

樹頂春秋：森林樹冠層生物多樣性 與大氣界面的全球觀

林業推廣組◎王益真 譯

Biodiversity Meets the Atmosphere: A Global View of Forest Canopies

Ozanne CMP, Anhuf D, Boulter SL, Keller M, Kitching RL, Koerner C, Meinzer FC, Mitchell AW, Nakashizuka T, Silva Dias PL, Stork NE, Wright SJ, Yoshimura M. *Science* 301(5630) July 11, 2003: 183-6.

Reprinted with permission from CMP Ozanne et al., Biodiversity meets the atmosphere: A global view of forest canopies. *SCIENCE* 301: 183-6 (2003). The following is not an official Chinese translation by the staff of *SCIENCE*, nor is it endorsed by *SCIENCE* as accurate. Rather this translation is entirely that of the publisher. In crucial matters please refer to the official English-language version originally printed in *SCIENCE*.

森林樹冠層為地球上90%陸地生質與大氣層的功能性界面。跨學門的林冠研究已擴張我們對全球物種豐富度、生理過程與生態系服務提供等的概念。樹木依物種特異的形式對增高的二氧化碳濃度反應，而氣候變遷威脅到植物-動物於林冠之互動，並可能改變生物性產生之空浮微粒（aerosol），進而影響雲之形成與大氣化學。

森林樹冠層一定義為一林班地所有樹冠之集合一對生物多樣性的維繫及提供局部與全球生態系服務扮演極為關鍵的角色。森林樹冠層（林冠層）支持大約現存40%之所有物種，其中10%估計為林冠層特化物種。林冠層經由控制蒸散作用及攔截高達25%之降水，也影響超過四千五百萬公頃土地的水文；例如，伐除森林也常大幅降低當地的降雨量。1980年代初起，此一具挑戰性先驅領域的研究工作才熱切地展開，而研究結果已大幅改變我們對關鍵生態系運作的了解。

生物多樣性的類型與預測

林冠層屬於物種豐富度高，同時也受到高度威脅的陸地棲境。全球二十五個「生物多樣性熱點」之中的二十二個環抱結合了高度特有種與近迫破壞威脅的森林棲境。知道物種數目實為規畫生態系功能與演化問題，以及建立保育優先順序等的基礎。

當年Erwin氏根據熱帶樹冠層估計全球物種數介於三千萬至一億之間，而成為規畫物種共存與棲境特化模式的關鍵先驅者。針對植食性森林昆蟲的詳細研究顯示宿主專注性遠低於原本估計，已導致近期全球物種數目修正為介於二百萬至六百萬之譜。這也解決了先前田野數據、基於分類學之收藏數據、及生物地理學估算數據之間的落差。這些研究，除了不斷呈現新物種外，也挑戰了物種共存的平衡模式。

相對高比率的無脊椎動物，約20-25%被認為屬林冠層所特有，雖然此一比率因森林類型、林

冠層結構以及微氣候等而異，且植食性無脊椎動物有可能所佔比例大於25%。約10%的所有維管束植物屬於附生性林冠層物種，此一多樣性可部份歸因於林冠層的複雜三維結構，提供了生態狹境（niche）歧異化與垂直分層化的機會。

生態生理學與生態系功能

〔由樹葉至林冠層的整合〕大型起重架漸被用來近接企及林冠層的研究，呈現了把林木整體作為整合的生命體來探討的令人振奮的機會。配合全球性，供作水蒸汽、二氧化碳、與能量流通量測試的通量網（fluxnet）高塔，這個方法已使我們對從樹葉到整個林冠層，蒸散與光合作用是如何調控與整合的了解有長足進展。近期對林冠層樹葉的研究已顯示樹木大小、構造與異速生長（allometry）對控制生理行為所扮演的重要角色。

樹冠內部及共同發生之林冠樹種間蒸散率與光合作用率的變異可歸因於林冠蒸發表面液態水傳導效率之參數：葉面積-比水力傳導（leaf area-specific hydraulic conductance, LSC）之變異。LSC隨形態學特徵，如傳導元素之直徑與長度以及樹木水力構造之差異而改變蒸散面積與木質部間之平衡。顯然氣孔似乎限制蒸散率以使之與樹木的水力能量維持平衡，但當光合作用與水力能量聯合時，則也可能涉及獨立之光合作用生化調整。儘管如此，較高層次之特徵，如樹木之水力學構造仍主導林冠層樹葉的生理行為管制。即依靠樹幹莖部與其他組織儲存之水分為維持光合作用氣體交換的重要生理平衡機制，特別是因為水力路徑長度隨樹冠高度而增加。

林冠水分與碳之流通被認為是隨樹木大小而呈比率之異速生長化，如近期對45種共同發生之熱帶樹種之研究，顯示光合作用可能全面因樹木大小而有比率變化；此一關係亦見於維管束附生植物之文獻。如果這個異速生長之尺度模型證明屬實，分析樹種組成在決定森林樹冠層之水分與碳流通之角色將可大幅簡化；也容許其對氣候變遷反應之較佳預測。

許多在葉與枝幹進行之植物生態生理學過程因此可用SVAT（soil-vegetation-atmosphere-transport）模型、遙測及其周邊技術，如LIDAR（light detection and ranging）等之測定於林冠三維特性的調查，並在這些技術協助下或可整合至林分或區域性的層面。遙測基礎之植生光譜性質係由表面上方測定，但其於森林生態系的實證則需有企及林冠層之能力配合。例如，馬來西亞沙巴Lambir國家公園、以及巴拿馬之樹冠層起重架用於複查證實衛星裝設之感應器，使之可以同時測定生理狀況與上層樹冠之結構。有了這種佐證、遙感以及由微氣象流量測定塔所收集之數據，乃得以增進對於樹冠與大氣介面質量與能量交換過程控制之了解。

〔植物生殖生物學〕氣候訊號控制之物候學於溫帶地區已有透徹了解，開花與動物遷移已顯示隨著春季溫度增高而有提早之情形。相反的，由於潮濕熱帶的相對無季節，訊號不確定，則使預測全球增溫的可能效應難以進行。開花（anthesis）是對低溫事件、關鍵程度之乾旱、或乾旱後雨季之來臨產生的反應。這些訊號被全球氣候變遷改變。林冠層的試驗顯示照光程度限制成熟樹木的碳預算，而端部枝條為生殖所需碳水化合物之主要儲存場所。

需要有進一步基於林冠層關於生殖芽的分化、不同年份碳水化合物儲量的變化、以及樹木對乾旱逆境與短期低溫的生理反應等的研究，這些預期都可能受到氣候變遷的負面衝擊，以了解於潮濕熱帶森林物候學的環境控制，以及全球變遷對植物繁殖的影響。

〔生態過程與服務〕林冠層研究正逐漸揭發類如授粉、植食性以及分解等過程背後的機制，這些對於許多受到威脅的森林與其樹冠上生長的物種的長期命運息息相關。

授粉服務每年的價值估計達一百二十億美元，而授粉者與植物間之關係沿著從極度特化到極度普遍的連續線變化。極度特化者，如榕樹的榕小蜂（agaonid wasps）或樹生蘭科植物等，與高度演繹之共同演化授粉症候群，例如榕樹的隱花果（syconia）與蘭花的誘蟲假交媾（pseudocopulation）行為等有關。在極度普遍授粉者的策略方面，葉甲蟲可能於龍腦香科樹木花期時由植食性轉為授粉者。全球氣候變遷很可能因改變了開花與其授粉者的同步性而影響授粉的成功率。

林冠層的研究正改變吾人對植食性的了解。曾被接受的熱帶雨林為特化演化大本營的看法一特定之植食性物種與有限的植物物種組合一顯然是太過於簡化。植食生物攻擊雨林樹木物種可能比認知的要不專化得多，且可能比起溫帶森林還要不專化。植食生物於成熟樹木每單位樹葉上的數目可能比在種苗上，或發葉期的成熟林冠層樹木多達近20倍，顯示有較先前認知的要複雜得多的機能性。近期的研究顯示熱帶森林樹冠層的蟻類為關鍵植食物種。於藤本、爬藤與附生植物等不同層面的植食現象仍

然少有研究並已亟待進一步的探討。

基於風化殘屑（detritus）的食物網無所不在。林冠層上，樹木由枝條與樹幹上發根以企及堆積的殘屑層。枯死與罹病枝條結合豐富的食腐與食菌（saproxylic：saprophages + fungivores）昆蟲族群，且林冠層族群有40%以上屬鞘翅目（Coleoptera）。亦如溫帶森林懸空殘屑與土壤一般，多數歐亞大陸（Old World）森林樹冠層的顯著特徵是主要與鳥巢蕨屬（*Asplenium*）葉隙「掛籃」有關之棲留殘屑（perched litter）。這些不僅代表為量可觀的額外殘屑生質，同時也有豐富的動物族群，富含許多特有種類如彈尾目Collembola與蟬蟎目Acari群落。

全球變遷

森林樹冠層為佔全球陸地表面四分之一強，介於豐富與複雜生物棲境與大氣之間的功能性界面，它於碳循環以及局部與區域性水文模式中扮演互動式角色，並對大氣化學有影響力。林冠層為監控及調查全球變遷如二氧化碳增濃與棲境干擾等主要角色的關鍵性棲境。

〔林冠干擾〕林冠生物對於人為干擾易高度受害。Malcolm與Ray認為高層林冠的損傷最能適當測定人為對森林的干擾，尤其是林冠的孔隙數為許多干擾造成的生態改變的關鍵參數。

伐採林木打斷了林冠複雜的棲境垂直分層與資源利用，並可能嚴重改變養分動力學。於熱帶森林進行擇伐可能不致經常減少樹木多樣性，但卻會廣泛改變授粉生物的多樣性與行為、減少被伐甚至鄰近未被伐林木樹種的生殖能力。這種衝擊在經常有

天然干擾事件如颶風及有關聯之林火災等之森林較不嚴重。林冠層棲境特化種較非專化物種受到林木伐採更大的影響，同時有證據顯示由於擾動衝擊到它們的獵物，食蟲鳥類較其他族群會承受更嚴重的效應，亦即會沿林冠層食物網引發連鎖效應。

林冠層動物利用樹枝與飛行航道為達到食物與配偶所在之主要道路。林中的伐木道路與電線走道對這些動物形成強勢的障礙，引發高度的死亡率並分裂與隔絕族群。林冠層中人為的空隙影響微氣候、植生以及動物的集合體，造成不同深度的穿透效應，由數公尺到數百公尺不等。對一些敏感的物種，邊緣效應會加重森林皆伐的衝擊。

〔氣候變遷與水文〕林冠層系統對增高的二氧化碳環境會有何種反應？關於原生老林（old-growth forest）到底是二氧化碳的匯還是源的爭議尚未解決，部份原因是用於評估森林碳平衡的方法論本身尚有爭議。新的林冠層研究可能有助於解決此一爭議。於增高之二氧化碳濃度下，森林非但未能增加碳儲存，反而可能變得更為變動不居。藤本植物增高的生長活力一當其構及林冠層時一可能增強樹木的輪替而同時有碳流失的危機。由位於林冠層與大氣介面進行之研究數據顯示任何森林於增高之二氧化碳濃度下早期增加的二氧化碳吸收可能無法持續超過初始反應階段。森林對增高的二氧化碳濃度會如何反應的不確定性，部份是因過去試驗研究中系統過於簡化所致。成熟樹木對於資源供應之改變作出的反應可能與年輕樹木差別很大，特別是當其重疊於自然環境的鄰樹與微生物共生生物的架構中時尤其如此。因此，基於溫室中盆植植物或人工林幼樹建立的信任度標準也不再適用，準確度與

適用性之間開裂了一個大空隙。然而，整個森林的調控現今已能用中一至長一程林冠層的企及系統達成。

位於一處溫帶落葉林中，瑞士林冠層起重架（Swiss Canopy Crane），伴同新的「web-FACE」，或自由空氣碳增濃系統（free air carbon enhancement system），已產生落葉森林對二氧化碳增濃環境反應的新認知。穩定的碳同位素追蹤器於土壤生物圈記錄了即時的林冠二氧化碳增濃訊號，顯示菌根（mycorrhizae）為主要的碳接收者。於二氧化碳增濃情況下已證實使林冠樹葉品質改變並對昆蟲的攝食行為有重大影響。於此處及其他地點進行的FACE試驗，加上實驗室的研究，已發現噬葉昆蟲通常因受影響樹葉含較高的C:N比率而出現增加攝食的情形。一些昆蟲於高二氧化碳環境也顯現了較低的生殖率，但是攝食樹汁的同翅目（homoptera）昆蟲則出現穩定的生殖力增高。這些昆蟲是人工林的主要害蟲並為眾多植物病害的媒介，使大氣改變所產生對林冠層功能的衝擊可能導致病害的暴發。急需進一步於溫帶與熱帶森林重複這些試驗以界定已被認出的森林生物多樣性、二氧化碳及水文間的關聯，以及其對森林經營的影響。

全球環境變遷可能也涉及達到林冠層的具光合作用活性之輻射（photosynthetically active radiation, PAR）的改變。透過人為產生的空浮微粒以及由最近於熱帶發生的對流活動與雲層覆蓋的再分配已使PAR減少，可能限制林冠層樹木二氧化碳攝取量；然而在無雲晴空居優勢的地區，由空浮微粒引發的較高量的擴散光照則可能增強整個林冠的光合作用。

蒸散作用供應林冠層上方大部份的大氣水蒸

汽，估計貢獻度從亞瑪遜盆地的東部與中部的3-5 mm/day至溫帶半乾松林的1.6 mm/day。水平衡成分之空間變異性反映了森林三維構造的變異。儘管每年有三至六個月的近乎無雨的季節，亞瑪遜盆地大部份地區與溫帶地區的森林覆蓋屬常綠林。這些森林於乾季經由汲取土層深處的水分而仍維持高度的蒸散。於高二氧化碳環境下導致的氣孔閉合增加或是林冠層側像的干擾均會影響森林的微氣象以及局部與區域性包括洪汎周期在內的水文模式。

由森林生物產生的空浮微粒嚴重影響大陸洲的雲系結構。大陸雲系典型較深厚也較海洋雲系不易產生雨滴。濕季大氣中規模試驗（wet season atmospheric mesoscale campaign, WETMAC）於亞瑪遜流域觀察到的雲系結構，顯示位於Rondonia（西南亞瑪遜）有高度降雨效率淺雲系，稱作「綠色海洋雲系（green ocean cloud）」，並與熱帶海洋雲系具有類似的結構。還不清楚這些雲降雨效率的原因何在，但似乎有可能從森林樹冠層散發的揮發性有機物（VOCs），依循與海洋物種釋出的生物性物質相似的方式，是這些雲系發展的驅動力。VOCs同時也增加雨滴的反射率，而有遮蓋太陽輻射的潛在可能。

植物生成與排放VOCs與物種組成高度相關。了解物種層次的VOCs釋放，須給科學家及儀器能達到林冠層的能力。因疾病、入侵種或氣候變遷引起的物種改變對於VOCs的釋放與空氣品質有廣泛的區域性效應，例如，二十世紀初栗樹疫病（chestnut blight）侵襲美國，導致櫟樹成為許多美國東南部森林的主要樹種，也因此倍增該地區佔生物產生碳氧化物中最大量的異戊烯（isoprene）釋

放量。雖然我們粗泛的了解全球性VOCs的釋出形式，但在變動條件下發展出經得起考驗的釋出模型仍亟需我們提升物種層次VOCs控制的知識。

未來的挑戰

儘管歷經20年的努力，森林樹冠層仍然是世界上我們所知最少的棲境之一。我們對於林冠層內與跨林冠與大氣邊界的多樣性、生態系過程、以及氣體流通等的了解已有相當進展，然而關於全球變遷對成熟、多樣化森林的衝擊還有許許多多有待學習之處。生物多樣性公約（Convention on Biological Diversity, CBD）林業工作計畫（workplan on forests）與凱恩斯森林樹冠層研究宣言（Cairns Declaration on Forest Canopy Research）正呼籲各國政府支持「包括林冠層之瀕危棲境與物種」之研究，並探討「森林成分與大氣間之界面」。為期達成這些目標，正急需有一個從土壤到林冠層到大氣的整合性研究方法。

需要以全球規模整合的是，跨越從溫帶到熱帶地區，以及從有經營到無經營森林的所有梯度；協調生態、生理與氣象等學門專家的共同努力。實施這項研究的內部架構，可透過如全球林冠層計畫（Global Canopy Programme）所倡議的，擴充現有全森林企及（whole-forest access）試站點與林冠層規模的試驗，以及依循國際林冠層網路（International Canopy Network）已推動的數據分享模式。此一做法的結果應可在許多林冠消失之前轉變我們對森林樹冠層的知識並減少現有全球變遷預測模型的許多不確定性。☸