

東海大學生命科學系
碩士論文

指導教授：江智民 博士

Dr. Jyh-Min Chiang

竹節管內高濃度二氧化碳與光合作用之關聯

Contribution of carbon dioxide in bamboo stem to
photosynthesis

研究生：呂曉騏

Hsiao-Chi Lu

中華民國一零八年七月

東海大學生命科學系碩士論文

竹節管內高濃度二氧化碳與光合作用之關聯

Contribution of carbon dioxide in bamboo stem to
photosynthesis

研究生：呂曉騏

Hsiao-Chi Lu

指導教授：江智民 博士

Dr. Jyh-Min Chiang

中華民國一零八年七月

致謝

感謝江智民老師從大學到研究所的指導，一直以來亦師亦友、持續討論、腦力激盪，才能完成這個為期數年、嘗試多種方法的竹子光合作用實驗

感謝 Craig E. Martin 老師、汪碧涵老師自大學至今的關心、指導和支持，讓我自大學踏入研究所繼續完成這個實驗

感謝宋國彰老師、林宜靜老師兩位口試委員給予的忠實建議，指出許多未曾注意到的細節和盲點，讓這篇論文更趨完整

感謝科技部大專生計畫一年的經費資助和江智民老師一直以來的支持，讓這個實驗得以在多次遇到瓶頸時繼續進行下去

感謝實驗室朱葦濠學長的實驗教學、黃亦凡學姊一年多來在實驗進行和數據處理上的陪伴，還有王盛儀同學在執行野外實驗時的幫助和協助實驗數據計算優化，你們是我完成論文很大的動力

最後感謝家人一直以來的支持，有你們才有這一篇論文的誕生

目錄

目錄.....	i
摘要.....	iii
Abstract	v
壹、前言.....	1
一、竹林與不同林份碳吸存比較.....	1
二、竹生長與分佈.....	2
三、竹類生長特性.....	3
四、竹莖空腔中之二氧化碳.....	4
五、植物二氧化碳再吸收.....	4
六、竹莖光合作用是否會吸收莖內二氧化碳.....	6
貳、研究材料與方法.....	7
一、實驗地點.....	7
二、實驗物種.....	7
三、研究方法.....	9
(一)樣區設置與調查.....	9
(二)抽氣裝置之設置.....	10
(三)濃度測量儀器與方法.....	11

(四)照光裝置之設置.....	11
四、實驗設計.....	13
(一)日間遮光處理.....	13
(二)夜間照光處理.....	13
參、結果.....	16
一、日間遮光處理.....	16
(一)濃度差異.....	16
二、夜間照光處理.....	16
(一)溫度差異.....	16
(二)濃度差異.....	17
肆、討論.....	18
伍、結論.....	27
陸、參考文獻.....	28
柒、圖目錄.....	38
捌、圖集.....	39
玖、附錄.....	50
拾、個人資料.....	51

摘要

竹(Bambusoideae)為亞太地區與南、北美洲常見的大型禾本科植物，是僅次於馬尾松和杉木的第三大木材生產植物，其莖有大面積富含葉綠素的表皮與大容積的空腔，最高生長速率可超過每天一公尺。先前研究發現數種竹子的中空管腔內二氧化碳濃度高達數萬 ppm，遠高於大氣平均值 400ppm，本研究的目的是在於檢測竹子是否能將竹節管內的二氧化碳利用於光合作用。竹節管內的二氧化碳很可能由竹子本身呼吸作用所產生，若竹子能利用莖內高濃度二氧化碳進行「二氧化碳再固定」(carbon dioxide refixation)，即可提高光合作用的碳和水使用效率，增加其適存度。本實驗於南投縣魚池鄉蓮華池試驗林林道進行(1)白天遮光和(2)夜晚照光的實驗，分別選取 40 株桂竹(*Phyllostachys makinoi* Hayata)和 30 株麻竹(*Dendrocalamus latiflorus* Munro)，白天遮光實驗將樣本隨機分為遮光和照光兩組，於白天自然日照 8 小時以上，觀察實驗處理一天和十天後的差別；夜晚照光實驗將樣本隨機分配為照光組、加溫組和控制組三組，於夜間各執行實驗處理 3 小時。結果顯示白天遮光實驗桂竹平均濃度 108,253 ppm，實驗處理一天後兩組間無顯著差異，處理十天後遮光組濃度顯著低於照光組；夜晚照光實驗三組麻竹實驗前濃度無顯著差

異，平均 32625 ppm，實驗處理後控制組增加 2756.08 ppm，加溫組增加 12253.62 ppm，而照光組雖然溫度增加幅度與加熱組相同，其二氧化碳濃度僅上升 2504.76 ppm，顯示竹節管內累積的二氧化碳在照光處理下被重新吸收。本實驗結果顯示竹管內二氧化碳很可能被利用於光合作用，後續實驗可以以整株尺度，檢驗竹管內提供的大量碳源對於竹子快速生長或耐旱表現所扮演的角色。

關鍵字：竹、莖光合作用、二氧化碳再固定、碳固存

Abstract

Bamboo (Bambusoideae) is a large common grass in Asia-Pacific region and North America, the internodes of most bamboo stems are hollow and separated by diaphragms, and the stems of many bamboo species are green. According to previous studies, their highest growth rate can achieve more than one meter per day. Previous studies showed that the concentration of carbon dioxide inside stem cavity was 10s of thousands ppm. The objective of this study was to examine whether bamboo can re-fix the respiratory CO₂ accumulated in stem cavity. If bamboos are capable of utilizing the high concentration of respiratory CO₂ inside the stem (CO₂ refixation), they can reduce the frequency and duration of stomata openings and improve the water use efficiency of photosynthesis. I Selected 40 *Phyllostachys makinoi* Hayata for daytime shading experiment (DSE), 30 *Dendrocalamus latiflorus* Munro for night lighting experiments (NLE) at Lianhuachi Forest Research Center (Nantou County, Central Taiwan), For DSE experiment, samples were randomly assigned to light group and shading group. CO₂ concentration inside the bamboo stems were extracted and analyzed for each individual

after 8 hours and ten days of treatments. In NLE experiment, bamboo shoots were randomly assigned to light treatment, heat treatment, and control and the treatments were carried out for 3 hours.

For DSE, the average concentration of CO₂ inside DSE bamboo stem was 108,253ppm, and the treatment effect were not significant after 8 hours. After ten days of shading, CO₂ concentration under shading treatment was significantly lower than light group (control). In NLE, the mean CO₂ concentration inside bamboo stems was 32625 ppm, CO₂ concentration under light treatment was significantly lower than in the heating group, despite the fact that both treatments had the same surface temperature. This suggested that the CO₂ stored in bamboo stem was re-absorbed under light treatment. My results demonstrated that bamboos were capable of utilizing ample amount of carbon inside their stems. Future studies on the roles of carbon re-fixation in such fast growing species and their drought resistance are encouraged.

Keywords: bamboo, carbon dioxide re-fixation, carbon sequestration, stem photosynthesis

壹、 前言

一、 竹林與不同林份碳吸存比較

隨著全球的二氧化碳濃度升高，碳固存與碳平衡的議題愈來愈受到重視，持續幫助降低大氣中二氧化碳濃度的，就是森林中植物儲存的大量的碳。然而不同的物種有不同的固碳能力，禾本科的竹子生長速度快，能夠在短時間內增加大量的生物量，每年每枝竹稈可固定 14 ± 0.6 公斤的二氧化碳(孫百寬, 2013)，快速的生長速度顯示竹子在固碳能力上的潛力。

竹林生態系統固定大氣二氧化碳相對於其他森林物種具有較高的潛力。(Zhou et al., 2005; Yuan et al., 2004; Zhou et al., 2009; Wang et al., 2009; Yen and Lee, 2011)。竹林生態系統年碳固定量根據 Zhou 等人於 2011 年的研究發現是中國地區森生態系中生產最高的物種之一。根據 Jinhe Fu 於 2001 發表的文章，竹林是中國地區僅次於馬尾松(*Pinus massoniana*)和中國杉木(*Cunninghamia lanceolata*)的第三大木材生產植物，分布面積達 420 萬公頃。而洪千祐與顏添明分析臺灣地區人工針葉樹林、闊葉樹林和竹林之碳吸存

量，也證實竹林具有較高的碳吸存能力(5.47 ± 3.84 Mg/ha/yr)，明顯高於針葉林 (2.69 ± 1.04 Mg/ha/yr) 和闊葉林 (2.20 ± 1.07 Mg/ha/yr)。

竹子被稱為世界上生長最快的植物之一，生長季節的增長率為每天 30 至 100 公分。它可以長到 36 公尺，直徑為 1-30 公分 (Narayanamurty and Mohan, 1972)。一個莖可以在兩到三個月內達到它的最大高度。依照此生物學特性，竹子可能是生長最快、產量最高的可再生自然資源 (Zhou et al., 2005)。

二、 竹林生長與分佈

竹林生態系統碳儲量總量範圍為 100-243 噸/公頃，取決於竹種，栽培年齡，覆蓋度，施肥，土壤，繁殖能力等 (Zhou et al., 2011)。過去研究指出，在竹林的生態系統中全部碳儲量大於其他林分的生態系統，並且很少有研究顯示相反的結果 (Isagi et al., 1994; Fan et al., 2006; Yen and Lee, 2011)。同時竹林林分中碳儲存量的增加率總是高於其他森林之林分。

臺灣竹林面積有 149,516 公頃，佔林地面積約 7.11%，分佈面積

以麻竹(*Dendrocalamas latiflorus*)分佈最廣，約佔全竹林 52%，其次分別為桂竹 (*Phyllostachys makinoi*) 25%、蔴竹(*Bambusa stenostachya*) 18%、綠竹(*Bambusa oldhamii*) 2.5%和孟宗竹 (*Phyllostachys pubescens*) 1.9% (陳與葉，2017)。由於廣泛的根莖根系和植被的積累，竹子是防止水土流失和保存水分，加固堤岸和排水溝很有效的物種。此外，它的材質強度，重量輕和柔韌性使其成為常見供應家具和建築材料的熱帶木材的可行替代品 (Zhou et al., 2005)。竹子亦是在全世界分佈廣泛的植物，幾乎所有熱帶和亞熱帶地區皆有生長，潛在的分佈區域十分可觀 (Bystriakova et al., 2003)。

三、 竹類生長特性

竹子生長在亞太地區與南北美洲，是很常見的大型禾本科植物，他們的生長迅速是十分為人所知的，最高生長速率可達每天 119cm (Gratani et al., 2008)。在竹子快速生長的過程中，幼年的中心髓質趕不上周圍組織的生長速度而萎縮，進而形成竹莖特有的節間中空、節有隔板的構造。在這樣大型的禾本科植物上，引起我們注意的，是

他幾乎每一個品種都擁有的綠色的莖，這樣佔有竹子大範圍表面積的綠色莖，是否會和它們的生長迅速有何關聯？

四、 竹莖空腔中之二氧化碳

為了瞭解它們快速生長的機制，我們實驗室以亞洲常見的孟宗竹、桂竹和麻竹為實驗對象，發現竹子節間的中空管內二氧化碳濃度高達三萬 ppm 以上，遠高於目前大氣二氧化碳平均值 400ppm，顯示竹子將二氧化碳儲存在植株體內。在查覺到這個現象後，我們十分好奇，究竟這麼高濃度的二氧化碳與竹子的快速生長有沒有任何關聯？

五、 植物二氧化碳再吸收

高等植物除了一般被認為是光合主要生產來源的綠葉以外，還可以潛在地使用幾乎所有的營養生長和生殖結構進行呼吸作用的二氧化碳吸收。葉子，莖和綠色非生殖花器官，比如花萼，其主要特點是利用大氣的二氧化碳來行淨光合吸收。與此相反，富含葉綠素的樹皮

和木材組織、大多數果實、根和生殖用的花器官（例如雄蕊和雌蕊）主要不是行一般的光合功能，而是有效的使用呼吸作用釋放的二氧化碳執行內部二氧化碳的回收（Aschan and Pfan, 2003）。

非葉面光合作用，不論是表現為淨光合或是內部的二氧化碳重新固定，都被視為額外碳捕獲的重要策略。其中對於植物體來說，二氧化碳再次固定最重要的是水分的利用效率（Cernusak and Marshall, 2000; Benzing and Pockman, 1989）。一般的光合作用需要打開氣孔才能獲得所需的二氧化碳，這會使植物喪失體內的水分，大多數植物甚至會蒸散掉根所能吸收 99% 的水分（Campbell and Norman, 1998, Taiz and Zeiger, 2010），也就是僅有非常少數的水被實際利用於光合作用，這樣的狀況在缺水時對植物是十分嚴苛的，但如植物能進行體內的二氧化碳再固定，它們不需要打開氣孔就能進行生存所需的光合作用，這會大大增加植物在乾旱地區的適存度。

一般植物行光合作用需要打開氣孔吸收大氣中的二氧化碳，有些植物能夠行組織內的二氧化碳再吸收，但受限於組織內的二氧化碳儲存量，二氧化碳再吸收對其生長之助益有限。在森林生態系統中，地上部木質組織的呼吸佔總自營呼吸很大一部分（Edwards 等，1981; Ryan 等，1994; Ryan, Lavigne 和 Gower, 1997），因此木質組織呼吸的任何減少都將提高樹木將光合作用降低的碳轉化為生物量的效

率。莖表面光合作用提供了實現這種減少的做法。在許多植物物種中皆有表現莖光合活性 (Schaedle 1975; Sprugel & Benecke 1991; Nilsen 1995)。竹子擁有大容積的空腔，很可能能夠將夜晚呼吸作用產生的二氧化碳儲存在空腔內，待白天有陽光時再將整晚儲存的大量二氧化碳直接使用於光合作用，完全回收夜間呼吸作用產生的二氧化碳，提高整體二氧化碳的使用效率。

六、 竹莖光合作用是否會吸收莖內二氧化碳

在得知其他植物對植物體內二氧化碳再吸收的過程之後，我們推測竹管內二氧化碳很有可能被竹子利用來行光合作用，若可以測得光照前後二氧化碳濃度值明顯的差異，我們就可以證明竹子將竹管內的二氧化碳再吸收，成為其快速生長所需的碳資源。此研究提出之主要問題為：竹莖光合作用是否會使用莖內儲存的二氧化碳，若竹莖光合作用有明顯消耗莖內高濃度二氧化碳，或許將能解答竹為何能生長麼快的謎題，並對竹這種大型禾本科植物的生理機制有更多瞭解。

貳、研究材料與方法

一、 實驗地點

實驗地點位於南投縣魚池鄉的蓮華池森林，位於海拔高度 576-925 公尺之間，年平均氣溫 21°C，平均降雨量為 2,285 公釐，具有明顯的季節（5 月至 9 月佔總降雨量的 89.6%）和常見的颱風，為台灣中部中低海拔地區少數較完整的天然原始闊葉林。總面積 461 公頃，樹種以樟科、殼斗科為主（Chang et al., 2013）。

二、 實驗物種

（一）桂竹

桂竹(*Phyllostachys makinoi* Hayata)，竹亞科(Bambusoideae)毛竹屬(*Phyllostachys*)，地下莖橫走側出單軸散生型竹類，地下部大多為實心。原產地中國黃河以南地區，分布於臺灣海拔 100~1,500 公尺山區。竹稈直徑 1~3 公分，高 8~22 公尺，節間長 10~24 公分，

莖有光澤，節較突起。春季生嫩芽抽出地面，桂竹的幼芽即稱桂竹筍（呂錦明，2015）。此實驗選用桂竹作為日間遮陰實驗的物種，因桂竹為橫走莖單軸散生型竹類，在實驗地點此竹種橫向分散生長於日照充足的林道旁，為當地能接收到最均勻日照的竹種，故選用桂竹作為日間實驗之材料。

（二）麻竹

麻竹(*Dendrocalamus latiflorus* Munro)，竹亞科(Bambusoideae)麻竹屬(*Dendrocalamus*)，地下莖合軸叢生型竹類，基部枝節通常具氣根。多年生常綠植物，原產地分佈於華南、緬甸和台灣。莖為綠色，高 10~25 公尺，直徑 6~20 公分，節間長約 30~60 公分，葉可長至 40 公分。籜革質被細毛，籜耳細小反捲，籜舌短細齒狀，籜片長橢圓形。其竹筍是重要的蔬菜，中南部廣泛栽植，在台灣分布面積約 90865 ha，為各地經濟竹種中分布最廣的一種(孫，2013)。竹材可供建築、竹筏、農具、造紙等用途，竹葉可拿來包粽子。此實驗選用麻竹作為夜間照光實驗的物種，因麻竹為全台灣分布最廣，且具有能儲存大量二氧化碳之大容積空腔，竹莖寬度和強度也較適合將燈罩固定於上，故選用麻竹做為夜間實驗之材料。

三、 研究方法

(一) 樣區設置與調查

本研究調查分為兩個階段，第一階段為日間遮蔭實驗，時間為2016年10~11月間，以40株生長分散、日照均勻的桂竹(*Phyllostachys makinoi* Hayata)為實驗對象；第二階段為夜間照光實驗，時間為2017年1月17~21日，以30株鮮綠、成熟且具有大空腔的麻竹(*Dendrocalamus latiflorus* Munro)作為實驗對象，竹節平均直徑6.2公分，平均竹節長度38.2公分，竹管壁厚約1.1公分，平均每竹節管腔容量480毫升。日間遮蔭實驗將樣本隨機分為遮光和照光兩組，於白天自然日照8小時以上，觀察實驗處理一天和十天後的差別；夜間照光實驗將樣本隨機分配為照光組、加溫組和控制組三組，於夜間各執行實驗處理3小時，比較不同實驗處理下竹管內二氧化碳濃度是否有差異。最後探討竹管內二氧化碳是否被竹子利用於光合作用(圖.1)。

日間遮蔭實驗每株竹管僅於實驗處理後抽取一次氣體測量，測量實驗處理造成之組間差異，所有樣本皆於整日日照後的傍晚抽取；夜

間照光實驗每株竹管分別於實驗前和實驗後抽取氣體進行檢測，每株僅抽取前後共兩次，確保竹管內氣體體積與濃度不會因抽氣檢驗受到太大影響，所有樣本分別於三個夜晚、每次 3 小時實驗處理前後分批抽取(圖. 2)。

(二)抽氣裝置之設置

使用平時在人體上用來重複注射和抽取血液的醫療用注射帽和針頭，注射帽抽氣處為紮實的海綿，即使竹管內抽至負壓也不會漏氣，注射帽和針頭是設計成能接合在一起的，因此它們的密合度非常好，為了確保沒有漏氣，在組裝後用矽膠封塗於兩者接合處，並用 Paraffin 封住外表。

在野外選定我們要實驗的竹子後，我們使用 0.8 毫米的鑽頭鑽孔，放入已黏合的抽氣裝置，再用矽膠將孔封起，最後用膠帶黏貼固定，靜置三天以上待竹管內氣體濃度回復後，再執行實驗(圖. 3)。

(三)濃度測量儀器與方法

以針筒抽取 3 毫升氣體來檢測，使用光合作用分析儀 LI-6400 (Li-Cor, Lincoln, NE, USA)測量每秒的二氧化碳濃度變化，首先確定 LI-6400 測得的氣體流速和大氣濃度全部維持在穩定的數值，之後以固定的速率將樣本中的氣體緩慢注入 LI-6400 中測量，每個樣本注入時間為 20 秒，注入氣體後記錄濃度變化的時間為 3 分鐘。

二氧化碳濃度計算方式：將氣體注入後，LI-6400 會記錄到二氧化碳濃度變化的一個波形圖，以注入樣本前的大氣濃度作為基準值，計算波形下至大氣基準線間之面積，算出二氧化碳的總莫爾數，除以 3 毫升的總莫爾數，就能算出竹節管內二氧化碳的濃度。圖為其中一株竹子測得的樣本，此樣本濃度為 31528.03ppm。(圖.4)

(四)照光裝置之設置

實驗製作用以對竹莖照光的燈具，首先是照光的光源，所有燈源中最不會發熱的就是 LED 燈，因此選用 LED 燈條作為此實驗的光源，固定 LED 燈條的外殼使用直徑 16 公分、長 31 公分的 PVC 塑膠水管，

在結構穩定又有足夠空間黏貼總長 5 公尺的 LED 燈條的狀態下，用鑽床鑽出最多的通氣孔，盡量減少溫度造成的影響，最後黏貼上 LED 燈條、連上線路、做防水處理，即完成能帶至野外使用的 LED 燈罩。

(圖. 5)

LED 燈罩的實測數據，以 LI-1400 (LI-COR, Lincoln, NE, USA) 光照計測量，光子通量密度為 $330 \mu\text{mole}/\text{m}^2/\text{s}$ ，此數值符合一般竹林中能接收到的正常光度。

LED 光譜與植物色素吸收光譜之分布，在確認植物葉綠素吸收的波長後(Taiz and Zeiger, 2010)，此實驗選用所有色燈中最符合植物吸收波長的暖白光(SMD5050 暖白光 LED，蒲陽國際電子有限公司，桃園，台灣)，此燈罩的波長涵蓋植物光合作用所需的波長。

四、 實驗設計

(一) 日間遮光處理

此階段實驗目的為測量竹節管在白天陽光照射下濃度是否會降低，沒有照到光濃度是否會較高。實驗以 40 株分散、日照均勻的桂竹為對象，隨機分配為兩組，20 株為遮光處理、20 株為維持自然光照的對照組，遮光處理在實驗前一晚以鋁箔將抽氣的節間包裹，鋁箔和植株之間維持約 0.5 公分的間距以維持植株表皮的氣體交換，於實驗處理後抽氣一次檢驗，資料分析使用 R 統計套裝軟體，因兩組變異數不同，以 Welch Two Sample t-test 測試兩組間有無差異。

(二) 夜間照光處理

此階段實驗目的為測量竹節管在夜晚人造光照射下濃度會不會降低，沒有照光濃度是否較高，實驗以 30 株成熟、莖表面鮮綠、適合實驗的麻竹，隨機分配為三個組別：照光組以 LED 燈罩進行人為照光，

加溫組維持在與照光組相同溫度，控制組維持沒有人為干擾的狀態、作為兩個實驗組別的對照，所有實驗處理進行 3 小時。因照光組嘗試多種散熱方法後仍無法穩定且均勻的散熱，此實驗以電熱控溫的加熱片將加溫組的溫度維持與照光組一致，測量相同溫度下光照有無是否會造成濃度差異。照光組和加溫組兩組的差別只有光照的有無，在這樣的情況下我們預期，若竹莖的光合作用使用空腔內的二氧化碳，則照光組實驗處理後的二氧化碳濃度會明顯低於加溫組。

控制組因麻竹為叢生、樣本植株間距離很近，所有樣本在實驗前均先以鋁箔將抽氣的節間包裹，鋁箔和植株之間維持約 0.5 公分的間距以維持植株表皮的氣體交換。照光組燈罩在開啟三小時後燈罩表面升溫 20 度，儘管我們盡力讓照光裝置不要升溫太多，在照光處理下竹莖表面還是上升了十度左右，我們嘗試用風扇散熱、甚至考慮用水來降溫，但是都無法穩定均勻的將竹莖散熱到與室溫相同，因此我們決定在對照組上使用電熱控溫的加熱片，將溫度控制到和照光組相同，也就是文中提到的加溫組。加溫組以電熱控溫的加熱片將溫度維持在與照光組相同。

每個實驗處理執行三小時，每個樣本只抽氣兩次，一次在實驗處理前測量竹管內原本的濃度，一次在三小時的實驗處理後測量實驗處理對竹管內的二氧化碳濃度是否有影響，實驗處理前後皆用紅外線溫

度計測量竹管表面溫度。使用統計軟體 R 來執行 ANOVA 變異數分析，事後檢定方法為 Fisher's Least Significant Difference，30 個樣本為常態分布，且為獨立樣本。

參、結果

一、日間遮光處理

(一) 濃度差異

在遮光處理一天後測量，遮光組和照光組之間的竹管內二氧化碳濃度沒有顯著差異，照光組濃度略低於遮光組(圖.6)，遮光處理十天後測量，遮光組的竹管內二氧化碳濃度顯著低於照光組(圖.7)，和我們的預期相反。我們無法避免鋁箔的包覆造成竹莖在日照下溫度下降，也無法控制每天日間不同的溫度變化，因此在實驗二以全程人為控溫下執行整個實驗。

二、夜間照光處理

(一) 溫度差異

實驗處理三小時後測得的溫度變化量，照光組和加溫組沒有顯著差異，控制組顯著低於照光組和加溫組。當時夜間環境約攝氏 11-14

度，加溫組和照光組升溫約 12 度，也就是 23-26 度左右。(圖.8)

(二)濃度差異

實驗前測得的原始濃度，控制組、加溫組和照光組三組之間無顯著差異，三組的平均值落在 32625 ppm (圖.9)；實驗處理三小時後測得的濃度變化量，控制組增加 2756.08 ppm，加溫組增加 12253.62 ppm，而雖然照光組的溫度增加幅度與加熱組相同，其二氧化碳濃度僅上升 2504.76 ppm，顯示竹節管內累積的二氧化碳在照光處理下被重新吸收(圖.10)。

肆、討論

此實驗結果支持我們的假說，竹子可以在光合作用時使用莖內部空腔儲存的高濃度二氧化碳，這樣的特性不只能讓竹子的光合作用效率大增，更能提升竹子本身的水分使用效率。一般植物行光合作用需要打開氣孔從大氣中吸收二氧化碳，有些能行二氧化碳再固定的植物可以從組織內吸收呼吸作用產生的二氧化碳，竹子的綠色莖有很大的空腔，又有高濃度二氧化碳，可以為竹子儲存並提供大量的碳源，此實驗證明竹子可以使用莖空腔內高濃度的二氧化碳，即竹莖在不開啟氣孔的狀況下就能有很多碳可以使用，這或許可以解釋為何竹子的生長速率遠比其他植物還要快，且這樣的固碳過程不需額外開啟氣孔，可減少水分散失，因此竹子很可能是十分適合在乾旱環境下生長的物種。未來氣候變遷、旱災頻率增加，這種植物可能是相對適合在未來嚴苛環境下存活的物種，且同時能固定大量的二氧化碳。

竹管內的二氧化碳可以提供竹莖在不開啟氣孔的狀況下行多久的光合作用？以竹葉的年平均最高光合速率 $P_{\max} 2.81 \mu\text{mole}/\text{m}^2/\text{s}$ 來換算(Wen et al., 2011)，竹莖內庫存的二氧化碳能提供竹莖表面行光合作用至少 1.6 小時(詳見附錄)；以此實驗的數據來換算，光度維持 $330 \mu\text{mole}/\text{m}^2/\text{s}$ 的狀況下，竹莖在 3 小時內濃度比加熱組下降了

9749ppm，也就是竹管內二氧化碳 32625ppm 至少可提供竹莖 10 小時不開氣孔的光合作用，加上陽光不會全天直射且竹莖大多時間處在有遮陰的光線下，竹莖內庫存的二氧化碳基本上能提供所有日間光合作用所需。後續經過一個晚上呼吸作用的累積，再庫存的二氧化碳又能提供另一天白天光合作用來使用，換句話說，竹莖能在完全不開啟氣孔的狀況下持續進行光合作用，有助於其水分使用效率。

至於竹莖光合作用對竹子有多重要？Cochard 等人(1994)提出像棕櫚樹或竹子這樣的木質單子葉植物，葉片維管束內液體氣化的問題可能特別嚴重，因為它們缺少次生木質部的導管只能在器官壽命開始時形成一次並且不能被替換，且導管很大，賦予木質部很高的水分傳導效率，但也如同 Zimmermann (1983) 所說的安全性較低，且這些物種通常是淺根的。竹葉在接近中午時葉內導管就會形成栓塞，直到夜晚或是潮濕季節根壓較大時才能進行維管束再灌注(Cochard et al., 1994; Saha et al., 2009; Yang et al., 2012)，也就是竹葉只有在早晨到中午這段時間內能行光合作用。Cochard 等人(1994)研究的攀附性雨林竹子相對能抵抗維管束栓塞，也能夠產生根壓再填充栓塞的導管，在其他禾本科植物中，例如水稻(Stiller et al., 2005)和玉米 (Zhang et al., 1995; McCully et al., 1998) 皆容易在乾旱下受到栓塞現象的影響，並同樣以根壓重新填充栓塞的維管束。因

竹葉水分流失速度較一般優勢樹種快，竹葉中的水分運輸系統極易受到栓塞；相反的，竹莖內維管束管徑較竹葉大、若是產生栓塞要再填充較困難，竹子會透過降低葉片水力傳導率(K_{leaf})和降低氣孔導度(g_s)來減緩莖中的水分流失(Yang et al., 2012)，在竹葉失去水分供應時，竹莖內維管束卻大多時候都還是保有水的。在這樣的情況下，如果竹子能如同我們計算的能夠在完全不打開氣孔的狀況下持續行一整天的光合作用，莖光合作用對竹的生長所提供的資源將十分可觀。

將資源投入到再固定中可幫助植物改善碳平衡，可以與葉片光合作用的投資相媲美(Aschan & Pfanz, 2003)。全植物碳累積的增加可以藉由提升從大氣中攝取碳的速率(即透過葉片光合作用)或透過降低呼吸碳損失(即透過重新固定)來實現。因為相關的水分損失很少，重新固定具有優於葉片光合作用的優點，這在季節性乾旱經常限制葉片光合作用的溫帶森林中尤其重要。由於木質部中的高二氧化碳濃度(Eklund 1990; Hari et al., 1991; Eklund 1993; Levy et al., 1999)，重新固定可能具有進行最小光呼吸的優點。如果植物投入營養資源，其中每單位投資的碳回報最大化(Bloom et al., 1985; Chapin et al., 1987)，我們可以預期，只要莖表面有足夠的光進行光合作用，重新固定就會具有很多貢獻。

植物的根呼吸所釋出的二氧化碳主要從根部向外擴散並釋放到

土壤大氣中(Hanson et al., 2000; Kuzyakov, 2006; Trumbore, 2006), 所有來自根呼吸的二氧化碳都會成為土壤二氧化碳排放到大氣中。然而後續的研究發現, 溶解在土壤溶液中的二氧化碳可以透過木質部從根部運輸到枝條(Ford et al., 2007; Moore et al., 2008)。樹幹中的二氧化碳濃度比大氣中的濃度高出許多倍(Teskey et al., 2008), 樹幹底部的高濃度二氧化碳顯示莖木質部的大部分二氧化碳來自於地下 (Teskey & McGuire, 2007)。土壤溶液中根部吸收的溶解無機碳的估計值遠小於在樹幹基部發現的量, 並且表明其大部分來自根系內 (Teskey & McGuire, 2007)。因此, 很有可能並非所有根呼吸的二氧化碳都擴散到土壤大氣中。以上研究結果顯示大量呼吸產生的二氧化碳可以保留在樹根系統中, 這些二氧化碳溶解在木質部溶液中, 隨後通過木質部流在地上部運輸(Aubrey & Teskey, 2009)。然而, 內部運輸二氧化碳的相對重要性仍然不明確, 因為目前沒有研究量化這種流量的大小或將其與土壤表面向大氣的二氧化碳流量進行比較。Aubrey & Teskey (2009) 認為地下自養呼吸的大部分二氧化碳保留在樹根系統內並且通過木質部流在地上運輸而不是向外擴散到土壤大氣中。

很少有研究關注自養呼吸再固定和由地下溶解的二氧化碳內部輸送造成的二氧化碳再固定(Bloemen et al., 2013)。Ford 等人(2007)

在火炬松(*Pinus taeda*)幼苗中證明，少量土壤溶解的無機碳可以被根吸收，在木質部流中向上運輸，並被葉子固定下來。Aubrey & Teskey (2009) 年於美洲黑楊樹 (*Populus deltoides*) 觀察到大量根呼吸的二氧化碳在蒸散流中向上運輸到地上部組織。因此，根系呼吸的二氧化碳在蒸散流中的運輸對於測量地下呼吸和評估散作用在森林碳循環中具有潛在的重要意義 (Hanson & Gunderson, 2009)。

木質部中二氧化碳的濃度 (介於 26% 到 100% 之間) 通常比大氣中的濃度 (約 0.04%) 高出許多倍 (McGuire & Teskey, 2002; Teskey et al., 2008)。這種內部二氧化碳可以透過蒸散流在木質部中向上傳輸 (Teskey & McGuire, 2002; McGuire & Teskey, 2004)，在地球上部釋放到大氣中 (Teskey & McGuire, 2005; Steppe et al., 2007)，或在植物內被固定。將碳同位素標記的溶液引入分離的葉子或枝條的小規模實驗表明，在蒸散流中運輸的二氧化碳可以在葉脈，葉柄 (Stringer & Kimmerer, 1993) 和木質枝條組織中被固定 (McGuire et al., 2009)。因此，在植物內部運輸的根呼吸碳可以提供做為碳再固定的原料。

目前很少有研究關於植物地下內部輸送二氧化碳的過程。Ford 等人 (2007) 和 Ubierna 等人 (2009) 分別將碳 13 標記的溶液施用於盆中和田野間生長的樹木周圍的土壤中，發現標記的碳僅對整株幼苗

碳增加貢獻了 0.8% (Ford et al., 2007)。然而，這些研究沒有解決根呼吸內部產生的二氧化碳運輸和導向的問題。Bloemen 等人於 2013 年用碳 13 原位標記大樹底部的木質部汁液，隨著標記在蒸散流中向上移動，高達 17% 被固定為木本和葉組織，為呼吸的二氧化碳提供了內部循環機制的證據。

根據 Hanson & Gunderson (2009) 的研究，莖和枝條的皮質是再固定量最多的組織，遠大於葉片，即皮層在內部二氧化碳再固定是很重要的。在接受碳 13 標記處理的枝條中，皮層的平均碳 13 比例是木質部的兩倍，這與美桐 (*Platanus occidentalis*) 枝條上的碳 13 標記實驗結果一致 (McGuire et al., 2009)。樹冠層的年輕組織更具代謝活性，皮質光合作用大於較低較老的冠層部分 (Cernusak & Marshall, 2000; Aschan et al., 2001; Pfanzen et al., 2002)。除了冠層下層的新陳代謝速率降低外，光透射率也降低許多，這減少了冠層下層皮質二氧化碳的同化作用 (Aschan & Pfanzen, 2003)。只有當數據按比例縮放到整棵樹時，才能評估木質組織二氧化碳再固定對總碳量增益的重要性。Aubrey & Teskey (2009) 估計高達 50% 的根呼吸二氧化碳可以被內部運輸到地上的樹木器官，根據這些結果，Hanson & Gunderson (2009) 認為，如果大部分根呼吸的二氧化碳透過蒸散流到達葉子，它可能對葉片光合作用的二氧化碳的可用性產生

重大影響。

Cernusak & Marshall (2000)發表的文章中提到溫度對二氧化碳再固定的影響，二氧化碳再固定率為被光合作用再固定的二氧化碳量除以呼吸作用產生的二氧化碳量之百分比，即光合作用把原先呼吸作用會排放至大氣中的二氧化碳固定下來多少比例，在溫度上升時，呼吸作用增加的速度遠比光合作用還要快，二氧化碳再固定率也就因此下降，也就是溫度是影響二氧化碳再固定率的重要因子。此實驗日間遮光組的二氧化碳濃度在十天後遮光組顯著低於照光組，我們認為是因為使用鋁箔留有通氣間隙的遮光方式會顯著降低竹莖表面的溫度，造成照光組在日照溫度上升後產生的二氧化碳遠比較低溫的遮光組還要多出許多，即使照光組能夠在白天消耗庫存的二氧化碳，相對高溫環境下產生的二氧化碳量還是比低溫還要來得多(參見 Cernusak 與 Marshall(2000)文獻中光合作用與呼吸作用對於溫度變化之響應圖)。

過去我們在桂竹、麻竹和孟宗竹(Chu et al., 2015; 江智民，未發表資料)上發現竹節間的中空管內二氧化碳濃度高於三萬 ppm 以上，遠高於目前大氣二氧化碳平均值 400ppm，加上竹子幾乎每個品種都擁有大範圍表面積的綠色莖，此實驗證實竹子將莖內二氧化碳使用在光合作用上，竹莖的維管束又比竹葉更長時間保有水份，這麼高

濃度的二氧化碳加上相對充足的水分供應對竹子的快速生長可能有很大的幫助。大多數植物雖然有再吸收，但大多僅限於細胞、組織或維管束內，無法對植物體貢獻高比例的碳收益；竹有大空腔的莖，能儲存大量呼吸作用的二氧化碳，於白天有光時進行再固定，這樣的優勢使竹子的二氧化碳再固定量很有可能遠高於其他植物。

竹子是世界上極其多樣化的群體，有 80 屬 1500 多種，從平原到高山廣泛分佈在的熱帶和亞熱帶地區 (Bystriakova et al., 2003; Ohrnberger, 1999)。中國有 40 屬 500 多種，擁有世界上最豐富的竹子資源 (Yang et al., 2012)。竹子在森林生態系統的演替中發揮著重要作用 (Griscom & Ashton, 2006)，並為包括大熊貓在內的各種動物提供食物來支持森林生態系統的多樣性 (Li et al., 2015)。竹種也是具有重要文化和經濟意義的非木材林產品，是生態系服務的寶貴資源 (Chongtham et al., 2011; Yang et al., 2012; Zhou et al., 2005; 陳與葉, 2017)。在一些亞熱帶森林生態系統中，竹子的集體開花死亡也會促進樹苗在森林間隙的新生 (Montti et al., 2011; Saha et al., 2009)。儘管它們具有生態和經濟重要性，並且分佈廣泛，但對於它們的水分關係和光合作用的研究十分稀少，這對於了解它們的生態性能和提高竹子栽培的效率十分重要。

關於竹管內節與節間氣體流動的速度，實驗前曾將竹管內原先三

萬多 ppm 的二氧化碳氣體完全抽換成大氣氣體，三天後測量仍維持在 600ppm 左右(n=3)，因此推測相鄰竹節管間的二氧化碳流動速度應不至於大幅影響我們數小時內的實驗結果(未發表資料)。另外竹莖空腔內在雨季含水量多時經常有水，秋季執行的日間遮光處理的桂竹內含有不少的水，並測量到竹管內的水有很低的 pH 值(pH 2.4，取自 20 株桂竹)，後續分析水量和二氧化碳濃度並沒有相關性；冬季執行的夜間照光處理的麻竹內並沒有抽取到水。我們推測竹子可能不只將空腔拿來儲存二氧化碳，也會拿來儲存水分，此發現將更支持竹子為適合在乾旱地區生存之品種的推論。未來研究可以以整株尺度測量竹節管內提供的二氧化碳對竹子快速生長或耐旱表現有多少助益，觀察整年竹管內二氧化碳濃度和水量的變化，並用同位素測量竹管內二氧化碳來自何方。

伍、結論

此次實驗結果支持我們的假說，竹莖中空管腔內的高濃度二氧化碳很可能被利用於光合作用，我們的實驗證實竹管內高濃度二氧化碳在光合作用下顯著被消耗，也就是竹管內大量的碳庫存是竹子生長的一大來源。至於竹莖內高濃度二氧化碳對竹子的快速生長有多少幫助，即碳是不是它的限制生長因子(也許還有氮、水等等限制因子)，我們還不是那麼清楚。

就我們所知對於竹子生理的研究甚少，後續實驗可以以整株尺度，檢驗竹節管內提供的大量碳源對於竹子快速的生長或耐旱表現所扮演的角色，並使用同位素測量二氧化碳的來源為何，期待能對這種快速生長和分布廣泛的大型木質禾本科植物更加了解。

陸、參考文獻

- Armstrong, W., and J. Armstrong. 2005. Stem photosynthesis not pressurized ventilation is responsible for light-enhanced oxygen supply to submerged roots of alder (*Alnus glutinosa*). *Annals of Botany* **96**(4): 591-612.
- Aschan, G., C. Wittmann, and H. Pfanz. 2001. Age-dependent bark photosynthesis of aspen twigs. *Trees* **15**(7): 431–437.
- Aschan, G., and H. Pfanz. 2003. Non-foliar photosynthesis—a strategy of additional carbon acquisition. *Flora* **198**(2): 81-97.
- Aubrey, D. P., and R. O. Teskey. 2009. Root-derived CO₂ efflux via xylem stream rivals soil CO₂ efflux. *New Phytologist* **184**: 35-40.
- Benzing, D. H., and Pockman, W. T. (1989): Why do nonfoliar green organs of leafy orchids fail to exhibit net photosynthesis? *Lindleyana* **4**: 53-60.
- Bloom, A. J., F. S. Chapin, and H. A Mooney. 1985. Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **16**: 363-392.
- Bloemen, J., M. A. McGuire, D. P. Aubrey, R. O. Teskey, and K. Steppe. 2012. Transport of root-respired CO₂ via the transpiration stream affects aboveground carbon assimilation and CO₂ efflux in trees. *New Phytologist* **197**: 555–565.
- Bystriakova N., V. Kapos, I. Lysenko, and C.M.A. Stapleton. 2003. Distribution and conservation status of forest bamboo

- biodiversity in the Asia-Pacific Region. *Biodiversity and Conservation* **12**(9): 1833-1841.
- Campbell, G. S., and J. M. Norman. 1998. An introduction to environmental biophysics. Springer. Berlin, Germany.
- Cernusak, L. A., and J. D. Marshall. 2000. Photosynthetic refixation in branches of Western White Pine. *Functional Ecology* **14**(3): 300-311.
- Chang, L. W., D. Zeleny, C. F. LI, S. T. Chiu, and C. F. Hsieh. 2013. Better environmental data may reverse conclusions about niche- and dispersal-based processes in community assembly. *Ecology* **94**(10): 2145-2151.
- Chapin, F. S., A. J. Bloom, C. B. Field, and R. H. Waring. 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience* **37**(1): 49-57.
- Chongtham, N., M. S. Bisht, and S. Haorongbam. 2011. Nutritional properties of bamboo shoots: potential and prospects for utilization as a health food. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety* **10**(3): 153-168.
- Chu, W. H., F. C. Hsu, and Y. J. Tseng. 2015. Bamboo recycling the CO₂ inside the stem for the photosynthesis. Class-2015 Senior Research Theses, Department of Life Science, Tunghai University, 146-153.
- Cochard, H., F.W. Ewers, and M.T. Tyree. 1994. Water relations of a tropical vine-like bamboo (*Rhipidocladum racemiflorum*): root pressures, vulnerability to cavitation and seasonal changes in

- embolism. *Journal of experimental botany* **45**(8):1085-1089.
- Eklund, L. 1990. Endogenous levels of oxygen, carbon dioxide and ethylene in stems of Norway spruce trees during one growing season. *Endogenous levels of oxygen, carbon dioxide and ethylene in stems of Norway spruce trees during one growing season. Trees* **4**(3): 150-154.
- Eklund, L. 1993. Seasonal variations of O₂, CO₂, and ethylene in oak and maple stems. *Canadian Journal of Forest Research* **23**(12): 2608-2610.
- Ford, C.R., N. Wurzburger, R. L. Hendrick, and R. O. Teskey. 2007. Soil DIC uptake and fixation in *Pinus taeda* seedlings and its C contribution to plant tissues and ectomycorrhizal fungi. *Tree Physiology* **27**: 375-383.
- Fu, J. H. 2001. Chinese moso bamboo: its importance. *Bamboo · The magazine of the American bamboo society* **22**(5): 5-7.
- Gratani, L., M. F. Crescente, L. Varone, G. Fabrini, and E. Digiulio. 2008. Growth pattern and photosynthetic activity of different bamboo species growing in the botanical garden of Rome. *Flora* **203**: 77-84.
- Griscom B.W. and P. M. S. Ashton. 2003. Bamboo control of forest succession: *Guadua sarcocarpa* in Southeastern Peru. *Forest Ecology and Management* **175**: 445-454.
- Grombone-Guaratini, MT., M. Gaspar, VF. Oliveira, MAMG. Torres, A do. Nascimento, and MPM. Aidar. 2013. Atmospheric CO₂ enrichment markedly increases photosynthesis and growth in a

- woody tropical bamboo from the Brazilian Atlantic Forest. *New Zealand Journal of Botany* **51**(4): 275-285.
- Hanson, P.J., N.T. Edwards, C.T. Garten, and J.A. Andrews. 2000. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations. *Biogeochemistry* **48**(1): 115-146.
- Hanson, P. J., and C. A. Gunderson. 2009. Root carbon flux: measurements versus mechanisms. *New Phytologist* **184**: 1-3.
- Hari, P., P. Nygren, and E. Korpilahti. 1991. Internal circulation of carbon within a tree. *Canadian Journal of Forest Research* **21**(4): 514-515.
- Isagi, Y., T. Kawahara, K. Kamo, and H. Ito. 1997. Net production and carbon cycling in a bamboo *Phyllostachys pubescens* stand. *Plant Ecology* **130**: 41-52.
- Kuzyakov, Y. 2006. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology and Biochemistry* **38**(3): 425-448.
- Levy, P.E., P. Meir, S.J. Allen, and P.G. Jarvis. 1999. The effect of aqueous transport of CO₂ in xylem sap on gas exchange in woody plants. *Tree Physiology* **19**(1): 53-58.
- Li R., M. Xu, M. Hang, G. Wong, S. Qiu, Q. K. Sheng, X. H. Li, and Z. M. Song. 2015. Climate change-induced decline in bamboo habitats and species diversity: implications for giant panda conservation. *Diversity and Distributions* **21**(4): 379-391.
- Li, Y. P., Y. B. Zhang, X. L. Zhang, H. Korpelainen, F. Berninger, and C.

- Y. Li. 2013. Effects of elevated CO₂ and temperature on photosynthesis and leaf traits of an understory dwarf bamboo in subalpine forest zone, China. *Physiologia Plantarum* **148**(2): 261-272.
- Louton, J., J. Gelhaus, and R. Bouchard. 1996. The Aquatic Macrofauna of Water-Filled Bamboo (Poaceae: Bambusoideae: Guadua) Internodes in a Peruvian Lowland Tropical Forest. *Biotropica* **28**(2): 228-242.
- McCully M. E., Huang C. X., and Ling L. E. C. 1998. Daily embolism and refilling of xylem vessels in the roots of field-grown maize. *The New Phytologist* **138**(2): 327-342.
- McGuire, M. A., and R. O. Teskey. 2002. Microelectrode technique for in situ measurement of carbon dioxide concentrations in xylem sap of trees. *Tree Physiology* **22**(11): 807-811.
- McGuire, M. A., and R. O. Teskey. 2004. Estimating stem respiration in trees by a mass balance approach that accounts for internal and external fluxes of CO₂. *Tree Physiology* **24**(5): 571-578.
- McGuire M. A., J. D. Marshall, and R. O. Teskey. 2009. Assimilation of xylem-transported ¹³C-labelled CO₂ in leaves and branches of sycamore (*Platanus occidentalis* L.). *Journal of Experimental Botany* **60**(13): 3809-3817.
- Montti, L., P. I. Campanello, M. G. Gatti, C. Blundo, A. T. Austin, O. E. Sala, and G. Goldstein. 2011. Understory bamboo flowering provides a very narrow light window of opportunity for canopy-tree recruitment in a neotropical forest of Misiones,

- Argentina. *Forest Ecology and Management* **262**(8): 1360-1369.
- Moore, D. J. P., M. A. Gonzalez-Meler, L. Taneva, J. S. Phippen, H. S. Kim, E. H. DeLucia. 2008. The effect of carbon dioxide enrichment on apparent stem respiration from *Pinus taeda* L. is confounded by high levels of soil carbon dioxide. *Oecologia* **158**(1): 1-10.
- Ohrnberger, D. 1999. *The bamboos of the world: annotated nomenclature and literature of the species and the higher and lower taxa.* Elsevier, Amsterdam.
- Pfanz, H., G. Aschan, R. Langenfeld-Heyser, C. Wittmann, and M. Loose. 2002. Ecology and ecophysiology of tree stems: cortical and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften* **89**(4): 147–162.
- Rouhi, V., R. Samson, R. Lemeur, P. Van Damme. 2007. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. *Environmental and Experimental Botany* **59**:117–129.
- Saha, S., N. M. Holbrook, L. Monti, G. Goldstein, and G. K. Cardinot. 2009. Water Relations of *Chusquea ramosissima* and *Merostachys clausenii* in Iguazu National Park, Argentina. *Plant Physiology* **149**: 1992-1999.
- Scurlock, J. M. O., D. C. Dayton, and B. Hames. 2000. Bamboo: an overlooked biomass resource? *Biomass and Bioenergy* **229**(19): 229-244.
- Sprugel, D. G., and U. Benecke. 1991. Measuring woody-tissue

- respiration and photosynthesis. *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology* **1**: 329-355.
- Steppe, K., A. Saveyn, M. A. McGuire, R. Lemeur, and R. O. Teskey. 2007. Resistance to radial CO₂ diffusion contributes to between-tree variation in CO₂ efflux of *Populus deltoides* stems. *Functional Plant Biology* **34**(9): 785-792.
- Stiller, V., J. S. Sperry, and R. Lafitte. 2005. Embolized conduits of rice (*Oryza sativa*, Poaceae) refill despite negative xylem pressure. *American Journal of Botany* **92**(12): 1970-1974.
- Stringer, J. W., and T. W. Kimmerer. 1993. Refixation of xylem sap CO₂ in *Populus deltoids*. *Physiologia Plantarum* **89**(2): 243-251.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2010. *Plant Physiology* (5th edition) p.667-668. Sinauer Associates Inc., USA.
- Teskey, R. O., and M. A. McGuire. 2002. Carbon dioxide transport in xylem causes errors in estimation of rates of respiration in stems and branches of trees. *Plant, Cell & Environment* **25**(11): 1571-1577.
- Teskey, R. O., and M. A. McGuire. 2005. CO₂ transported in xylem sap affects CO₂ efflux from *Liquidambar styraciflua* and *Platanus occidentalis* stems, and contributes to observed wound respiration phenomena. *Trees* **19**(4): 357-362.
- Teskey, R. O., and M. A. McGuire. 2007. Measurement of stem respiration of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) trees involves internal and external fluxes of CO₂ and possible transport of CO₂ from roots. *Plant, Cell & Environment* **30**(5):

570-579.

- Teskey, R. O., A. Saveyn, K. Steppe and M. A. McGuire. 2008. Origin, fate and significance of CO₂ in tree stems. *New Phytologist* **177**: 17–32.
- Trumbore, S. 2006. Carbon respired by terrestrial ecosystems – recent progress and challenges. *Global Change Biology* 12(2): 141-153.
- Narayanamurty, D., and D. Mohan. 1972. The use of bamboo and reeds in building construction. United Nations. New York, USA.
- Ubierna, N., J. D. Marshall, and L. A. Cernusak. 2009. A new method to measure carbon isotope composition of CO₂ respired by trees: stem CO₂ equilibration. *Functional Ecology* 23: 1050-1058.
- Wen, G., L. Zhang, R. Zhang, Z. Cao, G. Zhou, H. Huang, and M Wong. 2011. Temporal and spatial dynamics of carbon fixation by moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) in subtropical China. *The Botanical Review* **77**: 271-277.
- Yang, S. J., Y. J. Zhang, M. Sun, G. Goldstein, and K. F. Cao. 2012. Recovery of diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a subtropical woody bamboo species: embolism refilling by nocturnal root pressure. *Tree Physiology* **32**: 414-422.
- Yen, T. M., and J. S. Lee. 2011. Comparing aboveground carbon sequestration between moso bamboo (*Phyllostachys heterocycla*) and China fir (*Cunninghamia lanceolata*) forests based on the allometric model. *Forest Ecology and Management* **261**: 995-1002.

- Yen, T. M., and C. T. Wang. 2013. Assessing carbon storage and carbon sequestration for natural forests, man-made forests, and bamboo forests in Taiwan. *International Journal of Sustainable Development and World Ecology* **20**(5): 455-460.
- Yong, X., M. H. Wong, J. L. Yang, Z. Q. Ye, P. K. Jiang, and S. J. Zheng. 2011. Dynamics of carbon accumulation during the fast growth period of bamboo plant. *The Botanical Review* **77**: 287-295.
- Zhang J, X. Zhang, J. Liang. 1995. Exudation rate and hydraulic conductivity of maize roots are enhanced by soil drying and abscisic acid treatment. *New Phytologist* **131**: 329-336.
- Zhou, B. Z., M. Y. Fu, J. Z. Xie, X. S. Yang, and Z. C. Li. 2005. Ecological functions of bamboo forest: Research and Application. *Journal of Forestry Research* **16**(2): 143-147.
- Zhou, G. M., C. F. Meng, P. K. Jiang, and Q. F. Xu. 2011. Review of carbon fixation in bamboo forests in China. *The Botanical Review* **77**: 262-270.
- Zimmermann, M. H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer. Berlin, Heidelberg, New York.
- 陳錦桐，葉若鋆。2017。竹屑應用於菇類栽培。林業研究專訊 **24**(4):14-18.
- 呂錦明。2010。台灣竹圖鑑。晨星出版。
- 孫百寬，顏添明。2013。麻竹與孟宗竹林分結構及碳貯存量推估之研究。中興大學森林學系所學位論文。
- 謝榮生，吳順昭。1992。孟宗竹及麻竹解剖構造與滲透性質之研究。

臺灣大學森林環境暨資源學研究所學位論文。

柒、圖目錄

圖 1. 本研究之研究流程圖.....	18
圖 2. 夜間實驗各組別處理與預期結果.....	19
圖 3. 抽氣裝置之製作與設置.....	19
圖 4. LI-6400 測量到注入樣本後之二氧化碳濃度變化.....	20
圖 5. 照光裝置之製作與設置.....	20
圖 6. 日間遮光一天後竹管內二氧化碳濃度.....	21
圖 7. 日間遮光十天後竹管內二氧化碳濃度.....	22
圖 8. 夜間照光實驗，實驗處理 3 小時後三組的溫度變化量.....	23
圖 9. 夜間照光實驗，實驗前三組的竹管內二氧化碳濃度.....	24
圖 10. 夜間照光實驗，實驗後三組竹管內二氧化碳濃度的變化量..	25

捌、圖集

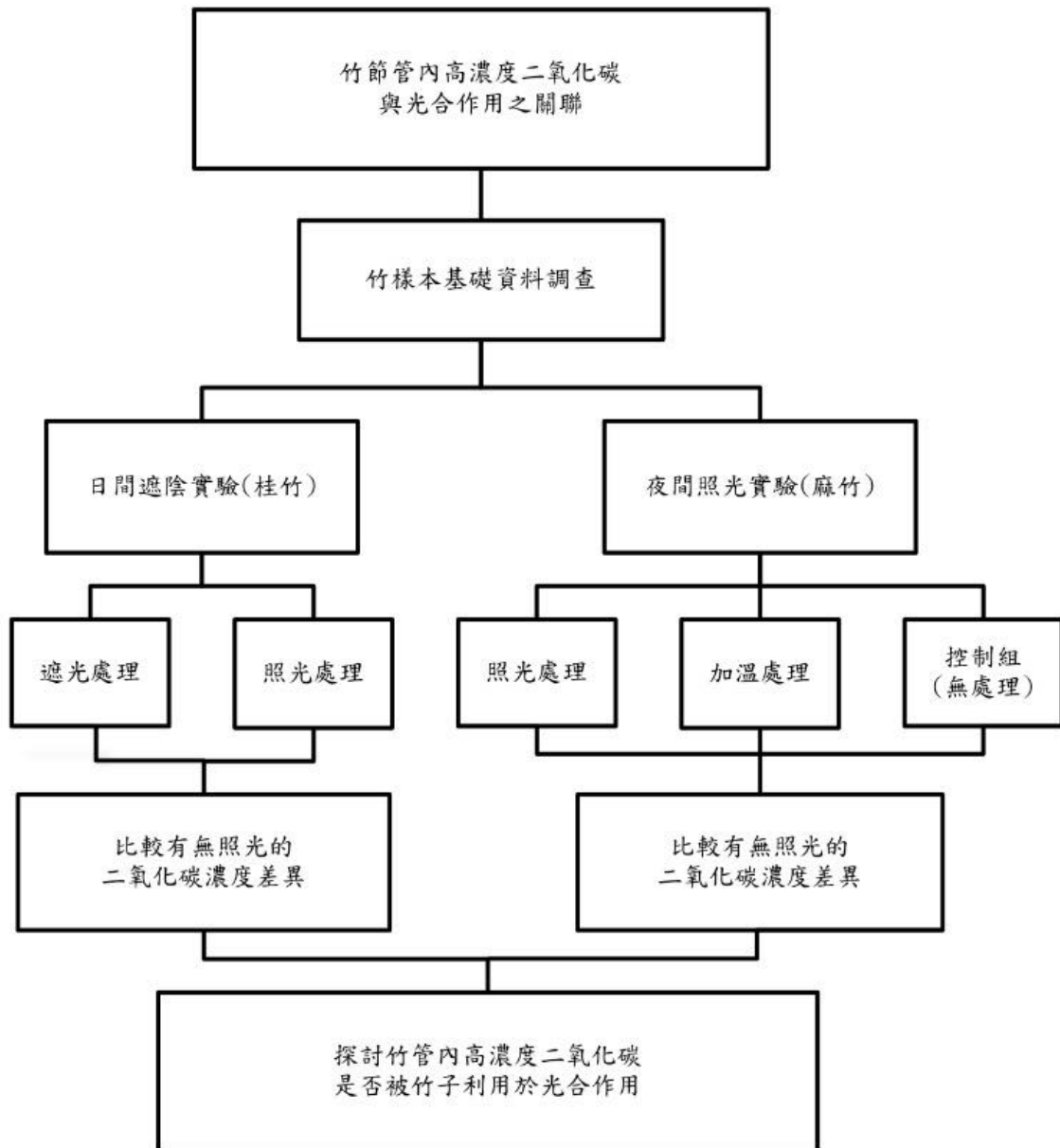


圖1. 本研究之研究流程圖。實驗分為兩個部份進行：(1)日間遮陰 和 (2)夜間照光 實驗，分別於蓮華池新山林道旁選取 40 株桂竹 (*Phyllostachys makinoi* Hayata)和 30 株麻竹(*Dendrocalamus latiflorus* Munro)，日間遮陰實驗將樣本隨機分為遮光和照光兩組，

於白天自然日照 8 小時以上，觀察實驗處理一天和十天後的差別；夜晚照光實驗將樣本隨機分配為照光組、加溫組和控制組三組，於夜間各執行實驗處理 3 小時，比較不同實驗處理下竹管內二氧化碳濃度是否有差異。

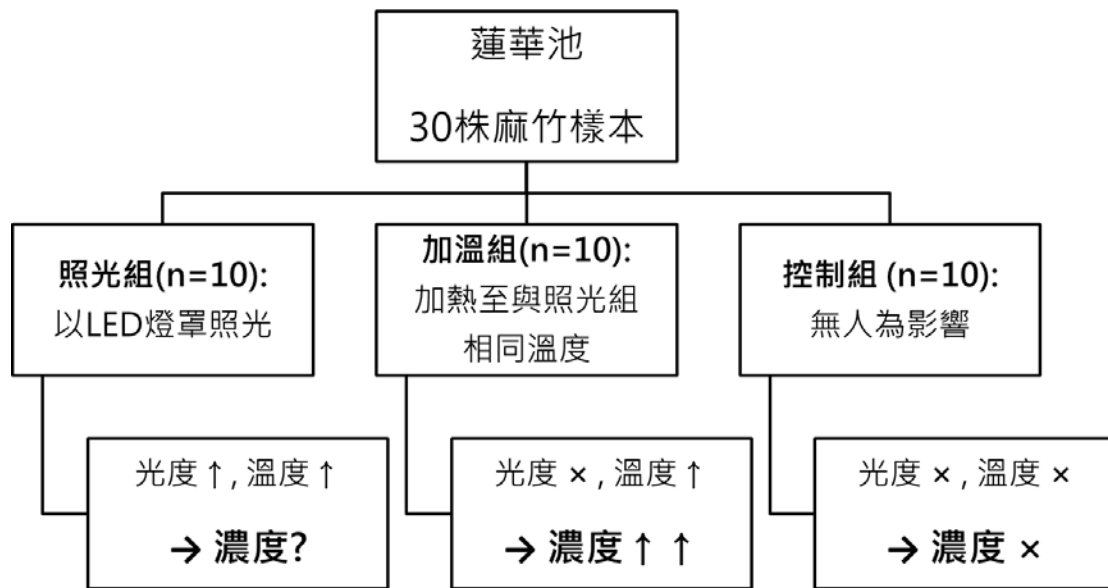


圖 2. 夜間實驗各組別處理與預期結果。於蓮華池新山林道旁選取 30 株適合實驗的麻竹，隨機分為三個組別：照光組和加溫組被控制在相同溫度，控制組維持在無人干擾的狀態，作為兩個實驗組別的對照，照光組和加溫組兩組之間的差別只有光照有無，在這樣的情況下，我們預期照光組實驗處理後的二氧化碳濃度會明顯低於加溫組。



圖 3. 抽氣裝置之製作與設置。將注射帽和針頭接合，並用矽膠和 Paraffin 封住接合處，放入野外已鑽好 0.8 毫米孔洞之實驗竹樣本，用矽膠將孔封起，最後用膠帶黏貼固定，靜待三天以上等竹管內氣體濃度回復後再進行實驗，實驗過程以針筒插入注射帽海綿抽取竹管內氣體。

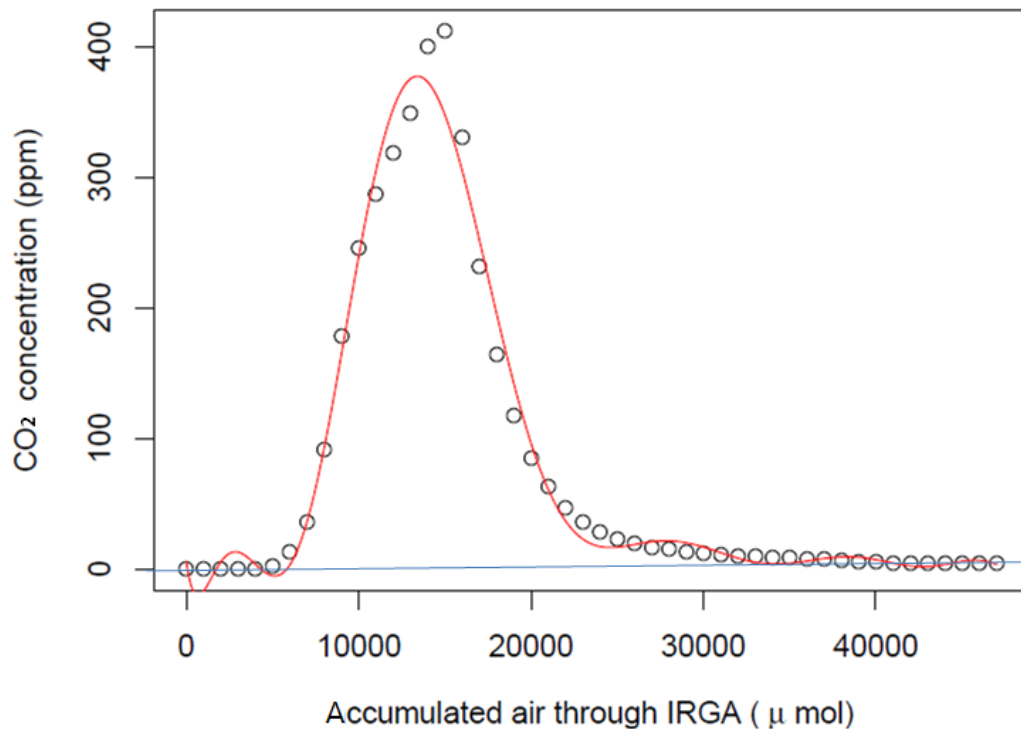


圖 4. LI-6400 測量到注入樣本後之二氧化碳濃度變化。圖為 LI-6400 記錄到注入氣體中的二氧化碳濃度變化波形，橫軸為經過 LI-6400 偵測握把 IRGA(Infrared Gas Analyzer，紅外線氣體分析儀)的氣體量(亦為時間，每秒偵測一次)，縱軸為二氧化碳濃度，藍線為大氣濃度基準線(以注入樣本前的大氣濃度做出之基準值)，紅線為趨近函數(後因偏離測量點過大未採用)，計算波形上每個點至大氣基準線之間的面積。圖為其中一株竹子測得的樣本，此樣本濃度為 31528.03ppm。

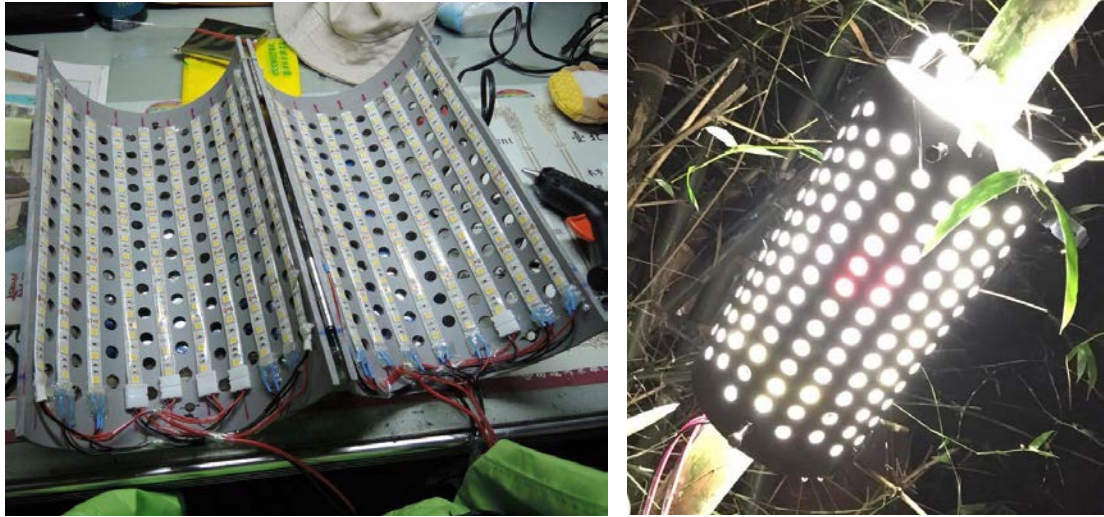


圖 5. 照光裝置之製作與設置。外殼為直徑 16 公分、長 31 公分的 PVC 塑膠水管，鑽滿通氣孔後黏上總長 5 公尺之暖白光 LED 燈條，以裝有軟墊的螺絲固定於竹莖上進行照光實驗。

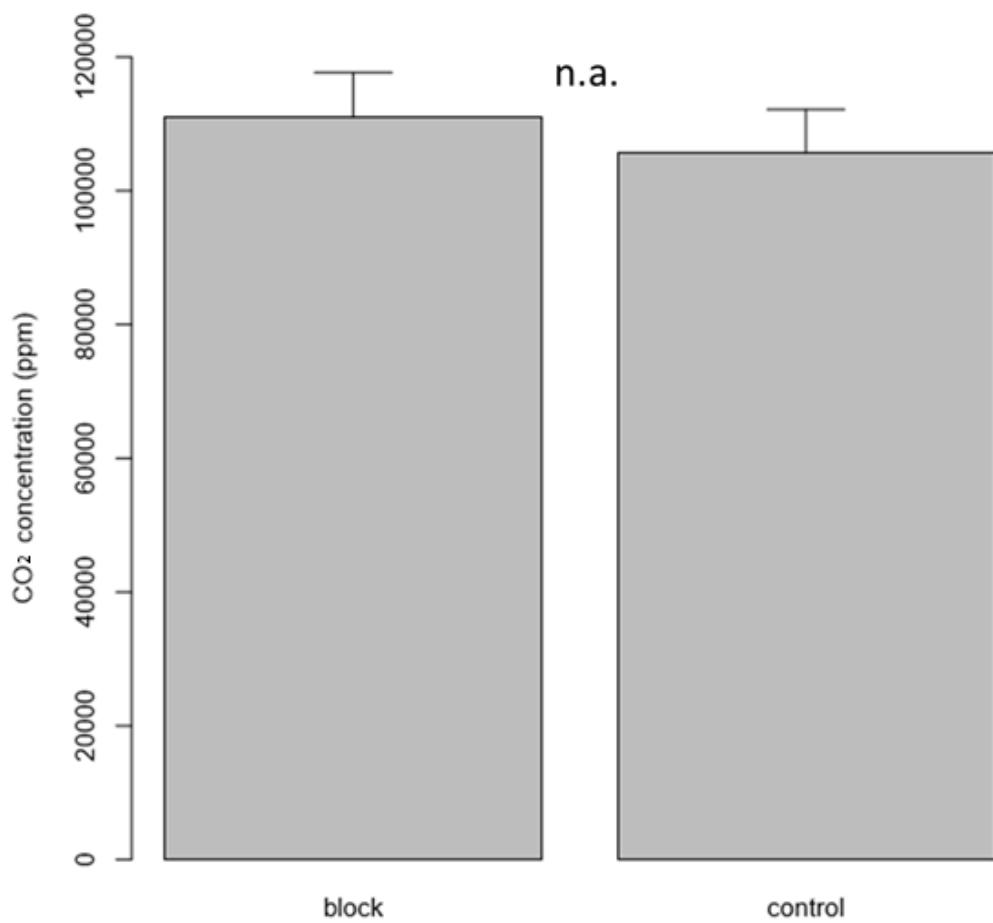


圖 6. 日間遮光一天後竹管內二氧化碳濃度。橫軸左為遮光組(n=20)、右為自然照光的照光組(n=20)，縱軸為實驗處理後竹管內二氧化碳濃度(平均值±標準誤)。實驗處理一天後兩組之間無顯著差異。

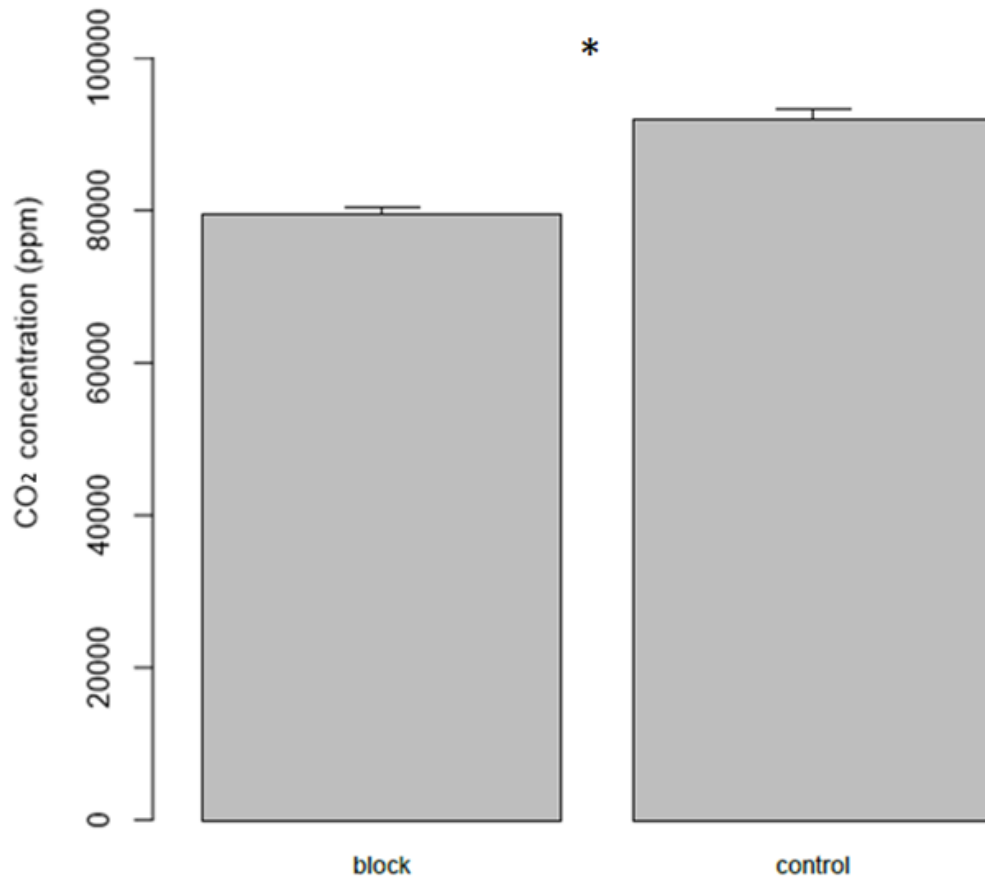


圖 7. 日間遮光十天後竹管內二氧化碳濃度。橫軸左為遮光組(n=20)、右為自然照光的照光組(n=20)，縱軸為實驗處理後竹管內二氧化碳濃度(平均值±標準誤)。實驗處理十天後遮光組的竹管內二氧化碳濃度顯著低於照光組。

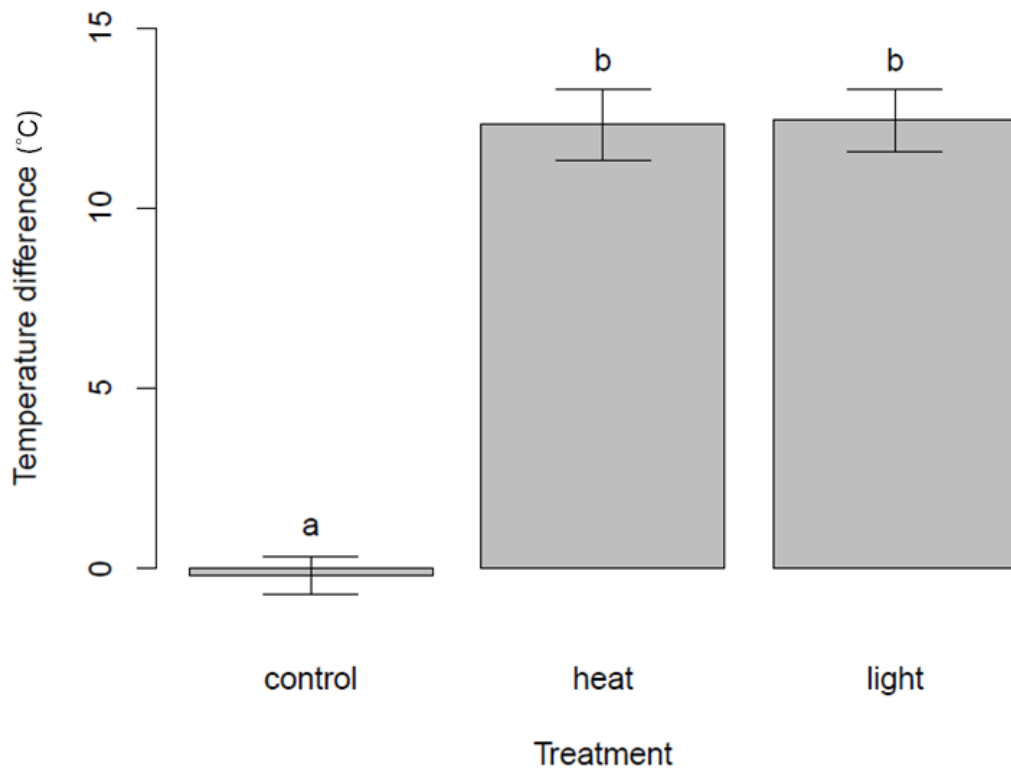


圖 8. 夜間照光實驗，實驗處理 3 小時後三組的溫度變化量。橫軸由左至右為控制組(n=10)、加溫組(n=10)、照光組(n=10)，縱軸為實驗處理後竹管表面溫度變化量(平均值±標準誤)。控制組溫度幾乎沒變化，加溫組和照光組之間溫度幾乎完全相同、無顯著差異。

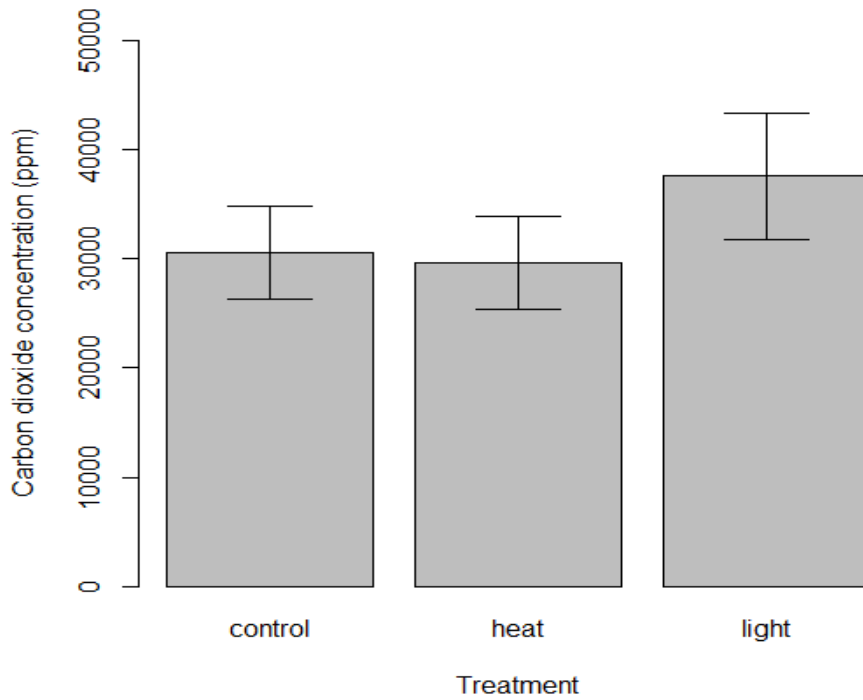


圖 9. 夜間照光實驗(實驗二)，實驗前三組的竹管內二氧化碳濃度。橫軸由左至右為控制組(n=10)、加溫組(n=10)、照光組(n=10)，縱軸為實驗處理前竹管內二氧化碳的濃度(平均值±標準誤)。三組間無顯著差異。

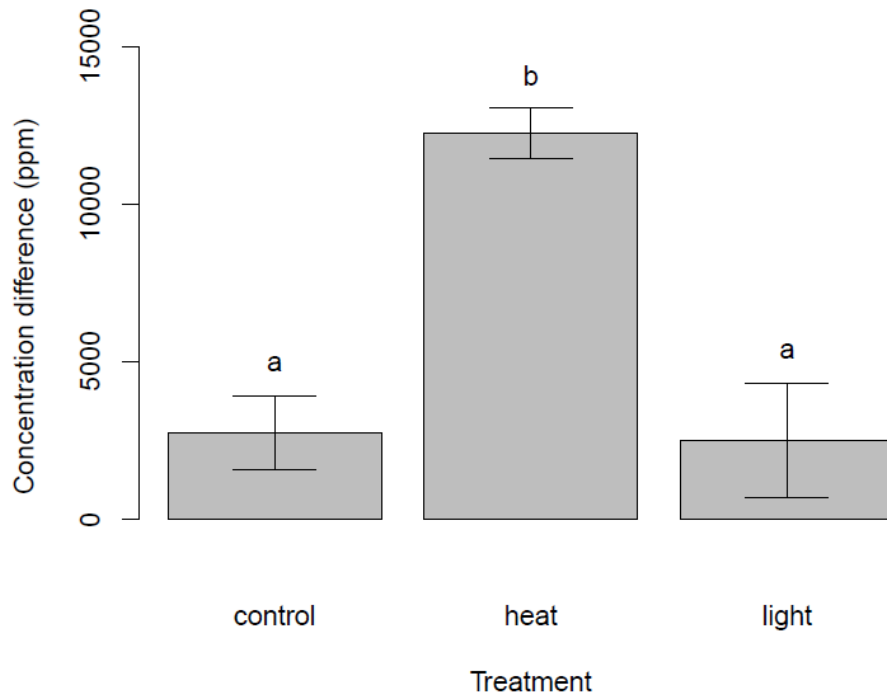


圖 10. 夜間照光實驗，實驗三小時後三組竹管內二氧化碳濃度的變化量。橫軸由左至右為控制組(n=10)、加溫組(n=10)、照光組(n=10)，縱軸為實驗處理後竹管內二氧化碳的濃度變化量(平均值±標準誤)。照光組濃度上升量顯著低於加溫組，與控制組之間無顯著差異

玖、附錄

竹莖內二氧化碳消耗完之時間 計算方式：

消耗完時間

$$= \frac{\text{竹管內體積}(\text{cm}^3) \times \text{體積濃度}(\text{ppm}) \div \text{莫耳體積}(V_m)}{\text{莖表面積}(\text{cm}^2) \times \text{竹葉最高光合速率}(P_{\max})}$$

$$\text{time} = \frac{\pi \left(\frac{C}{2} - (1 * 2) \right)^2 \times L}{C * L} \times \frac{\text{CO}_2 \text{ conc.} \div V_m}{P_{\max}}$$

C: 平均圓周=19.50cm

平均竹管壁厚度=1cm

L: 平均長度=38.24cm

CO₂ conc.: 竹莖內二氧化碳平均濃度=32625ppm

V_m: 標準莫耳體積=22.4 L/mole

P_{max}: 竹葉最高光合速率=2.81 μmole/m²/s (Wen et al., 2011)