

研究報告

提高CO₂濃度對不同耐陰等級樹苗光合作用性狀的影響許子淳^{1,2)} 郭耀綸^{2,3)}

摘要

本研究測定人工林下層大氣CO₂濃度的變化，並比較不同耐陰性樹苗的光合作用性狀在不同光量條件下，對CO₂濃度提高的反應有何差異。選用的材料為五類耐陰等級闊葉樹種的天然更新苗各3種。結果發現，林內大氣CO₂濃度於林床表面最高，四季平均可達500 ppm，植株葉片越靠近地表則可利用的CO₂資源越多。五類樹苗的淨光合作用率(P_n)均可因CO₂濃度由400 ppm提高到500 ppm而增大，但不同耐陰等級樹苗的光合作用CO₂利用效率(CUE)，於低光或高光條件下有相反的表現。耐陰性較高的三類樹苗在≤ 60 μmol photon m⁻² s⁻¹低光時有顯著較高的CUE，但陽性及先驅樹苗在≥ 250 μmol photon m⁻² s⁻¹高光時卻有顯著較高的CUE。當CO₂濃度由400 ppm提高到500 ppm，各類樹苗的光補償點可顯著降低17~45%，但暗呼吸率僅降低11~17%；耐陰性較高的三類樹苗，光量子利用效率(QUE)可因CO₂濃度提高而顯著增加58~92%，然而陽性及先驅樹苗的QUE卻不能顯著增加。土壤呼吸釋出較高的CO₂資源，可使耐陰性較高的樹苗之P_n，在更低的光量時即呈現正值。然而，陽性及先驅樹苗在≤ 15 μmol photon m⁻² s⁻¹低光時，CO₂濃度需要> 500 ppm其P_n才會成為正值。本研究結論為，在低光環境下提高CO₂濃度，耐陰性較高的樹苗其P_n、CUE、QUE均可顯著提高，且其碳固定的促進效應高於較不耐陰的樹苗；但在高光環境下，提高CO₂濃度對較不耐陰樹苗的CUE提升效率較顯著。

關鍵詞：CO₂利用效率、光補償點、低光環境、光量子利用效率、耐陰性。

許子淳、郭耀綸。2021。提高CO₂濃度對不同耐陰等級樹苗光合作用性狀的影響。台灣林業科學 36(4):309-26。

¹⁾ 林業試驗所育林組，100051台北市中正區南海路53號 Division of Silviculture, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 100051, Taiwan.

²⁾ 國立屏東科技大學森林系，91201屏東縣內埔鄉學府路1號 Department of Forestry, National Pingtung Univ. of Science and Technology, 1 Xuefu Rd., Neipu Township, Pingtung 91201, Taiwan.

³⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail: ylkuo@mail.npust.edu.tw

2021年12月送審 2022年1月通過 Received December 2021, Accepted January 2022.

Research Paper

Effects of Elevated CO₂ Concentrations on the Photosynthetic Traits of Tree Seedlings with Different Shade-Tolerance Levels

Tzu-Chun Hsu^{1,2)} Yau-Lun Kuo^{2,3)}

[Summary]

This research investigated variations of atmospheric CO₂ concentrations under a plantation and the responses of photosynthetic traits to CO₂ enrichment under different light intensities in seedlings of tree species with various shade-tolerance levels. Naturally regenerated seedlings of 3 broadleaf tree species for each of 5 shade-tolerance levels were chosen to measure photosynthetic responses. Results showed that CO₂ concentrations were the highest at the forest floor, reaching 500 ppm on average in all seasons. The closer the leaves were to the forest ground, the more CO₂ resources were available. Net photosynthetic rates of seedlings of the 5 shade-tolerance levels all increased as CO₂ concentrations were elevated from 400 to 500 ppm. However, the photosynthetic CO₂-use efficiency (CUE) of seedlings among the 5 shade-tolerance levels showed reverse responses under low and high light intensities. Seedlings of species belonging to the 3 higher shade-tolerance levels exhibited significantly higher CUE values under low light intensities (of $\leq 60 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), yet seedlings of shade-intolerant and very intolerant species showed significantly higher CUE values under high light intensities (of $\geq 250 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). When CO₂ concentrations increased from 400 to 500 ppm, the light compensation point of seedlings significantly decreased 17~45%, but the dark respiration rate merely decreased 11~17%. The quantum-use efficiencies (QUEs) of seedlings of species belonging to the 3 higher shade-tolerance levels increased 58~92% due to elevated CO₂ concentrations. However, elevated CO₂ concentrations did not significantly increase QUE values of seedlings of shade-intolerant and very intolerant species. The enriched CO₂ emitted by soil respiration could prompt positive photosynthetic rates of shade-tolerant seedlings even under lower light conditions; yet, for seedlings of shade-intolerant and very intolerant species, the CO₂ concentrations needed to be > 500 ppm before their net photosynthetic rates became positive under low light conditions of $\leq 15 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. In conclusion, under low light environments with elevated CO₂ concentrations, shade-tolerant species significantly increased their net photosynthetic rate, CUE, and QUE, showing higher facilitation effects of carbon fixation than shade-intolerant species; yet, under high light environments, the elevated CO₂ concentrations showed more significant effects on increasing CUE values of shade-intolerant species.

Key words: CO₂-use efficiency, light compensation point, low light environment, quantum-use efficiency, shade-tolerance.

Hsu TC, Kuo YL. 2021. Effects of elevated CO₂ concentrations on the photosynthetic traits of tree seedlings with different shade-tolerance levels. *Taiwan J For Sci* 36(4):309-26.

緒言

近年來大氣CO₂濃度持續升高，造成全球暖化及氣候異常。然而，當前大氣CO₂濃度仍未達C₃植物的光合作用CO₂飽和點，光合作用仍會隨大氣CO₂濃度提高而持續增高(Cernusak et al. 2013, Körner 2015)。過去在溫室或開頂式容器(open-top chamber)的試驗，發現CO₂濃度比正常大氣提高2倍，在多種生長條件下都會顯著提高植物的光合作用率及總生物量(Curtis and Wang 1998)。近30年來研究人員在自然生態系以「自由空氣CO₂增量法」(free air CO₂ enrichment, FACE)進行試驗，也證實提高大氣CO₂濃度200 ppm對林木光合作用及生長都有促進作用，光飽和光合作用率可提高40~50% (Leakey et al. 2009, Bader et al. 2010, Norby and Zak 2011, DaMatta et al. 2016)。這是因為C₃植物碳固定反應的受質(substrate)CO₂增多，可增進Rubisco酵素的羧化作用(carboxylation)效率，同時競爭性的抑制氧化作用(oxylation)，使光呼吸作用(photorespiration)造成的CO₂損失減低(Long et al. 2004, Answorth and Rogers 2007)。因此，C₃植物的光合作用具有隨CO₂濃度提高而顯著提高的潛力(Cernusak et al. 2013)。此外，提高CO₂濃度也可增進C₃植物的光合作用光量子利用效率(quantum-use efficiency or quantum yield)，並降低暗呼吸率(dark respiration)及光補償點(light compensation point) (Leakey et al. 2009, Temme et al. 2017)。

提高CO₂濃度可增進C₃植物的淨光合作用率及光量子利用效率，並降低暗呼吸率及光補償點，那麼不同耐陰性樹種的苗木各項光合作用性狀對CO₂濃度提高的反應是否一致？研究發現CO₂濃度提高令植物光合作用增加的程度，會因樹種及其耐陰性而異(Curtis and Wang 1998, Kerstiens 2001, Springer and Thomas 2007)。相對於耐陰樹種，不耐陰的陽性樹種本質上有較高的光合潛力及較旺盛的Rubisco活性(Coste et al. 2005)，因此有研究認為陽性樹種的光合作用對CO₂濃度長期提高的反應會高於耐陰樹種(Rochefort and Bazzaz 1992)，但也有研究發現相反的結果(Kubiske and Pregitzer 1996,

Kerstiens 1998, Naumburg and Ellsworth 2000)，或不同耐陰性樹種的反應並無顯著差異(DeLucia and Thomas 2000, Hättenschwiler 2001, Sefcik et al. 2006)。此外，不同耐陰性的樹種其光合作用性狀因CO₂濃度提高的反應，在高光或低光條件下的作用樣式可能也會不同。在台灣南部南仁山森林的研究，發現耐陰樹種的小苗在光量 $\leq 10 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 的條件下，因CO₂濃度由360 ppm提高到420 ppm，其淨光合作用率可由負值轉變為正值；然而，陽性樹種的小苗並不因CO₂濃度提高而促進其光合作用，淨光合作用率仍為負值(Cheng 2001)。其他研究也報導在光量低的林下環境，耐陰樹種苗木的淨光合作用率對CO₂濃度提高的反應，高於不耐陰樹種的苗木(Hättenschwiler 2001, Granados and Körner 2002, Leakey et al. 2002, Sefcik et al. 2006)。Teskey and Shrestha (1985)發現耐陰樹種苗木在低光條件下有較高的光合作用CO₂利用效率(photosynthetic CO₂-use efficiency, CUE)，而不耐陰樹種的CUE即較低。該研究定義CUE為葉片淨光合作用率隨大氣CO₂濃度改變的直線迴歸式之斜率。在南仁山森林也發現，在低光條件下當大氣CO₂濃度提高40 ppm，耐陰樹種小苗的CUE為陽性樹種小苗的3倍(Cheng and Kuo 2004)。在樹冠下層低光環境，耐陰性高的樹苗因為有較高的CUE，對維持葉部碳平衡會有很大助益(Teskey and Shrestha 1985)。

鬱閉森林內除了光環境對不同耐陰性樹苗的生長及生存有影響外，林地土壤呼吸(soil respiration)釋放出較高濃度的CO₂資源，對樹苗的碳收支也有重要貢獻(Bazzaz 1990, Osborne et al. 1997)。土壤呼吸為包含根系自營性呼吸及土壤微生物異營性呼吸的綜合體，會將較高濃度的CO₂釋放到林床上方大氣(Bazzaz and Williams 1991)。土壤呼吸自然釋出較高濃度的CO₂，其垂直分布是以林地表面最高，隨著高度增加而遞減，尤其樹冠層在白天時具有旺盛的光合作用，使得CO₂濃度最低(Buchmann et al. 1996, Cheng and Kuo 2004)。巴拿馬熱帶林雨季期間林床上方10 cm，日平均大氣CO₂濃度為389~485 ppm；該處自然提高的CO₂濃度雖

未達林木光合作用飽和的程度，但足以顯著提高林下苗木的淨光合作用率(Holton and Winter 2001)。巴西熱帶森林林床上方50 cm，白天CO₂濃度都高於林外大氣CO₂背景值；在雨季08:00大氣的CO₂濃度為460 ppm，乾季為480 ppm，分別比53 m樹冠突出層(emergent layer)高出51及73 ppm (de Araujo et al. 2008)。南仁山森林林床上方2、10、20 cm處，白天的大氣CO₂濃度分別比樹冠層上方高出62、30、20 ppm (Cheng and Kuo 2004)。因為森林垂直空間大氣存在CO₂濃度梯度，在同一處林分之成樹、稚樹及苗木的葉片因生長高度的關係，在同一時間會面對不同濃度的CO₂條件，而同一株樹苗不同位置之葉片所處的微環境也有濃度不同的CO₂資源(Bazzaz and Williams 1991)。位處森林最下層的樹苗，葉片經常可以吸收由土壤呼吸釋出的高濃度CO₂ (Eliš et al. 1989, Bazzaz and Williams 1991, Riddoch et al. 1991)。

生長在森林下層樹苗的葉片，白天淨光合作用率會是正值或負值呢？理論上照到葉片的光量需高於其光合作用光補償點(LCP)，其淨光合作用率才會成為正值。然而，樹冠鬱閉的森林內光資源極為受限，例如惠蓀林場次生林無斑光(sunfleck)時林下光量為3~13 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Chu and Sheu 2005)；墾丁高位珊瑚礁森林內光量約為5~15 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Kuo and Wu 1997, Wang et al. 1997)。於晴天森林內常有斑光入射，葉片照到斑光的時間可能只維持數十秒，但其光量通常較林下樹苗的LCP高，淨光合作用率多可成為正值，且增加的光能可顯著提高樹苗的碳收穫(Way and Pearcy 2012)。耐陰性較高的樹種本質上有較低的光補償點(Kuo et al. 2021)，且許多耐陰樹種苗木在林下低光環境，其LCP可因馴化而降低至 $\leq 5.0 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Kuo and Wu 1997, Würth et al. 1998, Chu and Sheu 2005, Kuo and Lai 2008)，但是陽性樹種的苗木則無法將LCP降至這麼低(Kuo and Lai 2008)。耐陰樹種的苗木除了因馴化低光環境而降低LCP外，CO₂濃度提高也可降低其LCP (Cheng and Kuo 2004, Tomimatsu et al. 2014, Kitao et al 2016)。土壤

呼吸正好提供此項有利條件，可讓形體低矮、葉片距離林床表面很近的小苗獲得額外高濃度的CO₂資源。林下樹苗接受到的光量若只是接近其LCP，則額外提高的CO₂資源因可將LCP降得更低，可增加樹苗淨光合作用率為正值的時間及有正值碳收穫的日數，對樹苗長期生存及成長會有很大助益(Osborne et al. 1997)。生長在森林下層的耐陰樹苗，可能已發展出利用林床較高的CO₂資源來提高淨光合作用率的機制，由此可補償生育地極低的光資源對碳固定的限制(Bazzaz 1990)。因此，探討生長在林下低光環境的樹苗，因CO₂濃度自然提高對其光合作用的影響，具有重要的生態意義(Sefcik et al. 2006, Tomimatsu et al. 2014)。

本研究目的為比較不同耐陰等級樹種的天然更新苗，在不同光量條件下，光合作用性狀對提高的CO₂濃度之反應有何差異，並提出「在林下低光條件，因土壤呼吸而提高的CO₂資源，對耐陰性較高之樹苗的光合作用促進效應，高於耐陰性較低之樹苗」的假說。針對上述研究目的，本研究提出下列4個問題：(1)森林下層不同高度、不同季節、白天不同時段的大氣CO₂濃度有何變化？(2)不同耐陰等級樹苗的光合作用CO₂利用效率，隨CO₂濃度與光量提高的改變程度有何差異？(3)不同耐陰等級樹苗於CO₂濃度提高時，其光補償點、暗呼吸率、光量子利用效率的改變程度有何差異？(4)在林內低光環境，不同耐陰等級樹苗在何種光量與CO₂濃度的組合條件下，會有正值的淨光合作用率？在假說的驗證方面，於森林下層平常可照到的光量範圍，若較耐陰的樹苗其CO₂利用效率顯著高於較不耐陰的樹苗，則假說可獲支持；於土壤呼吸可自然提高的CO₂濃度範圍，若較耐陰的樹苗在低光條件之淨光合作用率可成為正值，而較不耐陰的樹苗仍為負值，則假說亦可獲支持。

材料與方法

林內0~100 cm不同高度大氣CO₂濃度動態變化的測定

本研究試驗地位於國立屏東科技大學森林

系苗圃的闊葉樹人工林。為瞭解供試樹苗微生育地CO₂濃度空間及時間變化，選定人工林林內及林外兩處，進行大氣CO₂濃度比較。林內測得的大氣CO₂濃度條件，可作為後續測定不同耐陰等級樹苗光合作用CO₂反應時，CO₂濃度級距設定之參考。人工林林內選擇3處各相距2 m以上有土壤基質的林床；林外測點則選擇距林緣1.5 m，無土壤基質之水泥路面，作為沒有土壤呼吸影響之對照測點。為了準確標定林床上方不同高度，事先已自製兩根長130 cm的鐵桿，下端15 cm可插入土壤，在與鐵桿垂直方向焊接6個橫向小鐵條，可準確標定距地表0、2、5、10、20及100 cm共6種高度。置於水泥路面的鐵桿於試驗一年期間都固定在該處，林內測點則使用另一枝鐵桿於不同時段在3處測點移動。藉攜帶式光合作用系統(LI-6400XT, LI-COR, Lincoln, NE, USA)測定大氣CO₂濃度時，以2 m長的塑膠管線一端連接儀器的進氣口，另一端則綁附於鐵桿之目標高度。為了避免過高的濕度對儀器判斷CO₂濃度的影響，於管線中段裝置乾燥劑，使大氣相對濕度處於< 30%狀態。在同一測定日各測點於07:00~14:00，每隔1 h測定一回6處高度的大氣CO₂濃度。儀器置於測點外2 m處，可避免人員呼吸影響測點之大氣CO₂濃度數值。同一測點由土表0 cm開始，接上管線後連續監測60 s該高度的CO₂濃度，記錄該期間CO₂濃度的眾數值。測定日期為2019年9月28日、12月28日、2020年3月28日及6月24日，分別代表秋季、冬季、春季、夏季的數值。各測點於同一測定日，在6處高度分別有7個時段的大氣CO₂濃度測值，本研究將3處測點同一時段、同一高度的CO₂濃度測值平均，顯示林內因土壤呼吸自然釋出CO₂在林床上方1 m內的動態變化樣式。

不同光量條件下五類耐陰等級樹苗光合作用CO₂利用效率的測定

本項試驗比較不同耐陰等級闊葉樹種苗木在不同光量條件下，光合作用CO₂利用效率(CUE)的差異。試驗樹種依據Kuo and Yeh (2015)發表的台灣闊葉樹種耐陰性分級名

錄，選擇耐陰等級I(先驅性)的野桐(*Mallotus japonicus*)、構樹(*Broussonetia papyrifera*)、山黃麻(*Trema orientalis*)；耐陰等級II(陽性)選定茄冬(*Bischofia javanica*)、土密樹(*Bridelia tomentosa*)、樟樹(*Cinnamomum camphora* var. *camphora*)；耐陰等級III(中等耐陰)的樹種為海欖果(*Cerbera manghas*)、銀葉樹(*Heritiera littoralis*)、香楠(*Machilus zuihoensis* var. *zuihoensis*)；耐陰等級IV(耐陰樹種)選用枯里珍(*Antidesma pentandrum* var. *barbatum*)、軟毛柿(*Diospyros eriantha*)、九節木(*Psychotria rubra*)；耐陰等級V(極耐陰)的樹種則為毛柿(*Diospyros blancoi*)、菲島福木(*Garcinia subelliptica*)及柿葉茶茱萸(*Gonocaryum calleryanum*)，共計15樹種的苗木供試驗(Table 1)。所選苗木皆為屏科大森林系苗圃天然更新的樹苗，苗高在9~15 cm範圍；先驅及陽性小苗的苗齡估計為1年生，中等耐陰苗木估計為1~2年生，耐陰及極耐陰樹苗的苗齡估計分別為2~3及3~5年生(Table 1)。選用的先驅及陽性樹種苗木分別生長在空曠地及林緣，藉光量計(LI-190SA, LI-COR)配合資料記錄器(LI-250)，於08:00~12:00測得其生育地相對光量分別約為90及78%。中等耐陰樹苗生長在相對光量約48%的半日照環境。耐陰、極耐陰的樹苗生長在相對光量分別為7及2%的樹冠層下方，平均瞬間光量分別為40±13及10±4 μmol photon m⁻² s⁻¹。供試15樹種各選取3株苗木，每株測定新近成熟葉片1片的光合作用表現。

各樹種的CUE於2019年9月至2020年1月期間進行測定。儀器使用LI-6400光合作用系統，測定時加熱板溫度視當時氣溫設定在26或28°C，葉箱的相對濕度控制在70~80%，以容量12 g的小瓶提供CO₂氣體。測定時先將光量設定在10 μmol photon m⁻² s⁻¹，測定該光量條件下樹苗在6個CO₂濃度級(400、420、440、460、480、500 ppm)的淨光合作用率。之後再分別改變至較高的光量級，測定各光量條件下樹苗在6個CO₂濃度處理的淨光合作用率。較高的光量級包括25、50、60、70、75、80、90、100、250、500、800 μmol photon m⁻² s⁻¹，連同

Table 1. List of the photosynthetic capacity (A_{\max} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), *in situ* relative light intensity, height of individuals, and estimated age (mean \pm standard deviation, $n = 3$) of tested species

Species	A_{\max}	Light (%)	Height (cm)	Est. age (yr)
Very intolerant				
<i>Broussonetia papyrifera</i> (構樹)	34.1 ¹⁾	89 \pm 5	13 \pm 3	1
<i>Mallotus japonicus</i> (野桐)	34.4	90 \pm 2	15 \pm 2	1
<i>Trema orientalis</i> (山黃麻)	27.7	90 \pm 6	12 \pm 2	1
Intolerant				
<i>Bischofia javanica</i> (茄冬)	22.7	80 \pm 4	13 \pm 2	1
<i>Bridelia tomentosa</i> (土密樹)	22.9	76 \pm 7	13 \pm 3	1
<i>Cinnamomum camphora</i> var. <i>camphora</i> (樟樹)	21.4	77 \pm 4	15 \pm 2	1
Moderately tolerant				
<i>Cerbera manghas</i> (海欖果)	20.3	49 \pm 3	14 \pm 2	1~2
<i>Heritiera littoralis</i> (銀葉樹)	17.7	47 \pm 3	13 \pm 2	1~2
<i>Machilus zuihoensis</i> var. <i>zuihoensis</i> (香楠)	19.7	49 \pm 8	15 \pm 1	1~2
Tolerant				
<i>Antidesma pentandrum</i> var. <i>barbatum</i> (枯里珍)	14.1	7 \pm 2	11 \pm 1	2~3
<i>Diospyros eriantha</i> (軟毛柿)	12.7	7 \pm 3	11 \pm 2	2~3
<i>Psychotria rubra</i> (九節木)	13.8	7 \pm 2	11 \pm 1	2~3
Very tolerant				
<i>Diospyros blancoi</i> (毛柿)	12.3	2 \pm 1	10 \pm 1	3~5
<i>Garcinia subelliptica</i> (菲島福木)	10.2	2 \pm 1	9 \pm 1	3~5
<i>Gonocaryum calleryanum</i> (柿葉茶菜萸)	11.8	2 \pm 1	9 \pm 2	3~5

¹⁾ A_{\max} values reported by Kuo and Yeh (2015).

初始的最低光量，共計12個光量條件。在各光量條件下某樹苗CUE的計算方法為：求取其淨光合作用率隨6個CO₂濃度處理而改變的迴歸關係，其直線迴歸式的斜率即代表該樹苗葉片在該光量條件的CUE (Teskey and Shrestha 1985, Cheng and Kuo 2004)。CUE的單位為 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ ppm}^{-1} \text{ s}^{-1}$ 。將同一樹種3株樹苗葉片在某光量條件的CUE數值平均，代表該樹種在該光量條件時的CUE；將同一耐陰等級3樹種在某光量條件的CUE數值平均，可代表該耐陰等級樹種在該光量條件時的CUE。

不同CO₂濃度條件下五類耐陰等級樹苗光合作用光補償點、暗呼吸率及光量子利用效率的測定

於2019年12月至2020年1月進行各樹種苗木LCP、暗呼吸率(R_d)及光量子利用效率(QUE)

的測定。供試樹種及苗木與上述CUE測定的植株相同，五類耐陰等級各有3樹種，每種各3株樹苗，每株測定一個新近成熟葉片的光合作用光反應。儀器同樣使用LI-6400光合作用系統，葉箱加熱板溫度設定在26°C，相對濕度控制在70~80%，以容量12 g的小瓶提供CO₂氣體。光合作用光反應測定時先將CO₂濃度設定在400 ppm，測定各樹苗分別在0、5、10、15、20、25 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 共6個光量條件下的淨光合作用率，但是先驅、陽性及中等耐陰樹種因為LCP較高，省略光量5 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 的測定。之後將CO₂濃度分別提高至420、440、460、480、500 ppm，連同初始的400 ppm，共在6個CO₂濃度處理下測定各樹苗的光合作用光反應，由此計算LCP、 R_d 、QUE三項參數。LCP的計算方式為在某CO₂濃度處理下，求取其淨光合作用率隨著5或6個光量條件而改變的迴

歸關係，獲得直線迴歸式，再計算當淨光合作用率為零之時光量，此即為該葉片在該CO₂濃度處理時的LCP；由該直線迴歸式計算當光量為零之時的淨光合作用率，此即為該葉片的R_d；該直線迴歸式的斜率，即為該葉片在該CO₂濃度條件時的QUE，單位為(μmol CO₂ (μmol photon)⁻¹) (Teskey and Shrestha 1985)。將同一樹種3株樹苗在某光量條件的LCP數值平均，代表該樹種在該光量時的LCP；將同一耐陰等級3樹種在某光量條件的LCP數值平均，可代表該耐陰等級樹種在該光量時的LCP。同一樹種或同一耐陰等級樹種的平均R_d及QUE也依上述方法計算。

本研究五類耐陰等級各有3樹種之苗木都已在400、420、440、460、480、500 ppm計6個CO₂濃度級，以及在10、15、20、25 μmol photon m⁻² s⁻¹計4個光量條件下測得其淨光合作用率，可用於探討各耐陰等級樹種的苗木，要在何種光量與CO₂濃度的組合條件下，其淨光合作用率才會由負值轉變為正值。

統計分析

研究第一項試驗以成對t-test進行林床與水泥地在同一高度大氣CO₂濃度的差異顯著性比較(p < 0.05)。同一時刻林床上方不同高度間CO₂濃度的比較，以及在林床上方同一高度四季間CO₂濃度的差異，兩項比較都是以單因子變異數分

析(one-way analysis of variance, ANOVA)進行，若處理間具顯著差異(p < 0.05)，再以Scheffe's test區別處理間彼此的差異顯著性。第二項試驗也是藉one-way ANOVA及Scheffe's test，比較同一光量條件下五類耐陰等級樹苗間，CUE(淨光合作用率隨CO₂濃度變化的直線迴歸之斜率)的差異顯著性。第三項試驗同一樹種苗木在不同CO₂濃度處理間LCP之差異、同一耐陰等級樹種在不同CO₂濃度處理間R_d或QUE之差異、在不同光量及CO₂濃度組合條件下五類耐陰樹苗淨光合作用率之差異顯著性，同樣是藉ANOVA及Scheffe's test進行分析。上述所有t-test及ANOVA都是以SPSS套裝軟體進行分析。

結果

林內0~100 cm不同高度的大氣CO₂濃度

試驗地林床表面於夏季07:30，大氣CO₂濃度可超過500 ppm，顯著高於其他三個季節；林床上方10 cm處的CO₂濃度也是以夏季顯著最高，冬季顯著最低，但是林床上方20 cm處的CO₂濃度則四個季節無顯著差異(Fig. 1)。有土壤的林地在各個高度或各個時段的大氣CO₂濃度，均顯著高於水泥路面(Fig. 2)。例如在07:30或11:30，於林床表面0 cm處四季平均CO₂濃度分別為500及447 ppm，水泥路面上述兩時段CO₂僅分別為438及397 ppm，清晨林地表面

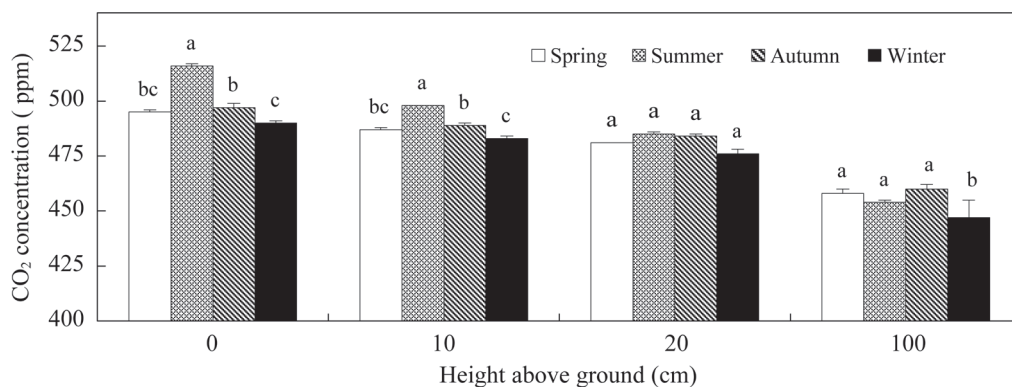


Fig. 1. Comparisons of atmospheric CO₂ concentrations measured at 07:30 of different seasons at various heights above the forest floor. Different letters among seasons for each height denote a significant difference by Scheffe's test at p < 0.05.

的CO₂濃度比沒有土壤呼吸的水泥路面高出62 ppm (Fig. 2)。

在林地不同高度CO₂濃度垂直變化方面，林床上方四季平均大氣CO₂濃度於07:00~14:00各時段均會隨著高度增高而遞減，在近林床處顯著最高(Table 2)。以08:30為例，林床上方5及20 cm兩處，大氣CO₂濃度分別較100 cm處高出40及28 ppm。在時間的動態變化方面，林內大氣CO₂濃度於清晨(07:30)最高，隨著時間進展至下午，CO₂濃度逐漸降低。例如，林床表面於07:30之CO₂高達500 ppm，至10:30降至467 ppm，至13:30則再降至416 ppm (Table 2)。於10:00前林床上方≤ 20 cm範圍，大氣CO₂濃度會高於460 ppm；於12:00前只有高度≤ 5 cm範圍

內的CO₂濃度會高於440 ppm (Table 2)。上述結果表示林床上方100 cm範圍內，大氣CO₂濃度隨著垂直高度逐漸遞減，且由清晨到中午CO₂濃度也逐漸降低。

不同光量條件下五類耐陰等級樹苗光合作用CO₂利用效率的比較

在光量10~800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的條件下，當CO₂濃度由400 ppm逐步提高至500 ppm，五類耐陰等級樹苗的淨光合作用率都會有不同程度的增加。例如在光量25 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的低光條件下，極耐陰樹種菲島福木的淨光合作用率由0.88提高到3.24 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，中等耐陰樹種海欖果由0.67提高到1.98 μmol

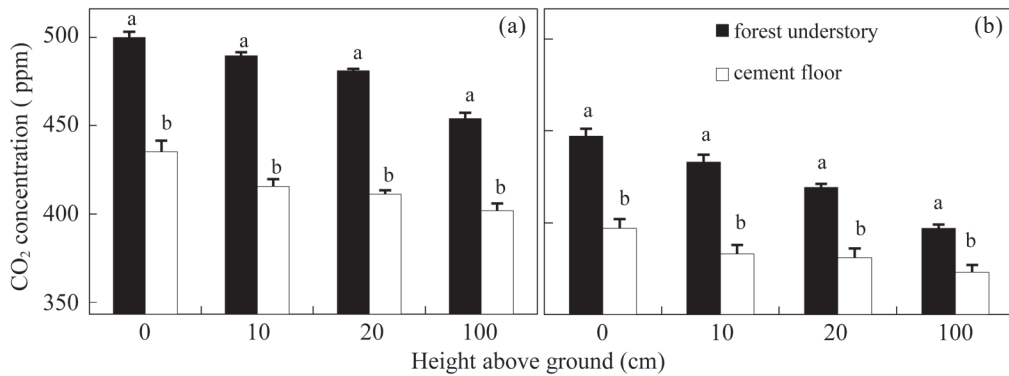


Fig. 2. Comparisons of atmospheric CO₂ concentrations at various heights of the forest understory or above a cement floor near the forest. Measured at 07:30 (a) or 11:30 (b). Different letters between the forest understory and cement floor at each height denote a significant difference according to a *t*-test at $p < 0.05$.

Table 2. Comparisons of seasonal mean CO₂ concentrations (ppm) at different heights above ground (HT) during various periods of time at the study site (mean \pm standard error, $n = 4$)

HT (cm)	Time of day						
	07:30	08:30	09:30	10:30	11:30	12:30	13:30
0	500 \pm 3 ^{a1)}	495 \pm 3 ^a	485 \pm 4 ^a	467 \pm 3 ^a	447 \pm 4 ^a	425 \pm 3 ^a	416 \pm 2 ^a
2	497 \pm 2 ^a	489 \pm 3 ^{ab}	480 \pm 4 ^a	465 \pm 3 ^{ab}	445 \pm 4 ^a	423 \pm 2 ^a	414 \pm 2 ^a
5	495 \pm 2 ^a	486 \pm 2 ^{ab}	475 \pm 4 ^{ab}	461 \pm 3 ^{ab}	441 \pm 4 ^a	419 \pm 2 ^a	409 \pm 2 ^a
10	490 \pm 2 ^a	482 \pm 2 ^{bc}	470 \pm 3 ^{ab}	452 \pm 2 ^b	433 \pm 4 ^{ab}	407 \pm 3 ^b	398 \pm 3 ^b
20	482 \pm 1 ^b	474 \pm 1 ^c	460 \pm 2 ^b	437 \pm 2 ^c	417 \pm 2 ^b	395 \pm 3 ^b	385 \pm 3 ^c
100	456 \pm 3 ^c	446 \pm 3 ^d	431 \pm 4 ^c	413 \pm 3 ^d	397 \pm 2 ^c	383 \pm 3 ^c	374 \pm 2 ^d

¹⁾ Different letters among heights at the same period of time denote a significant difference according to Scheffé's test at $p < 0.05$.

CO₂ m⁻² s⁻¹，而先驅樹種山黃麻的淨光合作用由 0.36 只提高到 0.61 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹ (Fig. 3)。在上述光量與 CO₂ 濃度範圍，菲島福木、枯里珍、海欖果、樟樹及山黃麻因 CO₂ 資源的提高，其淨光合作用率均呈線性增加，直線迴歸式的斜率(光合作用 CO₂ 利用效率 CUE)分別為 0.022、0.0167、0.0128、0.0035、0.0025 μmol CO₂ m⁻² ppm⁻¹ s⁻¹，顯示較耐陰的樹苗有較高的 CUE (Fig. 3)。比較五類耐陰等級樹苗在 CO₂ 濃度 400~500 ppm，於 10~800 μmol photon m⁻² s⁻¹ 共 12 級光量下 CUE 的差異，整體而言，較耐陰的三類樹苗在 ≤ 60 μmol photon m⁻² s⁻¹ 的低光條件下，其 CUE 會顯著高於較不耐陰的二類樹苗 (Table 3)。在 10 μmol photon m⁻² s⁻¹ 極低光量時，極耐陰樹苗的 CUE 為耐陰及中等耐陰樹苗的 2 倍，且為陽性及先驅樹苗的 5~6 倍；在光量 25 μmol photon m⁻² s⁻¹ 時，極耐陰樹苗的 CUE 顯著高於中等耐陰樹苗，後者的 CUE 又顯著高於較不耐陰的二類樹苗；然而在光量 75 或 80 μmol photon m⁻² s⁻¹ 時，五類耐陰等級樹苗的 CUE 並不具顯著差異；當光量為 90 或 100 μmol photon m⁻² s⁻¹ 時，只有極耐陰樹苗的 CUE 顯著最低 (Table 3)。相反的，在 ≥ 250 μmol photon m⁻² s⁻¹ 較高光量條件下，先驅及陽性樹苗的 CUE 卻會顯著高於較耐陰的三類樹苗；當光量提高到 800 μmol photon m⁻² s⁻¹ 時，五類耐陰等級樹苗的

CUE 均稍微下降，但以極耐陰樹苗的 CUE 降低最多 (Table 3)。此外，較耐陰的樹苗在較低的光量時其 CUE 即達最大值，例如極耐陰樹苗 CUE 達最大值的光量為 60 μmol photon m⁻² s⁻¹，耐陰及中等耐陰樹苗分別為 100 及 250 μmol photon m⁻² s⁻¹，陽性及先驅樹苗則皆為 500 μmol photon m⁻² s⁻¹ (Table 3)。就 CUE 最大值 (CUE_{max}) 而言，較耐陰的樹苗其 CUE_{max} 卻較低，極耐陰、耐陰、中等耐陰三類樹苗的 CUE_{max} 分別為 0.025、0.029、0.031 μmol CO₂ m⁻² ppm⁻¹ s⁻¹；然而，陽性及先驅樹苗的 CUE_{max} 則分別可高達 0.058、0.059 μmol CO₂ m⁻² ppm⁻¹ s⁻¹ (Table 3)。此結果表示先驅及陽性樹種苗木在遺傳上有較高的 CUE，但此較高的 CUE_{max} 需在高光條件才會顯現。

不同 CO₂ 濃度條件下五類耐陰等級樹苗光合作用光補償點、暗呼吸率及光量子利用效率的比較

當 CO₂ 濃度由 400 ppm 逐步提高到 500 ppm 時，五類耐陰等級共 15 種樹苗的光合作用光補償點 (LCP) 均會顯著降低，其中極耐陰的菲島福木，中等耐陰的銀葉樹及陽性的樟樹，當 CO₂ 濃度只提高 20 ppm，此 3 種樹苗的 LCP 即有顯著降低的反應 (Table 4)。極耐陰的 3 種樹苗在 CO₂ 濃度 400 ppm 時，平均 LCP 已低於 10.0 μmol photon

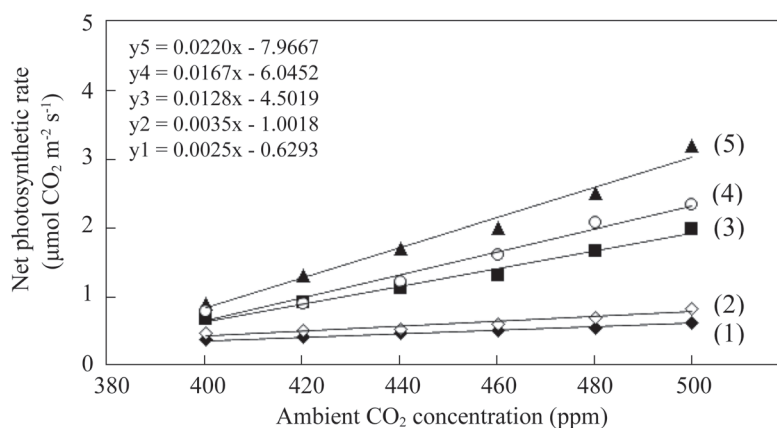


Fig. 3. Relationship between the net photosynthetic rate and CO₂ concentration among 5 tree seedlings with different shade-tolerance levels measured under a light intensity of 25 μmol photon m⁻² s⁻¹. (1) *Trema orientalis*, (2) *Cinnamomum camphora* var. *camphora*, (3) *Cerbera manghas*, (4) *Antidesma pentandrum* var. *barbatum*, (5) *Garcinia subelliptica*.

Table 3. Comparisons of photosynthetic CO₂-use efficiencies ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ ppm}^{-1} \text{ s}^{-1}$) among species with different shade-tolerance levels under varying light intensities (PPFD, $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). These were measured under CO₂ concentrations of 400~500 ppm (mean \pm standard error, $n = 3$)

PPFD	Very tolerant	Tolerant	Moderately tolerant	Intolerant	Very intolerant
10	0.014 \pm 0.002 ^{a1)}	0.007 \pm 0.001 ^b	0.007 \pm 0.000 ^b	0.002 \pm 0.000 ^c	0.003 \pm 0.001 ^c
25	0.019 \pm 0.002 ^a	0.015 \pm 0.001 ^{ab}	0.014 \pm 0.000 ^b	0.004 \pm 0.000 ^c	0.004 \pm 0.001 ^c
50	0.024 \pm 0.001 ^a	0.022 \pm 0.001 ^a	0.022 \pm 0.001 ^a	0.013 \pm 0.000 ^b	0.011 \pm 0.001 ^b
60	0.025 \pm 0.001 ^a	0.023 \pm 0.000 ^a	0.023 \pm 0.001 ^a	0.015 \pm 0.000 ^b	0.013 \pm 0.001 ^b
70	0.024 \pm 0.001 ^{ab}	0.026 \pm 0.001 ^a	0.025 \pm 0.001 ^{ab}	0.022 \pm 0.001 ^{ab}	0.018 \pm 0.002 ^c
75	0.024 \pm 0.001 ^a	0.027 \pm 0.001 ^a	0.028 \pm 0.000 ^a	0.026 \pm 0.000 ^a	0.022 \pm 0.003 ^a
80	0.025 \pm 0.001 ^a	0.028 \pm 0.001 ^a	0.028 \pm 0.001 ^a	0.030 \pm 0.001 ^a	0.025 \pm 0.003 ^a
90	0.024 \pm 0.001 ^b	0.028 \pm 0.001 ^{ab}	0.028 \pm 0.000 ^{ab}	0.033 \pm 0.001 ^a	0.031 \pm 0.001 ^a
100	0.023 \pm 0.001 ^b	0.029 \pm 0.002 ^{ab}	0.030 \pm 0.000 ^{ab}	0.035 \pm 0.001 ^a	0.035 \pm 0.001 ^a
250	0.023 \pm 0.001 ^b	0.026 \pm 0.001 ^b	0.031 \pm 0.000 ^b	0.051 \pm 0.001 ^a	0.053 \pm 0.003 ^a
500	0.021 \pm 0.001 ^b	0.022 \pm 0.001 ^b	0.026 \pm 0.001 ^b	0.058 \pm 0.001 ^a	0.059 \pm 0.003 ^a
800	0.007 \pm 0.002 ^c	0.016 \pm 0.003 ^b	0.018 \pm 0.000 ^b	0.049 \pm 0.001 ^a	0.051 \pm 0.004 ^a

¹⁾ Different letters among shade-tolerance levels denote a significant difference according to Scheffe's test at $p < 0.05$.

$\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，在500 ppm時LCP可降至7.0 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ；耐陰的樹苗於CO₂濃度460 ppm時，平均LCP也可低於10.0 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ；中等耐陰的樹苗當CO₂濃度提高至500 ppm時，LCP可降低至10.6 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ；陽性及先驅樹苗當CO₂濃度達500 ppm時，其LCP平均值仍分別高達18.9、20.1 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Table 4)。耐陰及中等耐陰樹苗，在CO₂濃度500 ppm時的LCP分別可比在400 ppm時降低41、45%，極耐陰樹苗降低28%，而陽性及先驅樹苗分別只降低17、20%。

極耐陰樹苗當CO₂濃度由400提高到460 ppm時，暗呼吸率(R_d)即會顯著降低，但另四類樹苗CO₂需提高到500 ppm時，R_d才會顯著降低 (Table 5)，顯示極耐陰樹苗的R_d對CO₂濃度提高的調適反應較敏銳。然而，當CO₂濃度由400提高到500 ppm時，五類耐陰等級樹苗的R_d均僅降低11~17%。在光量子利用效率(QUE)方面，當CO₂濃度由400 ppm提高到500 ppm時，極耐陰、耐陰、中等耐陰三類樹苗的QUE分別可顯著提高92、58、71%，但是陽性及先驅樹苗的QUE僅分別提高7、11%，且與400 ppm時的QUE不具顯著差異 (Table 5)。

五類耐陰等級樹苗淨光合作用率由負值轉變為正值所需的光量與CO₂濃度

五類耐陰等級樹苗於同一低光條件下，分別要在不同的CO₂濃度才能使其淨光合作用率(P_n)由負值轉變為正值。於最低的光量(10 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)與最低的CO₂濃度(400 ppm)，只有極耐陰樹苗可有正值的P_n(0.07 \pm 0.03 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)，其餘四類樹苗的P_n均仍為負值 (Fig. 4)。在上述最低光條件下，耐陰樹苗在CO₂濃度440 ppm，中等耐陰樹苗需在500 ppm，其P_n才會成為正值 (Fig. 4)。當光量提高到15 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，耐陰及中等耐陰兩類樹苗分別在CO₂濃度400及420 ppm處理時P_n會呈現正值，而陽性及先驅兩類樹苗在CO₂濃度 < 500 ppm時P_n仍為負值 (Fig. 4)。當光量提高到20 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，中等耐陰樹苗在400 ppm，陽性樹苗在480 ppm，先驅樹苗在500 ppm，其P_n會成為正值 (Fig. 4)。當光量提高到25 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，所有五類耐陰等級樹苗於CO₂濃度400 ppm處理，其P_n均已經轉變為正值 (Fig. 4)，且於此條件下五類耐陰等級樹苗的P_n並無顯著差異，除此之外的各項光量與CO₂濃度組合條件，都是以較耐陰的樹苗有顯著較高的P_n (Fig. 4)。

討論

森林底層因為土壤內植物根系的自營性呼吸，以及微生物的異營性呼吸，會自然釋出較高濃度的CO₂資源(Bazzaz and Williams 1991)。如果土壤有機物較多，土溫較高，且土壤水分

適中，則根系呼吸與微生物分解作用都會較旺盛，土壤釋出的CO₂通量(flux)及濃度都會較高(Daniel et al. 1999, Schlesinger and Andrews 2000)。因此在植物生長旺盛的季節，例如不缺水的夏季，土壤呼吸釋出的CO₂濃度也會較高。本研究於林床表面及10 cm處測得的大氣

Table 4. Comparisons of light compensation points ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$) among different CO₂ concentrations in species with varying shade-tolerance levels (mean \pm standard error, $n = 3$)

Species ¹⁾	CO ₂ concentration (ppm)					
	400	420	440	460	480	500
Very tolerant						
<i>Diospyros b.</i>	8.9 \pm 0.3 ^{a2)}	8.6 \pm 0.2 ^{ab}	8.6 \pm 0.2 ^{ab}	8.2 \pm 0.1 ^{ab}	7.7 \pm 0.1 ^{bc}	6.9 \pm 0.3 ^c
<i>Garcinia</i>	9.4 \pm 0.1 ^a	8.4 \pm 0.1 ^b	7.8 \pm 0.2 ^{bc}	7.4 \pm 0.1 ^{cd}	6.9 \pm 0.1 ^{de}	6.6 \pm 0.1 ^c
<i>Gonocaryum</i>	10.7 \pm 0.3 ^a	9.8 \pm 0.2 ^{ab}	9.0 \pm 0.2 ^{bc}	8.6 \pm 0.1 ^c	8.2 \pm 0.1 ^{cd}	7.5 \pm 0.1 ^d
Mean	9.7 \pm 0.5^{a1)}	8.9 \pm 0.4^{ab}	8.5 \pm 0.4^{abc}	8.1 \pm 0.2^{abc}	7.6 \pm 0.4^{bc}	7.0 \pm 0.3^c
Tolerant						
<i>Antidesma</i>	14.7 \pm 0.2 ^a	13.7 \pm 0.2 ^{ab}	12.1 \pm 0.3 ^{bc}	10.2 \pm 0.1 ^{cd}	9.1 \pm 0.3 ^d	8.1 \pm 0.2 ^d
<i>Diospyros e.</i>	11.5 \pm 0.3 ^a	11.0 \pm 0.4 ^{ab}	10.3 \pm 0.5 ^{abc}	9.7 \pm 0.3 ^{abc}	9.1 \pm 0.3 ^{bc}	8.4 \pm 0.2 ^d
<i>Psychotria</i>	14.3 \pm 0.3 ^a	12.9 \pm 0.4 ^a	11.2 \pm 0.5 ^b	9.2 \pm 0.4 ^c	8.3 \pm 0.5 ^{cd}	7.3 \pm 0.4 ^d
Mean	13.5 \pm 1.0^a	12.5 \pm 0.8^{ab}	11.2 \pm 0.5^{abc}	9.7 \pm 0.3^{bcd}	8.8 \pm 0.3^{cd}	7.9 \pm 0.3^d
Moderately tolerant						
<i>Cerbera</i>	20.2 \pm 0.4 ^a	18.2 \pm 0.1 ^{ab}	16.7 \pm 0.5 ^{bc}	15.2 \pm 0.2 ^c	13.0 \pm 0.3 ^d	11.6 \pm 0.5 ^d
<i>Heritiera</i>	17.6 \pm 0.2 ^a	16.3 \pm 0.2 ^b	14.2 \pm 0.2 ^c	12.5 \pm 0.1 ^d	11.3 \pm 0.1 ^d	9.2 \pm 0.1 ^c
<i>Machilus</i>	19.9 \pm 0.6 ^a	17.8 \pm 0.7 ^{ab}	17.1 \pm 0.6 ^{abc}	14.7 \pm 0.6 ^{bcd}	12.7 \pm 0.6 ^{cd}	11.1 \pm 0.5 ^d
Mean	19.2 \pm 0.8^a	17.4 \pm 0.6^{ab}	16.0 \pm 0.9^{bc}	14.1 \pm 0.8^{bcd}	12.3 \pm 0.5^{cd}	10.6 \pm 0.7^d
Intolerant						
<i>Bischofia</i>	23.2 \pm 0.7 ^a	21.9 \pm 0.1 ^{ab}	21.6 \pm 0.1 ^{abc}	21.0 \pm 0.1 ^{bc}	20.0 \pm 0.1 ^{cd}	18.6 \pm 0.1 ^d
<i>Bridelia</i>	23.2 \pm 0.2 ^a	22.6 \pm 0.2 ^{ab}	22.5 \pm 0.7 ^{ab}	21.1 \pm 0.2 ^{bc}	20.1 \pm 0.2 ^c	19.5 \pm 0.1 ^c
<i>Cinnamomum</i>	22.3 \pm 0.1 ^a	21.8 \pm 0.1 ^b	21.5 \pm 0.1 ^{bc}	20.8 \pm 0.1 ^{cd}	19.8 \pm 0.1 ^d	18.7 \pm 0.1 ^d
Mean	22.9 \pm 0.3^a	22.1 \pm 0.3^{ab}	21.9 \pm 0.3^{ab}	21.0 \pm 0.1^{bc}	20.0 \pm 0.1^{cd}	18.9 \pm 0.3^d
Very intolerant						
<i>Broussonetia</i>	24.6 \pm 0.5 ^a	23.6 \pm 0.3 ^{ab}	22.9 \pm 0.1 ^{ab}	21.8 \pm 0.1 ^{bc}	20.7 \pm 0.3 ^c	19.1 \pm 0.1 ^c
<i>Mallotus</i>	24.8 \pm 1.2 ^a	23.9 \pm 1.2 ^{ab}	22.8 \pm 1.3 ^{bc}	21.4 \pm 1.4 ^{cd}	20.3 \pm 1.5 ^{cd}	19.6 \pm 1.3 ^d
<i>Trema</i>	26.1 \pm 1.5 ^a	24.0 \pm 0.5 ^{ab}	23.4 \pm 0.6 ^{ab}	22.9 \pm 0.7 ^{bc}	22.3 \pm 0.7 ^c	21.5 \pm 0.8 ^c
Mean	25.2 \pm 0.5^a	23.8 \pm 0.1^{ab}	23.0 \pm 0.2^{abc}	22.0 \pm 0.4^{bcd}	21.1 \pm 0.6^{cd}	20.1 \pm 0.7^d

¹⁾ Species are indicated by their generic name except for *Diospyros blancoi* (b.) and *Diospyros eriantha* (e.): *Garcinia*, *G. subelliptica*; *Gonocaryum*, *G. calleryanum*; *Antidesma*, *A. pentandrum* var. *barbatum*; *Psychotria*, *P. rubra*; *Cerbera*, *C. manghas*; *Heritiera*, *H. littoralis*; *Machilus*, *M. zuihoensis* var. *zuihoensis*; *Bischofia*, *B. javanica*; *Bridelia*, *B. tomentosa*; *Cinnamomum*, *C. camphora* var. *camphora*; *Broussonetia*, *B. papyrifera*; *Mallotus*, *M. japonicus*; *Trema*, *T. orientalis*.

²⁾ Different letters among CO₂ concentrations denote a significant difference according to Scheffe's test at $p < 0.05$.

Table 5. Comparisons of dark respiration rates and quantum-use efficiencies at various CO₂ concentrations in species with varying shade-tolerance levels. V-tol, very tolerant; Mod-tol, moderately tolerant; V-intol, very intolerant (mean ± standard error, n = 3)

Species	CO ₂ concentration (ppm)					
	400	420	440	460	480	500
Dark respiration rate (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹)						
V-tol	0.71 ± 0.01 ^{a 1)}	0.69 ± 0.01 ^{ab}	0.67 ± 0.02 ^{ab}	0.65 ± 0.01 ^{bc}	0.64 ± 0.01 ^{bc}	0.61 ± 0.01 ^c
Tolerant	1.06 ± 0.13 ^a	1.02 ± 0.11 ^{ab}	1.00 ± 0.12 ^{ab}	0.96 ± 0.12 ^{ab}	0.92 ± 0.11 ^{ab}	0.89 ± 0.10 ^b
Mod-tol	1.69 ± 0.09 ^a	1.65 ± 0.10 ^{ab}	1.60 ± 0.10 ^{ab}	1.54 ± 0.08 ^{ab}	1.49 ± 0.08 ^{ab}	1.40 ± 0.07 ^b
Intolerant	1.94 ± 0.07 ^a	1.86 ± 0.10 ^{ab}	1.82 ± 0.09 ^{ab}	1.79 ± 0.08 ^{ab}	1.75 ± 0.09 ^{ab}	1.72 ± 0.10 ^b
V-intol	2.11 ± 0.11 ^a	2.01 ± 0.07 ^{ab}	1.95 ± 0.06 ^{ab}	1.91 ± 0.05 ^{ab}	1.88 ± 0.07 ^{ab}	1.85 ± 0.07 ^b
Quantum-use efficiency (μmol CO₂ (μmol photon)⁻¹)						
V-tol	0.078 ± 0.008 ^d	0.086 ± 0.005 ^{cd}	0.098 ± 0.005 ^{cd}	0.108 ± 0.004 ^{bc}	0.125 ± 0.002 ^{ab}	0.150 ± 0.004 ^a
Tolerant	0.084 ± 0.003 ^d	0.088 ± 0.003 ^{cd}	0.097 ± 0.003 ^{cd}	0.111 ± 0.001 ^{bc}	0.118 ± 0.002 ^b	0.133 ± 0.004 ^a
Mod-tol	0.078 ± 0.001 ^c	0.093 ± 0.002 ^{bc}	0.100 ± 0.002 ^{cd}	0.107 ± 0.002 ^c	0.118 ± 0.001 ^b	0.133 ± 0.003 ^a
Intolerant	0.085 ± 0.003 ^a	0.084 ± 0.004 ^a	0.083 ± 0.004 ^a	0.085 ± 0.005 ^a	0.088 ± 0.005 ^a	0.091 ± 0.004 ^a
V-intol	0.084 ± 0.003 ^a	0.084 ± 0.003 ^a	0.085 ± 0.003 ^a	0.087 ± 0.003 ^a	0.090 ± 0.005 ^a	0.093 ± 0.006 ^a

¹⁾ Different letters among CO₂ concentrations denote a significant difference according to Scheffe's test at $P < 0.05$.

CO₂濃度，都是以夏季顯著最高，冬季顯著最低 (Fig. 1)，在南仁山森林的測定也是如此(Cheng and Kuo 2004)。在垂直高度變化方面，在近林床處CO₂濃度顯著最高，白天各時段大氣CO₂濃度均隨著高度增高(葉面積增多)而遞減，這是因為植物葉片白天進行光合作用消耗大氣CO₂所致(Bazzaz and Williams 1991, de Araujo et al. 2008)。在白天大氣CO₂濃度的動態變化方面，清晨林內地被植群光合作用對大氣CO₂的消耗利用最少，隨著時間進展至下午，光合作用碳固定累積消耗大量CO₂，大氣CO₂濃度會逐漸降低。例如，林床表面於07:30之CO₂濃度高達500 ppm，至10:30 h降至467 ppm，至13:30再降至416 ppm (Table 2)。此外，本研究選定的水泥路面測點位於林緣，與林床土壤相距僅1.5 m，林床上方較高濃度的大氣CO₂可能會擴散到該處。然而水泥路面因缺乏土壤呼吸作用，於清晨其上方0~20 cm各高度的大氣CO₂都顯著較林內大氣低約60 ppm (Fig. 2)，對應出林地土壤呼吸可釋出較高的CO₂資源。

同一植株位於不同高度的葉片，白天同一時刻接觸到的週遭大氣CO₂濃度並不一樣。相較於形體較大的稚樹，林下低矮小苗的葉片白天

可接觸並吸收利用較高濃度的CO₂資源。本研究發現於上午07:30~10:30時段，距林床10 cm的葉片可利用來進行碳固定的CO₂濃度可高達450~490 ppm；若葉片高度僅5 cm，則可利用460~495 ppm，濃度更高的CO₂資源(Table 2)。Tsai (2009)於南仁山背風坡森林1284個面積1 m²的小苗樣區，調查到5786株高度< 1 m的樹苗，其中高度≤ 5、6~10、11~15、16~20 cm之株數分別為總株數的18、26、21、13%，顯示該森林內多達44%之小苗的葉片高度都是≤ 10 cm，極接近林床表面。本研究供測15樹種共45株苗木，植株高度也都只在9~15 cm範圍，葉片位置當更接近地表，其葉片白天應可接觸到自然提高的CO₂資源。此外，有研究指出林木的光合作用CO₂飽和點多高於900 ppm (Cernusak et al. 2013, Ren et al. 2018)，而本研究測定的15種樹苗之CO₂飽和點在900~1300 ppm範圍(Hsu 2020)。試驗期間(2019年9月至2020年6月)林地上方10 cm的大氣CO₂濃度多未超過500 ppm，仍遠低於此15種樹苗的CO₂飽和點，因此這些天然更新苗在各自的生育環境，都可因土壤呼吸釋出較高濃度的CO₂而提高其淨光合作用率，有利於增加一日碳固定量(Ridloch et al. 1991,

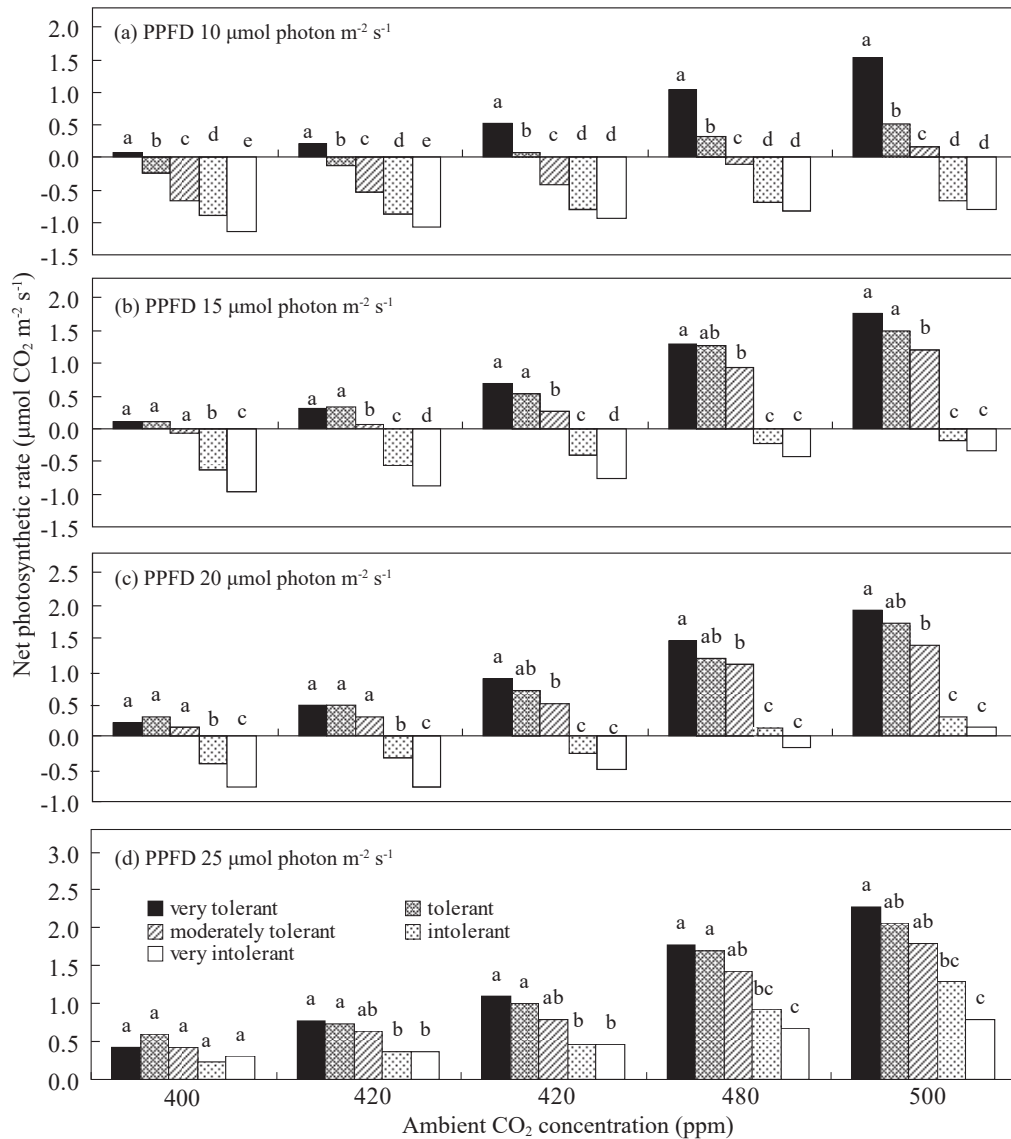


Fig. 4. Comparisons of net photosynthetic rates among tree seedlings with different shade-tolerance levels under various combinations of light intensity (PPFD) and CO₂ concentration treatments. Different letters among shade-tolerance levels for each CO₂ concentration denote a significant difference by Scheffé's test at $p < 0.05$.

Cheng and Kuo 2004)。

稚樹或苗木的淨光合作用率會因CO₂濃度提高而增大，此現象已有許多文獻報導(Long et al. 2004, Ainsworth and Rogers 2007, Leakey et al. 2009)。本研究在25 µmol photon m⁻² s⁻¹低光條件下，五類耐陰等級各自的代表樹種菲島福

木、枯里珍、海欖果、樟樹及山黃麻，當CO₂濃度由400 ppm提高至500 ppm時，淨光合作用率分別可提高2.36、1.56、1.31、0.36、0.25 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹ (Fig. 3)，較耐陰的樹苗因CO₂濃度提高而實際增加的淨光合作用率，高於較不耐陰的樹苗。然而在高光條件下，較不耐陰的樹苗

有較高的CUE (Table 3)，可預期較不耐陰的陽性及先驅樹苗，因CO₂濃度提高而使淨光合作用率增大的程度，會高於較耐陰的樹苗。

光合作用CO₂利用效率(CUE)可顯示各物種因CO₂濃度提高而令淨光合作用率增大的能力。本研究五類耐陰等級樹苗的CUE，會因樹種耐陰性的差異及當時的光照條件而有不同的表現。極耐陰、耐陰、中等耐陰三類樹苗在光量 $\leq 60 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 時，其CUE會顯著高於陽性及先驅樹苗，但在光量 $\geq 250 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 時，陽性及先驅樹苗的CUE卻會顯著高於上述三類較耐陰的樹苗(Table 3)。北美溫帶林5種不同耐陰性的闊葉樹苗，於低光條件下當CO₂濃度由312 ppm提高到776 ppm，隨著樹種耐陰性提高其CUE也顯著提高，但在高光條件下CUE卻隨著耐陰性提高而降低(Teskey and Shrestha 1985)，該研究不同耐陰性樹種CUE於不同光照條件的改變趨勢，與本研究的結果相同。此外，本研究五類耐陰等級樹種的CUE雖都會隨著光量的提高而增大，但達到CUE最大值的光量卻不同。極耐陰、耐陰、中等耐陰三類樹苗分別在光量80, 100, 250 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 時達到CUE最大值，而陽性及先驅性樹苗都要在光量500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 時才達到CUE最大值(Table 2)，顯示不同耐陰等級樹苗利用CO₂資源的最適(optimum)光環境有本質上的差異。較耐陰的樹苗在低光條件下有較高的光合作用CO₂利用效率，因此生態上在低光環境的適存度(fitness)應會高於較不耐陰的樹苗。相反的，在光量 $\geq 250 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 的條件下，陽性及先驅二類樹苗的CUE卻會顯著高於另三類較耐陰的樹苗，且其CUE最大值分別可高達0.058及0.059 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ ppm}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ，顯示此二類樹種苗木在遺傳上有較高的CUE，但在高光條件下才會顯現。上述結果可支持本研究提出的「在林下低光條件，因土壤呼吸而提高的CO₂資源，對耐陰性較高之樹苗的光合作用促進效應，高於耐陰性較低之樹苗」的假說。

光合作用光補償點(LCP)，是指葉片由黑暗或極低的光照逐漸提高光量過程，原本為負值的淨光合作用率轉變為0之時的光照強度，此

時葉片吸收CO₂的速率等於(可補償)呼吸作用釋出CO₂的速率。LCP為植物光合作用的一項重要性狀，且耐陰性較高的木本植物有顯著較低的LCP (Kuo et al. 2021)，可增進耐陰樹苗在低光林下環境的適存度。木本植物可因大氣CO₂濃度提高而降低LCP (Cheng and Kuo 2004, Temme et al. 2017)，其機制為提高CO₂濃度可降低光呼吸作用並提高光量子利用效益，因而降低LCP (Osborne et al. 1997)。過去發現當CO₂濃度由360 ppm提高到700 ppm，木本植物的LCP可降低42% (Drake et al. 1997)。日本4種不同耐陰性闊葉樹種當CO₂濃度由380 ppm增至720 ppm，LCP可降低30~37% (Kitao et al. 2016)。美國溫帶林4種不同耐陰性種樹，在CO₂濃度580 ppm處理之LCP比380 ppm處理降低54% (Springer and Thomas 2007)。上述研究都是提高CO₂濃度200~340 ppm的結果，然而本研究CO₂濃度由400 ppm只提高100 ppm，五類耐陰等級樹苗的LCP均可顯著降低，以耐陰、中等耐陰二類樹苗LCP降低程度較大(分別為41、45%)，另三類耐陰等級樹苗可降低17~28% (Table 4)。木本植物的暗呼吸率(R_d)也會因大氣CO₂濃度提高而降低，但降低的程度不如LCP，大多在7~20% (Drake et al. 1997, Winter and Virgo 1998, Hamilton et al. 2001)，且較不耐陰的樹種其R_d改變不明顯(Hamilton et al. 2001, Springer and Thomas 2007)。本研究五類耐陰等級樹苗CO₂濃度由400 ppm提高到500 ppm，R_d僅微幅降低11~17%，與其它研究的發現類似。

在低光下提高CO₂濃度，可使C₃木本植物的光量子利用效率(QUE)提高，其機制主要是因Rubisco的羧化作用相對於氧化作用的比例增大，降低光呼吸作用，因而提高QUE (Herrick and Thomas 1999)。FACE試驗發現於CO₂濃度570 ppm處理下，木本植物的QUE可提高13% (Long et al. 2004)。日本4種不同耐陰性闊葉樹種在10%相對光量下，CO₂濃度由380 ppm提高到720 ppm，耐陰、中等耐陰、陽性三類樹種的QUE分別提高38、44、48% (Kitao et al. 2016)。本研究當CO₂濃度由400 ppm提高到500 ppm時，極耐陰、耐陰、中等耐陰三類樹苗，

其QUE分別可顯著提高92、58、71%，但是陽性及先驅樹苗的QUE僅分別提高7及11%，且與400 ppm時的QUE不具顯著差異(Table 5)。在低光條件下，較耐陰的樹苗因CO₂濃度提高而使其QUE大幅增高，意味著在相同的低光條件即可有較高的淨光合作用率，可提高一日碳收穫量，且相較於正常大氣CO₂濃度，苗木在低光條件下可維持正值的碳平衡(Kubiske and Pregitzer 1996, Valladares et al. 2016)。

光與CO₂兩者都是植物光合作用所需資源，生長在樹冠下層的小苗稚樹常受限於光資源不足；相反的在日照充足環境，小苗稚樹的光合作用則受限於大氣CO₂資源不足，無法發揮固有的光合作用潛力(Cernusak et al. 2013, Körner 2015)。本研究在光量10~25 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 及CO₂濃度400~500 ppm的條件下，同一耐陰等級樹苗在同一光量級，當CO₂濃度提高其淨光合作用率都會增大，且同一耐陰等級樹苗在同一CO₂濃度級，當光量提高其淨光合作用率也都會增大(Fig. 4)，五類耐陰等級樹苗均有相同的趨勢。此結果顯示在林下低光環境，提高光資源或提高CO₂資源都可促進樹苗的淨光合作用率。然而，在上述光量範圍，較耐陰的樹苗其淨光合作用率因CO₂濃度提高的促進效應，高於較不耐陰的樹苗。例如極耐陰樹苗於10及25 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光量級，當CO₂濃度由400提高到500 ppm，其淨光合作用率分別可增加1.46及1.84 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ；中等耐陰樹苗分別增加0.84及1.37 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，而先驅樹苗在上述兩光量條件分別只增加0.33及0.50 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。上述結果也呼應本研究「較耐陰樹苗在低光條件的光合作用CO₂利用效率，顯著高於較不耐陰樹苗」的發現(Table 3)。此外，在樹冠鬱閉的森林內入射光量常僅為3~15 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Kuo and Wu 1997, Chu and Sheu 2005)，除非照射到斑光，否則光量提高的機會很少；相對的，林床上方因土壤呼吸而提高大氣CO₂濃度則是普遍的生態現象(Schlesinger and Andrews 2000, de Araujo et al. 2008)，對低矮的小樹苗而言這是每天都可利用的資源，對促進其淨光合作用率，增加一日

碳收穫的貢獻很有助益(Winter and Virgo 1998, Sefcik et al. 2006)。

Cheng (2001)在南仁山森林發現有多種耐陰性樹種的小苗在光量 $\leq 10 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 的條件下，因CO₂濃度由360 ppm提高到420 ppm，其淨光合作用率可由負值轉變為正值；然而在相同的光量及CO₂濃度條件下，陽性樹種小苗的淨光合作用率仍為負值。本研究試驗的樹種雖與Cheng (2001)不同，但結果顯示當CO₂濃度為420 ppm時，本研究陽性及先驅兩類樹苗需在光量達25 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 時，其淨光合作用率才會呈現正值(Fig. 4)，因為這兩類樹苗在低光下的CO₂利用效率很低。相對的，較耐陰的樹苗在低光條件下即可發揮本質上較高的CO₂利用效率，加上CO₂濃度提高也可大幅增進其光量子利用效率，並顯著降低光補償點。綜合此三項有利作用，可令較耐陰的樹苗在更低的光量下即可呈現正值淨光合作用率。因此有研究認為在光量越低的環境，CO₂濃度提高對耐陰樹苗光合作用的促進效應越高(Hättenschwiler 2001, Leakey et al. 2002, Sefcik et al. 2006)。生長在森林下層的耐陰性樹苗，可能已發展出利用林床較高的CO₂資源以提高光合作用率的機制，可補償低光資源對光合作用的限制，因而改善一日碳平衡(Würth et al. 1998)。

結論

林床表面因土壤呼吸而提高的大氣CO₂濃度可達500 ppm，苗木葉片越低則可利用的CO₂資源越高。本研究五類耐陰等級樹苗的淨光合作用率均可因CO₂濃度提高而增大。在低光時較耐陰的三類樹苗有顯著較高的CO₂利用效率，但在高光時較不耐陰的陽性及先驅樹苗此性狀卻顯著較耐陰樹苗高。當CO₂濃度由400 ppm提高到500 ppm，五類耐陰等級樹苗的光補償點可顯著降低17~45%，但暗呼吸率僅降低11~17%，然而在低光環境下，只有較耐陰的三類樹苗之光量子利用效率可顯著增大。土壤呼吸提高近林床處大氣CO₂濃度，可讓較耐陰的樹苗在更低的光量時即有正值的淨光合作用率，

有利於樹苗一日碳平衡，其耐陰能力因而更加提高。陽性及先驅二類樹苗在光量 $\leq 15 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 時，CO₂濃度需要 $> 500 \text{ ppm}$ ，其淨光合作用率才會轉變為正值，但此濃度已超過土壤呼吸能提供的CO₂程度。本研究結果支持「在林下低光條件，因土壤呼吸而提高的CO₂資源，對耐陰性較高之樹苗的光合作用促進效應，高於耐陰性較低之樹苗」的假說。

謝誌

初稿承蒙王相華博士、趙國容博士及兩位審查委員提供修改意見，謹此致謝。王淑敏小姐協助圖表製作，也一併致謝。

引用文獻

- Ainsworth FA, Rogers A. 2007.** The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising CO₂: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell Environ* 30:258-70.
- Bader MKF, Siegwolf R, Körner C. 2010.** Sustained enhancement of photosynthesis in mature deciduous forest trees after 8 years of free air CO₂ enrichment. *Planta* 232:1115-25.
- Bazzaz FA. 1990.** The response of natural ecosystem to the rising global CO₂ levels. *Annu Rev Ecol Syst* 21:167-96.
- Bazzaz FA, Williams WE. 1991.** Atmospheric CO₂ concentration within a mixed forest: implications for seedling growth. *Ecology* 72:12-6.
- Buchmann N, Kao WY, Ehleringer JR. 1996.** Carbon dioxide concentrations within forest canopies-variation with time, stand structure, and vegetation type. *Glob Change Biol* 2:421-32.
- Cernusak LA, Winter K, Darlling JW, Holtum JAM, Jaramillo C, Körner C, et al. 2013.** Tropical forest responses to increasing atmospheric CO₂: current knowledge and opportunities for future research. *Funct Plant Biol* 40:531-51.
- Cheng CT. 2001.** Dynamic variations of carbon dioxide concentration within forest canopies and their effects on photosynthetic rates of understory seedlings in Nanjenshan subtropical rain forest [MSc thesis]. Pingtung, Taiwan: National Pingtung Univ of Science and Technology 83 p. [in Chinese with English summary].
- Cheng CT, Kuo YL. 2004.** Forest CO₂ gradient and its effects on photosynthetic characteristics of understory seedlings in the Nanjenshan forest. *Taiwan J For Sci* 19:143-52. [in Chinese with English summary].
- Chu PC, Sheu BH. 2005.** The responses of saplings grown under secondary growth forest to light intensity and shade tolerance. *Q J For Res* 27(2):23-34. [in Chinese with English summary].
- Coste S, Roggy JC, Imbert P, Born C, Bonal D, Dreyer E. 2005.** Leaf photosynthetic traits of 14 tropical rain forest species in relation to leaf nitrogen concentration and shade tolerance. *Tree Physiol* 25:1127-37.
- Curtis PS, Wang X. 1998.** A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* 113:299-313.
- DaMatta FM, Godoy AG, Menezes-Silva PE, Martins SCV, Sanglard LMVP, Morais LE, et al. 2016.** Sustained enhancement of photosynthesis in coffee tree grown under free-air CO₂ enrichment conditions: disentangling the contributions of stomatal, mesophyll, and biochemical limitations. *J Exp Bot* 67:341-52.
- De Araujo AC, Kruijt B, Nobre AD, Dolman AJ, Waterloo MJ, Moors EJ, et al. 2008.** Nocturnal accumulation of CO₂ underneath a tropical forest canopy along a topographical gradient. *Ecol Appl* 18:1406-19.
- DeLucia EH, Thomas RB. 2000.** Photosynthetic responses to CO₂ enrichment of four hardwood species in a forest understory. *Oecologia* 122:11-9.

- Eliáš P, Kratochvilová I, Janouš D, Marek M, Masarovičová E. 1989.** Stand microclimate and physiological activity of tree leaves in an oak-hornbeam forest. I. Stand microclimate. *Trees* 4:227-33.
- Epron D, Farque L, Lucot E, Badot PM. 1999.** Soil CO₂ efflux in beech forest: dependence on soil temperature and soil water content. *Annu For Sci* 56:221-6.
- Granados J, Körner C. 2002.** In deep shade, elevated CO₂ increase the vigor of tropical climbing plants. *Glob Change Biol* 8:1109-17.
- Hättenschwiler S. 2001.** Tree seedling growth in natural deep shade: functional traits related to interspecific variation in response to elevated CO₂. *Oecologia* 129:31-42.
- Holton JAM, Winter K. 2001.** Are plants growing close to the floor of tropical forests exposed to markedly elevated concentration of carbon dioxide? *Aust J Bot* 49:202-15.
- Hsu TC. 2020.** Effects of elevated CO₂ concentrations on the photosynthetic characteristics in seedlings of different shade-tolerant species [MSc thesis]. Pingtung, Taiwan: National Pingtung Univ of Science and Technology 65 p. [in Chinese with English summary].
- Kerstiens G. 1998.** Shade-tolerance as a predictor of responses to elevated CO₂ in trees. *Physiol Plant* 102:472-80.
- Kerstiens G. 2001.** Meta-analysis of the interaction between shade-tolerance, light environment and growth response of woody species to elevated CO₂. *Acta Oecol* 22:61-9.
- Kitao M, Hida T, Eguchi N, Tobita H, Utsugi H, Kitaoka S, Koike T. 2016.** Light compensation points in shade-grown seedlings of deciduous broadleaf tree species with different successional traits under elevated CO₂. *Plant Biol* 18 (Suppl. 1):22-7.
- Körner C. 2015.** Paradigm shift in plant growth control. *Curr Opin Plant Biol* 25:107-14.
- Kubiske ME, Pregitzer KS. 1996.** Effects of elevated and light availability on the photosynthetic response of trees of contrasting shade tolerance. *Tree Physiol* 16:351-8.
- Kuo YL, Lai SY. 2008.** Photosynthetic characteristics and plasticity to light in tree seedlings with different shade tolerant ability in Nanjenshan forest. *Natl Park Bull* 18:11-21. [in Chinese with English summary].
- Kuo YL, Lin TY, Yang YY, Chen HL, Yang CK, Yu SY. 2021.** Photosynthetic characteristics and shade tolerance of 440 native woody species in Taiwan. *Taiwan J For Sci* 36:189-220. [in Chinese with English summary].
- Kuo YL, Wu SM. 1997.** Photosynthetic and morphological plasticity to light environments in seedlings of *Diospyros maritima*, *Diospyros discolor*, and *Palaquium formosanum*. *Q J Chin For* 30:165-85. [in Chinese with English summary].
- Kuo YL, Yeh CL. 2015.** Photosynthetic capacity and shade tolerance of 180 native broadleaf tree species in Taiwan. *Taiwan J For Sci* 30:229-43.
- Leakey ADB, Press MC, Scholes JD, Watling JR. 2002.** Relative enhancement of photosynthesis and growth at elevated CO₂ is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant Cell Environ* 25:1701-14.
- Leakey ADB, Ainsworth EA, Barnacchi CJ, Rogers A, Long SP, Ort DR. 2009.** Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *J Exp Bot* 60:2859-76.
- Long SP, Ainsworth EA, Rogers A, Ort DR. 2004.** Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annu Rev Plant Biol* 55:591-628.
- Naumburg E, Ellsworth DS. 2000.** Photosynthetic sunfleck utilization potential of understory saplings growing under elevated in FACE. *Oecologia* 122:163-74.

- Norby RJ, Zak DR. 2011.** Ecological lessons from free air CO₂ enrichment (FACE) experiments. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 42:181-203.
- Osborne CP, Drake BG, Laroche J, Long SP. 1997.** Does long-term elevation of CO₂ concentration increase photosynthesis in forest floor vegetation? *Plant Physiol* 114:337-44.
- Ren B, Li J, Tong XJ, Mu YM, Meng P, Zhang JS. 2018.** Simulation on photosynthetic-CO₂ response of *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia* in the southern foot of the Taihang Mountain. *Chin J Appl Ecol* 29:1-10. [in Chinese with English summary].
- Riddoch I, Grace J, Fesahun FE, Riddoch B, Ladipo DO. 1991.** Photosynthesis and successional status of seedlings in a tropical semi-deciduous rain forest in Nigeria. *J Ecol* 79:491-503.
- Rochefort L, Bazzaz FA. 1992.** Growth response to elevated CO₂ in seedlings of four co-occurring birch species. *Can J For Res* 22:1583-7.
- Schlesinger WH, Andrews JA. 2000.** Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry* 48:7-20.
- Sefcik LT, Zak DR, Ellsworth DS. 2006.** Photosynthetic responses to understory shade and elevated carbon dioxide concentration in four northern hardwood tree species. *Tree Physiol* 26:1589-99.
- Springer CJ, Thomas RB. 2007.** Photosynthetic responses of forest understory tree species to long-term exposure to elevated carbon dioxide concentration at the Duke Forest FACE experiment. *Tree Physiol* 27:25-32.
- Temme AA, Liu JC, van Hal J, Cornwell WK, Cornelissen JHC, Aerts R. 2017.** Increases in CO₂ from past low to future high levels result in “slower” strategies on the leaf economic spectrum. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 29:41-50.
- Teskey RO, Shrestha RB. 1985.** A relationship between carbon dioxide, photosynthetic efficiency and shade tolerance. *Physiol Plant* 63:126-32.
- Tsai JM. 2002.** The understory of the lowland rain forest in Nanjenshan, southern Taiwan [MSc thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ 115 p. [in Chinese with English summary].
- Turnbull MH. 1991.** The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species. *Oecologia* 87:110-7.
- Tomimatsu H, Iio A, Saw LG, Fletcher C, Tang Y. 2014.** High CO₂ concentration increases relative leaf carbon gain under dynamic light in *Dipterocarpus sublamellatus* seedlings in a tropical rain forest, Malaysia. *Tree Physiol* 34:944-54.
- Wang HH, Kuo YL, Pan SY. 1997.** Effects of canopy opening on seed germination among twenty species of uplifted coral-reef forest trees at Kenting, Taiwan. *Taiwan J For Sci* 12:299-307. [in Chinese with English summary].
- Way DA, Pearcy R. 2012.** Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiol* 32:1066-81.
- Würth MKR, Winter K, Körner C. 1998.** *In situ* responses to elevated CO₂ in tropical forest understory plants. *Funct Ecol* 12:886-95.