

研究報告

## 不同耐陰性樹種葉片生長特性及達光合作用潛力的葉位

郭耀綸<sup>1</sup>、郭語婕<sup>1</sup>

### 摘要

研究人員測定林木光合作用時，通常選取年輕、充份伸展的葉片，認為其生理活動已達成熟，但此經驗法則之適用性仍待檢驗。本研究調查不同耐陰性樹種葉片的生長特性，並於四個季節測定枝條已完全伸展但不同葉位之葉片的光合作用率，目的在於獲知枝條上那些葉片已具成熟光飽和光合作用率( $A_{max}$ )。研究結果發現，陽性樹種構樹及臭娘子長葉速度快，葉壽命及達 $A_{max}$ 之日數都較短。上述2樹種及落葉性的紫黃，旺盛期單枝枝條每月平均可長7~10個葉片，於夏季葉齡3~5週的葉片即可達 $A_{max}$ 。耐陰性較高的烏心石、銀葉樹、白樹仔、鐵色的長葉速度慢，單枝每月僅長1~3個葉片，且烏心石、鐵色有幾個月不長新葉；於夏季，烏心石達 $A_{max}$ 之葉齡為7週，另3樹種則約需3個月。於同一季節，各樹種10個樣本枝條上的完全展開葉，達 $A_{max}$ 的葉位即有變異，且同一樹種於不同季節該葉位的分布也不同。供試6種常綠樹種各季節達 $A_{max}$ 的平均葉位，以葉面積已完全展開最年輕葉片(為第1葉位)起算的第2~5葉位居多，紫黃則為第4~7葉位。區分4個季節比較，構樹、臭娘子、紫黃於長葉速度較快的季節，達 $A_{max}$ 之葉片其葉位會排序在枝條較後面；另4種較耐陰的樹種，在達 $A_{max}$ 葉齡較長的季節，達 $A_{max}$ 之葉位也會排序在較後面。本研究建議陽性樹種可選枝條前端1/5處已充分伸展的葉片，耐陰性較高的樹種可選枝條前端1/3處的葉片，供光合作用測定。

關鍵詞：充份伸展的葉片、葉齡、枝條上的葉位、長葉速度、耐陰性

郭耀綸、郭語婕。2024。不同耐陰性樹種葉片生長特性及達光合作用潛力的葉位。台灣林業科學 39(1):21-36。

<sup>1</sup> 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 University of Science and Technology, 1 Xuehu Rd., Neipu Township, Pingtung 91201, Taiwan.

通訊作者：郭耀綸 Corresponding author, Yau-Lun Kuo, E-mail: ylkuo@mail.npust.edu.tw

2023年11月送審2023年12月通過。Received November 2023, Accepted December 2023.

Research paper

## Leaf Growth Characteristics and Leaf Positions of Different Shade-tolerant Tree Species with Potential Light-Saturated Photosynthetic Rates

Yau-Lun Kuo,<sup>1</sup> Yu-Chieh Kuo<sup>1</sup>

### ABSTRACT

When measuring photosynthetic rates of trees, common practice is to examine the youngest and fully expanded leaves due to their physiological maturity. However, the validity of this practice remains to be verified. This study investigated leaf-growth characteristics of tree species with varying shade tolerance, and measured the photosynthetic rates of fully expanded-leaves at different positions along the branch in four seasons. The objective was to understand which fully expanded-leaves on the branches had reached their maximum light-saturated photosynthetic rate ( $A_{\max}$ ). Findings revealed that the shade-intolerant species, *Broussonetia papyrifera* and *Premna serratifolia* exhibited higher leaf production rates, shorter leaf lifespans, and reached  $A_{\max}$  at a younger age. These 2 species and the deciduous species *Margaritaria indica* produced an average of 7 to 10 leaves on a single branch per month during the peak growing period and their  $A_{\max}$ 's was reached in 3 to 5 week old leaves in summer. On the other hand, the shade-tolerant species, *Michelia compressa* var. *formosana*, *Heritiera littoralis*, *Gelonium aequoreum* and *Drypetes littoralis* had lower leaf production rates, producing 1 to 3 new leaves per branch per month. Notably, *M. compressa* and *D. littoralis* did not produce new leaves in some months. In summer, *M. compressa* leaves reached  $A_{\max}$  in 7 weeks, and *H. littoralis*, *G. aequoreum* and *D. littoralis* leaves reached  $A_{\max}$  in about 3 months. In each species, leaves reaching the highest  $A_{\max}$  were positioned differently on the branch among the 10 tested branches during the same measuring month. The position of leaves reaching the highest  $A_{\max}$  on the branch of the same species varied in different seasons. The leaves reaching  $A_{\max}$  were primarily the 2<sup>nd</sup> to the 5<sup>th</sup> youngest fully expanded-leaves for the six evergreen species, while they were the 4<sup>th</sup> to the 7<sup>th</sup> youngest leaves for the deciduous *M. indica*. Comparing seasonally, during seasons with high leaf production rates, the average leaf positions reaching  $A_{\max}$  were located farther along the branch for *B. papyrifera*, *Premna serratifolia*, and *M. indica*. For the other 4 shade-tolerant species, leaf positions reaching  $A_{\max}$  were also located farther along the branch during seasons reaching  $A_{\max}$  with a longer leaf age. In light of these observations, we recommend that researchers use fully expanded leaves located in the front 1/5 portion of branches for shade-intolerant species, and those in the front 1/3 portion of branches for shade-tolerant species when taking photosynthetic measurements.

**Keywords:** fully expanded leaves, leaf age, leaf position on branches, leaf production rate, shade tolerance

**Kuo YL, Kuo YC. 2024.** Leaf Growth Characteristics and Leaf Positions of Different Shade-tolerant Tree Species with Potential Light-Saturated Photosynthetic Rates. *Taiwan J For Sci* 39(1): 21-36.

## 緒言

植物生態生理學研究人員，在溫室、樹木園或野外測定林木葉片的淨光合作用率( $P_n$ )時，大多是選用年輕、新近成熟、已充分伸展的葉片(young, recently mature, fully expanded leaves) (Kao et al. 2004, Poorter and Bongers 2006, Pivovarov et al. 2016)，希望這些葉片是處於生理活動成熟旺盛期，可代表該植物的光合潛力，或反應不同處理間 $P_n$ 值的差異。針對無分枝的樹苗，研究人員選取植株上方已充分發育(fully developed)的年輕葉片(Kamaluddin and Grace 1993, Guo et al. 2006)、或由頂端往下第4、5個(Zhang and Dang 2006, Yea 2007)、或第5~8個(Yu et al. 2009)已完全展開的成熟葉片供光合作用測定。另一方面，對已有分枝的植株，有研究選取由枝條前端算起已充分伸展的第2個(Calzavara et al. 2015)、或第3~5個(Kenzo et al. 2006, 2015)葉片、或靠近枝條前端年輕已充分伸展的葉片(Ishida et al. 1996)供測定。有些研究只敘述測定的葉片為完全伸展的成熟葉片，並未提及葉片是否年輕(Choat et al. 2006, Dusenge et al. 2015)。有些研究則選用在外觀上沒有遭植食動物損害(Hasper et al. 2017, Ntawuhiganayo et al. 2020)，或外觀上未老化的葉片(Medivalla and Escudero 2003, Inoue et al. 2017)。然而，年輕、已充分伸展的葉片，其光合作用系統是否也已發育成熟、是否可達最高光合潛力，這會因樹種而異(Miyazawa and Terashima 2001, Niinemets et al. 2012)。

林木新生葉片於初展葉後，解剖構造日漸發育，葉面積及厚度逐漸增大，當葉片充分伸展面積達最大時，葉片外觀可視為形態成熟。於此期間葉片的生化反應及光合作用系統(photosynthetic apparatus)，包括葉綠素、葉綠體、光合作用蛋白質等也在發育並累積(Niinemets and Sack 2006, Niinemets et al. 2012)。有些樹種的葉片在充分伸展之前，其光合潛力已可達最高值(Roper and Kennedy 1986, Yeh et al. 2003, Kuo et al. 2013, Chondrogiannis and Grammatikopoulos 2016)。另一方面，有些樹種葉片剛達充分伸展時，光合潛力

也同步達到最高值(Sams and Flore 1982, Yamashita et al. 2002, Kuo et al. 2013)。然而，也有許多樹種，尤其是葉壽命較長的演替後期樹種，或是具有延遲綠化(delay greening)性狀的樹種(Kursar and Coley 1992, Miyazawa et al. 1998, Niinemets et al. 2012)，葉片形態成熟後要經過一段期間，其光合潛力才會達最高。上述現象顯示，不同樹種葉片解剖構造發育，與光合作用系統發育，在時間動態方面並不一定同步(Wilson et al. 2001, Niinemets et al. 2012)。因為不同樹種葉片形態成熟與生理成熟，兩者發育的時間動態常不一致，那麼研究人員測定林木葉片的光合作用時，選用的年輕、新近成熟、已充分伸展的樣本葉片，可能已超過、正逢、或未達其最高光合潛力。若能得知不同習性(例如不同耐陰性、常綠或落葉性)的樹種，或在不同季節，植株枝條上何處的葉片具最大光合潛力，則選用此葉片作為基準，供比較同一樹種處理間，或不同樹種對同一處理的差異顯著性，可能有比較高的可信度。

闊葉樹種的長葉樣式，可分為整年持續長葉型(ever-growing or continuous growth)，以及一年中有幾個主要新葉產生期的中間型(intermittent growth)兩類長葉樣式，而落葉樹種的長葉樣式為季節性萌發型(flushing or seasonal growth) (Lowman 1992)。整年可持續不斷萌發新葉的樹種，其枝條上相鄰葉片的葉齡差異不大；然而，長葉樣式為中間型的樹種，枝條上相鄰不同梯次萌發的葉片，其葉齡可能相差數月。落葉樹種枝條上短期同步萌發的葉片，其葉齡相近；然而，落葉樹種並非僅於生長季初期才能產生新葉，在生長季全期也可能有新生葉片萌發，但數量會較生長季初期少(Lowman, 1992)。在非逆境的條件下，林木葉片通常在展葉後10至30或40日，達到充分伸展、形態成熟；落葉性木本植物通常在展葉後30~40日，其光合作用才趨成熟(達最高值)，而常綠闊葉樹種葉齡要屆30~80日才會達光合作用成熟(Niinemets et al. 2012)。

葉片在枝條上的排列順序稱為葉位(leaf position) (Rajendrudu and Naidu 1997, Reich et al. 2009)，其排序通常是由枝梢最先端的葉片算起，

然而有些枝條前端的葉片仍為發育初期的嫩葉，葉面積仍在增長中。本研究探討的葉位則是排除嫩葉，都是由枝條前端形態已成熟的葉片開始，鑑定枝條上形態成熟葉片的葉位。本研究之目的為探討不同耐陰性樹種在不同季節，其枝條上那些葉位的葉片，會有最高光飽合作用率( $A_{max}$ )。為此，本研究連續標定枝條上新萌發的葉片，瞭解隨著時間進展其排序及葉齡(leaf age)的動態變化，因此可獲知不同樹種在各月份單一枝條的長葉速度(數量)；再藉由測定枝條上不同排序之葉片的光合作用率，獲知枝條上達 $A_{max}$ 之葉片的葉位及其葉齡。由上述樹種長葉性狀的資訊，也同時探討影響樹種在不同季節 $A_{max}$ 葉位變動的原因。本研究擬回答下列4個問題：(1)供試不同耐陰性樹種葉片的生長特性，包括新生葉片萌發速度、達 $A_{max}$ 之葉齡、及葉壽命(leaf lifespan)有何差異？(2)同一樹種在一年四季，枝條上達 $A_{max}$ 之葉位有何變異？(3)供試樹種在不同季節，枝條上新生葉片萌發速度，以及達 $A_{max}$ 葉片的葉齡，對枝條上達 $A_{max}$ 葉位的排序是否有影響？(4)不同耐陰性樹種，枝條上何處的葉片具最高的光合作用率？

## 材料與方法

### 試驗樹種及葉片標定

本研究量測臺灣南部低海拔，不同耐陰性的7種闊葉樹種，包括「極不耐陰等級」的構樹(*Broussonetia papyrifera*)及臭娘子(*Premna serratifolia*)，「中等耐陰等級」的紫黃(*Margaritaria indica*)、烏心石(*Michelia compressa* var. *formosana*)、銀葉樹(*Heritiera littoralis*)，「耐陰等級」的白樹仔(*Gelonium aequoreum*)，以及「極耐陰等級」的鐵色(*Drypetes littoralis*)。試驗樹種耐陰等級的分類是依據Kuo et al. (2021)。烏心石、銀葉樹、白樹仔、鐵色此4樹種後續將合併敘述為較耐陰樹種。試驗樹種中紫黃為落葉樹種，其餘6種的葉習性都是常綠性。各樹種選定栽植在屏東科技大學森林系苗圃，高度1.5~2.5 m、樹齡

2~5年的3~4株稚樹。選用此7樹種是因為其稚樹枝條上的葉片排列整齊，葉位區別明顯，且較少遭到植食性昆蟲啃食。試驗各樹種於不同植株共選定10個枝條供測定。枝條位於植株東向及東南向上半部，枝上葉片在上午可照到陽光。當枝條上有葉芽初開放的新生葉片，即以小塑膠牌(長、寬分別為3.5及1.2 cm)標定，標牌上記載當天日期，並視為該葉片葉齡第1天。各樹種的樣本枝條(紫黃除外)於2013年7月初開始，每週標定新生葉片至少2次，持續到2014年5月試驗結束。紫黃是落葉樹種，主要落葉期是在1月下旬至2月下旬，但於2014年1月及2月仍有少數枝條有萌發新葉。本研究於2014年1月初才開始標定紫黃供測枝條的新生葉片，持續標定12個月。不同樹種葉芽有不同的展葉模式，構樹、臭娘子、紫黃、鐵色由葉芽展開成半張開狀時，視為葉齡第1天；烏心石當褐色托葉開裂，新生葉伸出，由捲曲狀變成平展時即為葉齡第1天，銀葉樹及白樹仔之新生葉長出葉柄時，視為葉齡第1天。在研究期間若發現已標定的葉片因自然衰老而凋落，比對葉片凋落日期與塑膠牌標記的日期，可知該葉片之葉壽命(leaf lifespan)。本研究同一枝條一年期間持續標定新生葉片，可供計算各樹種不同月份之單枝長葉數量，並獲知各樹種不同月份萌發之葉片的葉壽命。

本研究於不同季節測定光合作用之前，均先確定各樹種供試10個枝條前端的葉片何者形態已成熟。方法為先計算各枝條連續的5個形態已成熟葉片的單葉面積平均值，再檢核枝條上所有成熟葉片的單葉面積，發現沒有低於此平均值75%者，因此將此平均值的75%當作門檻值，後續新生葉片之單葉面積大於該門檻值即視為形態已成熟。由該枝條前端起算，第一個形態成熟的葉片即為排序第1的葉位，依序可確定該枝條後續葉片的葉位。為避免計算葉面積時需以破壞取樣法摘取葉片，試驗樹種事先均摘取非供試驗枝條大小各異的30個葉片，量測各葉片長度、寬度並計算其乘積，再將各葉片該乘積值與藉葉面積儀(LI-3100A, LI-COR, Lincoln, NE, USA)量測的實際葉面積，進行迴歸並獲得直線迴歸式，之後即可藉



未知葉面積之葉片的長、寬介量，估算該葉片的實際葉面積。

### 光合作用率測定方法

在不同季節當樣本枝條上已有>10個已標定的葉片時，即可測定該枝條不同葉位葉片的淨光合作用率( $P_n$ )。使用可控制微環境的攜帶式光合作用系統(LI-6400XT, LI-COR, Lincoln, NE, USA)進行量測。測定時依據樹種的耐陰等級設定不同光量，先驅樹種構樹、臭娘子光量(photosynthetic photon flux density, PPF)設定在 $1500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，中等耐陰樹種紫黃、烏心石、銀葉樹光量設定為 $1250 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，較耐陰的白樹仔、鐵色則設定在 $1000 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。測定時 $\text{CO}_2$ 濃度設定在 $400 \mu\text{L}^{-1}$ ，相對溼度調整在60~80%。在夏、秋、冬、春四季，葉箱溫度分別設定在 $30^\circ\text{C}$ 、 $25^\circ\text{C}$ 、 $22^\circ\text{C}$ 及 $25^\circ\text{C}$ 。同一枝條由枝條前端、最年輕但形態已成熟的葉片(葉位排序1)開始，依序測定後續葉片之 $P_n$ 值，並將該枝條葉片最大的 $P_n$ 值視為100%，若之後連續有兩葉片的 $P_n$ 值低於此最大值的80%，則結束該枝條光合作用測定。同一枝條上光飽和光合作用率最大( $A_{\text{max}}$ )的葉片，其葉位即為該枝條達 $A_{\text{max}}$ 之葉位。各枝條於測定光合作用當天檢視達 $A_{\text{max}}$ 之葉片已標記的萌發日期，可計算該葉片由萌發到屆 $A_{\text{max}}$ 經歷的日數，此即為該葉片達 $A_{\text{max}}$ 時的葉齡。

構樹、臭娘子、烏心石、銀葉樹、白樹仔及鐵色6樹種在2013年8月(夏季)、11月(秋季)，以及2014年的2月(冬季)、5月(春季)對同一枝條已標定的葉片測定 $P_n$ 值。紫黃則是於2014年5月、8月、11月及2015年的1月才進行測定。為了避免相對溼度過低影響 $P_n$ 值的測量，葉片均在上午7:30~11:30進行 $P_n$ 值測定。供試各樹種一個枝條測定 $P_n$ 值的葉片數並不相同，構樹、臭娘子、烏心石、銀葉樹、白樹仔、鐵色每個枝條約測6~17個葉片，紫黃單枝葉片數較多，測定15~26個樣本葉片。於春季時也量測各樹種供試枝條的長度，以及由枝條前端至達 $A_{\text{max}}$ 葉片處的長度，獲知各樹種達 $A_{\text{max}}$ 之葉位在枝條上的空間分布範圍。

## 結果

### 不同月份單枝新生葉片生產速度

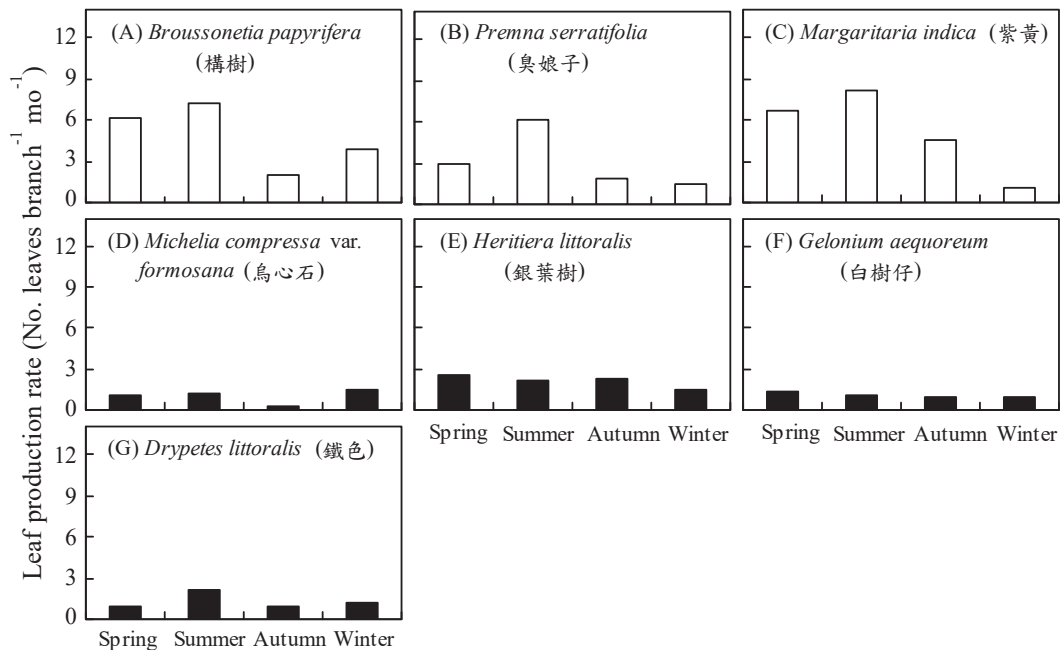
構樹、臭娘子、紫黃新生葉片的生產速度快，但是單枝長葉數量在不同月份的差異大；烏心石、銀葉樹、白樹仔、鐵色各月份葉片的生產速度慢，但各月長葉數量的差異也較小(Table 1)。構樹在5~7月單枝平均可長出7~9片的新生葉片；臭娘子在7月高達9.2片；紫黃在5、6月分別高達9.0、10.5片，但在12~2月接近落葉期(2月中下旬)之時，單枝每月平均僅能萌發0.9~1.2片(Table 1)。銀葉樹一年中有8個月份單枝平均長葉數在2.0~3.4片，白樹仔則各月份的平均長葉數量都< 2.0片，而烏心石、鐵色一年中分別有2、3個月份無新葉萌發(Table 1)。紫黃、構樹、臭娘子，年平均單枝單月長葉數量分別為5.0、4.8、3.1個葉片；銀葉樹為2.1片，白樹仔、鐵色都是1.1片，而烏心石僅1.0片(Table 1)。比較試驗樹種枝條在四個季節長葉數量的差異(Fig. 1)，發現構樹、紫黃在春(3~5月)、夏(6~8月)兩季每月每枝平均長葉數量都> 6.0片，臭娘子在夏季也如此，但此3樹種在秋(9~11月)、冬(12~2月)兩季的長葉數量都明顯降低；銀葉樹四季單枝單月長葉數量都< 3.0片，而烏心石、白樹仔、鐵色各季都< 2.0片；烏心石因為10、11月無新葉萌發，因此秋季平均單枝單月長葉數量僅0.3片(Fig. 1)。

### 不同月份萌發之葉片的葉壽命

試驗各樹種在不同月份萌發的新生葉片，經歷成長、衰老而掉落的日數(葉壽命)，在一年中各有不同的變化樣式(Fig. 2)。構樹於4~10月各月萌發的葉片，其平均葉壽命皆≤ 80天，而11月至隔年3月萌發的葉片壽命為90~120天，年均葉壽命僅為 $85 \pm 6$ 天(Fig. 2A)。臭娘子於不同月份萌發的葉片其壽命變異較小，只有7、8月萌發的葉片壽命< 100天，年均葉壽命為 $160 \pm 5$ 天(Fig. 2B)。紫黃的年均葉壽命( $150 \pm 1$ 天)與臭娘子相近，但因為葉習性屬落葉性，在10、11、12月萌發的葉片壽命都< 100天(Fig. 2C)。烏心石於不同月份萌發

**Table 1. Monthly mean leaf production rates (no. of leaves per branch) of the seven tree species (mean  $\pm$  standard error,  $n = 10$ ). Species are denoted by genus name**

Month	<i>Broussonetia</i> (構樹)	<i>Premna</i> (臭娘子)	<i>Margaritaria</i> (紫黃)	<i>Michelia</i> (烏心石)	<i>Heritiera</i> (銀葉樹)	<i>Gelonium</i> (白樹仔)	<i>Drypetes</i> (鐵色)
January	4.0 $\pm$ 0.6	2.0 $\pm$ 0.2	1.2 $\pm$ 0.5	0.8 $\pm$ 0.1	1.4 $\pm$ 0.3	0.8 $\pm$ 0.1	1.0 $\pm$ 0.0
February	4.7 $\pm$ 0.4	1.3 $\pm$ 0.5	0.9 $\pm$ 0.5	2.4 $\pm$ 0.5	1.0 $\pm$ 0.0	1.2 $\pm$ 0.3	2.5 $\pm$ 0.2
March	5.2 $\pm$ 0.3	2.6 $\pm$ 0.2	3.9 $\pm$ 0.5	0.9 $\pm$ 0.4	2.0 $\pm$ 0.0	1.1 $\pm$ 0.1	1.8 $\pm$ 0.1
April	5.3 $\pm$ 0.4	2.8 $\pm$ 0.4	6.2 $\pm$ 0.4	1.3 $\pm$ 0.2	2.5 $\pm$ 0.2	1.9 $\pm$ 0.3	0.8 $\pm$ 0.1
May	7.6 $\pm$ 0.2	3.2 $\pm$ 0.3	9.0 $\pm$ 0.9	1.0 $\pm$ 0.2	3.4 $\pm$ 0.3	1.0 $\pm$ 0.2	0
June	8.9 $\pm$ 0.3	4.3 $\pm$ 0.2	10.5 $\pm$ 0.5	1.4 $\pm$ 0.3	2.7 $\pm$ 0.2	1.0 $\pm$ 0.3	0.6 $\pm$ 0.2
July	8.6 $\pm$ 0.7	9.2 $\pm$ 0.2	7.3 $\pm$ 0.6	1.5 $\pm$ 0.3	2.0 $\pm$ 0.2	1.5 $\pm$ 0.3	1.1 $\pm$ 0.1
August	4.2 $\pm$ 0.1	5.1 $\pm$ 0.2	6.3 $\pm$ 1.0	0.7 $\pm$ 0.2	1.5 $\pm$ 0.2	0.9 $\pm$ 0.2	2.7 $\pm$ 0.3
September	2.8 $\pm$ 0.1	2.4 $\pm$ 0.3	5.5 $\pm$ 1.2	0.8 $\pm$ 0.1	2.8 $\pm$ 0.4	1.5 $\pm$ 0.2	1.5 $\pm$ 0.2
October	2.1 $\pm$ 0.1	1.5 $\pm$ 0.2	5.2 $\pm$ 1.1	0	2.3 $\pm$ 0.2	1.1 $\pm$ 0.2	1.2 $\pm$ 0.1
November	1.1 $\pm$ 0.1	1.9 $\pm$ 0.3	3.0 $\pm$ 0.3	0	1.7 $\pm$ 0.4	0.4 $\pm$ 0.3	0
December	2.9 $\pm$ 0.2	1.2 $\pm$ 0.1	1.2 $\pm$ 0.4	1.5 $\pm$ 0.3	2.2 $\pm$ 0.3	0.7 $\pm$ 0.2	0
Annual mean	4.8 $\pm$ 0.7	3.1 $\pm$ 0.6	5.0 $\pm$ 0.9	1.0 $\pm$ 0.2	2.1 $\pm$ 0.2	1.1 $\pm$ 0.1	1.1 $\pm$ 0.3



**Fig. 1. Seasonal variation in mean leaf production rates of the seven tested species.**

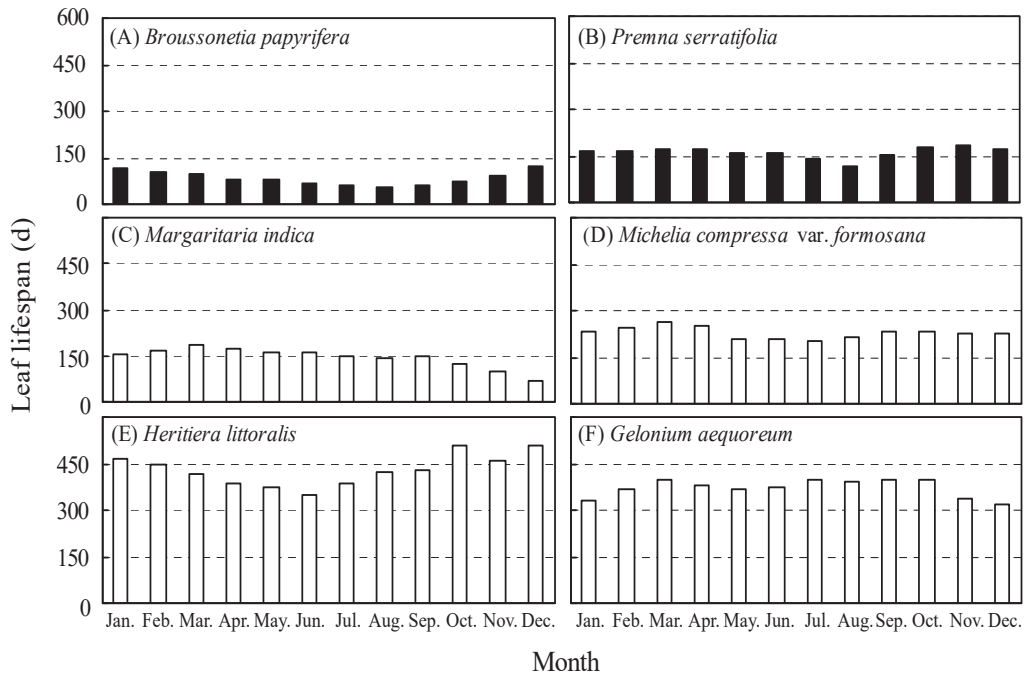


Fig. 2. Mean leaf lifespan for leaves initiated in different months of the six tested species.

的葉片，其葉壽命變異不大，5~8月萌發者葉片壽命約7個月，其他月份萌發者約8個月，年均葉壽命 $228 \pm 5$ 天(Fig. 2D)。銀葉樹於4~7月萌發的葉片壽命為347~385天，而10及12月萌發者葉片壽命很長( $> 500$ 天)，年均葉壽命長達 $429 \pm 15$ 天(Fig. 2E)。白樹仔在11月至隔年1月萌發的葉片其壽命較短(318~332天)，而其他月份萌發者葉壽命為366~397天，年均葉壽命 $370 \pm 8$ 天(Fig. 2F)。鐵色為極耐陰樹種，葉壽命很長，研究期間只記錄到試驗初期(2013年7~9月)標示之26個葉片的壽命，平均為 $604 \pm 6$ 天(Fig. 2未呈現數據)。整體而言，各樹種的葉壽命隨著樹種耐陰性的提高而增長。

#### 不同季節的最大淨光合作用率

構樹在夏季測定時，供測10枝條葉片最大光飽和淨光合作用率的平均值( $A_{\max\text{-mean}}$ )為 $28.2 \pm 0.3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，顯著高於其他三季節(Table 2)。臭娘子在春、夏兩季的 $A_{\max\text{-mean}}$ 值顯著高於秋、冬

兩季。紫黃、白樹仔都是以春季測定時的 $A_{\max\text{-mean}}$ 值顯著最高，分別為 $17.0 \pm 0.4$ 、 $12.5 \pm 0.3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ；烏心石、銀葉樹、鐵色一年四季的 $A_{\max\text{-mean}}$ 值均無顯著差異(Table 2)。整體而言，各樹種光合作用率高低與其耐陰性呈相反趨勢，不耐陰的樹種有較高的 $A_{\max\text{-mean}}$ 值(Table 2)。

#### 枝條上達最大光合作用率之葉片的葉齡

不同樹種葉片由初展葉到光合作用率達最大值時的日數(葉齡)各不相同，且同一樹種在不同季節，葉片達最大光合作用率的葉齡( $\text{age-}A_{\max}$ )也有顯著差異(Table 3)。整體而言，構樹、臭娘子、紫黃及烏心石於春、夏兩季測定時， $\text{age-}A_{\max}$ 顯著短於秋、冬兩季，但銀葉樹及鐵色並非如此(Table 3)。於夏季測定時，先驅樹種構樹、臭娘子葉片分別僅需發育24、28天即可達 $A_{\max}$ ，中等耐陰的紫黃、烏心石分別為36、48天，而較耐陰的銀葉樹、白樹仔、鐵色的 $\text{age-}A_{\max}$ 卻長達80~95

**Table 2. Comparisons of the mean maximum photosynthetic rates ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) of the seven tree species measured in different seasons (mean  $\pm$  standard error,  $n = 10$ )**

Species	Spring	Summer	Autumn	Winter
<i>Broussonetia papyrifera</i>	24.1 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup> <sup>1)</sup>	28.2 $\pm$ 0.6 <sup>a</sup>	17.5 $\pm$ 0.7 <sup>c</sup>	22.6 $\pm$ 0.9 <sup>b</sup>
<i>Premna serratifolia</i>	20.8 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	22.7 $\pm$ 0.8 <sup>a</sup>	16.1 $\pm$ 0.6 <sup>b</sup>	16.8 $\pm$ 0.7 <sup>b</sup>
<i>Margaritaria indica</i>	17.0 $\pm$ 0.4 <sup>a</sup>	12.5 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	13.6 $\pm$ 0.4 <sup>b</sup>	12.6 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>
<i>Michelia compressa</i> var. <i>formosana</i>	11.2 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	12.3 $\pm$ 0.7 <sup>a</sup>	12.2 $\pm$ 0.7 <sup>a</sup>	10.0 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>
<i>Heritiera littoralis</i>	13.6 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	15.0 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	15.2 $\pm$ 0.8 <sup>a</sup>	15.1 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>
<i>Gelonium aequoreum</i>	12.5 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	10.3 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	8.8 $\pm$ 0.4 <sup>c</sup>	7.6 $\pm$ 0.4 <sup>c</sup>
<i>Drypetes littoralis</i>	7.6 $\pm$ 0.2 <sup>a</sup>	7.5 $\pm$ 0.5 <sup>a</sup>	6.4 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>	7.0 $\pm$ 0.3 <sup>a</sup>

<sup>1)</sup> Letters among seasons of the same species denote a significant difference according to Scheffé's test at  $p < 0.05$ .

天(Table 3)。紫黃在春、夏、秋三季的age- $A_{\text{max}}$ 無顯著差異(35~46天)，而在冬季卻長達90天；烏心石在春、夏兩季age- $A_{\text{max}}$ 僅為6~7週，而秋、冬兩季則長達18~19週；銀葉樹在夏、秋、冬三季測定時葉片發育11~12週即達 $A_{\text{max}}$ ，而在春季age- $A_{\text{max}}$ 卻長達20週；白樹仔的age- $A_{\text{max}}$ 四季變化大，春季(8週)顯著短於夏、秋兩季(14週)，而冬季(19週)顯著最長；鐵色的age- $A_{\text{max}}$ 也是四季變化大，夏季測定時僅需80天，於秋、冬、春三季則顯著增長，春季測定時葉片需生長約8個月才會達 $A_{\text{max}}$  (Table 3)。

#### 枝條上達最大淨光合作用率的葉位

由形態成熟葉片起算，構樹在春、夏兩季達 $A_{\text{max}}$ 之葉位，分別是排序2~6及3~7葉位；若考慮其主要的分布(盒鬚圖25~75%的範圍)，則構樹在春、夏兩季 $A_{\text{max}}$ 葉位主要分布在3.0~5.5及3.5~5.5葉位，而在秋、冬兩季都是在2~4葉位(Fig. 3A)。臭娘子在四個季節，有些枝條第1個形態成熟葉片即為達 $A_{\text{max}}$ 之葉片，春季達 $A_{\text{max}}$ 之主要葉位分布到6.5，冬季則只分布到3.5 (Fig. 3B)。紫黃一年四季達 $A_{\text{max}}$ 之主要葉位多較其他樹種延後，夏季

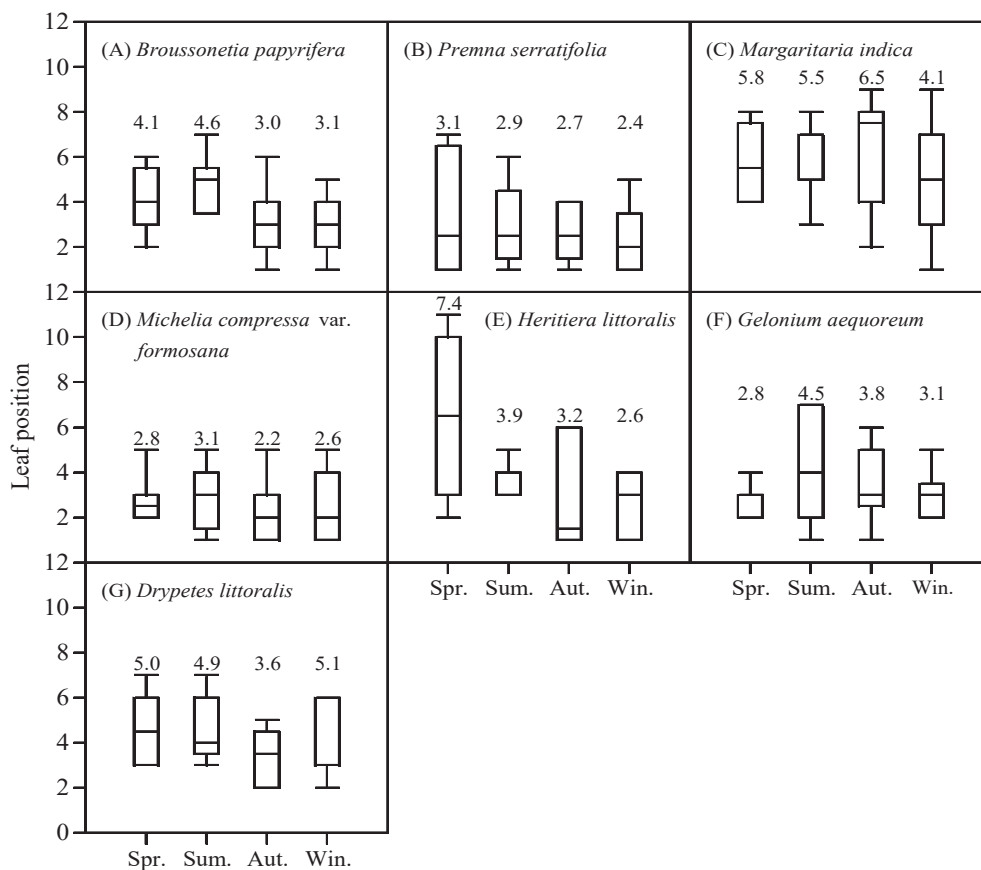
分布在5~7葉位，冬季為3~7葉位(Fig. 3C)。烏心石四季達 $A_{\text{max}}$ 之主要葉位範圍較狹窄，春季僅在2~3，夏、冬兩季都在1~4葉位(Fig. 3D)。銀葉樹在春季達 $A_{\text{max}}$ 之主要葉位較寬(第3~10葉位)，但在夏季僅在3~4葉位(Fig. 3E)。白樹仔有3個季節達 $A_{\text{max}}$ 之主要葉位都是由2起始，春季、冬季葉位分布較窄(2~3、2~3.5)，夏季較廣(2~7) (Fig. 3F)。鐵色各季節達 $A_{\text{max}}$ 之主要葉位分布較一致，春、夏、冬3季都是3或3.5~6葉位，秋季為2~4.5葉位(Fig. 3G)。就同一樹種各季節10枝條達 $A_{\text{max}}$ 的平均葉位(Fig. 3盒鬚圖上方數字)而言，臭娘子、烏心石四季達 $A_{\text{max}}$ 之平均葉位差異皆很小，都分布在2.2~3.1間；構樹、白樹仔、鐵色四季平均葉位都在3.0~5.1間；紫黃四季平均葉位在4.1~6.5範圍；銀葉樹達 $A_{\text{max}}$ 之平均葉位四季差異大，春季為7.4，而其他3個季節分布在2.6~3.9之間(Fig. 3)。若只區分常綠及落葉兩類樹種，則6種常綠樹種4個季節達 $A_{\text{max}}$ 之主要葉位在排序第2~4葉位，落葉樹種紫黃則主要在排序第4~6葉位(Fig. 3)。



**Table 3. Comparison of the mean leaf age (days) for leaves just reaching maximum photosynthetic rate of the seven tree species measured in different seasons (mean  $\pm$  standard error,  $n = 10$ )**

Species	Spring	Summer	Autumn	Winter	Mean
<i>Broussonetia papyrifera</i>	27 $\pm$ 2 <sup>b1)</sup>	24 $\pm$ 2 <sup>b</sup>	38 $\pm$ 3 <sup>a</sup>	41 $\pm$ 3 <sup>a</sup>	33 $\pm$ 4
<i>Premna serratifolia</i>	49 $\pm$ 6 <sup>bc</sup>	28 $\pm$ 3 <sup>c</sup>	76 $\pm$ 5 <sup>ab</sup>	101 $\pm$ 16 <sup>a</sup>	63 $\pm$ 13
<i>Margaritaria indica</i>	35 $\pm$ 4 <sup>b</sup>	36 $\pm$ 6 <sup>b</sup>	46 $\pm$ 6 <sup>b</sup>	90 $\pm$ 7 <sup>a</sup>	52 $\pm$ 9
<i>Michelia compressa</i> var. <i>formosana</i>	42 $\pm$ 4 <sup>b</sup>	48 $\pm$ 6 <sup>b</sup>	127 $\pm$ 10 <sup>a</sup>	133 $\pm$ 6 <sup>a</sup>	88 $\pm$ 16
<i>Heritiera littoralis</i>	138 $\pm$ 14 <sup>a</sup>	86 $\pm$ 7 <sup>b</sup>	75 $\pm$ 6 <sup>b</sup>	78 $\pm$ 8 <sup>b</sup>	93 $\pm$ 12
<i>Gelonium aequoreum</i>	53 $\pm$ 4 <sup>c</sup>	95 $\pm$ 7 <sup>b</sup>	94 $\pm$ 8 <sup>b</sup>	134 $\pm$ 10 <sup>a</sup>	93 $\pm$ 12
<i>Drypetes littoralis</i>	234 $\pm$ 9 <sup>a</sup>	80 $\pm$ 6 <sup>c</sup>	105 $\pm$ 9 <sup>c</sup>	196 $\pm$ 8 <sup>b</sup>	149 $\pm$ 23

<sup>1)</sup> Letters among seasons of the same species denote a significant difference according to Scheffé's test at  $p < 0.05$ .

**Fig. 3. Distribution of leaf positions on branches for leaves with the highest light-saturated photosynthetic rate measured in different seasons of the seven tested species.**

### 達 $A_{max}$ 葉片位於枝條何處

本研究構樹、紫黃的枝條平均長度約100 cm，臭娘子、銀葉樹、白樹仔、鐵色枝長約60~80 cm，而烏心石平均枝長僅33 cm。構樹在春季測定時達 $A_{max}$ 之葉片位置分布在枝條前端很狹小的範圍(10~12 cm)，臭娘子、紫黃、烏心石分別分布在枝條前端7~14、16~23、15~23 cm處，銀葉樹、白樹仔、鐵色達 $A_{max}$ 之葉片則位於枝條前端11~23 cm部位(Fig. 4)。換算成枝長比例，先驅樹種構樹、臭娘子達 $A_{max}$ 之葉片位於枝條頂端1/5部位，中等耐陰落葉樹種紫黃位於頂端1/4處，另4種較耐陰的樹種則位於枝條頂端1/3的部位(Fig. 4)。

### 各季節達 $A_{max}$ 葉齡及長葉速度與各季達 $A_{max}$ 葉位的關係

合併長葉速度較快的構樹、臭娘子、紫黃的數據，發現此3樹種各季節平均單枝單月長葉數量(Fig. 1)，與各季節達 $A_{max}$ 之平均葉位(Table 3)，兩者具顯著正相關( $r^2 = 0.35, p = 0.04, n = 12$ )，顯示在長葉速度較快的季節，達 $A_{max}$ 之葉位會排序較後面；但此3樹種各季節達 $A_{max}$ 之平均葉齡，與達 $A_{max}$ 之平均葉位並不具顯著相關( $p = 0.06$ )。相對的，合併長葉速度較慢的烏心石、銀葉樹、白樹仔、鐵色的數據，此4樹種各季節達 $A_{max}$ 之平均葉齡與達 $A_{max}$ 之平均葉位，兩者具顯著正相關( $r^2 = 0.33, p = 0.02, n = 16$ )，顯示在達 $A_{max}$ 葉齡較長的季節，達 $A_{max}$ 之葉位會排序較後面；但此4樹種各季節平均單枝單月長葉數量，與達 $A_{max}$ 之平均葉位並無顯著相關( $p = 0.14$ )。合併所有樹種的數據，試驗7樹種各季達 $A_{max}$ 之平均葉齡，與各季節達 $A_{max}$ 之平均葉位不具顯著相關，然而各季節之平均單枝單月長葉數量與達 $A_{max}$ 之平均葉位，兩者具顯著正相關( $r^2 = 0.17, p = 0.04, n = 28, \text{Fig. 5A}$ )。此外，合併所有樹種的數據，各季節達 $A_{max}$ 之平均葉齡與平均長葉數量，兩者具極顯著負相關( $r^2 = 0.34, p = 0.001, n = 28$ ) (Fig. 5B)，顯示樹種在長葉數量較少的季節(長葉速度較慢)，達 $A_{max}$ 之平均葉齡也較長。

## 討論

### 不同樹種的長葉樣式

常綠闊葉樹種的長葉樣式，可分為連續長葉型，以及一年中有幾個主要長葉期的中間型(Lowman, 1992)。本研究供試6種常綠樹種中，構樹、臭娘子、銀葉樹及白樹仔的長葉樣式，都是每個月可產生新葉的連續長葉型；然而，烏心石及鐵色並不如此，烏心石在10、11月，鐵色在5、11、12月所有樣本枝條都不產生新葉片(Table 1)，此兩樹種的長葉樣式也不似典型的中間型。在臺灣東南部的南仁山森林，烏心石在一年中有 $\geq 4$ 次的長葉期(Chen 2003)。本研究唯一的落葉樹種紫黃，其長葉樣式並不是季節性同時萌發型。紫黃於2014年1月及12月接近落葉期時，10個樣本枝條中只有5枝長出新葉，單月合計都只萌發12葉片；2014年2月僅餘3個枝條共萌發9葉片；屈生長季3~11月，則所有樣本枝條每月都可產生新葉(Table 1)，為連續生長型長葉樣式。在南仁山森林，落葉樹種無患子(*Sapindus mukorossii*)的長葉樣式為一年只長一次，幹花榕(*Ficus variegata* var. *garciae*)一年長葉2~3次，刺杜密(*Bridelia balansae*)則 $\geq 4$ 次，蟲屎與本研究的紫黃一樣，為連續生長型(Chen 2003)。長葉樣式為中間型的樹種，在下一輪新葉萌發之前，枝條前端排序最前面葉片，即可能為該枝條光合作用率最大的葉片，但是否如此，仍取決於該葉片實際葉齡與光合作用成熟葉齡的接近程度。

本研究計算各枝條達 $A_{max}$ 葉片的葉齡，是於春夏秋冬各季最後一個月(分別為5、8、11、2月)測定光合作用率時獲知的，並不是連續追蹤同一個葉片發育過程達 $A_{max}$ 的葉齡(Kuo et al. 2013)，因此Table 3葉齡數據有可能高估或低估。Yan (2013)連續追蹤紫黃及銀葉樹葉片發育過程的光合潛力變化，發現秋季測定時達 $A_{max}$ 的葉齡分別為21、91天，而本研究該兩樹種秋季達 $A_{max}$ 的葉齡分別為46、75天，相同樹種藉不同調查方法得到的葉齡數據有差距。

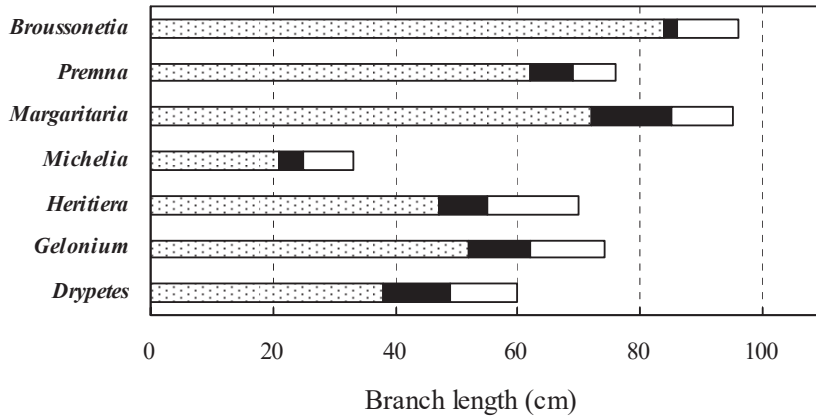


Fig. 4. Diagram illustrating the distribution (■) of leaves with the highest photosynthetic rates, growing along the length of a branch of each species. Species are denoted by genus name. □: Tip of a branch.

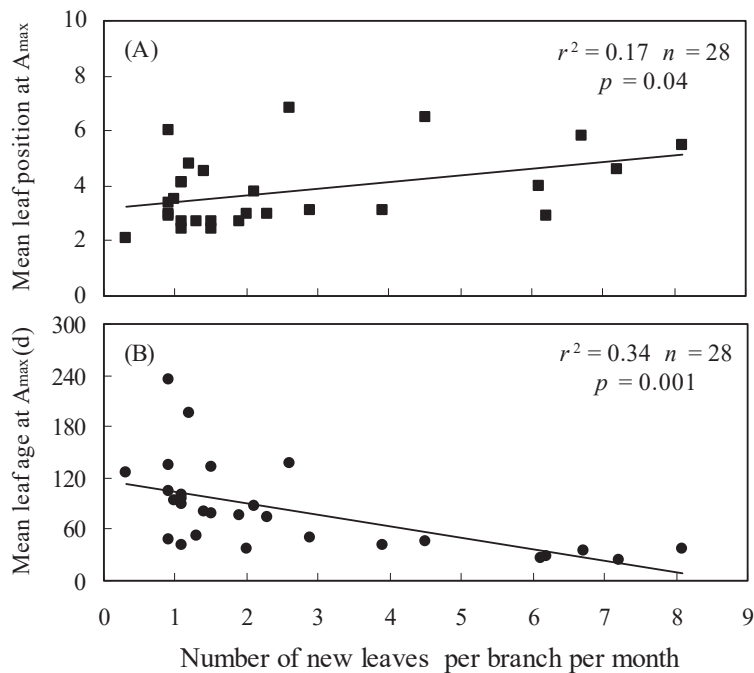


Fig. 5. Mean leaf position for leaves at maximum photosynthetic rate ( $A_{max}$ ) in different seasons as a function of mean leaf production rates in that season (A), and the relationship between mean leaf age for leaves just reaching  $A_{max}$  and mean leaf production rates in that season (B). Data are pooled from the seven tested species.

### 長葉速度及葉壽命

同一樹種不同季節長葉速度(或數量)的差異,可能受環境溫度的影響,在較低溫的季節長葉速度較慢(Kitajima et al. 2002)。本研究先驅樹種構樹、臭娘子,以及中等耐陰落葉性的紫黃,在溫度較高的春、夏兩季,長葉速度明顯高過較低溫的秋、冬兩季,此3樹種長葉速度在不同季節間的變動明顯(Table 1)。相對的,較耐陰的樹種,例如長葉樣式為連續長葉型的銀葉樹及白樹仔,其長葉速度在不同季節間的差異即較不明顯。本研究發現常綠闊葉樹種的長葉速度,會隨著樹種耐陰性的提高而減慢,過去研究也發現比葉重(leaf mass per area)較大的樹種,長葉速度會較慢(Yan 2013)。此外,本研究試驗樹種於不同月份萌發的葉片,其葉壽命並不相同(Fig. 2),前人研究蟲屎(*Melanolepis multiglandulosa*)、血桐(*Macaranga tanarius*)、黃心柿(*Diospyros maritima*)、毛柿(*Diospyros philippensis*)也發現不同月份萌發的葉片其壽命也有明顯變化,且各樹種葉壽命長短,與個別葉片生長期間的日均溫具極顯著負相關(Kuo et al. 2013)。Issartel and Coiffard (2011)發現葉壽命與代謝率具顯著負相關,在溫度較高時葉片的代謝率(呼吸作用)會較旺盛,葉壽命會縮短;相對的,在溫度較低的期間,葉片的代謝率趨緩,可有較長的葉壽命。本研究的構樹及銀葉樹於不同月份萌發的葉片,其葉壽命長短的變異可能也是受葉片生長期間之日均溫度的影響。

### 樹種達最大光合作用率葉片之葉位

本研究供試樹種在同一季節,各自10個枝條達 $A_{max}$ 的葉位即都有變異,且同一樹種在不同季節,所有枝條達 $A_{max}$ 的葉位分布範圍也不同。過去研究也發現不同樹種枝條上達 $A_{max}$ 的葉位並不相同,例如酸櫻桃(*Prunus cerasus* L. cv. Montmorency)由枝條基部(不是由前端)算起第9~13葉位的葉片(位於枝條中段),比幼葉或老葉有更高的光合作用率(Sams and Flore 1982);柚木(*Tectona grandis*)樹苗移植後2個月,達 $A_{max}$ 的葉片

在枝條前端第2個葉位,移植5及8個月後,達 $A_{max}$ 的葉片則轉移到第3葉位(Rajendrudu and Naidu 1997);直幹相思樹(*Acacia mangium*)樹苗最頂端排序第1的假葉其光合作用率為負值,但第4、6、8葉位的 $P_n$ 值可達20~23  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,且此3葉位不具顯著差異(Yu and Ong 2000);臺灣欒樹(*Koelreuteria henryi*)在第14葉位的葉片達形態成熟,但較年輕的第7及第11葉位的 $P_n$ 值已高於形態成熟第14葉位的葉片(Yeh et al. 2003)。若只考量樹種在各季節達 $A_{max}$ 之葉位的平均值,本研究構樹在春、夏兩季達 $A_{max}$ 的葉位,是形態成熟葉起算的第4及第5葉位,除此之外,兩種先驅樹種各季的平均葉位都是以第3葉位居多。中等耐陰的烏心石、銀葉樹,以及耐陰等級的白樹仔,達 $A_{max}$ 之葉位的平均值以第2~4葉位居多;極耐陰的鐵色則以第5葉位為主。上述結果顯示,常綠樹種枝條上由形態成熟葉起算,排序第2~5葉位的葉片有最高的光合作用率。中等耐陰的落葉樹種紫黃,4個季節達 $A_{max}$ 之葉位的平均值則分布在第4~7葉位,是在枝條排序較後的葉位。過去研究人員測定林木光合作用時,通常選取年輕、充份伸展的葉片,認為其生理活動最旺盛,但此經驗法則與本研究實際測定的結果並不完全符合。年輕、充份伸展的葉片,很可能是在枝條上形態成熟葉片排序第1或第2的葉片,而本研究發現不同耐陰性樹種,在不同季節,達 $A_{max}$ 之葉位其分布範圍差異很大(Fig. 3),並不限於形態成熟葉排序最前面的葉片。

歸納試驗7樹種達 $A_{max}$ 之葉片在整個枝條上的分布位置,發現該位置會因樹種的耐陰等級而異。本研究2種最不耐陰的先驅樹種,春季達 $A_{max}$ 之葉位大約在枝條頂端1/5的位置,而較耐陰的4樹種則是在枝條前端1/3處。此變化趨勢可能與不同耐陰等級樹種達 $A_{max}$ 之葉齡有關,較耐陰的樹種達 $A_{max}$ 之葉齡會較長。例如,過去發現極耐陰等級的黃心柿、毛柿,達 $A_{max}$ 之葉齡分別為76、106天(Kuo et al. 2013),本研究中等耐陰等級的銀葉樹、耐陰等級的白樹仔,達 $A_{max}$ 之年平均葉齡都是93天,極耐陰等級的鐵色則高達149天(Table 3)。耐陰等級較高的樹種,葉片在達生理成熟之

時，其枝條前端很可能已長出數個較年輕，但形態已成熟的葉片，因此該樹種達 $A_{max}$ 之葉位並非位於枝條最前端的部位；相對的，先驅樹種雖然長葉速度快，但是達生理成熟的葉齡也短，因此達 $A_{max}$ 之葉位會分布在枝條較前端的部位(Fig. 4)。構樹、臭娘子、紫黃年平均單枝單月長葉數量較多，但各季節的長葉數量差異大，致「長葉數量」顯著影響達 $A_{max}$ 葉位排序。另外4種耐陰性較高的樹種，各季節長葉數量差異不大，但各季節達 $A_{max}$ 葉片的葉齡差異大，致「達 $A_{max}$ 的葉齡」顯著影響此4樹種達 $A_{max}$ 葉位排序。此外，因為在長葉數量較少(長葉速度較慢)的低溫期間，葉片需要發育較久，其光合潛力才會達最高值，亦即達 $A_{max}$ 的葉齡會較長，因而試驗7樹種各季節達 $A_{max}$ 之平均葉齡，與平均長葉數量兩者具極顯著負相關(Fig. 5B)。同一樹種在長葉數量越多(長葉速度快)，或達 $A_{max}$ 葉片的葉齡越長的季節，枝條上達 $A_{max}$ 的葉位會有排序在較後面的趨勢(Fig. 5A)。

Sams and Flore (1982)認為評估枝條上那個葉片有最高的光合潛力，葉齡的重要性高於葉位，而Kitajima et al. (2002)則認為葉齡及葉位兩者，都是適宜的預測指標。在測定葉片光合作用的實務工作上，研究人員難以確定枝條上各個葉片的葉齡。為了確保選用的葉片有一致的葉齡，Ishida et al. (1996)及Kenzo et al. (2006)藉由葉片在枝條上的位置、葉片質地(texture)、葉片顏色三者，來選取葉齡相近的樣本葉片，而且特別重視葉片顏色。根據作者經驗，新生葉片在形態成熟前，其質地通常較柔弱，要待葉片結構發育完全時質地才會堅挺；嫩葉通常呈淡黃綠色，成熟葉則轉變成較深的綠色。作者在進行光合作用測定的實務工作上(Kuo et al. 2015, 2021)，會選取質地已硬挺、顏色較為深綠的年輕葉片供測定，可提高葉片是處於生理旺盛期的機會。此外，Miyazawa et al. (1998)發現葉片於發育過程，光合潛力與比葉重兩者會同步增加，認為可藉由比葉重達穩定期所需的日數，來預測達生理成熟的葉齡。然而，比葉重的測定過程需要剪取樣本葉片，此破壞取樣法並不適用在光合作用測定的實務工作。如果能

藉非破壞取樣法來評估葉齡，或藉由測定簡易的生理參數來評估那個葉片已屆生理成熟期、可表現出最高的光合潛力，那麼在測定實務上可節省時間，並減少試驗取樣誤差。Kenzo et al. (2006)於光合作用研究時，要求選取的樣本葉片之葉綠素濃度(藉SPAD儀測定其指標值)已達穩定高值。本研究後續相關實驗，即嘗試藉測定簡易的葉綠素螢光 $F_v/F_m$ 值，以及葉綠素濃度SPAD值，評估枝條上各葉片此兩生理參數與光合作用率的相關性，若某生理參數與葉片光合作用率呈顯著正相關，則可藉該參數的最高值或某臨界值，來確認枝條上那個葉片具最高的光合潛力，可選用來當作光合作用研究的樣本葉片。

## 結論

本研究所測量的陽性樹種構樹及臭娘子，相對於耐陰性較高的烏心石、銀葉樹、白樹仔、鐵色，其長葉速度較快、達 $A_{max}$ 之葉齡及葉平均壽命都較短。上述6種常綠樹種各枝條葉片達 $A_{max}$ 之葉位並不固定，不同樹種於不同季節達 $A_{max}$ 之葉位的分布範圍也各異。歸納得知此6種常綠樹種在不同季節葉片達 $A_{max}$ 之平均葉位，主要都是排序第2~5葉位的完全展開葉片。落葉樹種紫黃，於春、夏、秋季之長葉速度快，達 $A_{max}$ 之平均葉位為排序第5~7的葉片，冬季則在第4葉位。過去研究人員通常選取最年輕、充分伸展的葉片當作光合作用測定的樣本葉片，本研究發現已充分伸展、形態成熟葉片算起，排序第2~5葉位的葉片，其光合潛力高於排序第1的葉片。然而因為樹種在枝條上達 $A_{max}$ 之葉片其葉位並不固定，建議可由枝條前端的不同位置，選取光合潛力較高的葉片當樣本，陽性樹種適宜選取枝條前端1/5處已充分伸展、形態成熟的葉片，耐陰性較高的樹種則可選用枝條前端1/3處的形態成熟葉片。本研究的發現是否適用於不同環境、不同樹種及樹齡，或不同部位的枝條，仍待後續研究檢驗。



## 謝誌

本研究獲科技部NSC 102-2313-B-020-008補助計畫經費；初稿承蒙王相華及張勵婉兩位研究員提供意見，並獲兩位審查人的審閱指教，提高稿件正確性，於此同誌萬分謝意。王淑敏小姐及余尚鈺先生協助繪製稿件圖表，也一併致謝。

## 引用文獻

- Calzavara AK, Bianchini E, Mazzanatti T, Oliveira HC, Stole-Moreira R, Pimenta JA. 2015.** Morphoanatomy and ecophysiology of tree seedlings in semideciduous forest during high-light acclimation in nursery. *Photosynthetica* 53:597-608.
- Chen CM. 2003.** The structural traits, life span and dynamics of leaves of tree crowns and short-term phenological survey in a lowland rain forest of Nanjenshan in southern Taiwan. [MSc thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 212 p. [in Chinese with English summary].
- Choat B, Ball MC, Luly JG, Donnelly CF, Holtum JAM. 2006.** Seasonal patterns of leaf gas exchange and water relations in dry rain forest tree species of contrasting leaf phenology. *Tree Physiol* 26:657-64.
- Chondrogiannis C, Grammatikopoulos G. 2016.** Photosynthesis in developing leaf of juveniles and adults of three Mediterranean species with different growth forms. *Photosyn Res* 130:427-44.
- Dusenge ME, Wallin G, Gårdesten J, Niyonzima F, Adolfsson L, Nsabimana D, et al. 2015.** Photosynthetic capacity of tropical montane tree species in relation to leaf nutrients, successional strategy and growth temperature. *Oecologia* 177:1183-94.
- Guo XR, Cao KF, Xu ZF. 2006.** Acclimation to irradiance in seedlings of three tropical rain forest *Garcinia* species after simulated gap formation. *Photosynthetica* 44:193-201.
- Hasper TB, Dusenge ME, Breuer F, Uwizeye FK, Wallin G, Uddling J. 2017.** Stomatal CO<sub>2</sub> responsiveness and photosynthetic capacity of tropical woody species in relation to taxonomy and functional traits. *Oecologia* 184:43-57.
- Inoue Y, Ichie T, Kenzo T, Yoneyama A, Kumagai T, Nakashizuka T. 2017.** Effects of rainfall exclusion on leaf gas exchange traits and osmotic adjustment in mature canopy tree of *Dryobalanops aromatica* (Dipterocarpaceae) in a Malaysian tropical rain forest. *Tree Physiol* 37:1301-11.
- Ishida A, Toma T, Matsumoto Y, Yap SK, Maruyama Y. 1996.** Diurnal changes in leaf gas exchange characteristics in the uppermost canopy of a rain forest tree, *Dryobalanops aromatica* Gaertn. f. *Tree Physiol* 16:779-85.
- Issartel J, Coiffard C. 2011.** Extreme longevity in trees: live slow, die old? *Oecologia* 165:1-5.
- Kamaluddin M, Grace J. 1993.** Growth and photosynthesis of tropical forest tree seedlings (*Bischofia javanica* Blume) as influenced by a change in light availability. *Tree Physiol* 13:189-201.
- Kao WY, Shih CN, Tsai TT. 2004.** Sensitivity to chilling temperatures and distribution differ in the mangrove species *Kandelia candel* and *Avicennia marina*. *Tree Physiol* 24:859-64.
- Kenzo T, Ichie T, Yoneda R, Watanabe Y, Yoneda R, Ninomiya I, et al. 2006.** Change in photosynthesis and leaf characteristics with height from seedlings to mature canopy tree in five dipterocarp species in a tropical rain forest. *Tree Physiol* 26:865-75.
- Kenzo T, Inoue Y, Yoshimura M, Yamashita M, Tanaka-Oda A, Ichie T. 2015.** Height-

related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. *Oecologia* 177:191-202.

**Kitajima K, Mulkey SS, Samaniego M, Wright SJ. 2002.** Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *Amer J Bot* 89:1925-32.

**Kuo YL, Huang MK, Yang YL. 2013.** Dynamic variations in the photosynthetic capacity in a leaf's lifetime for five Taiwanese tree species at different successional stages. *Taiwan J For Sci* 28:17-28.

**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, Yeh CL. 2015.** Photosynthetic capacity and shade tolerance of 180 native broadleaf tree species in Taiwan. *Taiwan J For Sci* 30:229-43.

**Kursar YA, Coley PD. 1992.** Delayed development of the photosynthetic apparatus in tropical rain forest species. *Funct Ecol* 6:411-22.

**Lowman MD. 1992.** Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain-forest canopy trees. *J Ecol* 80:433-47.

**Mediavilla S, Escudero A. 2003.** Photosynthetic capacity, integrated over the lifetime of a leaf, is predicted to be independent of leaf longevity in some tree species. *New Phytol* 159:203-11.

**Miyazawa SI, Satomi S, Terashima I. 1998.** Slow leaf development of evergreen broad-leaved tree species in Japanese warm temperate forests. *Ann Bot* 82:859-69.

**Miyazawa SI, Terashima I. 2001.** Slow development of leaf photosynthesis in an

evergreen broad-leaved tree, *Castanopsis siboldii*: relationships between leaf anatomical characteristics and photosynthetic rate. *Plant Cell Environ* 24:279-94.

**Niinemets Ü, García-Plazaola JI, Tosens T. 2012.** Photosynthesis during leaf development and ageing. In: Flexas J, Loreto F, Medrano H, editors. *Terrestrial photosynthesis in a changing environment: a molecular, physiological, and ecological approach*. New York: Cambridge University Press. p 355-76.

**Niinemets Ü, Sack L. 2006.** Structural determinants of leaf light-harvesting capacity and photosynthetic potentials. *Progr Bot* 67:385-418.

**Ntawuhiganayo EB, Uwizeye FK, Zibera E, Dusenge ME, Ziegler C, Ntirugulirwa B, et al. 2020.** Traits controlling shade tolerance in tropical montane trees. *Tree Physiol* 40:183-97.

**Pivovarov AL, Pasquini SC, De Guzman ME, Alstad KP, Stemke JS, Santiago LS. 2016.** Multiple strategies for drought survival among woody plant species. *Funct Ecol* 30: 517-26.

**Poorter L, Bongers F. 2006.** Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 8:1733-43.

**Rajendrudu G, Naidu CV. 1997.** Leaf gas exchange capacity in relation to leaf position on the stem in field grown teak (*Tectona grandis* L. f.). *Photosynthetica* 34: 45-55.

**Reich PB, Falster DS, Ellsworth DS, Wright IJ, Westoby M, Oleksyn J, et al. 2009.** Controls on declining carbon balance with leaf age among 10 woody species in Australian woodland: do leaves have zero daily net carbon balances when they die? *New Phytol* 183:153-66.

**Roper TR, Kennedy RA. 1986.** Photosynthetic

characteristics during leaf development in Bing sweet berry. *J Amer Soc Hort Sci* 111:938-41.

**Sams CE, Flore JA. 1982.** The influence of age, position, and environmental variables on net photosynthetic rate of sour cherry leaves. *J Amer Soc Hort Sci* 107:339-44.

**Wilson KB, Baldocchi DD, Hanson PJ. 2001.** Leaf age affects the seasonal pattern of photosynthetic capacity and net ecosystem exchange of carbon in a deciduous forest. *Plant Cell Environ* 24:571-83.

**Yamashita N, Koike N, Ishida A. 2002.** Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant Cell Environ* 25:1341-56.

**Yan CC. 2013.** Comparisons of leaf position in reaching maximum photosynthetic capacity for tree species with various shade tolerance statuses. [MSc thesis]. Pingtung, Taiwan: National Pingtung Univ. of Science and Technology 62 p. [in Chinese with English summary].

**Yeh CH, Shin CF, Chou HM. 2003.** Studies on the photosynthesis of *Koelreuteria henryi*, a common road tree in Taiwan. *BioFormosa* 38:27-36. [in Chinese with English summary].

**Yea WH. 2007.** Study on light-intensity adaptabilities of six Fagaceae species seedlings. [MSc thesis]. Ilan, Taiwan: National Ilan Univ. 98 p. [in Chinese with English summary].

**Yu CW, Liou SW, Yang JC, Kuo SR. 2009.** Photosynthesis and chlorophyll fluorescence of broad-leaved tree seedlings grown under various light intensities and fertilizer levels. *Quart J Chin For* 42:267-82. [in Chinese with English summary].

**Yu H, Ong BL. 2000.** Photosynthesis and antioxidant enzymes of phyllodes of *Acacia mangium*. *Plant Sci* 159:107-15.

**Zhang S, Dang LD. 2006.** Effect of carbon dioxide concentration and nutrient on photosynthetic functions of white birch seedlings. *Tree Physiol* 26:1457-67.