身的特性調適之外，所存在的立地條件亦會對林木適應氣候變遷的狀況有所影響。因此，綜合考慮所有影響因子才能瞭解林木是否能夠適應於變遷中的氣候與環境。

六、參考文獻

- 王長富 (1992) 地球環境與森林。東北林業大學出版社。61-86 頁。
- 阮宏華、姜志林、高蘇銘 (1997) 蘇南丘陵主要森林類型碳循環研究-含量與分布規律。生態學雜誌。16(6): 17-21。
- 周玉榮、于振良、趙士洞 (2000) 我國主要森林生態系統碳儲量和碳平衡。植物生態學報。24(5): 518-522。
- 劉國華、傅伯杰、方精云 (2000) 中國森林碳動態及其對全球碳平衡的貢獻。生態學報。20(5): 733-740。
- Abrams, J. (1996) Forests as Carbon Sinks Mitigating the Greenhouse Effect.
- Bazzaz, F. A., Miao, S. L., and Wayne, P. M. (1993) CO₂-induced growth enhancements of co-occurring tree species decline at different rates. *Oecologia* 96: 478-482.
- Chapin, F. S. III. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 223-260.
- Dixon, R. K., Brown, S., Houghton, R. A., Solomon, A. M., Trexler, M. C. and Wisniewski, J. (1994) Carbon pools and flux

of global forest ecosystems. *Science* 263:185-190.

- Field, C. (1983) Allocation leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia* (Berlin) 56: 341-347.
- Gower, S. T. and Richards, J. H. (1990) Larches: deciduous conifers in an evergreen world. -In their harsh environments, these unique conifers support a net carbon gain similar to evergreens. *Bioscience* 40(11): 818-826.
- Gyungsoo, C. (1997) The impacts of climate change on potential natural vegetation distribution. *J. for. Res.* 2:147-152.
- Hirose, T. and Kitajima, K. (1986) Nitrogen uptake and plant growth. I. Effect of nitrogen removal on growth of *Polygonum cuspidatum*. *Annals of Botany* 58: 479-486.
- Kerstiens, G (1998) Shade-tolerance as a predictor of responses to elevated CO₂ in trees. *Physiologia Plantarum* 102: 472-480.
- Niklaus, P. A., Kandeler, E., Leadley, P. W., Schmid, B., Tschirko, D., and Korner, C. (2001) A link between plant diversity, elevated CO₂ and soil nitrate. *Oecologia* 127: 540-548.
- Norby, R. J., Wullschlegel, S. D., Gunderson, C. A., Johnson, D. W., and Ceulemans, R. (1999) Tree responses to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest. *Plant, Cell and Environment* 22: 683-714.
- Reich, P. B. and Walters, M. B. (1994) Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. II. Variation in nitrogen vis-a-vis specific leaf area influences mass- and area-based expressions.

Oecologia 97: 73-81.

Schlesinger, W. H. and Lichter, J. (2001) Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. *Nature* 411(24): 466-469.

Shinano, T., Osaki, M., and Kato, M. (2001)

Differences in nitrogen economy of temperate trees. *Tree Physiology* 21: 617-624.

Ward, J. K. and Strain, B. R. (1999) Elevated CO₂ studies: past, present and future. *Tree Physiology* 19: 211-220.