

臺灣綠化樹木醣類含量年變化研究 —以樟樹和楓香為例

張立詳¹⁾ 劉東啟²⁾

關鍵字：醣類、楓香、樟樹、儲藏物質、亞熱帶

摘要：本研究選擇臺灣原生樹種楓香 (*Liquidambar formosana* (Hance))和樟樹 (*Cinnamomum camphora* (L.))為試驗材料，使用苯酚硫酸法測定葉枝根樣品中總可溶性糖 (Total Soluble Sugar, TSS)和澱粉 (starch)含量，比較其含量逐月變化，與季節變化的關係，探究楓香與樟樹如何與臺灣氣候狀況互動。試驗結果顯示兩種樹種的醣類含量變化與季節變化有高度關聯。兩種樹種葉枝根總可溶性糖與澱粉從深冬進入春天時，均有降低的趨勢，表示此時一部分醣類供給要在冬季期間葉與花芽的分化，以預備春天萌發；並有另一部分供給地上部轉化成可溶性糖來適應冬季寒冷與乾旱，因此可觀察到葉與枝冬季總可溶性糖含量上升。另外，兩種樹種葉與枝的醣類年變化相似，僅根部不同，顯示在臺灣氣候下生長的楓香與樟樹，其落葉與常綠醣類利用模式間的差別，可能不像溫帶那樣分明。此外，樟樹的根部澱粉波動量比楓香還低，顯示樟樹可能傾向將光合產物儲存於地上部，以供全年生長新葉使用。

前 言

根據聯合國 2014 年統計資料，全世界有 54%的人口住在都市地區 (United Nations, 2014)，且比例不斷上升中，加上環境污染日益嚴重，更需要都市林 (Urban Forest)綠化、美化都市居住環境，並在大量原生森林被破壞後擔任吸收二氧化碳的角色 (Gene and Frederick, 1978；劉和林，2011)。然而，都市的水泥結構所產生的熱效應環境與水循環困難的環境並不適合樹木的生長，因此綠化樹木的管理技術研究是都市環境改善的重要工作。

1) 國立中興大學園藝學系碩士班研究生。

2) 國立中興大學園藝學系副教授，通訊作者。

要管理樹木、保育樹木，對於都市樹木的生理特性進行研究是重要的。本研究以醣類作為都市綠化樹木研究的指標，因為：1. 醣類是樹木唯一的能量來源（光合產物，photosynthate），也是製造其他所需物質的材料 (Boyer, 2006; Pallardy, 2008)；2. 醣類構成植物體 3/4 的生物量 (Larcher, 2003)，包括組成木材的木質素等，或是細胞內的葡萄糖與蔗糖等，各自執行不同的功能；3. Waring (1987)指出在逆境下仍能維持活力的樹，樹體內醣類累積量足夠，足以應付逆境下傷口癒合、防禦物質形成等必須代謝作用。

因醣類在樹木生理上有重要地位，藉由調查醣類含量的變化，便能知道植物是否有足夠的醣類，以及將醣類分配到哪條代謝路徑，以得知在各個生命階段，樹木最重視哪項代謝，以維持生命。例如乾旱逆境會使植物體內醣類含量會改變，Epron 和 Dreyer (2001)研究耐旱性強的威爾斯橡 (Sessile Oak)小苗，發現乾旱處理後葉片澱粉和蔗糖降低，葡萄糖和果糖卻升高 5 倍，因此認為葡萄糖和果糖是威爾斯橡樹滲透調節的材料，以免細胞在乾旱下脫水受傷(苜, 1987; Ryugo, 1988)。郭 (1993)則研究乾旱對楓香及烏心石苗木之影響，分別測定試驗開始之 9 月及三個月過後的 12 月測定根莖葉醣類含量變化，發現隨乾旱處理程度加劇，澱粉及可溶性糖濃度均遞減，而所有處理中，根部可溶性糖濃度三個月後均顯著增加，葉與莖的可溶性糖、根與莖的澱粉濃度則顯著降低，地上部可溶性糖的降低應與乾旱下光合作用能力降低有關，根部澱粉減少則應是分解成可溶性糖發展根部增強吸水。

除了逆境以外，醣類含量周年變化也能顯現環境對植物之影響。Grant (1983)研究奇異果枝條醣類含量年變化，發現總可溶性糖冬季達到最高點，是因為抵抗寒冷而作為滲透調節使用。澱粉則是冬季最低點。而冬季澱粉低點前後各有一次峰值，10 到 11 月的峰值是生長停緩後達到的，而 3 到 4 月左右是總可溶性糖又重新組合成澱粉而達到，這是因為春季萌芽前樹體回收細胞內抗寒用的可溶性糖，因此可觀察到澱粉含量上升。以上結果與 Worley (1979)研究核桃 (pecan)之結果一致。此外，奇異果枝條中總可溶性糖與澱粉總和的值在萌芽後迅速下降，顯現萌芽對樹木來說是一個要大幅消耗資源的重要事件。

綜合以上因素，本研究選擇醣類作為指標，來理解樹木的健康與管理問題。本研究選擇臺灣原生樹種中常綠與落葉樹種各一作為研究對象，其中樟樹 (*Cinnamomum camphora* (L.))與楓香 (*Liquidambar formosana* (Hance))均為平地都市常見之景觀樹種 (劉等, 1994)，也具有豐富之生理研究資料，因此選擇樟樹與楓香為試驗對象，藉由測定樟樹與楓香的醣類含量年變化，來理解兩種樹種在亞熱帶臺灣氣候下，如何調配自身的醣類資源達到最佳的生長狀況。

材料與方法

一、試驗材料

本研究選擇樟樹與楓香作為試驗材料，試驗地點位於臺灣臺中市國立中興大學校園，

選擇種植於同一排之 3 棵樹為一個樣區，而每種樹種選擇兩個樣區，所以樟樹與楓香各自有 6 棵樹木作為試驗材料。醣類含量以兩樣區共 6 棵樹木的平均數據呈現。

二、取樣方法

每個月取樣一次。每株樹選取 3 個末端外層照光枝條，剪下後將枝葉分離，選 3 片葉子、1 枝條放入黃色牛皮紙袋中。採樣參考 Kalra (1997) 的建議，挑選在全光下、枝條末端正下方的成熟葉，選擇健康而完整的樣品。樣品採摘後一個小時內要處理。回實驗室後以去離子水漂洗，仔細除去灰塵與蟲卵，放進烘箱以 80°C 烘 48 小時，破壞酵素以停止生化反應，讓醣類含量並除去組織水分。根的取樣也是每月一次，以鏟子挖取根系，取直徑約 1-2 mm 的細根，取數條放入黃色牛皮紙袋中保存。一個小時內回到實驗室，使用 Böhm (1979) 的方法，用 3-5% 的 HCl(aq) 漂洗，促進無法用水洗掉、緊附於根上之土塊脫落，再以去離子水洗去殘餘的 HCl(aq)，放入烘箱 80°C 烘 48 小時。烘乾後之樣品均需使用磨粉機磨成細粉狀，裝入蠟光紙袋內，於玻璃乾燥皿中保存。

三、醣類測定方法

本研究使用苯酚硫酸法 (phenol-sulfuric acid method) (Nielsen, 2010) 來測定總可溶性糖與澱粉含量。烘乾磨粉之樣品取 0.1 g，放入試管內加水 10 mL 以 30°C 135 rpm 水浴震盪 3 小時，萃取出可溶性糖。取出試管後 3500 rpm 離心 30 分鐘，之後將上層液倒出，用來分析可溶性糖含量，底部殘渣則放入 80°C 烘箱除去水分，烘乾後用來分析澱粉含量。

1. 總可溶性糖：上層液取 0.2 mL 加入 4.8 mL 水混合稀釋，再取混合液 2 mL 加入 0.1 mL liquid phenol 與 6 mL 濃硫酸，此時溶液會變成橘紅色，以供比色法使用。震盪均勻混合後，靜置反應 30 分鐘，以分光光度計 (HITACHI U-2001) 測 490 nm 吸光值，而分光光度計會藉由標準溶液的線性回歸線，自動從吸光值換算出每一管的 ppm，再依公式 1 算出總可溶性糖佔根莖葉乾重的比例 (%)。標準溶液以葡萄糖配置，濃度分別為 0/10/20/30/40/50 ppm。Liquid phenol 配置方法為 phenol 與水體積比 9:1，在抽氣櫃中以 39°C 水溫溶解，於包裹鋁箔紙、不透光的容器中保存。

2. 澱粉：殘渣烘乾後 (至少 48 小時以上)，加入 2 mL 水用沸水浴煮 15 分鐘，取出後迅速冷卻。加入 2 mL 9.2 N HClO₄，反應 15 分鐘，其間需不時再震盪均勻。加熱是為了使澱粉糊化，加入 HClO₄ 則是用酸將澱粉水解成葡萄糖。加水 6 mL，3500 rpm 離心 30 分鐘，取上層液 0.1 mL，加入 1.9 mL 水、0.1 mL liquid phenol 與 6 mL 濃硫酸，震盪混合，靜置反應 30 分鐘，以分光光度計測 490 nm 吸光值，用光度計上顯示的 ppm，以公式 2 算出澱粉佔根莖葉乾重的比例 (%)。標準溶液濃度與總可溶性糖相同。

$$\text{TSS}(\%) = \frac{(a \times 25) \text{ppm} \times 0.01 \text{L}}{100 \text{mg}} \times 100\% \dots \dots \dots \text{公式 1}$$

$$\text{starch}(\%) = \frac{(b \times 20) \text{ppm} \times 0.01 \text{L}}{100 \text{mg}} \times 100\% \dots \dots \dots \text{公式 2}$$

a: 分光光度計提供 TSS 樣品濃度 (ppm)

b: 分光光度計提供 starch 樣品濃度 (ppm)

四、氣象資料

氣象資料採用距離中興大學校園最近之中央氣象局臺中測站 (位於臺中市北區精武路 295 號, 經度 120.684075, 緯度 24.145736, 海拔高 84.04 公尺) 資料, 收集研究期間 2016 年 3 月至 2017 年 2 月一年份之氣溫與雨量資料, 而因樹木生理受到試驗開始時間以前更久遠的影響, 因此另外收集往前推半年, 也就是 2015 年 9 月至 2016 年 2 月之氣象資料。收集項目包括月均溫、月累計雨量和節氣, 並依節氣界定四季。

結 果

根據節氣變化, 本研究區分四季之時間為: 春季 2 到 4 月, 夏季 5 到 8 月, 秋季 9 到 11 月, 冬季 12 到翌年 1 月。圖 1 為試驗前半年開始到試驗結束的氣象資料, 表 1 則為數據。氣溫呈現正常的夏熱冬冷波動, 雨量則顯示出 2016 年 1 月的雨量較多, 因此該年冬季較 2017 年之冬季更多雨。

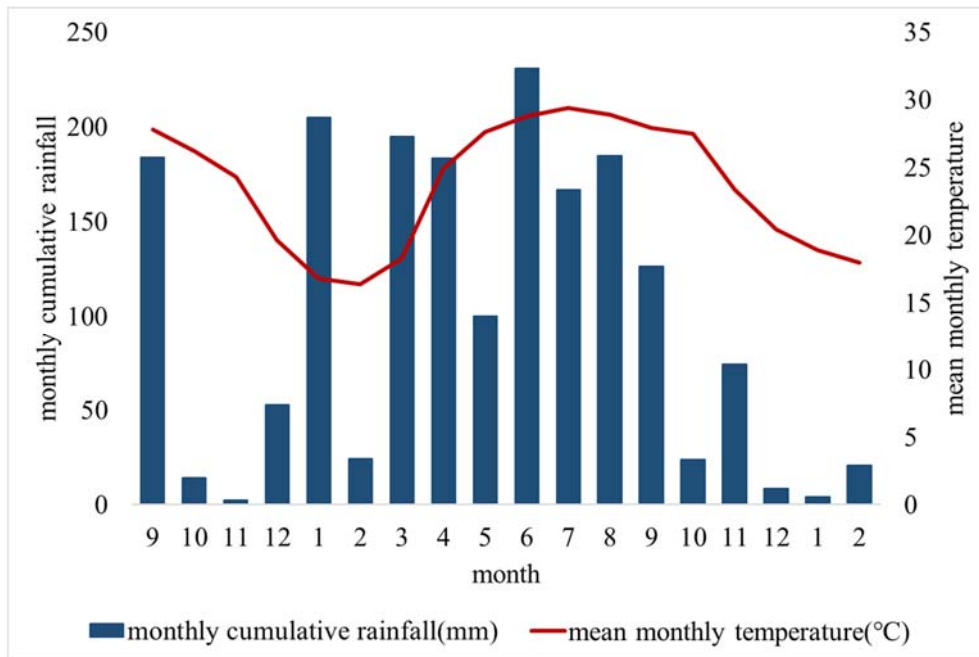


圖 1. 試驗開始前半年至試驗結束之雨量與氣溫資料。時間為 2015 年 9 月至 2017 年 2 月, 試驗由 2016 年 3 月開始, 至 2017 年 2 月結束。

Fig. 1. The precipitation and temperature data since a half year before the start of the trial to the end of the trial. The time is from September 2015 to February 2017, and the trial time is from March 2016 to February 2017.

表 1. 氣溫與雨量資料

Table 1. The data of temperature and precipitation.

Month	Temperature(°C)	Precipitation(mm)
2015/09	27.8	183.9
10	26.2	14.0
11	24.3	2.2
12	19.6	52.9
2016/01	16.8	204.9
02	16.4	24.2
03	18.3	194.6
04	24.9	183.4
05	27.6	100.3
06	28.8	230.9
07	29.4	166.7
08	28.9	184.6
09	27.9	126.2
10	27.5	23.9
11	23.4	74.2
12	20.4	8.4
2017/01	18.9	4.0
02	18.0	20.8

圖 2 為楓香葉枝根之醣類含量年變化，數據請見表 2。因作為試驗材料的 6 株楓香無葉期大約不到兩週，因此本研究於冬季仍能採到葉片測定醣類含量。圖 2 左半部為總可溶性糖，可看出比起根部的大幅變動，葉與枝的總可溶性糖年間變動幅度並不大。3 到 8 月間（春季到夏季）三個部位總可溶性糖含量無太大差異，除了 3 到 4 月時葉片總可溶性糖濃度是上升的，反之枝與根下降。8 月後根部總可溶性糖有兩次大幅上升，葉部總可溶性糖則在 10 月後緩慢上升。圖 2 右半部則為澱粉，顯示葉與枝的年變化幾乎相同，且都在 5 月和 9 月有高峰。根部變化則與地上部不同，在 8 和 11 月是高峰。若以季節來看，從春夏季開始，楓香根部澱粉逐漸上升，但葉與枝的澱粉則是劇烈增加後再大幅降低。入秋以後，根部澱粉達到全年最高，接著才是葉與枝的第二次高峰。冬季時根部有第二次高峰，之後逐漸降低，葉與枝則是維持較低含量。比較楓香總可溶性糖與澱粉差異，澱粉三個部位的年間變動都比總可溶性糖幅度更大，其中根部總可溶性糖的兩次波峰都比澱粉的兩次波峰晚一個月。此外，葉與枝的兩種醣類含量年變化幾乎沒有差異，但根部差異大。

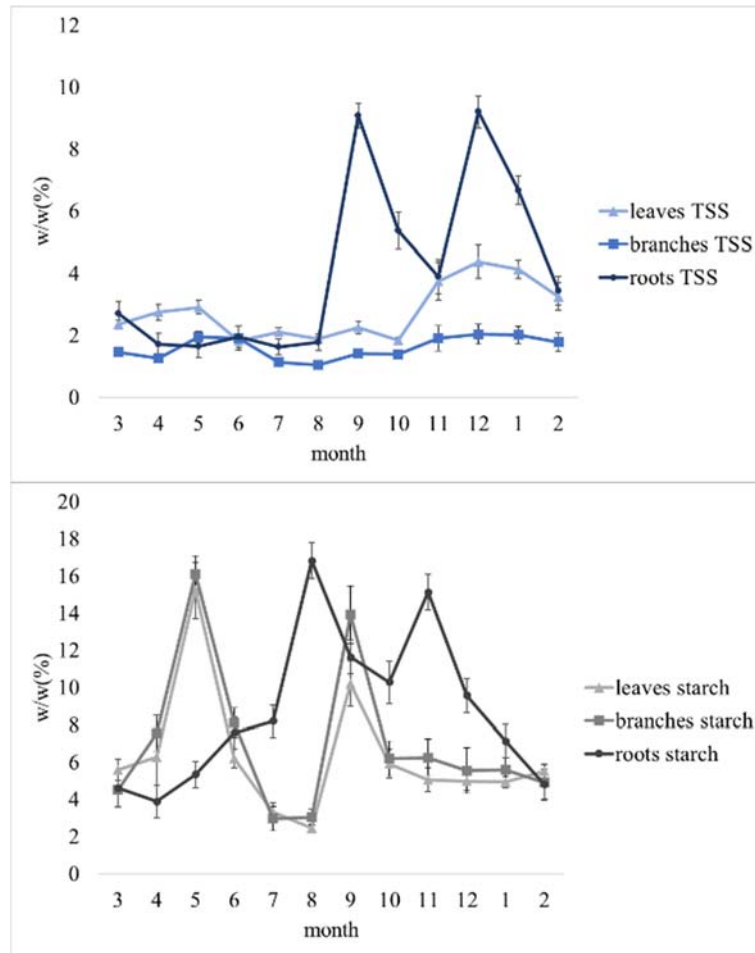


圖 2. 楓香葉枝根醣類含量年變化之比較。上圖為總可溶性糖，下圖為澱粉，折線顏色葉枝根依序為由淺至深，如圖例所示。

Fig. 2. The comparison between the carbohydrate contents of leaves, branches and roots of Formosa Sweetgum. Up: TSS. Down: starch. The color of lines are demonstrated in the legend.

表 2. 楓香葉枝根總可溶性糖與澱粉含量

Table 2. Total Soluble Sugar and starch content of leaves, branches and roots of *Liquidambar formosana*.

Month	Leaves		Branches		Roots	
	TSS ^x	starch	TSS	starch	TSS	starch
2016/03	2.35±0.15 ^y	5.59±0.55	1.46±0.16	4.50±0.94	2.70±0.39	4.61±0.97
04	2.74±0.25	6.27±1.52	1.25±0.11	7.54±0.95	1.72±0.35	3.89±0.86
05	2.90±0.22	15.22±1.50	1.95±0.17	16.11±0.98	1.64±0.36	5.35±0.71
06	1.82±0.12	6.20±0.53	1.90±0.39	8.10±0.80	1.95±0.35	7.57±0.84
07	2.10±0.15	3.34±0.47	1.14±0.13	2.96±0.66	1.63±0.26	8.19±0.88
08	1.87±0.11	2.47±0.20	1.04±0.08	3.03±0.43	1.77±0.28	16.82±0.95
09	2.25±0.20	10.21±1.23	1.41±0.14	13.91±1.54	9.08±0.40	11.63±0.93
10	1.83±0.10	5.90±0.78	1.39±0.10	6.21±0.94	5.36±0.60	10.27±1.12
11	3.74±0.61	5.05±0.65	1.91±0.41	6.24±0.99	3.89±0.55	15.12±0.95
12	4.37±0.53	4.99±0.51	2.04±0.32	5.55±1.21	9.20±0.52	9.56±0.92
2017/01	4.13±0.29	4.94±0.30	2.01±0.28	5.59±0.65	6.67±0.45	7.13±0.91
02	3.26±0.46	5.51±0.40	1.78±0.31	4.90±0.91	3.43±0.46	4.80±0.86

^xThe percentage of TSS and starch = (the weight of TSS or starch/the weight of sample) × 100%. Leaves, branches and roots samples per tree were triplicates, and the data was the mean of 6 trees.

^y Mean ± 95% confidence intervals

圖 3 為樟樹葉枝根之醣類含量年變化。圖 3 左半部為總可溶性糖，顯示三個部位的變化型態相似，僅有含量上的差異，依序是根>枝>葉。三部位同樣在 4 月降低，5 月升高後，6 月又降低，以後逐漸增加。葉與枝總可溶性糖含量在 12 月達到高點，根則是 1 月最高點，比葉與枝晚一個月。圖 3 右半部為澱粉。相較於總可溶性糖的一致性，澱粉在葉枝根三個部位的變化都有差異，其中葉與枝的變化相似，同樣在 5 月與 9 月有一高峰，反之澱粉則是在 6 月和 11 月才是高峰。秋冬時葉的澱粉含量變化雖與枝相似，但含量都比枝條高一些。比較樟樹總可溶性糖與澱粉差異，除了 5 月時根澱粉以外的曲線都有一高峰，其餘變化無明顯相同之處。與楓香相同，樟樹葉與枝的兩種醣類含量年變化幾乎無差異。

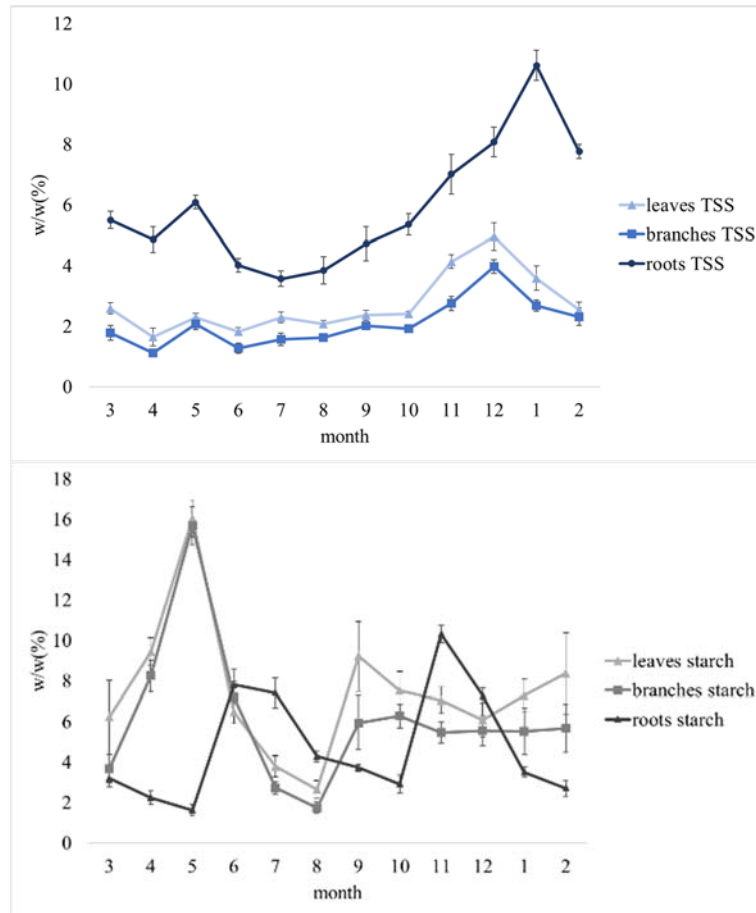


圖 3. 樟樹葉枝根醣類含量年變化之比較。上圖為總可溶性糖，下圖為澱粉，折線顏色葉枝根依序是由淺至深，如圖例所示。

Fig. 3. The comparison between the carbohydrate contents of leaves, branches and roots of Camphor trees. Left: TSS, Right: starch. The color of lines are demonstrated in the legend.

表 3. 樟樹葉枝根總可溶性糖與澱粉含量

Table 3. Total Soluble Sugar and starch content of leaves, branches and roots of *Cinnamomum camphora*.

Month	Leaves		Branches		Roots	
	TSS ^x	Starch	TSS	starch	TSS	starch
2016/03	2.60±0.20	6.22±1.82	1.78±0.25	3.67±0.69	5.50±0.28	3.19±0.42
04	1.65±0.29	9.44±0.69	1.12±0.10	8.25±0.76	4.86±0.42	2.24±0.32
05	2.29±0.15	16.03±0.91	2.08±0.20	15.68±0.94	6.08±0.22	1.63±0.28
06	1.82±0.14	6.46±0.57	1.27±0.17	7.21±0.76	4.02±0.23	7.80±0.77
07	2.29±0.18	3.80±0.53	1.56±0.21	2.73±0.31	3.58±0.25	7.41±0.73
08	2.07±0.12	2.65±0.43	1.62±0.10	1.73±0.27	3.85±0.45	4.29±0.27
09	2.36±0.16	9.22±1.73	2.02±0.11	5.94±1.32	4.72±0.56	3.72±0.18
10	2.41±0.07	7.52±0.94	1.92±0.11	6.28±0.59	5.35±0.36	2.92±0.45
11	4.14±0.22	7.05±0.65	2.75±0.24	5.47±0.55	7.02±0.65	10.33±0.44
12	4.96±0.45	6.08±0.82	3.98±0.23	5.54±0.73	8.08±0.49	7.28±0.36
2017/01	3.59±0.40	7.28±0.81	2.68±0.18	5.53±1.14	10.61±0.49	3.51±0.27
02	2.55±0.25	8.38±2.00	2.32±0.30	5.67±1.19	7.76±0.24	2.71±0.39

^x The percentage of TSS and starch = (the weight of TSS or starch/the weight of sample) × 100%. Leaves, branches and roots samples per tree were triplicates, and the data was the mean of 6 trees.

^y Mean ± 95% confidence intervals

若比較兩種樹種之異同，結果顯示相異處在於楓香根部總可溶性糖秋冬有兩個高峰，樟樹卻是入秋後就逐漸增加，直到 1 月份達到高峰。根部澱粉則是楓香全年都高于樟樹，而楓香高峰在秋初與冬初，樟樹則是夏季與冬初。相同處則在於葉部冬季總可溶性糖都會上升，對比冬季根部澱粉減少，可知此時澱粉被分解用於冬季對抗低溫與乾旱使用。另外，葉與枝澱粉都是春季的波峰比秋季的還要高。

討 論

本研究以國立中興大學校園內之楓香與樟樹各 6 棵作為試驗對象，以苯酚硫酸法測定其葉枝根自 2016 年 3 月至 2017 年 2 月中十二個月之總可溶性糖與澱粉含量變化。首先，

研究結果顯示兩種樹種均為葉與枝的變化相近，這可能是葉與枝取樣的位置過於接近，導致測定結果相似，無法看出葉與枝醣類運移狀況顯著的差距。

將楓香醣類變化與氣候比較的話，3月開始氣溫逐漸提升，7月後開始下降，此時降雨充沛，應無乾旱問題。對照總可溶性糖曲線，在春夏季氣溫逐漸增高的期間，三個部位的總可溶性糖含量都較低，且無明顯波動。入冬後氣溫降低，降雨變少，葉部總可溶性糖10月後提升，而根部的總可溶性糖則在9月和12月就有兩次大幅增加。至於澱粉含量變化，則可看出春夏季時根部澱粉隨氣溫上升而增加，直到8月氣溫開始下降後，而11月時已進入冬季乾旱期，又有一次增加。葉與枝的澱粉含量則是春季3到5月時隨氣溫上升而增加，5月後卻大幅下降。秋季9月時葉與枝的澱粉有第二次高峰，但整個冬季葉與枝的澱粉變少，而且幾乎無變化。

楓香為落葉樹種，春季萌芽時需要大量養分，因此兩種醣類含量此時都是全年的低點。另外，可觀察到葉片總可溶性糖與澱粉都上升，應該是春季萌發新葉後，隨著葉片成熟，光合作用速率也逐漸增加，但光合產物過多時日間會先暫時以澱粉型態儲存於葉片 (Herold, 1984; Dickson, 1987)，因此葉片測定到的兩種醣類含量都上升。而枝條澱粉含量也上升，可能是光合產物一部分先儲藏於地上部，以供夏季新梢生長時能快速分解成可溶性糖來使用。5月後葉片總可溶性糖與澱粉開始下降，可能是用於夏季新梢生長，並且可觀察到4月後根部澱粉逐漸增加，應是大量光合產物開始運送到根部儲藏起來。

黃和杜 (2017)的研究結果指出楓香5月及9月是生長細根的時間點，其中5月根部可溶性糖無明顯變動，而澱粉含量則是4月稍微降低後又上升；9月則是根部總可溶性糖含量大幅提升，符合細根大量生長的時間點，而澱粉則可觀察到8月份達到高峰後下降，推估是根系儲藏澱粉分解成可溶性糖供給9月細根生長。

秋季楓香地上部生長漸緩後，不再需要耗費養分發育新生組織，因此所有光合產物都可作為儲藏，或是根系的生長使用。因樹木所有多年生部位都可作為儲藏器官 (Loescher *et al.*, 1990)，所以可觀察到葉枝根的澱粉含量在秋季都達到第二次的高峰。對照郭 (1993)之研究結果，未施予乾旱的楓香苗木對照組9月和12月的醣類含量變化，分別是根部總可溶性糖上升，以及葉與莖總可溶性糖、莖與根澱粉含量降低，與本研究之結果不同，但因郭 (1993)使用盆植苗作為試驗材料，可能其醣類含量年變化與本研究以行道樹作為試驗材料不同。

入冬後楓香葉與根總可溶性糖明顯上升，而臺灣的冬季低溫又乾燥，符合Ryugo (1988)與Epron和Dreyer (2011)的研究結果，為了適應冬季逆境，植物會升高樹體可溶性糖含量以保護細胞，此時也能觀察到根部澱粉11月後逐漸降低，應是分解成可溶性糖提供滲透調節使用。此外，根部總可溶性糖和澱粉冬季持續下降，符合冬季期間需進行花芽分化，以及在光合作用低落的冬季，其他組織仍持續維持呼吸作用而耗費儲藏養分的現象，直到春季萌芽時葉枝根的醣類含量達低點。

再來對照樟樹醣類變化與氣候之關係。樟樹葉枝根之總可溶性糖變化在溫暖且降雨豐

沛的春夏季，含量都在全年較低的位置，入秋 8 月後才開始逐漸增加，此時氣溫開始逐月降低，雨量也減少。到了冬季末期要進入春天時，總可溶性糖才又下降。澱粉則是在春季 3 到 5 月時，在葉枝和根兩組之間有相反的變化，葉與枝澱粉大幅增加，根的澱粉卻減少。葉與枝澱粉含量於地上部生長開始減緩的 8 月後又升高。5 月後夏季根部澱粉有一高峰，另一次的高峰在 11 月，都比葉枝澱粉的高峰晚出現。

樟樹葉枝根的總可溶性糖全年變化幾乎一致，與 Davidson (2000) 的研究結果相符。Davidson 未測定葉片醣類含量，僅測定主幹與根部之醣類含量變化，但結果顯示主幹與根之醣類變化狀態相關性很高，變化幾乎一致。然而 Davidson 測定的樹種都是落葉樹，與常綠的樟樹不同。然而 Cameron 等 (1938) 測定酪梨主幹與根部澱粉含量年變化，發現酪梨的兩個部位澱粉變化狀態全年也是一致的。然而，酪梨雖然與樟樹一樣都屬樟科，但酪梨變化一致的是澱粉，不同於樟樹是總可溶性糖。

身為常綠樹種的樟樹全年都有葉，所以春季萌芽可能不像楓香一樣需要一次投注全身養分，但是春夏季高溫且多雨，生長旺盛，所以葉枝根的總可溶性糖消耗於生長，此時含量仍較低。此外，春夏時葉光合作用旺盛，光合產物也會以澱粉型態暫時儲存於葉片 (Herold, 1984; Dickson, 1987)，所以可觀察到 3 到 5 月葉與枝澱粉含量大幅增加，但根系澱粉卻是降低的。5 月進入夏季後，地上部總可溶性糖與澱粉都明顯降低，應是消耗於夏梢的生長，而根系澱粉含量則增加。

入秋後樟樹地上部生長漸漸停止，因此光合產物開始累積，因此可觀察到樟樹葉枝根三個部位的總可溶性糖、還有葉與枝的澱粉都增加。冬季 10 月份以後可觀察到葉枝根的總可溶性糖都明顯增加，可能是作為滲透調節使用 (Ryugo, 1988; Epron and Dreyer, 2011)，且陳與劉 (2009) 指出乾旱狀況下樟樹葉與根的可溶性糖都會上升，符合冬季少雨的狀況。此時葉片澱粉稍降低，根部卻升高，所以滲透調節的材料可能是直接分解葉片內的澱粉。深冬要入春時，根部澱粉持續降低，葉與枝的澱粉微幅上升，有可能是用於冬季葉與花芽分化時，部分儲藏物質運移到地上部供給冬季分化使用。

比較楓香與樟樹，則發現兩種樹種葉與枝的兩種醣類年變化幾乎無差異，但根部有顯著差異。在差異最大的根部，總可溶性糖曲線可明顯看出兩種樹種波動時間的差異，楓香在 9 月和 12 月是高峰，樟樹則是 5 月和 1 月。而春夏季 3 到 8 月間，樟樹根部的總可溶性糖含量都比楓香來得高。根部澱粉變化呈現楓香高峰在 8 月和 11 月，樟樹則是 6 月和 11 月，因此 11 月的變化相同。但是全年含量變化幾乎都是楓香高於樟樹。顏 (1972) 之研究指出楓香與樟樹之根型相似，均為水平或斜出根，少垂直根，分布深度中等，但樟樹根系較稀疏、粗大，楓香則較細密；Gilman 與 Watson (1993) 指出楓香能夠耐受通氣不良的土壤；蔡和陳 (1991) 的研究則發現楓香在乾旱下傾向投資更多光合產物發展根系，反之樟樹在乾旱下根莖比則降低。以上顯示兩種樹種醣類利用模式的不同，而楓香根系澱粉含量幾乎全年高於樟樹，可能與楓香在逆境下傾向於發展根系有關。此外，樟樹也是常綠樹種，全年多次長新葉，樟樹根系澱粉含量較低，可能是樟樹傾向將醣類儲藏於地上部，以便全

年發展新葉。

綜合以上結果，楓香與樟樹醣類含量年變化都與氣候有高度關係，均會隨氣候變化產生改變，顯示能夠藉由兩種樹種的醣類含量變化來探討兩種樹種與環境間的互動。此外，楓香與樟樹在台灣氣候條件下醣類含量年變化的差異，是在根部，葉與枝則無明顯差異。其中根部澱粉含量楓香全年高於樟樹，可能是楓香傾向於將醣類儲藏於根部，樟樹則傾向儲藏於地上部，以即時提供生長新葉使用。

參 考 文 獻

- 郭志誠。1993。楓香及烏心石苗木對水分供給之反應。國立中興大學森林學系碩士論文。52pp。
- 陳凌雲、劉瓊霏。2009。升高二氧化碳濃度與水分缺乏對樟樹苗木形質生長及碳水化合物分配的影響。林業研究季刊。31(3): 43-54。
- 黃菊美、杜清澤。2017。台灣東部地區三種闊葉樹人工林的細根生產量與周轉率。中華林學季刊。50(1): 73-84。
- 劉癸君、林喻東。2011。都市林之生態價值與評估。林業研究專訊。18(4): 55-58。
- 劉業經、歐辰雄、呂福原。1994。臺灣樹木誌。南天書局。925pp。
- 蔡青園、陳清義。1991。缺水對樟樹及楓香光合作用及生理特性之影響。中華林學季刊24(2): 47-57。
- 顏正平。1972。水土保持木本植物根系分佈類型研究。中華水土保持學報。3(2): 179-204。
- 苧住昇。1987。樹木根系圖說。誠光堂新文社。516pp。
- Böhm, W. 1979. Methods of studying root systems. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 190pp.
- Boyer, F. R. 2006. Concepts in biochemistry. 3rd ed. John Wiley & Sons. Asia. 666pp.
- Cameron, S. H., and G. Borst. 1938. Starch in the avocado tree. Pro. Am. Soc. Hort. Sci. 436: 255-258.
- Chien, C., J. H. Xiao, Y. H. Tseng, Y. H. Kuo, and S. Y. Wang. 2013. Composition and antifungal activity of balsam from *Liquidambar formosana* Hance. Holzforschung. 67(3): 345-351.
- Davidson, J. L. 2000. Comparison between root and stem total nonstructural carbohydrate concentrations in three woody plant species. Master dissertation. Texas Tech University.
- Dickson, E. R. 1987. Diurnal changes in leaf chemical constituents and 14C partitioning in cottonwood. Tree Physiol. 3(2): 157-171.
- Epron, D. and E. Dreyer. 1996. Starch and soluble carbohydrates in leaves of water-stressed oak saplings. Ann. sci. for. 53(2-3): 263-268.
- Gene, W. G., and J. D. Frederick. 1978. Urban Forestry. Wiley, New York. 279pp.

- Gilman, E. F., and D. G. Watson. 1993. *Liquidambar formosana* Formosa Sweetgum. US Forest Service.
- Grant, J. A. 1983. Influence of in-vine light environment on compounds of yield of kiwifruit. Master of Science thesis, University of California at Davis.
- Herold A. 1984. Biochemistry and physiology of synthesis of starch in leaves: autotrophic and heterotrophic chloroplasts. In: Storage carbohydrates in vascular plants, Lewis D. H. (ed.). Cambridge University Press, pp. 181-204.
- Kalra, Y. (Ed.). 1998. Handbook of reference methods for plant analysis. CRC press, Boca Raton. 300pp.
- Larcher, W. 2003. Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups. Springer-Verlag, Berlin, New York. 252pp.
- Loescher, W. H., T. McCamant, and J. D. Keller. 1990. Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots. Hort. Sci. 25(3): 274-281.
- United Nations. 2014. World Urbanization Prospects 2014. 27pp.
- Nielsen, S. S. 2010. Phenol-sulfuric acid method for total carbohydrates. In: Food Analysis Laboratory Manual, Nielsen S. S. (ed.). Springer, pp. 47-53.
- Pallardy W. 2008. Physiology of Woody Plants. 3rd ed. Elsevier, Amsterdam, Boston. pp. 454.
- Ryugo K. 1988. Fruit Culture: It's Science and Art. J. Wiley and Sons, New York. 344pp.
- Wargo, P. M. 1979. Starch storage and radial growth in woody roots of sugar maple. Can. J. For. Res. 9(1): 49-56.
- Waring, R. 1987. Characteristics of Trees Predisposed to Die. Bioscience. 37(8): 569-574.
- Worley R. E. 1979. Fall defoliation date and seasonal carbohydrate concentration of pecan wood tissue. J. Am. Soc. Hort. Sci. 195-199.

Annual Variations of Carbohydrate Content Dynamics in Taiwanese Urban Trees—A Case Study of Camphor and Sweetgum Trees

Li-Xiang Zhang ¹⁾ Tung-Chi Liu ²⁾

Keywords: Carbohydrate, Formosa sweetgum, Camphor tree, Reserves, Subtropics

Summary

This study has taken two Taiwanese native species: Formosa sweetgum (*Liquidambar formosana*) and camphor tree (*Cinnamomum camphora*) for examples, using phenol-sulfuric acid method to determine the Total Soluble Sugar (TSS) and starch content of leaves, branches, and roots of the two species. Carbohydrate content dynamics of two species was compared with the factors of season changing, exploring how these two species to be detected to interact with the subtropical environment of Taiwan. The results showed that carbohydrate content dynamics of both species has higher correlation with seasonal changes. Their TSS and starch content in leaves, branches, and roots was detected to be lower from the middle of winter to spring, which means a fraction of carbohydrates offered for differentiation of leaf and flower bud during winter, preparing for the bud break in spring. The other fraction of carbohydrates turned into soluble sugars for the aboveground part of trees to adopt to coldness and drought during winter. Thus, TSS increased in leaves and branches. Besides, the carbohydrate content dynamics of leaves and branches were similar in both species, while dynamics of roots were different. This means the differences of carbohydrate utilization models between deciduous and evergreen trees might be ambiguous under subtropical climate. Furthermore, the root starch fluctuation of camphor trees was less than Formosa sweetgums, which means camphor trees might tend to store photosynthate in aboveground part in order to grow new leaves continuously throughout every season.

1) Graduate Student in Master Program, Department of Horticulture, National Chung Hsing University.

2) Associate Professor, Department of Horticulture, National Chung Hsing University. Corresponding author.