

研究報告

不同光度處理對台灣三種原生闊葉樹苗木 碳水化合物累積和分配的影響

陳書憲¹ 蔡佳彬² 劉瓊霏³

【摘要】本試驗目的在瞭解不同光度下相思樹 (*Acacia confuse*)、烏心石 (*Michelia formosana*)、紅楠 (*Machilus thunbergii*) 等3種不同耐陰能力苗木之形質生長、碳水化合物分配及可溶醣組成分析。光度處理係採用相對光度5%、35%與全光 (100%)，分別將3種苗木以不同光度處理6個月。試驗結果顯示，3種樹種在全光下有最大的相對生長量，其中以相思樹在全光環境下的乾重與相對生長率皆為最高。而生物量分配的部份，可由相思樹莖根比、纖弱指數較烏心石與紅楠高的結果，得知相思樹傾向於地上部分分配較多的生物量，有別於烏心石與紅楠的生長特性；而Dickson苗木品質指數則顯示在光度較高的環境下，苗木的生長會較平均，較少出現徒長的現象。比葉面積與葉面積比則在低光環境有較大的數值。非結構性碳水化合物的部份，可發現在各種光度下紅楠有最高的可溶醣濃度。可溶醣組成分析顯示，隨著光度的上升，葉部蔗糖的組成比例有較下降的趨勢，而根部蔗糖的比例則呈現增加的現象；至於不同樹種間的差異，發現相思樹和烏心石的葉部以蔗糖占有比例為最多，而紅楠葉部與根部可溶醣之蔗糖、果糖、葡萄糖比例則較為一致。

【關鍵詞】光度、形質生長、碳水化合物、相思樹、烏心石、紅楠

Research paper

Effects of Different Light Intensities on Carbohydrate Accumulate and Distribution in Three Native Broad-Leaved Tree Species of Taiwan

Shu-Shian Chen¹ Chia-Pin Tsai² Chiung-Pin Liu³

【Abstract】This study investigated how light intensities impacted the growth and carbohydrate accumulation and distribution in three native broad-leaved tree species of Taiwan. We set the seedlings of *Acacia confuse*, *Michelia formosana*, and *Machilus thunbergii* on the artificial treatment shaded with

1. 國立中興大學森林系研究生。

Graduate student, Department of Forestry, National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan.

2. 行政院農委會林業試驗所助理研究員。

Assistant Researcher, Taiwan Forestry Research Institute, Council of Agriculture.

3. 國立中興大學森林系副教授，台中市國光路250號，通訊作者。

Associate Professor, Department of Forestry, National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan, Corresponding Author.
Tel.: +886- 4- 22850134; E-mail: cpliu@nchu.edu.tw

different relative light intensities controlled to 5%, 35%, and full light (100%) for six months. Results showed the seedlings had the biggest relative growth rate under full light, especially *A. confuse*. The morphological features of *A. confuse*, such as R/T ratio and root weight ratio were lower than *M. formosana* and *M. thunbergii*. Specific leaf area and leaf area ratio were decreased with light intensity increased, otherwise the relative height and Dickson quality index were increased with light intensity increased in all seedling, showing uniform seedlings under full light. The non-structural carbohydrate concentrations and pools of *M. thunbergii* were the highest. In addition, soluble sugar and starch pools of *A. confuse* decreased with light intensity decreased. The composition of soluble sugar showed that the major composition of *A. confuse* and *M. formosana* in leaves was sucrose, and the composition of *M. thunbergii* in leaves and shoot was almost the same in sucrose, fructose, and glucose.

【Key words】 Light Intensities, Morphological Growth, Carbohydrates, *Acacia confuse*, *Michelia formosana*, *Machilus thunbergii*

一、前言

森林生態系中，光度是為影響植物建立、分布、生長及存活的重要環境因子之一 (郭幸榮、黃進輝, 1999; Myers and Kiyajima, 2007)。光度的變化對於植物具有直接或間接的影響，直接影響為光度多寡對光合作用速率的作用，間接的影響則是光度對於植物形質生長和生理反應的作用 (Kozlowski *et al.*, 1991; Valladares and Niinemets, 2008)。對多數植物而言，光量適量的增加，對於植物的光合作用都有增益的功能，但照射的光量若大於植物的光飽和點，光量對光合作用率的影響則減緩，甚至使植物產生光抑制現象。因此，自然環境中的植物，會因其內在的生理機制，顯現對光量適應能力有所差異的特性。耐陰性樹種及非耐陰性樹種各有其適宜的光量範圍，自然環境中的非耐陰樹種小苗多存活在光量較大的孔隙中，而耐陰樹種小苗多分布於光量相對較不足的林下 (Poorter and Kitajima, 2007)。

植物藉由太陽輻射提供能量的來源以進行光合作用，可固定大氣中的碳素而形成碳水化合物，作為植物建構外在形態的結構性與調節傳遞內在代謝的非結構性功能 (潘慶民等, 2002)。高等植物光合作用所固定的碳水化合物最初產物可在葉綠體內形成澱粉，當需要時再於細胞質內轉換為蔗糖，以運輸至各個需要

的部位 (Kozlowski *et al.*, 1991)，因此，植物體內碳水化合物之分配及組成，皆會隨著樹種本身或是生長環境等因素影響而產生差異。Kobe (1997) 對於常綠及落葉樹種進行根部非結構性碳水化合物的測定，由結果顯示根部之儲存性碳水化合物與植物在低光下能否生長與存活有極大的關係，並指出低光環境下，各種不同的樹種的生存機會，與其內在碳水化合物儲藏累積的差異有很密切的相關。

碳水化合物是植物光合作用的產物，對於苗木在各種環境的存活與生長有很重要的關係，然而目前國內有關不同樹種對光度適應的相關研究中，鮮少探討樹種因耐陰能力的差異，而產生植物體內碳水化合物累積和分配與其外在形質生長的關係。因此，本研究選用3種不同耐陰能力之台灣原生樹種，即以分布全台灣低海拔的非耐陰性樹種相思樹 (*Acacia confuse*)，材質優良的耐陰性樹種烏心石 (*Michelia formosana*)，與耐陰能力良好之紅楠 (*Machilus thunbergii*) 之苗木 (黃進輝, 1999; 張安邦等, 2000; 郭耀綸等, 2004a) 為試驗材料，以探討3種苗木在不同光環境下，個別的形質生長及適應機制。

二、材料與方法

(一) 苗木栽培與光度處理

本試驗選用的樹種為台灣原生的相思樹、烏心石、紅楠苗木，苗木皆為當年生實生苗(苗齡約3-6個月大)。試驗選用之3種樹種苗木以蛭石：泥炭土=1：1 (v/v) 為介質，植於容量3.6L的栽培盆之中，放置於林業試驗所六龜研究中心苗圃培育。試驗初期，每盆苗木皆添加10 g的緩效性肥料仙肥丹(多寶佳180日型，NPK 14-12-14)。並於培育數日後，選擇形質相近之苗木，放入3種不同光度環境中，進行試驗處理。試驗日期由98年9月至隔年3月，共6個月。

不同光度處理係採人工遮陰，以3M黑色塑膠布分別設置於網架上，控制網架內的相對光度。其光度分別為相對光度5%、35%及全光，而實際值以實測一日之光合作用有效光量(PPFD, photosynthetic photo flux density) 為準，3種遮蔭環境的實際光量值之測定，係以選擇天氣晴朗無雲的日子，於上午8：00至下午16：00，每隔兩小時以光量計(LI-190, LICOR, USA) 測定各個相對光度的數值。

(三) 測定項目

1. 形質生長之測定

苗木在試驗處理前先行量測苗高和地徑，經6個月光度處理後，每個樹種各個光度處理，苗木的取樣數為6株，3重複。而後進行破壞性取樣，取樣苗木以水洗淨後擦拭乾淨，再分為根、莖、葉三部分。先以葉面積儀(LI-3000A, LI-COR, USA) 測定葉面積，再將樣苗置於70°C的烘箱中烘至恆重。測得不同部位之生物量後，進行不同形質生長參數的計算，計算公式(Thompson, 1985; Hunt, 1990)如下：

相對生長率(relative growth rate, RGR) = (試驗期間淨生物量增加量 ÷ 試驗開始生物量) ÷ 處理月數

比葉面積(specific leaf area, SLA) = 葉面積 ÷ 葉部乾重

葉面積比(leaf area ratio, LAR) = 葉面積 ÷ 全株乾重

莖根比 = 莖乾重 ÷ 根乾重

纖弱指數 = 苗高(cm) ÷ 地徑(mm)

Dickson苗木品質指數 = 全株乾重 ÷ (纖弱指數 + 莖根比)

2. 碳水化合物的測定

(1) 可溶醣測定(Dubois *et al.*, 1956)

首先先將乾燥植體磨粉過篩，秤取0.03 g 植體粉末於試管內，加入7 ml的去離子水震盪均勻，後放入80-85°C的熱水浴30分鐘，再以3000 rpm離心13分鐘，取上述澄清液置入100 ml之定量瓶中，重複上述萃取步驟2次後定量至100 ml，即完成可溶糖的萃取。後再取可溶醣萃取液1 ml，加入5 ml之濃硫酸與0.5 ml 9% 苯酚(phenol) 混合均勻，呈色5分鐘後，測定波長485 nm之吸光值，即可測得可溶糖濃度。

(2) 澱粉的測定(Ghost, 1979)

可溶醣萃取後的沉澱物氣乾後，加入1.4 ml 9.2 N的過氯酸(HClO₄)，震盪使沉澱物打散，萃取15分鐘後加入5 ml的去離子水，混合均勻後，以3000 rpm離心13分鐘，並取其澄清液置於100 ml的定量瓶，再重複進行二次上述的萃取動作。第二次萃取以1.4 ml 4.6 N過氯酸萃取15分鐘，以相同步驟得其澄清液置於之前定量瓶中。第三次萃取以2 ml 0.46 N過氯酸萃取15分鐘，以相同步驟得其澄清液置於之前100 ml定量瓶中，定量到100 ml。而後再取萃取液1 ml，加入5 ml之濃硫酸震盪均勻，再將之與0.5 ml 9%之苯酚混合均勻，呈色5分鐘，測定波長為485 nm之吸光值，即可得植物體澱粉之濃度。

(3) 可溶醣組成分析

萃取之可溶醣，以離子層析儀(ICS-3000, Dionex, USA) 進行主要組成醣類(葡萄糖、果糖、蔗糖)之分析。

(四) 數據分析

試驗數據皆以SAS 9.1軟體進行單因子變異分析和Turkey's Test，比較同樹種不同光度處理，以及同光度不同樹種形質生長與碳水化合物累積和分配之差異。

三、結果與討論

(一) 光度對苗木形質生長影響

光度對苗木形質生長影響，可藉由生物量、苗高、地際直徑等量測值計數所得的參數來加以評估之。苗木之相對生長量有隨著光度增加而有升高的趨勢(表1)，而且在全光環境下，相思樹之相對生長量顯著高於烏心石與紅楠，顯示出相思樹在全光下，能有效利用充足的光資源進行快速生長的非耐陰樹種的生長特性 (Poorter and Kitajima, 2007; Myers and Kiyajima, 2007)。至於生長量的分配情況，可經由莖根比與纖弱指數來瞭解光度處理後，苗木生物量的累積和分配，以及判定其地上部是否出現徒長之現象(郭幸榮、黃進輝，1999；陳忠義，2007; Hunt, 1990)。本試驗結果顯示3種樹種皆呈現莖根比隨著光度的減少而有增高

的現象，證明在高光度處理下，苗木會傾向將生物量累積在地下部，低光度時則累積於地上部，此種現象在相思樹尤其明顯。Dickson苗木品質指數顯示，各樹種皆具有隨著光度增加而增高的趨勢，而且在全光與相對光度5%達到顯著差異，表示在全光環境下生長的苗木，生長情況良好，未有徒長現象。與葉片相關的生長參數代表苗木將資源投資到葉部的情況，比葉面積可用來表示葉片的厚薄，葉面積比則可表示苗木碳的供源比例高低，結果發現苗木的比葉面積和葉面積比呈現隨著光度的減少而有增加的趨勢，其中相思樹與紅楠相對光度5%時的比葉面積和葉面積比顯著高於生長於全光者，顯示低光環境，苗木會提高對於葉部資源的投資，以利獲得充足的光資源。

表1. 相思樹、烏心石、紅楠全株苗木於不同相對光度處理後的形質生長

Table 1. The growth parameters of *A. confuse*, *M. formosana* and *M. thunbergii* seedlings grown in different relative light intensity treatments.

	相對光度100%			相對光度35%			相對光度5%		
	相思樹	烏心石	紅楠	相思樹	烏心石	紅楠	相思樹	烏心石	紅楠
地上部乾重 (g)	5.3Aa (3.3)	1.8Aab (1.7)	1.9Aab (0.8)	1.9Ba (1.7)	1.1Aa (1.3)	1.7Aa (0.5)	1.2Ba (0.7)	0.9Aa (0.6)	1.2ABa (0.5)
地下部乾重 (g)	3.4ABa (2.1)	1.1Aab (1.0)	1.4Aab (0.6)	1.4Ba (1.3)	0.6Aa (0.7)	1.3Aa (0.4)	0.9Ba (0.5)	0.4Aa (0.3)	0.8ABa (0.4)
相對生長率 (g g ⁻¹ mo ⁻¹)	6.5Aa (4.3)*	2.8Ab (2.0)	2.9Ab (0.8)	3.3Ba (2.0)	3.2Aa (2.5)	3.0Aa (0.5)	2.2Ba (0.7)	2.3Aa (0.8)	2.3Ba (0.3)
Dickson 苗木品質指數	0.7Aa (0.5)	0.4Aa (0.4)	0.5Aa (0.2)	0.2Bb (0.2)	0.3ABab (0.4)	0.4Aa (0.2)	0.1Bb (0.1)	0.2Ba (0.1)	0.2Ba (0.1)
纖弱指數	5.5Bb (3.5)	12.2Ba (6.2)	6.2Bb (2.3)	15.2Aa (8.4)	21.8Aa (12.2)	7.6Bb (2.2)	21.5Aa (8.8)	23.8Aa (8.7)	13.9Ab (3.4)
莖根比	4.4Ba (0.8)	1.7Ab (0.5)	2.1Ab (0.6)	5.8ABa (1.8)	1.8Ab (0.6)	1.8Ab (0.7)	6.0Aa (1.9)	2.0Ab (0.4)	2.1Ab (0.8)
比葉面積 (cm ² g ⁻¹)	118.3Ca (13.8)	130.4Ba (55.5)	113.6Ba (13.2)	171.2Ba (35.6)	168.3ABab (31.7)	137.1Bb (44.7)	207.5Aa (38.8)	205.6Aa (44.4)	277.8Aa (66.8)
葉面積比 (cm ² g ⁻¹)	63.4Ca (11.0)	46.8Ab (20.8)	55.3Bab (9.2)	103.8Ba (24.6)	48.5Ab (16.5)	62.7Bb (22.7)	133.0Aa (35.2)	58.6Ab (16.7)	114.2Aa (85.0)

註：1. 英文字母為Turkey's Test不同字母表示差異達顯著 (p < 0.05)，以下皆同

2. 大寫字母表示同樹種不同光度比較，小寫字母表同光度不同樹種比較，以下皆同

3. *標準差

光是光合作用的關鍵因子，因此適度的增加光量，對於苗木的生物量累積有明顯的幫助。苗木在光量充足的環境下生長，常有最大的生物量累積及較大的相對生長量，葉片也會形成厚度相對較厚的陽葉，生物量的分配也會傾向往地下部累積，上述的生長特徵都是苗木為了在全光下能夠充分的利用光資源；同時為避免伴隨著高光而出現的高溫，造成水份過度的散失，苗木亦發展完善的根系，以利增加對於水份的吸收能力 (Poorter, 2001; Poorter and Kitajima, 2007)。在低光環境下，由於光資源的缺乏，苗木內在的碳平衡會受到極大的考驗，因此，多會將生物量累積在地上部，故苗木的莖根比與纖弱指數會隨著光度的減低而增加，投資較多的資源在葉部，以捕捉可利用的光資源，因此低光環境生長的苗木多具有較高的比葉面積與葉面積比 (郭幸榮、黃進輝，1999；張安邦等，2000；郭耀綸等，2004b；陳忠義，2007)。

比較不同耐陰能力樹種對光度變化的反應，發現相思樹在全光下有最大的相對生長量與最高的Dickson苗木品質指數，顯示非耐陰性樹種的相思樹能在全光環境下生長良好，而烏心石與紅楠對於光量的改變，其各項形質生長指數反應也呈現與相思樹相似的變化，惟相對光度5%時的Dickson苗木品質指數具有高於相思樹結果，顯示烏心石與紅楠於低光環境下生長良好的耐陰性樹種特性。另外，比較3種樹種的生物量分配，相思樹莖根比在各個光度下皆顯著高於紅楠，顯示2者耐陰能力的差異，此結果與耐陰能力不同樹種之生長習性有關。Poorter (2001) 研究指出非耐陰性樹種傾向累積較為大量的生物量於地上部，特別是提供較多的資源於葉部生長的特性，有利於其快速生長，增加光資源的收穫，以提高其競爭能力，與耐陰性樹種的生長特性有所差異。葉部形質生長與苗木是否有充分的光量照射有很大的關係，試驗所用的3種樹種皆在相對光度5%有最高的比葉面積和葉面積比，而在全光下有

最低的數值，其中又以相思樹葉部參數隨光度的變化改變的情況最為明顯，顯示光量對於相思樹的影響較紅楠與烏心石大，也意謂著樹種本身耐陰能力的差異。比葉面積與葉面積比的大小變化，除表示苗木對於葉部的資源投資比例外，也顯示出苗木對於光環境的適應情況 (張安邦等，2000)。非耐陰性樹種常生長在高光環境，故開闊地和孔隙是為其極佳的生長位置，若將其置於低光的林下環境生長，即常有適應不良的情況產生，有別於耐陰性樹種能夠適應多變的光環境的生長特性 (郭耀綸、范開翔，2003；郭耀綸等，2004b；林文智、郭耀綸，2007)。

(二) 光度對苗木非結構性碳水化合物化合物的影響

非結構性碳水化合物包含4個重要的作用：能量的貯存、形質生長建構的提供、正常生理代謝的維持及進行與外在環境的相互作用等 (Körner, 2003)，其存在能幫助苗木克服各種不同的逆境的調節作用，例如：進行滲透調節、防止細胞膜的傷害與維持植物體內的碳平衡等 (Myers and Kitajima, 2007; Valladares and Niinemets, 2008)。非結構性碳水化合物可以其不可溶與可溶的性質區分為澱粉與可溶醣 (潘慶民等，2002)，澱粉是為醣類的長期貯存型態，而可溶醣因為是由多種聚合度不同的醣類所組成的集合體，故具有較多種功用 (Poorter and Kitajima, 2007; Myers and Kitajima, 2007)。

本試驗係以光量的變化來對苗木進行處理，以觀察苗木在不同光度下，以及不同樹種的苗木其非結構性碳水化合物的變化情況。由試驗結果發現烏心石可溶醣有隨著相對光度的減低而呈現下降的趨勢，而相思樹與紅楠之澱粉則隨著相對光度減低而有逐漸增高的現象，推測苗木之非結構性碳水化合物轉換情況與光量的變化有關係 (表2、表3)。在高光充足的光資源環境下，苗木可累積合成大量的非結構性碳水化合物，以供生長代謝之利用，並且因可溶醣為醣類的運輸和利用型態，有別於澱粉為

表2. 相思樹、烏心石、紅楠不同相對光度處理後各部位之可溶醣含量

Table 2 The soluble sugar contents of *A. confuse*, *M. formosana* and *M. thunbergii* seedling grown in different relative light intensity treatments.

可溶醣 (mg g ⁻¹)	相對光度100%			相對光度35%			相對光度5%		
	相思樹	烏心石	紅楠	相思樹	烏心石	紅楠	相思樹	烏心石	紅楠
地上部	150.9Ac (23.9)	234.6Ab (12.4)	405.1Aa (15.5)	103.3Bc (16.9)	156.2Bb (7.7)	403.6Aa (13.5)	165.9Ab (12.5)	139.3Bb (12.5)	412.3Aa (31.4)
地下部	125.1Ab (19.9)	170.5Aab (20.3)	206.3Aa (44.9)	121.4Ab (9.9)	123.3Bb (12.1)	216.2Aa (3.0)	118.8Ab (12.1)	130.2Bb (10.7)	208.8Aa (60.4)
全株	275.9Ac (20.4)	405.1Ab (28.2)	611.4Aa (42.8)	224.7Bb (11.4)	279.5Bab (18.9)	619.8Aa (14.7)	284.7Ab (20.6)	269.5Bb (22.3)	621.1Aa (56.3)

表3. 相思樹、烏心石、紅楠不同相對光度處理後各部位之澱粉含量

Table 3. The starch contents of *A. confuse*, *M. formosana* and *M. thunbergii* seedling grown in different relative light intensity treatments.

澱粉 (mg g ⁻¹)	相對光度100%			相對光度35%			相對光度5%		
	相思樹	烏心石	紅楠	相思樹	烏心石	紅楠	相思樹	烏心石	紅楠
地上部	253.2Ab (40.3)	262.8Ab (16.9)	317.5Aa (8.9)	250.9Ab (20.5)	242.7Ab (16.1)	295.2Aa (16.9)	280.8Aab (12.2)	252.8Ab (12.4)	330.5Aa (38.0)
地下部	154.6Aa (10.8)	128.2Aab (10.5)	115.7Bb (11.2)	128.3Aa (40.2)	124.1Aa (7.1)	124.7Ba (3.8)	153.2Aa (14.0)	131.3Ab (8.3)	154.6Aa (18.2)
全株	407.7ABa (42.1)	391.0Ab (8.1)	433.2Ba (14.2)	379.1ABab (50.8)	366.8Bb (20.4)	419.9Ba (13.8)	434.0Aa (22.2)	384.1Ab (12.2)	485.1Aa (30.8)

醣類的長期貯存型態。故生長於高光環境中的植物，為維持旺盛的代謝活動進行，其非結構性碳水化合物中的可溶醣組成比例，常會較低光環境生長的同種植物來得高；相對的低光環境下植物的澱粉組成比例則常會出現較高的現，然而這些情況，同時會受到樹種與環境的影響而產生變化 (Valladares and Niinements, 2008)。Gansert and Sprick (1998) 曾以山毛櫸 (*Fagus sylvatica* L.) 進行光度處理，結果顯示全光環境苗木有最大的生長量，同時全光所累積的非結構性碳水化合物較其他光度來的高，而且隨著光度的減低，澱粉佔非結構性碳水化合物的組成比例會有增高的趨勢。Gleason and Ares (2004) 在夏威夷地區對墨西哥白臘樹 (*Fraxinus uhdei*) 與高亞栲 (*Acacia koa*) 2種樹

種進行3種不同相對光度的試驗結果發現，2種樹種苗木在全光下生長的非結構性碳水化合物為最高，並且隨著光度的增加，葉部的可溶醣也有增加的現象。Veneklaas and Ouden (2005) 以白榕 (*Ficus benjamina*) 與細葉榕 (*Ficus binnendijkii*) 於全光與相對光度5%進行遮陰處理，結果顯示栽植於全光下的苗木，地上部的可溶醣與澱粉皆高於遮陰處理的試驗苗木，推測造成此結果的過程可能是，光量降低後，光合作用速率低於光補償點，但呼吸作用仍維持高光環境的速率，導致碳平衡受到影響，使碳平衡呈現負值，而大量使用貯藏的非結構性碳水化合物，以滿足對碳的需求，故結果顯示遮陰處理會造成苗木較低的生長速率以及較少的碳水化合物含量。

光量變化主要會造成植物體內碳平衡的破壞，若苗木長期處在碳平衡為負值的環境中，影響其存活的關鍵因素就在於非結構性碳水化合物的含量多寡，這與不同樹種長期適應環境後的生長特性有很大的關係 (Valladares and Niinemets, 2008)。一般而言，生長快速的非耐陰性樹種，為持續維持旺盛的生理代謝，雖有較高的光合作用率固定碳水化合物，但同時也伴隨著較高的呼吸作用消耗，因此，耐陰性樹種碳水化合物固定速率雖不若非耐陰性樹種那般快速，然而卻能夠較非耐陰性樹種累積更多的非結構性碳水化合物，以對抗各種不利生長的逆境 (Taiz and Zeiger, 2006)。比較3種不同耐陰能力之樹種間的非結構性碳水化合物的差異，可明顯發現紅楠在任何光度處理下，可溶醣含量均顯著高於其他2種樹種，特別在相對光度5%地上部與地下部之可溶醣，皆高出相思樹約2倍；而烏心石在全光與相對光度35%環境下，可溶醣含量均高於相思樹，惟相對光度5%時差異未達顯著；澱粉測定的結果顯示，紅楠在各個光度處理下，地上部的澱粉較烏心石與相思樹多 (表2、表3)。總結上述結果，可發現紅楠與烏心石比相思樹含有較大量的可溶醣及澱粉，尤其是紅楠，印證耐陰能力較佳的樹種含有較多非結構性碳水化合物的論述 (Poorter and Kitajima, 2007; Myers and Kiyajima, 2007)。

Kobe (1997) 對於常綠與落葉樹種之根部非結構性碳水化合物的研究指出，低光環境下，各種樹種的生存機會，與其內在碳水化合物儲藏累積的差異有很密切的關係。Gleason and Ares (2004) 對墨西哥白臘樹與高亞栲2種耐陰能力不同的樹種進行研究，發現全光環境下，高亞栲非結構性碳水化合物為墨西哥白臘樹的一半，然而隨著相對光度降低，2樹種非結構性碳水化合物的差異也越來越小。Poorter and Kitajima (2007) 對於2種乾濕程度不同的森林所進行研究也指出，苗木對於非結構性碳水化合物的累積，會隨著苗木本身的耐陰能力及

生存環境的差異而有所不同，低光環境生長的耐陰性樹種，會有較高的非結構性碳水化合物貯存於其莖幹部，顯示非結構性碳水化合物的多寡，與生長於低光環境適應能力，有著相當重要的關係。Myers and Kiyajima (2007) 針對7種耐陰能力不同的樹種進行遮光處理，發現耐陰能力佳且分布範圍較廣泛的*Lacmellea panamensis*苗木在低光環境下，其存活率與非結構性碳水化合物含量皆顯著高於其他樹種。Imaji and Seiwa (2010) 於日本地區，選擇2種不同耐陰能力的樹種，分別為耐陰能力不佳樹種 (*Castanea crenata*) 和耐陰能力佳樹種 (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*)，置於林下與孔隙二種不同光環境進行試驗，比較同樣生長於林下低光環境的耐陰性樹種與非耐陰性樹種之非結構性碳水化合物含量，發現耐陰性樹種之地下部含有較高濃度的非結構性碳水化合物，而非耐陰性樹種則出現葉部徒長的現象，顯示耐陰性樹種在林下相對於非耐陰性樹種具有較佳的適應情況及競爭能力。

(三) 光度於不同樹種對於碳代謝的影響

非結構性碳水化合物中的可溶醣，具有植物體內醣類暫時貯存、運輸、直接利用及訊息傳遞的功能，在碳代謝的過程中扮演著重要的角色 (潘慶民等, 2002; Ma *et al.*, 2000)。植物固定大氣中的二氧化碳後，可將碳於葉綠體中合成澱粉貯存，並在有需要的時候，於細胞基質中將澱粉轉換為蔗糖進行運輸或短暫的儲存。本試驗所分析的蔗糖是植體內有機物的重要運送型態，同時也與訊息傳遞有重要的關係 (Ma *et al.*, 2009)，果糖與葡萄糖則是植物體內醣類可直接利用的型態，與植物生化合成有重要的關係 (Taiz and Zeiger, 2006)。光度的適當提升，除對於光合作用的進行有所幫助，使苗木累積較多的碳水化合物外，同時也可促進葉片中醣類代謝相關酵素活性，以促進碳代謝的進行 (Huber and Huber, 1996)。本試驗不同光度下的可溶醣組成變化結果顯示，隨著光度的減低，相思樹與紅楠葉部蔗糖的組成比例也

有隨之減低的趨勢，然而地下部則呈現相反的結果。在高光度環境下，大量的低聚度醣類的累積，可幫助植物滲透調節的進行，並可供作為呼吸作用的基質使用 (Gibson, 2000)。Urbanczyk-Wochniak *et al.* (2005) 進行醣類日變化研究，結果發現在光照最高的中午時分，植物的呼吸作用亦最為旺盛，葉片所測得的蔗糖含量也最高。

另外，比較3種樹種地上部及地下部可溶醣的組成結果，發現可溶醣組成因樹種的不同而有相當明顯的差異，屬於非耐陰性的相思樹，葉部蔗糖所占比例高達82.9%，根部可達94.5%，而烏心石葉部也是以蔗糖占有比例為最多，最高所占比例可達88.5%，紅楠葉與根部可溶醣之蔗糖、果糖、葡萄糖比例較為一致，所占比例各約在33-43%之間 (圖1)，顯示

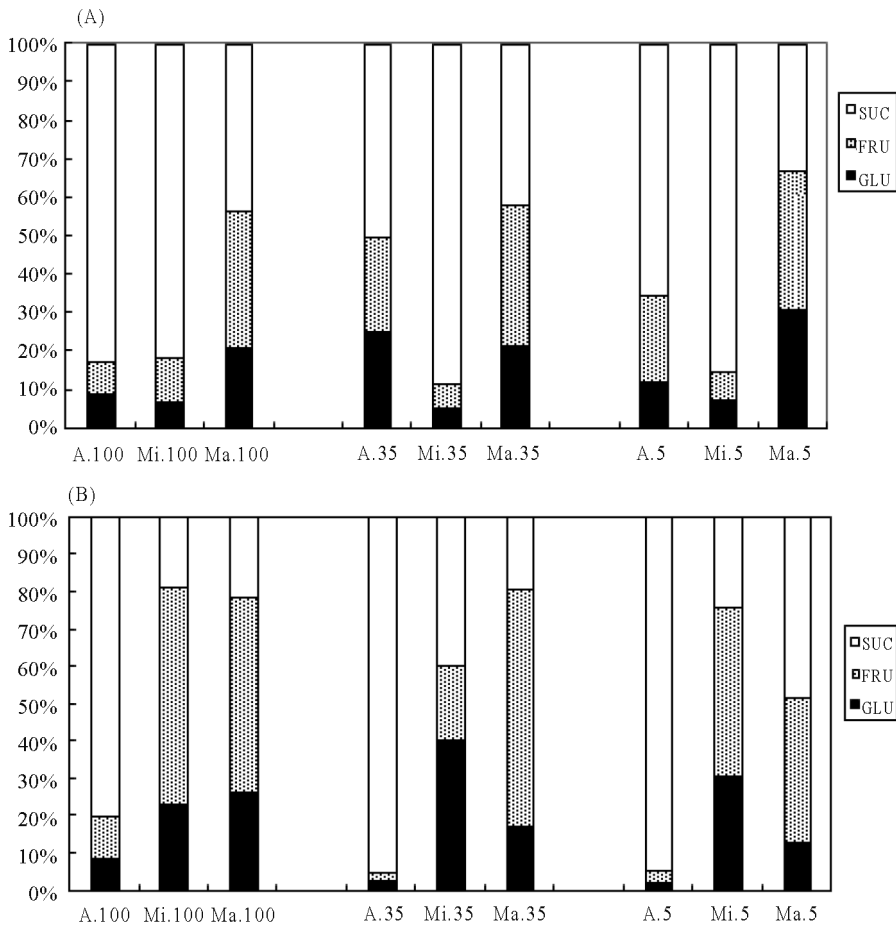


圖1. 不同相對光度處理後相思樹、烏心石、紅楠葉部 (A) 與根部 (B) 可溶醣之葡萄糖、果糖、蔗糖組成比例。其中A.100表示相思樹全光，A.35表示相思樹相對光度35%，A.5表示相思樹相對光度5%處理；Mi.表示烏心石，Ma表示紅楠；SUC代表蔗糖，FRU代表果糖，GLU代表葡萄糖。

Fig. 1. The composition of soluble sugar of shoot of *A. confuse*, *M. formosana*, and *M. thunbergii* seedling grown in different relative light intensity treatments. 100 means full light. 35 means relative light intensities 35%. 5 means relative light intensities 5%. A means *A. confuse*. Mi means *M. formosana*. Ma means *M. thunbergii*. SUC means sucrose. FRU means fructose. GLU means glucose.

相思樹的可溶醣的主要組成是以蔗糖為主，與紅楠可溶醣之蔗糖、果糖、葡萄糖分配比例較為一致的結果有所不同。本試驗中屬非耐陰性樹種的相思樹，其地上部、地下部之可溶醣中，蔗糖的組成占了相當大的比例，顯示相思樹將可溶醣累積後，其大部份的可溶醣是由蔗糖的型態所構成，如此有利其進行體內醣類的運輸，使得相思樹能夠較快速累積生物量 (潘慶民等, 2002; Lusk and Piper, 2007)。而屬於耐陰樹種的紅楠，在各個部位皆有較高比例的單醣 (葡萄糖和果糖) 累積，顯示紅楠的可溶醣多為可供直接利用的單醣所組成，推測如此的醣類轉換有利於紅楠生活在低光的環境當中 (Würth *et al.*, 2005; Lusk and Piper, 2007)。

非結構性碳水化合物中可溶醣的組成，會受到各種因子的影響，包括內在的樹種生長特性，以及外在的各種環境因子影響而有所變動 (Würth *et al.*, 2005; Lusk and Piper, 2007)。Gansert and Sprick (1998) 發現隨著季節的變動，植物體內的非結構性碳水化合物也會出現型態上的轉換，在生長季初期，澱粉會轉換為蔗糖與單醣運送至各個部位，使苗木得以萌芽換葉。而到休眠季前，再轉換為長時間儲存之澱粉。不同耐陰能力的樹種適應不同的光環境，其內在的醣類組成也會有所變化 (Würth *et al.*, 2005)。高光環境下生長的非耐陰性樹種，因充足的光資源有較高量的碳水化合物含量，將醣類以利於運送的形式儲存於體內，有別於低光環境下生長的耐陰性樹種，把醣類以能夠直接進行利用的型態存放，以利對於光能作有效率的利用，利於其在低光照的自然環境下維持生命現象 (Jonathan and Kiyajima, 2007; Valladares and Niinemets, 2008)。

四、結論

不同的光度會對不同耐陰能力的樹種產生影響，屬於非耐陰性樹種的相思樹，在全光下具有最大的相對生長量、最大的苗木品質指數，以及高比例的地下部分配；而在相對光

度5%環境下，則在葉部分配較多比例的生物量。相思樹之莖根比較烏心石與紅楠高，且相思樹之莖根比顯著高於烏心石與紅楠，此結果顯示相思樹傾向於地上部分配較多的生物量，有別於烏心石與紅楠分配生物量於地下部的生長特性。碳水化合物的部份，發現屬於耐陰性樹種的紅楠在各種光度下有最高的可溶醣，推測此較為大量的非結構性碳水化合物累積，有助生長在低光環境的耐陰性樹種渡過光資源較為缺乏的環境。而對於可溶醣組成的分析，發現相思樹的葉與莖部都是以蔗糖占最多的比例，烏心石葉部也是以蔗糖占有比例為最多，紅楠莖與葉部可溶醣之蔗糖、果糖、葡萄糖比例則較為一致，顯現不同耐陰能力樹種碳代謝的差異。

五、致謝

感謝林務局經費的支持，林業試驗所六龜研究中心提供溫室和試驗苗圃及人員之協助。

六、引用文獻

- 林文智、郭耀綸 (2007) 山胡椒、光葉柃木及錐果欒樹苗的生長與生理對不同光環境的反應。作物、環境與生物資訊4(4): 297-306。
- 李金梅 (2003) 三種台灣原生闊葉樹種苗木在不同光環境中之生長暨葉片形態變化。台灣大學碩士論文。
- 郭耀綸 (2000) 南仁山熱帶低地雨林白榕冠層及林下植物的光合作用。台灣林業科學15(3): 351-363。
- 郭耀綸、范開翔 (2003) 南仁山森林倒木孔隙三年間的更新動態。臺灣林業科學18(2): 143-152。
- 郭耀綸、范開翔、黃慈薇、李彥屏、吳惠綸、蔡瑞芬 (2004a) 台灣三十種闊葉樹陽葉氣體交換潛力之研究。台灣林業科學19(4): 375-386。
- 郭耀綸、陳佐治、鄭鈞騰 (2004b) 牛樟扦插曲

- 的生長及光合作用對光亮的反應。台灣林業科學。19(3): 215-224。
- 張安邦、廖天賜、方榮坤、翁仁憲、李丁松 (2000) 光度對大葉楠與香楠形質生長的影響。林業研究季刊 22(1): 11-20。
- 陳忠義 (2007) 構樹苗木對光度與水分之生理反應。中興大學碩士論文。
- 陳凌雲、劉瓊靄 (2009) 升高二氧化碳濃度與水分缺乏對樟樹苗木形質生長及碳水化合物分配的影響。林業研究季刊31(3): 43-53。
- 郭幸榮、黃進輝 (1999) 烏心石苗木生長於溫室內不同光度下之生理特性。中華林學季刊 32(1): 25-37。
- 潘慶民、韓興國、白永飛、楊景成 (2002) 植物非結構性貯藏碳水化合物的生理生態學研究進展。植物學通報。19(1): 30-38。
- DuBois, M., K. A. Giels, J. K. Hamilton,, P. A. Rebers and F. Smith (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical Chemistry 28: 350-356.
- Gansert, D. and W. Sprick (1998) Storage and mobilization of nonstructural carbohydrates and biomass development of beech seedlings (*Fagus sylvatica* L.) under different light regimes. Tree Physiology 12: 247-257.
- Ghost, S. K. (1979) Effect of bottlegourd mosaic virus on reducing sugar and starch contents of leaves of *Lagenaria vulgaris*. Phytopathologische Zeitschrift 95: 250-253.
- Gibson, S. I. (2000) Plant sugar-response pathways: Part of a complex regulatory web. Plant Physiology 124: 1532-1539.
- Gleason, S. M. and A. Ares (2004) Photosynthesis, carbohydrate storage and survival of a native and an introduced tree species in relation to light and defoliation. Tree Physiology 24(10): 1087-1097.
- Hunt, R. (1990) Basic growth analysis. Unwin Haman Inc. London, UK.
- Huber, S. C. and J. L. Huber (1996) Role and regulation of sucrose phosphate synthase in higher plants. Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology 47: 431-444.
- Huner, N. P. A., G. Oëquist and F. Sarhan (1998) Energy balance and acclimation to light and cold. Trends Plant Science. 3: 224-230.
- Imaji, A. and K. Seiwa (2010) Carbon allocation to defense, storage, and growth in seedlings of two temperate broad-leaved tree species. Oecologia 162: 273-281.
- Jonathan, A. M. and K. Kiyajima (2007) Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. Journal of Ecology 95(2): 383-395.
- Kobe, R. K. (1997) Carbohydrate allocation to storage as a basis of interspecific variation in sapling survivorship and growth. Oikos 80: 226-233.
- Kozlowski, T. T., P. J. Kramer and S. G. Pallardy (1991) The Physiological Ecology of Woody Plants. Academic Press, New York.
- Körner, C. (2003) Carbon limitation in trees. Journal of Ecology 91: 4-17.
- Lusk, C. H. and F. I. Piper (2007) Seedling size influences relationships of shade tolerance with carbohydrate-storage patterns in a temperate rainforest. Functional Ecology 21: 78-86.
- Ma, Y., Y. Zhang, J. Lu and H. Shao (2009) Roles of plant soluble sugars and their responses to plant cold stress. African Journal of Biotechnology 8 (10): 2004-2010.
- Myers, J.A. and K. Kiyajima (2007) Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. Journal of Ecology 95: 383-395.

- Poorter, L. (2001) Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15: 113-123.
- Poorter, L. and K. Kitajima (2007) Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology* 88(4): 1000-1011.
- Taiz, L. and E. Zeiger (2006) *Plant physiology*. Benjamin/Cummings Publishing. USA.
- Thomas, F. M. and C. Hilker (2000) Nitrate reduction in leaves and roots of young pruned oaks (*Quercus robur*) growing on different nitrate concentrations. *Environmental and Experimental Botany*. 43: 19-32.
- Urbanczyk-Wochniak, E., C. Baxter, A. Kolbe, J. Kopka, L. J. Sweetlove and A. R. Fernie (2005) Profiling of diurnal patterns of metabolite and transcript abundance in potato (*Solanum tuberosum*) leaves. *Planta* 221(6): 891-903.
- Valladares, F. and U. Niinemets (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 237-251.
- Veneklaas, E. J. and F. D. Ouden (2005) Dynamics of non-structural carbohydrate in two *Ficus* species after transfer to deep shade. *Environmental and Experimental Botany* 54: 148-154.
- Würth, M. K. R., S. Peláez-Riedl, S. J. Wright and C. Körner (2005) Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia* 143: 11-24.

