

研究報告

臺灣亞熱帶樹種的生理耐旱性

郭耀綸^{1, 2)} 李典灃¹⁾

摘要

本研究目的為藉兩項生理耐旱指標，歸類臺灣亞熱帶樹種的耐旱等級，並探討樹種耐旱性與耐陰性的關係。試驗方法為藉壓力-體積曲線，計算55種成樹葉片的膨壓喪失點水勢(π_{tlp})，代表葉部耐旱性；藉長期乾旱處理，計算47種樹苗光合作用停止時的黎明前葉部水勢(Ψ_{A0})，代表全株耐旱性。結果發現成樹葉片的 π_{tlp} 值分布在-2.29~-2.79 MPa間，而 Ψ_{A0} 值則在-3.29~-7.11 MPa範圍。在墾丁高位珊瑚礁森林隆起岩塊建立的樹種，兩項生理耐旱指標值都低於生長在非隆起岩塊的樹種。整合本研究及已發表的數據，得知124種成樹的 π_{tlp} 值分布在-2.03~-2.98 MPa間，而86種樹苗的 Ψ_{A0} 值則在-2.31~-7.93 MPa範圍，其中有84種樹苗的 Ψ_{A0} 值低於其成樹葉片的 π_{tlp} 值，顯示大多數樹種苗木失去膨壓時，葉片仍能維持氣體交換功能。此外，成樹葉片的 π_{tlp} 值與其樹苗的 Ψ_{A0} 值之間具顯著正相關。然而，樹種無論葉部耐旱性或全株耐旱性，都與樹種的耐陰性不具顯著相關，且5類耐陰等級樹種，均具寬廣的耐旱性範圍。本研究藉 Ψ_{A0} 值將86種樹種的耐旱性區分為3等級，各等級再依 π_{tlp} 值細分3級，得知耐旱等級最高者(I-a)有17種，包括樹青、黃槿、相思樹、小西氏石櫟等。耐旱等級最低者(III-c)有9種，包括樟樹、茄冬、蘭嶼肉桂等。獲知臺灣原生樹種的耐旱性，可提供育林及生態復育在樹種選擇時必要的知識。

關鍵詞：耐旱等級、氣體交換功能、耐陰性、光合作用停止時之葉部水勢、膨壓喪失點葉部水勢。
郭耀綸、李典灃。2023。臺灣亞熱帶樹種的生理耐旱性。台灣林業科學38(3):181-202。

¹⁾ 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.

²⁾ 通訊作者 Corresponding author, E-mail: ylkuo@mail.npust.edu.tw

2023年3月送審2023年5月通過。Received March 2023, Accepted May 2023.

Physiological Drought Tolerance of Subtropical Tree Species in Taiwan

Yau-Lun Kuo,^{1,2)} Tien-Yun Li¹⁾

[Summary]

The purposes of this research were to categorize the drought-tolerant classes of subtropical tree species in Taiwan using 2 physiological drought tolerance indices, and to explore the relationship between drought tolerance and shade tolerance for native Taiwan tree species. We used pressure-volume curves to calculate the leaf water potential at the turgor loss point (π_{tip}) in 55 species of mature trees to represent leaf drought tolerance. We also applied long-term drought treatments to 47 species of seedlings and measured their predawn leaf water potential when photosynthesis had ceased (Ψ_{A0}) to represent the drought tolerance of the whole plant. Results showed that π_{tip} values of mature trees ranged -2.29~-2.79 MPa, and Ψ_{A0} values of seedlings ranged -3.29~-7.11 MPa. Tree species along the ridge of the Kenting karst forest showed lower values for both indices than trees growing in non-ridge habitats. Integrating results of this research with previously published data, we found that 124 subtropical tree species in Taiwan had π_{tip} values of -2.03~-2.98 MPa and 86 species had Ψ_{A0} values of -2.31~-7.93 MPa. Among these, 84 species of seedlings had Ψ_{A0} values lower than the π_{tip} values of their mature tree form, indicating that most species can maintain gas exchange function when losing turgor pressure. It was also found that the Ψ_{A0} of seedlings and the π_{tip} of mature trees had positive and significant relationships. However, no relationships were found of leaf drought tolerance or whole-plant drought tolerance with shade tolerance. Five levels of shade-tolerant species all showed a wide range of drought tolerance. We used Ψ_{A0} to classify the 86 species into 3 drought-tolerant classes, and then used π_{tip} to further classify these into subclasses. Seventeen species, including *Planchonella obovata*, *Hibiscus tiliaceus*, *Acacia confusa*, *Lithocarpus konishii*, and others, were classified into the highest drought tolerance level (I-a). Nine species, including *Cinnamomum camphora* var. *camphora*, *Bischofia javanica*, *Cinnamomum kotoense*, and others, were classified into the lowest drought tolerance level (III-c). Knowledge of the drought tolerance of native Taiwan woody species can provide essential guidance in choosing appropriate species for silviculture and ecological restoration efforts.

Key words: drought-tolerant classes, gas exchange function, shade tolerance, water potential when photosynthesis has ceased, water potential at the turgor loss point.

Kuo YL, Li TY. 2023. Physiological Drought Tolerance of Subtropical Tree Species in Taiwan. Taiwan J For Sci 38(3):181-202.

緒言

乾旱(drought)為氣象學名詞，指一段相當長沒有降水的期間，致土壤水分耗竭並造成植物傷害(Kozłowski et al. 1991)。植物在乾旱期間能存活，並將生長抑制降至最小而能繁衍的能力，稱為耐旱性(drought tolerance or resistance) (Comita and Engelbrecht 2014)。植物遭遇乾旱缺水逆境時，葉部會脫水萎凋，維管束水分輸導受阻，令植物失去正常的生理功能(Fallon and Cavender-Bares 2018)。然而，耐旱性為遺傳性狀，不同樹種的耐旱能力及適應乾旱的方式有很大的差異(Niinemets and Valladares 2006, Volaire 2018)。沙漠地區有些短壽命的草本植物，藉生活史過程不面對乾旱的方式，可逃避(escape or avoid)生育地極度缺水的時期(Delzon 2015, Volaire 2018)。然而，全球極端氣候之乾旱事件幾乎已成常態，壽命長達數十年上百年的樹木，終究會遭遇偶發或經常性的乾旱而無法逃避(Choat et al. 2018, Polle et al. 2019)。

木本植物的耐旱機制(或策略)包括延遲脫水(dehydration postponement or desiccation delay)及忍受脫水(dehydration tolerance)兩類(Kozłowski et al. 1991, Tyree et al. 2003)。延遲脫水機制為植物具備：(1)增加水分獲取的性狀，例如深根性、葉部或莖部具備儲水組織，(2)減少水分喪失的性狀，例如較小的葉片或葉表有蠟質、乾季落葉減少葉面積、氣孔較早關閉，(3)主動聚集溶質在液泡的滲透壓調節，上述方式可令植株拖延面臨乾旱脫水的時間；忍受脫水機制則是在土壤或植株水分有效性(water availability)很低時，能支持植物存活的一系列性狀，包括較低的膨壓喪失點葉部水勢(π_{lp})、能維持莖部水分傳導及葉部氣體交換功能、生長點及分生組織能存活、木質部能抵抗栓塞(embolism)等性狀(Baltzer et al. 2008, Kurser et al. 2009, Volaire 2018)。樹種的耐旱能力是由上述兩機制共同作用而成，在乾旱程度不嚴重或持續時間短的環境，延遲脫水即為有效的耐旱機制，但忍受脫水的生理性狀，是熱帶樹種在乾旱環境

建立的主要耐旱機制(Poorter and Markesteijn 2008, Comita and Engelbrecht 2014)。樹種若遺傳上耐旱能力強，則其葉部細胞在極低的水勢下應仍能維持光合作用生理功能(McDowell et al. 2008)。此外，林木要能在長期乾旱下存活，需有下兩性狀的配合，亦即在輕度及中度乾旱時能適時關閉氣孔以控制失水，且屆嚴重乾旱時木質部可抵抗栓塞而維持部分輸水功能(Bartlett et al. 2016, Martin-StPaul et al. 2017, Choat et al. 2018, Li et al. 2018)。

過去對臺灣原生樹種耐旱性的研究，就生長棲地而言，恆春西海岸樹種及墾丁高位珊瑚礁森林礁頂樹種，在乾季最嚴重時其淨光合作用率均仍為正值，顯示這些樹種生理耐旱性高，已適應該處長達半年乾旱的氣候(Kuo et al. 2017, Kuo and Tsai 2018)。蓮華池森林52樹種，代表葉部耐旱性的 π_{lp} 值範圍在-2.03~-2.98 MPa，該性狀具有季節馴化及空間馴化，且山脊群聚樹種的葉部耐旱性，顯著高於溪谷群聚的樹種(Kuo et al. 2020)。在長期斷水處理期間，恆春海岸林及蓮華池森林共39樹種的苗木，光合作用停止時的黎明前葉部水勢 Ψ_{A0} 值分布在-2.31~-7.93 MPa間，絕大多數樹種苗木的 Ψ_{A0} 值都低於其 π_{lp} 值(Kuo et al. 2022)，表示當葉片失去膨壓而呈萎凋狀時，光合作用碳固定功能並未完全喪失。

在形態上的延遲脫水機制方面，黃荊(*Vitex negundo*) (Kuo 1994)、構樹(*Broussonetia papyrifera*)、蟲屎(*Melanolepis multiglandulosa*)、止宮樹(*Allophylus timorensis*)、恆春厚殼樹(*Ehretia resinosa*) (Kuo et al. 2017)在乾季時植株可藉掉落大部分葉片來延遲脫水；常綠樹種臺灣海桐(*Pittosporum pentandrum*)、樹青(*Planchonella obovata*)、白樹仔(*Gelonium aequoreum*)具有較深的根系可延遲脫水(Kuo et al. 2017)。相思樹(*Acacia confusa*) (Kuo 1994)、黃槿(*Hibiscus tiliaceus*) (Kuo et al. 2017)忍受脫水能力高並兼具深根性之延遲脫水機制。生長在蓮華池森林山脊，葉部耐旱性較高的樹種也兼具根深性(Kuo et al. 2020)。此外，生長在墾丁高位珊瑚礁森林谷地的皮孫木(*Pisonia umbellifera*)，乾季的黎明前葉部水勢(Ψ_{pd})與雨季並無顯著差異，暗示本樹種

可能具儲水組織或深根性(Kuo and Tsai 2018)。葉片形態方面，熱帶雨林樹種比葉重與 π_{tp} 值無相關性，但葉面積較小的樹種其葉部耐旱性較高(Maréchaux et al. 2020)。Kuo and Lee (2003)及Wu and Kuo (2011)的研究亦指出，南仁山迎風坡樹種的葉片形態，相較於背風坡樹種，為單葉面積較小但比葉重較大，可能因此致葉肉細胞較能抵抗乾燥脫水損傷。

近年來國際學界常以 π_{tp} 當做判定樹種葉部耐旱性的指標，因為傳統上認為葉片膨壓喪失時，氣孔將完全關閉，葉片失去氣體交換功能(Blackman et al. 2010, Bartlett et al. 2012)。然而，當林木遭遇缺水逆境、葉片失去膨壓時，許多樹種的氣體交換功能並未喪失(Brodribb et al. 2003, Hao et al. 2010, Bartlett et al. 2016, Farrell et al. 2017, Li et al. 2019)，尤其是生長在較乾燥生育地的樹種，其氣孔關閉或光合作用停止時的葉部水勢會遠低於其 π_{tp} 值(Farrell et al. 2017)。生長在恆春西海岸及蓮華池森林的39種樹苗中，只有皮孫木及蓮葉桐(*Hernandia nymphiifolia*)的 π_{tp} 值稍低於其 Ψ_{A0} 值，其餘37樹種當葉片失去膨壓時，葉片仍能持續進行光合作用碳固定活動(Kuo et al. 2022)。氣孔關閉雖可減少各別植株的蒸散失水，但土壤可用的水資源並不會因此而不再減少，因為另有其他植株在利用該處水分，競爭的結果可能對氣孔不會敏感的關閉，但耐旱性高的樹種有利(Ni and Pallardy 1991, Anderegg et al. 2018)。

耐旱性及耐陰性(shade tolerance)，兩者都是樹種的重要生態生理學性狀，瞭解不同樹種此兩性狀的表現及差異，在森林生態學及育林學等方面都有重要價值。然而，耐旱性及耐陰性此兩性狀是否相關？耐旱的樹種是否較不耐陰？不耐旱的樹種是否較耐陰？北半球溫帶林的陽性樹種具寬廣的耐旱性範圍，只有較耐陰的樹種其耐旱性才較低(Niinemets and Valladares 2006)。另有研究發現熱帶雨林演替早期的樹種，其葉部耐旱性低於演替後期者，亦即耐陰樹種較耐旱(Maréchaux et al. 2016)。然而，許多研究顯示樹種的耐旱性與其演替位階不相關(Zhu et al. 2013, Sobrado 2015, Powell et al. 2017)，或樹種的耐旱性與耐陰性多不

具顯著相關(Engelbrecht et al. 2007, Markesteijn and Poorter 2009, Zhu et al. 2018, Maréchaux et al. 2020, Xiong and Flexas 2022)。過去已建立臺灣原生樹種440種的耐陰等級資料庫(Kuo et al. 2021)，但量化耐旱等級的樹種只有39種(Kuo et al. 2022)。因此，需要測定更多臺灣原生樹種的水分生理參數，瞭解樹種的生理耐旱能力，藉此可探討臺灣眾多原生樹種之耐旱性與耐陰性的關係。

本研究目的為量化臺灣地區55種成樹葉片的膨壓喪失點水勢 π_{tp} 值(代表葉部耐旱性)，以及上述樹種中47種苗木在長期不澆水狀況下，光合作用停止時的黎明前葉部水勢 Ψ_{A0} 值(代表全株耐旱性)，並藉此兩生理耐旱指標歸類各樹種的耐旱等級，增加臺灣地區樹種生理耐旱性的基礎資料。此外，整合本研究新測定，以及過去已建立之樹種的 π_{tp} 與 Ψ_{A0} 值，探討下列3項問題：(1)臺灣亞熱帶樹種，代表葉部耐旱性的 π_{tp} 值，與代表全株耐旱性的 Ψ_{A0} 值，兩者差異程度如何？此兩生理耐旱指標是否具顯著相關？(2)臺灣亞熱帶樹種的生理耐旱性與其耐陰性，此兩性狀整體上是否具顯著相關？此外，Niinemets and Valladares (2006)指出「溫帶森林較耐陰的樹種其耐旱性較低，但陽性樹種具寬廣的耐旱性範圍」；先前的研究已將臺灣亞熱帶樹種的耐陰性區分為5等級(Kuo et al. 2021)，本研究第3個問題為：臺灣亞熱帶各類耐陰等級樹種之耐旱性範圍，是集中在少數耐旱等級或是分布在寬廣的耐旱性範圍？

材料與方法

葉部耐旱性供試樹種

屏科大森林系苗圃樹木園自2000年起，陸續已栽植300種以上的臺灣原生樹種，本研究於此處選取34樹種(Table 1)供葉部耐旱性測定。另於墾丁高位珊瑚礁森林選取21樹種(Table 2)供葉部耐旱性測定，包括生長在隆起岩塊生育地的黃心柿(*Diospyros maritima*)、恆春山枇杷(*Eriobotrya deflexa* f. *koshunensis*)、枯里珍(*Antidesma pentandrum* var. *barbatum*)、山柚(*Champereia manillana*)、紅柴(*Aglaia formosana*)、鐵色

(*Drypetes littoralis*)、樹青、月橘(*Murraya exotica*)等8樹種，以及生長在礁岩間谷地或隆起台地的土楠(*Cryptocarya concinna*)、大葉山欖(*Palaquium formosanum*)、柿葉茶茱萸(*Gonocaryum calleryanum*)、火筒樹(*Leea guineensis*)、茄苳(*Bischofia javanica*)、白榕(*Ficus benjamina*)等13樹種，生長在谷地的黃心柿也有採樣，可供與同種生長在隆起岩塊生育地的植株做比較。

全株耐旱性供試樹種

本研究藉長期斷水處理評定苗木全株耐旱性的樹種有47種(Tables 1, 2)。苗木來源包括來自林業試驗所恆春研究中心的穗花棋盤腳(*Barringtonia racemosa*)、刺杜密(*Bridelia balansae*)、土樟(*Cinnamomum reticulatum*)與氏虎皮楠(*Daphniphyllum glaucescens* subsp. *oldhamii*)、恆春哥納香(*Goniothalamus amuyon*)、葛塔德木(*Guettarda speciosa*)、山刈葉(*Melicope semecarpifolia*)、小芽新木薑子(*Neolitsea parvigemma*)、臺灣梭羅樹(*Reevesia formosana*)、高士佛赤楠(*Syzygium kuskusense*)、珊瑚樹(*Viburnum odoratissimum*)、茄苳、恆春山枇杷等13種；青剛櫟(*Quercus glauca* var. *glauca*)、思茅櫟(*Q. glandulifera* var. *brevipetiolata*)來自蓮華池研究中心；圓果青剛櫟(*Quercus globosa*)、狹葉櫟(*Q. stenophylloides*)、銳葉高山櫟(*Q. tatakaensis*)、三斗石櫟(*Lithocarpus hancei*)來自中興大學惠蔭林場；臺灣山茶(*Camellia formosensis*)、印度苦槠(*Castanopsis indica*)、金新木薑子(*Neolitsea sericea* var. *aurata*)、桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)來自六龜研究中心；牛樟(*Cinnamomum kanehirae*)、楓香(*Liquidambar formosana*)、苦楝(*Melia azedarach*)、烏心石(*Michelia compressa* var. *formosana*)、蘭嶼烏心石(*M. compressa* var. *lanyuensis*)等5種樹苗購自私人種苗園，其餘23種為自行採種育苗或挖掘野生苗培育。長期乾旱試驗開始時苗木高度較高者(80~120 cm)，包括蘭嶼肉桂(*Cinnamomum kotoense*)、血桐(*Macaranga tanarius*)、蟲屎、思茅櫟、狹葉櫟、印度栲、桃金娘、苦楝、恆春山枇杷等9種，苗木高度較

低者(20~39 cm)包括黃心柿、軟毛柿(*Diospyros eriantha*)、交力坪鐵色(*Drypetes karapinensis*)、無患子(*Sapindus mukorossii*)、牛樟、小芽新木薑子、銳葉高山櫟、蘭嶼烏心石、珊瑚樹等9種，其餘17樹種植株高度在40~79 cm。

葉部耐旱性試驗方法

本研究供葉部耐旱性試驗的樹種，大多於2020年1~3月臺灣南部的乾季期間採取成樹葉片進行測定。然而，大葉桃花心木(*Swietenia macrophylla*)、苦楝、思茅櫟、葛塔德木在2020年初有落葉物候，因此延至同年5月新生葉片成長後才採樣。於屏東大樹木園的34樹種各選取位置分散的3株樹木，植株高度多在3~7 m，但圓果青剛櫟、桃金娘、石苓舅(*Glycosmis citrifolia*)、臺灣山茶栽種期間較短，植株高度< 2 m。另一方面，在墾丁高位珊瑚礁森林供測定的21樹種(黃心柿兼有隆起岩塊及谷地兩處植株)，也各選取3株成樹，植株高度均> 2 m。供試樹種分批於不同日期取樣。各樣木都剪取樹冠上層或外側，光照較高處的一小段枝葉，帶回實驗室後枝條底部浸水過夜。隔日清晨同一樣木選取3片已飽水(水勢 ≤ 0.1 MPa)的葉片，以自由失水法(Sobrado 2015)持續測定葉片鮮重及葉部水勢十數回，直到該葉片有兩回水勢數值低於-3.0 MPa。以兩種型號的植物水勢計(Model 3005, Soilmoisture Equipment, Goleta, CA, USA)及(Model 1505D, PMS Instrument, Albany, OR, USA)測定葉部水勢。藉由各樣本葉片在不同失水階段的相對含水率及葉部水勢數據，繪製壓力-體積曲線(P-V curve)，由曲線的迴歸式計算各樣本葉片的飽水滲透壓(π_{0i})及膨壓喪失點水勢(π_{1pi})。試驗過程及參數計算方式詳如Kuo et al. (2020, 2022)所述。每個樹種由9筆 π_{0i} 或 π_{1pi} 中選取負值較大(more negative)，且變異係數(CV)在5%以下的5筆數值，平均後即為該樹種的 π_{0i} 或 π_{1pi} 數值，以 π_{1pi} 值當作該樹種葉部生理耐旱性指標值。

全株耐旱性試驗方法

本研究在屏東科技大學森林系苗圃，對供試

樹苗進行長期斷水處理。各樹種苗木移植在上、下口徑18 cm，高度45 cm，盛土體積約11 l的圓筒形容器，底下放置直徑22 cm的盛水盤，介質為添加有機堆肥的砂質壤土，每盆一株樹苗。各樹種供試苗木數量為8~12株，但交力坪鐵色苗木數量較少，僅有6株。移植後定期將容器傾倒檢查該植株根系，若根系已達盆底，則移入屋頂為透明浪板的擋雨設施內(Kuo et al. 2022)，充分澆水後即不再供水。由於同一樹種各苗木根系生長至容器底部所需時間各異，因此同種不同植株開始斷水處理的時間並不一致。供試47種樹苗於2017年12月至2020年2月分批進行斷水處理。各樹種苗木先選取3株已充分澆水者，測定飽水狀態時的淨光合作用率(P_n)及氣孔傳導率(g_s)，使用之儀器為攜帶式光合作用系統(LI-6400XT, LI-COR, Lincoln, NE, USA)。樹苗於斷水處理期間持續測定黎明前葉部水勢(Ψ_{pd})及氣體交換(P_n 及 g_s)，直到 P_n 降為負值才結束該植株的斷水處理，重新供水後觀察植株是否能由嚴重缺水逆境中恢復生長，計算同一樹種苗木的平均存活率及平均斷水處理週數。本研究各樹種的苗木於長期斷水處理過程，詳細的葉部水勢及生理活動測定步驟如Kuo et al. (2022)的報導。

長期斷水處理之目的在獲知各樹種苗木 P_n 降至0之時的 Ψ_{pd} 數值(以 Ψ_{A0} 表示)。分析方法是以單株為基準，計算同一樹種各單株在飽水條件時，以及乾旱處理開始後各測定日各葉片的 P_{ni} 及 Ψ_{pdi} 配對數據，繪製 P_{ni} - Ψ_{pdi} 分布圖並求其迴歸式，計算 P_n (y軸)為0之時的 Ψ_{pd} (x軸)數值，此即為植株i的 Ψ_{A0i} 值。將同一樹種6~12個單株的 Ψ_{A0i} 數值排序，選取負值較大的5筆數值平均，得該樹種的 Ψ_{A0} 值，即為各樹種苗木全株耐旱性指標值，負值越大者要在更低的水勢其光合作用才會停止，表示該樹種苗木全株生理耐旱性較高。此外，也計算同一樹種苗木在飽水狀態時的 $P_{n,max}$ 數值(以數值最大5筆之平均值表示)，再將長期乾旱試驗過程同一樹種各單株所有的 P_{ni} 數值與該 $P_{n,max}$ 值相比，獲得各自的相對百分率($P_{ni\%}$)，再繪製 $P_{ni\%}$ - Ψ_{pdi} 之分布圖，獲得其迴歸式後，可計算同一樹種苗木 $P_{ni\%}$ 降至不同百分率時的 Ψ_{pd} 數值。本研究計算各樹種苗

木遭嚴重缺水逆境，氣體交換功能將近喪失， P_n 只維持飽水狀態時10%的 Ψ_{pd} 數值(Li et al. 2019)，以 $\Psi_{A10\%}$ 表示。因為是合併同一樹種所有植株的數據繪製 $P_{ni\%}$ - Ψ_{pd} 分布圖，所以各樹種只有一個 $\Psi_{A10\%}$ 數值。

整合性資料

合併已經發表(Kuo et al. 2020, 2022)及本研究的資料，共有124種成樹葉片 π_{tip} 數據、118種成樹葉片 π_0 數據，以及86種樹苗 Ψ_{A0} 數據的整合性資料(Appendix)。於上述資料也記載各樹種的光合潛力(A_{max})數值，其中僅西施花(*Rhododendron leptosanctum*)及外來種木麻黃(*Casuarina equisetifolia*)未曾測過 A_{max} 值，而外來樹種大葉桃花心木的 A_{max} 值尚未發表，其餘樹種的數據已在Kuo et al. (2021)報導。整合性資料也列出111樹種的比葉重(LMA)數值，資料多為未發表數據，其中大多數樹種是在野外原生育地取樣，只有24種是在屏科大樹木園取樣。取樣時各樹種自兩株成樹樹冠外側光照較高之處剪取枝條，共選取10個新近成熟健康的樣本葉片，以葉面積儀(LI-3000A, LI-COR)掃描單葉面積後烘乾秤重，將各葉片之乾重除以葉面積得其比葉重($mg\ cm^{-2}$)，同種10個樣本數據平均，得該樹種之比葉重數值。整合性資料樹種的排列順序是以物種數較多的樟科(Lauraceae)及殼斗科(Fagaceae)優先，之後依各科別英文字母順序排列。

結果

葉部耐旱性

在屏科大樹木園採取成樹葉片測定葉部耐旱性的34樹種，其 π_{tip} 值分布在-2.29~-2.79 MPa間，其中恆春哥納香、無患子的 π_{tip} 值分別為-2.79、-2.77 MPa，葉部耐旱性最高；楓香、交力坪鐵色、石苓舅等11樹種的葉部耐旱性也很高， π_{tip} 值都在-2.60~-2.69 MPa間； π_{tip} 值在-2.40~-2.59 MPa者高達19種，而白匏子(*Mallotus paniculatus* var. *paniculatus*)及蟲屎的 π_{tip} 值都 \geq -2.30 MPa，葉部耐旱性最低(Table 1)。在墾丁高位珊瑚礁森林的隆

Table 1. Leaf water potential at the turgor loss point (π_{tp}), at full-turgor (π_0), when photosynthesis has ceased (Ψ_{A0}), leaf water potential at 10% net photosynthetic rate ($\Psi_{A10\%}$) compared to the water-saturated conditions, mean duration of drought treatment (Du), and mean survival rate (Sv) after regaining water for the 34 tested species on the campus of National Pingtung University of Science and Technology

Species	π_{tp}	π_0	Ψ_{A0}	$\Psi_{A10\%}$	Du	Sv
	(MPa)				(wk)	(%)
<i>Quercus tatakaensis</i> (銳葉高山櫟)	-2.63	-1.74	-6.32	-4.74	15	44
<i>Fraxinus griffithii</i> (白雞油)	-2.55	-1.61	-6.31	-3.49	13	50
<i>Drypetes karapinensis</i> (交力坪鐵色)	-2.68	-2.12	-6.15	-5.13	15	83
<i>Sapindus mukorossii</i> (無患子)	-2.77	-2.14	-6.14	-3.65	10	100
<i>Swietenia macrophylla</i> (大葉桃花心木)	-2.66	-2.16	-6.11	-4.19	14	83
<i>Goniothalamus amuyon</i> (恆春哥納香)	-2.79	-2.08	-6.10	-4.44	14	100
<i>Quercus globosa</i> (圓果青剛櫟)	-2.64	-1.85	-6.09	-3.62	9	0
<i>Rhodomyrtus tomentosa</i> (桃金娘)	-2.52	-1.88	-6.07	-3.74	9	80
<i>Cinnamomum reticulatum</i> (土樟)	-2.61	-2.02	-6.06	-3.82	14	67
<i>Glycosmis citrifolia</i> (石荳舅)	-2.67	-2.02	-5.80	-4.69	11	44
<i>Melia azedarach</i> (苦楝)	-2.64	-1.98	-5.61	-3.51	5	100
<i>Neolitsea sericea</i> var. <i>aurata</i> (金新木薑子)	-2.62	-1.8	-5.39	-3.85	5	80
<i>Lithocarpus hancei</i> (三斗石櫟)	-2.54	-1.72	-5.37	-3.29	9	50
<i>Quercus glauca</i> var. <i>glauca</i> (青剛櫟)	-2.57	-1.71	-5.30	-3.08	11	83
<i>Daphniphyllum glaucescens</i> subsp. <i>oldhamii</i> (奧氏虎皮楠)	-2.55	-1.76	-5.26	-3.31	8	0
<i>Quercus glandulifera</i> var. <i>brevipetiolata</i> (思茅櫟)	-2.59	-1.89	-4.98	-3.39	5	92
<i>Michelia compressa</i> var. <i>formosana</i> (烏心石)	-2.60	-1.90	-4.97	-3.40	7	25
<i>Viburnum odoratissimum</i> (珊瑚樹)	-2.59	-1.84	-4.94	-3.22	13	44
<i>Camellia formosensis</i> (臺灣山茶)	-2.49	-1.71	-4.91	-3.61	9	20
<i>Melicope semecarpifolia</i> (山刈葉)	-2.41	-1.88	-4.84	-3.79	7	50
<i>Guettarda speciosa</i> (葛塔德木)	-2.42	-1.99	-4.72	-3.64	6	86
<i>Michelia compressa</i> var. <i>lanyuensis</i> (蘭嶼烏心石)	-2.55	-1.89	-4.70	-3.20	11	75
<i>Syzygium kusukusense</i> (高士佛赤楠)	-2.66	-2.08	-4.68	-3.32	12	80
<i>Liquidambar formosana</i> (楓香)	-2.69	-1.98	-4.56	-3.20	6	64
<i>Bridelia balansae</i> (刺杜密)	-2.48	-1.60	-4.52	-2.80	7	33
<i>Garcinia subelliptica</i> (菲島福木)	-2.53	-1.56	-4.30	-3.08	8	100
<i>Barringtonia racemosa</i> (穗花棋盤腳)	-2.46	-1.38	-4.29	-3.22	8	33
<i>Quercus stenophylloides</i> (狹葉櫟)	-2.52	-1.65	-4.25	-2.98	9	75
<i>Castanopsis indica</i> (印度苦槠)	-2.42	-1.75	-4.12	-2.86	5	100
<i>Cinnamomum camphora</i> var. <i>camphora</i> (樟樹)	-2.49	-1.91	-3.90	-3.00	15	92
<i>Mallotus paniculatus</i> var. <i>paniculatus</i> (白苞子)	-2.29	-1.80	-3.67	-2.37	5	100
<i>Cinnamomum kotoense</i> (蘭嶼肉桂)	-2.41	-1.59	-3.51	-2.06	6	64
<i>Cinnamomum kanehirae</i> (牛樟)	-2.52	-1.95	-3.45	-2.56	15	20
<i>Melanolepis multiglandulosa</i> (蟲屎)	-2.30	-1.57	-3.41	-2.84	5	90

起岩塊生育地，測定 π_{ip} 值的8樹種之葉部耐旱性都很高，其中黃心柿、山柚、紅柴、鐵色的 π_{ip} 值都 ≤ -2.70 MPa，而恆春山枇杷、枯里珍、樹青、月橘的 π_{ip} 值在 $-2.60 \sim -2.69$ MPa間(Table 2)。然而，在非隆起岩塊的生育地(谷地或隆起台地)，採樣測定 π_{ip} 值的14樹種中僅土楠、臺灣梭羅樹成樹葉片的 π_{ip} 值 < -2.60 MPa，有10樹種之 π_{ip} 值在 $-2.40 \sim$

2.59 MPa間，而茄冬、白榕的 π_{ip} 值則 > -2.40 MPa (Table 2)。整體而言，隆起岩塊生育地8種成樹的葉部耐旱性，顯著高於非隆起岩塊的14樹種(π_{ip} , -2.69 ± 0.004 vs. -2.51 ± 0.01 MPa, $p < 0.001$)。

全株耐旱性

在屏科大樹木園採取成樹葉片測定葉部耐旱

Table 2. Leaf water potential at the turgor loss point (π_{ip}), at full-turgor (π_0), when photosynthesis has ceased (Ψ_{A0}), leaf water potential at 10% net photosynthetic rate ($\Psi_{A10\%}$) compared to the water-saturated conditions, mean duration of drought treatment (Du), and mean survival rate (Sv) after regaining water for the 21 tested species in the Kenting karst forest. Underlined Ψ_{A0} values were reported by Kuo et al. (2022)

Habitats and species	π_{ip}	π_0	Ψ_{A0}	$\Psi_{A10\%}$	Du	Sv
	(MPa)				(wk)	(%)
Exposed limestone-rock habitat						
<i>Diospyros maritima</i> (黃心柿)	-2.77	-2.22	-6.35	-4.22	11	100
<i>Eriobotrya deflexa</i> f. <i>koshunensis</i> (恆春山枇杷)	-2.68	-	-7.11	-4.29	9	100
<i>Antidesma pentandrum</i> var. <i>barbatum</i> (枯里珍)	-2.60	-2.04	-6.25	-4.39	5	75
<i>Champereia manillana</i> (山柚)	-2.78	-2.41				
<i>Aglaia formosana</i> (紅柴)	-2.74	-	<u>-6.97</u>			
<i>Drypetes littoralis</i> (鐵色)	-2.70	-	<u>-7.75</u>			
<i>Planchonella obovata</i> (樹青)	-2.65	-	<u>-7.93</u>			
<i>Murraya exotica</i> (月橘)	-2.63	-	<u>-7.05</u>			
Hill and valley habitats						
<i>Cryptocarya concinna</i> (土楠)	-2.62	-2.05	-4.33	-2.76	14	100
<i>Reevesia formosana</i> (臺灣梭羅樹)	-2.61	-2.15	-5.59	-3.76	6	91
<i>Palaquium formosanum</i> (大葉山欖)	-2.59	-2.21	-6.72	-4.39	13	100
<i>Neolitsea parvigemma</i> (小芽新木薑子)	-2.59	-1.91	-6.04	-4.68	7	64
<i>Beilschmiedia erythrophloia</i> (瓊楠)	-2.51	-	-5.90	-4.26	16	82
<i>Leea guineensis</i> (火筒樹)	-2.46	-	-3.29	-2.13	16	75
<i>Diospyros eriantha</i> (軟毛柿)	-2.45	-1.83	-5.77	-4.12	6	55
<i>Gonocaryum calleryanum</i> (柿葉茶葉萹)	-2.44	-2.12	-4.06	-2.57	15	60
<i>Macaranga tanarius</i> (血桐)	-2.43	-	-3.29	-2.02	5	100
<i>Bischofia javanica</i> (茄苳)	-2.39	-1.72	-3.81	-2.34	7	17
<i>Diospyros maritima</i> (黃心柿)	-2.57	-				
<i>Machilus japonica</i> var. <i>kusanoi</i> (大葉楠)	-2.55	-	<u>-4.60</u>			
<i>Ficus microcarpa</i> var. <i>microcarpa</i> (榕樹)	-2.55	-				
<i>Ficus benjamina</i> (白榕)	-2.33	-				

性的34樹種，其樹苗經歷長期斷水處理，各種樹苗光合作用停止時之黎明前葉部水勢(Ψ_{A0})差異很大， Ψ_{A0} 值分布在-3.41~-6.32 MPa間(Table 1)。供試樹苗之 Ψ_{A0} 值 < -5.50 MPa者有11樹種，以銳葉高山櫟、白雞油(*Fraxinus griffithii*)、交力坪鐵色、無患子的全株耐旱性較高； Ψ_{A0} 值在-4.00~-5.50 MPa間有18種，而樟樹(*Cinnamomum camphora* var. *camphora*)、牛樟、蘭嶼肉桂、白匏子、蟲屎等5種樹苗的 Ψ_{A0} 值則在-3.41~-3.90 MPa間(Table 1)，全株耐旱性較低。

生長在墾丁高位珊瑚礁森林隆起岩塊生育地的樹種，只有黃心柿、恆春山枇杷、枯里珍的苗木於本研究測得其 Ψ_{A0} 值，平均為 -6.57 ± 0.22 MPa；若加上先前已測過 Ψ_{A0} 值的紅柴、鐵色、樹青、月橘共7種樹苗，則其 Ψ_{A0} 值分布在-6.25~-7.93 MPa間(Table 2)。本研究測得10種生長在非隆起岩塊生育地樹苗的 Ψ_{A0} 值，以大葉山欖、小芽新木薑子的全株耐旱性較高；若加上先前已測過 Ψ_{A0} 值的大葉楠(*Machilus japonica* var. *kusanoi*)共11種樹苗，則其 Ψ_{A0} 值分布在-3.29~-6.72 MPa間(Table 2)。整體而言，生長在隆起岩塊7種樹苗的全株耐旱性，顯著高於生長在非隆起岩塊之11種樹苗($\Psi_{A0} -7.06 \pm 0.63$ vs. 4.85 ± 1.20 MPa, $p=0.001$)。此外，同一樹種苗木的 Ψ_{A0} 值與成樹葉

片的 π_{tlp} 值，兩生理耐旱性指標具顯著正相關($r^2 = 0.48, p < 0.001$) (Fig. 1A)。

在長期斷水處理期間，47樹種苗木屆光合作用停止所需處理週數，其平均值分布在5~16週，其中以5~8週者較多(45%)，但也有14種(30%)平均斷水週數超過3個月植株的淨光合作用率才會降至0 (Table 1, 2)。各株樹苗光合作用停止後重新供水，經過一個月後發現不同樹種植株恢復生長的比例差異很大，47種樹苗中有11種的存活率達100%，存活率在50~99%者有25種，另10種的存活率低於50% (Table 1, 2)。先驅樹種苦楝、白匏子、蟲屎、血桐苗木在斷水處理後平均僅5週其光合作用即停止，但重新供水後植株存活率可達90~100%；然而，陽性樹種茄苳斷水處理後平均7週光合作用即停止，但再供水後植株難以從嚴重缺水逆境中恢復，存活率低至17%。樟樹及牛樟的全株耐旱性都不高，此兩樹種苗木平均斷水處理週數都是15週，但重新供水後樟樹存活率可達92%而牛樟僅20% (Table 1)，兩樹種由缺水逆境中恢復的表現差異很大。此外，本研究供試驗樹種在斷水期間，光合作用停止之平均週數，以及重獲供水後植株的存活率，都與樹種的 Ψ_{A0} 值及 π_{tlp} 值不具顯著相關($p > 0.05$) (圖未顯示)。

淨光合作用率降至飽水條件時10%的葉部水勢

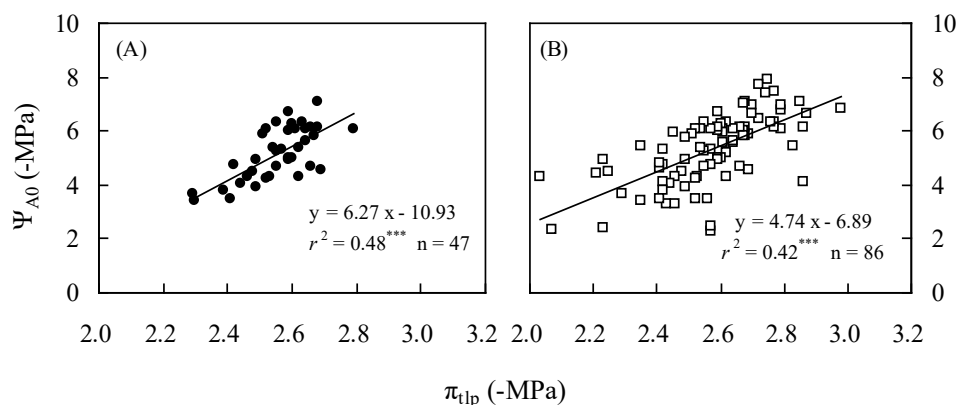


Fig. 1. Relationship between predawn leaf water potential when photosynthesis has ceased (Ψ_{A0}) of seedlings and the leaf water potential at the turgor loss point (π_{tlp}) of adult trees for the 47 tested species of the present study (A), and for the present and previous studies combined (B). *** $p < 0.001$.

於長期乾旱歷程，隨著供試植株黎明前葉部水勢(Ψ_{pd})的降低，其相對光合作用率($P_{n\%}$)也均降低，且當 Ψ_{pd} 下降至約-2.0 MPa時， $P_{n\%}$ 即表現出明顯的降低(Fig. 2)。藉由 $P_{n\%} - \Psi_{pd}$ 迴歸式計算 $P_{n\%}$ 降至10%的葉部水勢($\Psi_{A10\%}$)，發現47種試驗樹苗中有43種樹苗的 $\Psi_{A10\%}$ 值低於其成樹葉片的 π_{tp} 值，只有蘭嶼肉桂、火筒樹、血桐、茄冬等4種樹苗的 $\Psi_{A10\%}$ 值會高於其成樹葉片的 π_{tp} 值，但上述樹種的 Ψ_{A0} 值卻都仍低於各自樹種的 π_{tp} 值(Tables 1, 2)。

整合本研究與先前研究的樹種生理耐旱性

由整合性資料，發現124種樹種成樹葉片的 π_{tp} 值分布在-2.03~-2.98 MPa間(Appendix)，其中 π_{tp} 值 < -2.80 MPa，葉部耐旱性最高的樹種包括蓮華池森林的大丁黃(*Euonymus laxifloru*)、南投石櫟(*Lithocarpus nantoensis*)、臺灣紅豆樹(*Ormosia formosana*)，以及恆春海岸林的紅柴、黃槿、構樹、銀葉樹(*Heritiera littoralis*)、白水木(*Broussonetia papyrifera*)等共8種， π_{tp} 值分布在-2.70~-2.79及-2.60~-2.69 MPa者分別有18及26

種，分布在-2.50~-2.59及-2.40~-2.49 MPa者分別有32及22種(Fig. 3A)。另一方面，整合性資料中有86種樹苗的 Ψ_{A0} 值，其分布範圍在-2.31~-7.93 MPa間(Appendix)。全株耐旱性最高， Ψ_{A0} 值分布在-7.00~-7.99 MPa的樹種包括樹青、鐵色、相思樹、小西氏石櫟(*Lithocarpus konishii*)、恆春山枇杷、月橘等6種； Ψ_{A0} 值分布在-6.00~-6.99 MPa範圍者多達27種，分布在-5.00~-5.99及-4.00~-4.99 MPa間的樹種分別有17及23種， Ψ_{A0} 值 > -4.00 MPa者只有13種(Fig. 3B)。藉此整合性資料，發現上述86種樹苗的 Ψ_{A0} 值與其成樹葉片的 π_{tp} 值，此兩生理指標具極顯著正相關($r^2 = 0.42, p < 0.001$) (Fig. 1B)。此外，由此整合性資料發現供試115種成樹葉片的 π_{tp} 值與 π_0 值間，亦具極顯著正相關($r^2 = 0.39, p < 0.001$) (Fig. 4)。另一方面，整合性資料中樹種的比葉重與樹苗的 Ψ_{A0} 值也具極顯著相關($r^2 = 0.30, p < 0.001, n = 81$)，比葉重較大者其全株耐旱性也較高(Fig. 5)，但成樹葉片的 π_{tp} 值與比葉重並不具相關性($r^2 = 0.02, p > 0.05, n = 111$) (圖未顯示)。

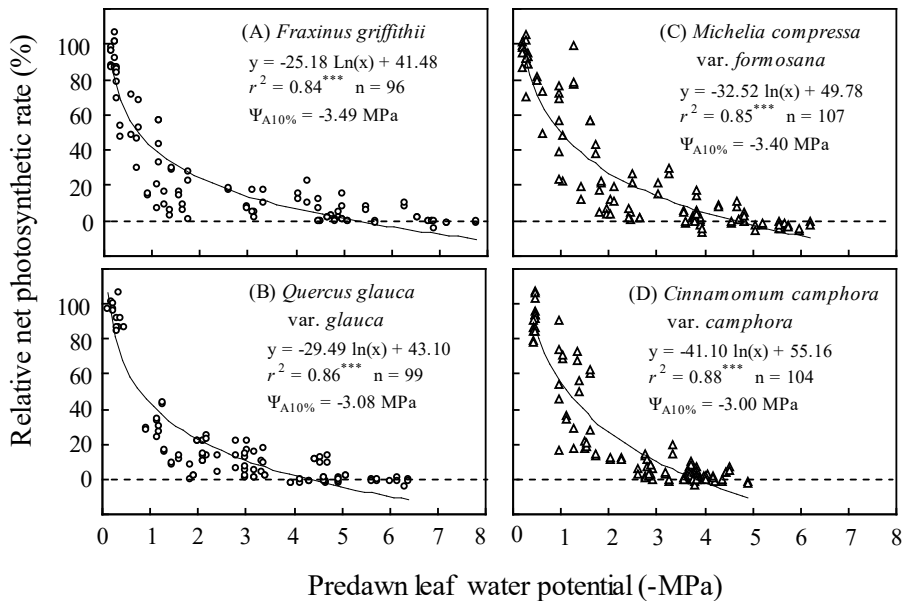


Fig. 2. Relative net photosynthetic rates as a function of the predawn leaf water potential for 4 representative species. $\Psi_{A10\%}$ denotes the predawn leaf water potential at 10% net photosynthetic rate compared to water saturated conditions. $*** p < 0.001$.

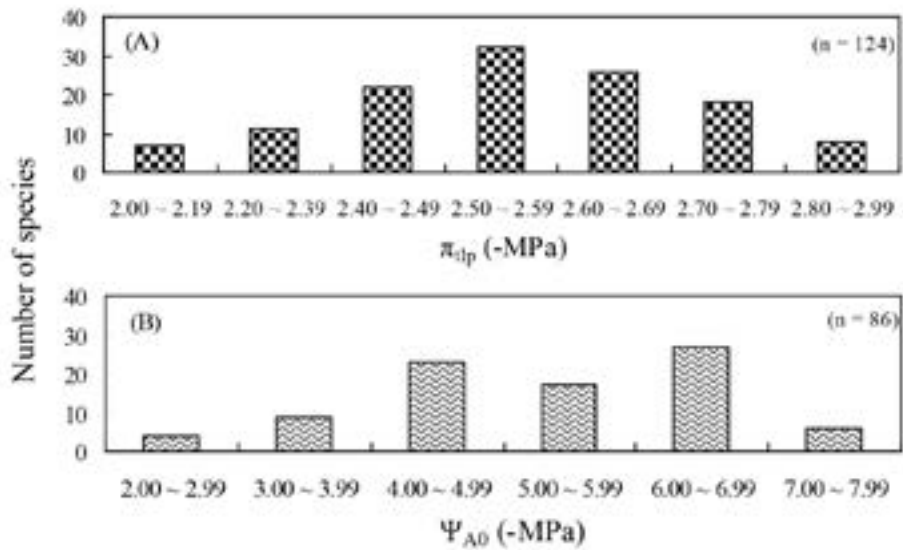


Fig. 3. Number of species with leaf water potential at the turgor loss point (π_{tlp}) of adult trees (A), and the predawn leaf water potential when photosynthesis has ceased (Ψ_{A0}) of seedlings (B).

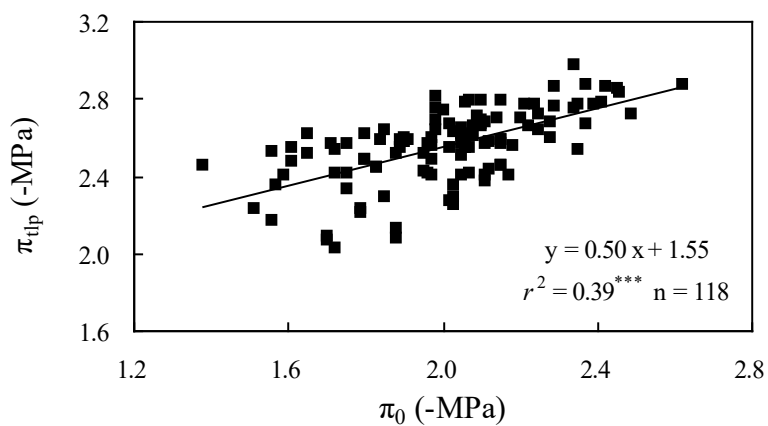


Fig. 4. Relationship between leaf water potential at the turgor loss point (π_{tlp}) and the osmotic potential at saturation (π_0) for 118 tested tree species. $*** p < 0.001$.

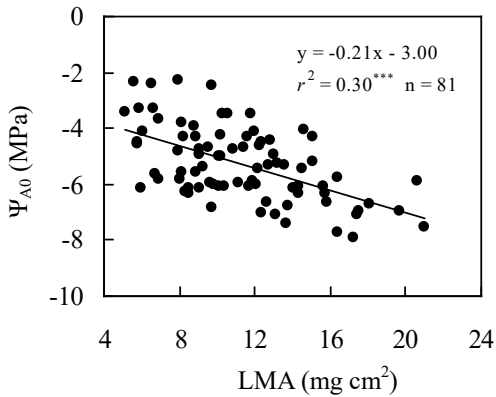


Fig. 5. Relationship between predawn leaf water potential when photosynthesis has ceased (Ψ_{A0}) of seedlings and the leaf mass per area (LMA) for 81 tested species. *** $p < 0.001$.

討論

林木遭遇缺水逆境，當葉片失去膨壓而呈凋萎狀時，許多樹種的氣體交換功能並未喪失 (Bartlett et al. 2016, Farrell et al. 2017, Li et al. 2019, Kuo et al. 2022)。本研究新測定的47種成樹葉片的 π_{ip} 值都 > -3.00 MPa ($-2.29 \sim -2.79$ MPa)，而苗木光合作用停止(或氣孔關閉)的黎明前葉部水勢 (Ψ_{A0}) 都 < -3.00 MPa ($-3.29 \sim -7.11$ MPa) (Tables 1, 2)，顯示各種樹苗在葉片失去膨壓後，其氣體交換功能並未喪失。蘭嶼肉桂、火筒樹、血桐、茄冬淨光合作用率降至10%的葉部水勢 ($\Psi_{A10\%}$) 雖高於各自樹種的 π_{ip} 值，但各自樹種的 Ψ_{A0} 值卻都仍低於 π_{ip} 值 (Table 1, 2)。整合性資料 (Appendix) 中有86種苗木的 Ψ_{A0} 值，其中大多數樹種 (84種, 98%) 苗木葉片的 Ψ_{A0} 值低於成樹葉片的 π_{ip} 值，僅皮孫木及蓮葉桐的 Ψ_{A0} 值不如此。若同一樹種苗木葉片與成樹葉片的 π_{ip} 值近似，則上述結果可推論臺灣亞熱帶樹種苗木，當葉片水勢降低致光合作用率大幅降低 (Fig. 2)，但葉片失去膨壓時大多數樹種之氣體交換活動並未完全停止。此現象顯示代表葉部耐旱能力的 π_{ip} 值，會低估樹種全株的耐旱能力。若

樹種具深根性、乾季時會落葉、或具儲水組織等延遲脫水機制，則藉 π_{ip} 值預測樹種的生理耐旱性可能會產生誤導 (Scoffoni et al. 2011, Farrell et al. 2017)。

同一樹種生長在不同土壤水分有效性之生育地的植株，其耐旱性會有馴化 (acclimation) 或可塑性 (plasticity) 表現 (Kuo et al. 2018, 2020)。本研究於墾丁高位珊瑚礁森林的隆起岩塊生育地，測得紅柴、樹青、鐵色、月橘成樹葉片的 π_{ip} 值分別為 $-2.74, -2.65, -2.70, -2.63$ MPa (Table 2)，而相同樹種在生長在恆春海岸林的植株，其 π_{ip} 值分別為 $-2.85, -2.75, -2.72, -2.67$ MPa (Kuo et al. 2022)，鐵色、月橘兩處植株的 π_{ip} 值都接近，但紅柴、樹青卻都以海岸林植株的葉部耐旱性顯著較高 ($P < 0.01$)。墾丁高位珊瑚礁隆起岩塊生育地的水分有效性低於相鄰的谷地 (Kuo and Tsai 2018)，而生長在礁岩的黃心柿植株，其葉部耐旱性會顯著高於同種生長在谷地的植株 ($\pi_{ip} -2.77$ vs. -2.57 MPa, $p < 0.001$) (Table 2)。此外，大葉楠生長在墾丁高位珊瑚礁森林谷地的植株 ($\pi_{ip} -2.56$ MPa)，其葉部耐旱性也顯著高於 ($p < 0.01$) 同種生長蓮華池森林下坡溪邊的植株 ($\pi_{ip} -2.41$ MPa, Kuo et al. 2020)。

過去研究曾經將恆春海岸林及蓮華池森林，39種供試樹種的全株耐旱性區分為3等級 (Kuo et al. 2022)， $\Psi_{A0} \leq -6.00$ MPa 的樹種歸於耐旱等級 I (最耐旱)， Ψ_{A0} 介於 $-5.99 \sim -3.00$ MPa 者歸在等級 II (中等耐旱)， $\Psi_{A0} > -3.00$ MPa 者為等級 III (不耐旱)。考量生長在海濱或山脊的樹種在生態上應具較高的耐旱能力，而臭娘子、水黃皮、繖楊、大頭茶之 Ψ_{A0} 值都在 $-5.50 \sim -5.99$ MPa 之間，因此本研究將耐旱等級 I 樹種之 Ψ_{A0} 值由 ≤ -6.00 MPa 調整為 ≤ -5.50 MPa，耐旱等級 II 樹種的 Ψ_{A0} 值則介於 $-5.49 \sim -4.00$ MPa， $\Psi_{A0} > -4.00$ MPa 者則屬於耐旱等級 III。進一步將3類耐旱等級樹種，依據其葉部耐旱性 π_{ip} 值，再各細分為3級 (a: $\pi_{ip} \leq -2.70$, b: $-2.69 \sim -2.50$, c: > -2.50 MPa)，如此合併3類 Ψ_{A0} 值 (I, II, III) 與3類 π_{ip} 值 (a, b, c)，可形成9類生理耐旱性分級組合。整合性資料有 Ψ_{A0} 值的86樹種中 (Appendix)，生理耐旱等級歸類為 I-a (最耐旱) 者有17種，包括恆春海岸林及墾丁地區的樹青、鐵

色、紅柴、黃槿、毛柿、黃心柿、止宮樹、相思樹、木麻黃、無患子、臺灣海桐、瓊崖海棠、恆春哥納香，以及蓮華池森林的大丁黃、小西氏石櫟、臺灣紅豆樹、桃實百日青等；歸類為I-b的樹種多達24種，包括苦楝、月橘、大頭茶、白雞油、大葉山欖等；歸類為I-c者只有軟毛柿、短尾葉石櫟。合計上述I-a, I-b, I-c計有43樹種(50%)。另外，歸類為II-a者只有銀葉樹、構樹；歸類為II-b的樹種包括木荷、楓香、烏心石、青剛櫟等共14種；歸類為II-c的樹種也有14種，包括江某、大葉楠、土肉桂、臺灣山茶等，合計上述II-a, II-b, II-c計有30樹種(35%)。供試樹種無III-a者，而歸類為III-b的樹種有牛樟、海欖果、皮孫木、蓮葉桐等4種。生理耐旱程度最低，歸類為III-c者，包括樟樹、茄冬、血桐、蟲屎、火筒樹、水冬瓜(*Saurauia tristyla*)、水同木(*Ficus fistulosa*)、白匏子、蘭嶼肉桂等9種，合計上述III-b及III-c計有13樹種(15%)。樟科及殼斗科各有17樹種已測定葉部耐旱性，其 π_{tip} 平均值分別為 -2.47 ± 0.02 、 -2.61 ± 0.01 MPa，樟科樹種的葉部耐旱性顯著低於殼斗科($p = 0.001$)。此外，樟科有12樹種，殼斗科有10樹種已測得 Ψ_{A_0} 值，其平均值分別為 -4.90 ± 0.99 、 -5.58 ± 0.99 MPa，但此兩科別的全株耐旱性並不具顯著差異($p = 0.065$)。

樹種的耐旱性是由複雜的形態及生理性狀所構成，藉延遲脫水或忍受脫水機制，在乾早期間維持生存(Kurser et al. 2009, Comita and Engelbrecht 2014, Polle et al. 2019)。耐陰性則是林木幼齡植株，在低光環境維持生命及持續生長的能力(Niinemets and Valladares 2006)。沿著環境梯度，水分及光的有效性常呈負相關，隨著降雨量或地形的改變，當水分有效性增加時，初級生產量提高，植群變得更鬱閉，致光資源有效性降低；在此光資源與水資源組合的生態條件下，樹種的分布即受其生理上的耐陰性或耐旱性影響，因此在生態上可產生極大的棲地分化(Markesteijn and Poorter 2009)。對土壤水分有效性的生育地分化(niche differentiation)，會直接決定熱帶樹種的分布；然而，熱帶樹種耐旱性與耐陰性並不相關，因此熱帶樹種分布與耐旱性的關係，並

不是間接受樹種耐陰性所影響(Engelbrecht et al. 2007)。乾旱缺水及林下光資源低，此兩環境逆境都會降低林木的生物量及光合作用率；在森林下層低光環境，雖然可減輕缺水逆境對幼齡植株生長不利的影響，但缺水及低光對植株生物量分配，以及葉部形態的影響，為各自獨立運作的因子(Wang and Wang 2023)。

由本研究整合性資料(Appendix)，發現供試樹種苗木的全株耐旱性指標值(Ψ_{A_0}) (Fig. 6A, $n = 84$)，或成樹的葉部耐旱性指標值(π_{tip}) (Fig. 6B, $n = 112$)，都與其耐陰性指標值(A_{max})不具顯著相關($p > 0.05$)，顯示生理上較耐旱的樹種並不會較耐陰，或較不耐陰。整合性資料中除了未曾測定 A_{max} 值的木麻黃，以及因為是裸子植物而未判斷

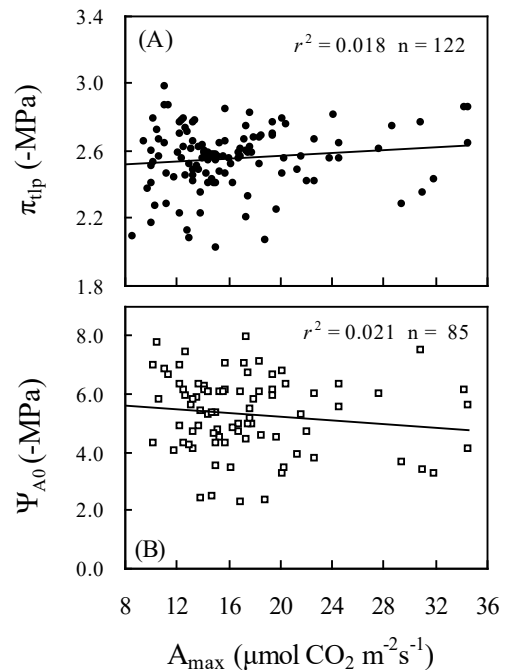


Fig. 6. Relationships between leaf water potential at the turgor loss point (π_{tip}) of adult trees (A), predawn leaf water potential when photosynthesis has ceased (Ψ_{A_0}) of seedlings (B) and the maximum photosynthetic rate (A_{max}) for the tested species. $p > 0.05$ for both relationships.

其耐陰等級的桃實百日青(*Podocarpus nakaii*)之外，其餘84樹種的耐陰等級分屬I (極不耐陰)、II、III、VI、V (極耐陰)五級者，分別有8, 7, 37, 22, 10種，且各類耐陰等級樹種的耐旱等級分布樣式，均呈廣泛分布狀(Fig. 7)，例如耐陰等級I的8樹種，其耐旱等級分散在I-a, I-b, II-a, III-c等4類別；耐陰等級III及VI的樹種，其耐旱等級則都分別廣泛散布在7個類別(Fig. 7)，顯示供試各耐陰等級樹種的生理耐旱性，並無集中在某耐旱等級的現象。

臺灣原生樹種中，耐陰等級屬I、II兩級(通稱陽性樹種)，且測過全株耐旱性者共有15種(Appendix)，其中耐旱性歸為最耐旱的第I級者包括相思樹、黃槿、苦楝、繖楊、土沉香、臭娘子、白雞油等7種，為「不耐陰但極耐旱」；構樹、青剛櫟、葛塔德木等3種之耐旱性屬第II級，為「不耐陰但中等耐旱」；血桐、蟲屎、白匏仔、樟樹、茄冬等5種之耐旱性則屬最不耐旱的第III級，為「既不耐陰又不耐旱」。上述現象支持Niinemets and Valladares (2006)提出的「陽性樹

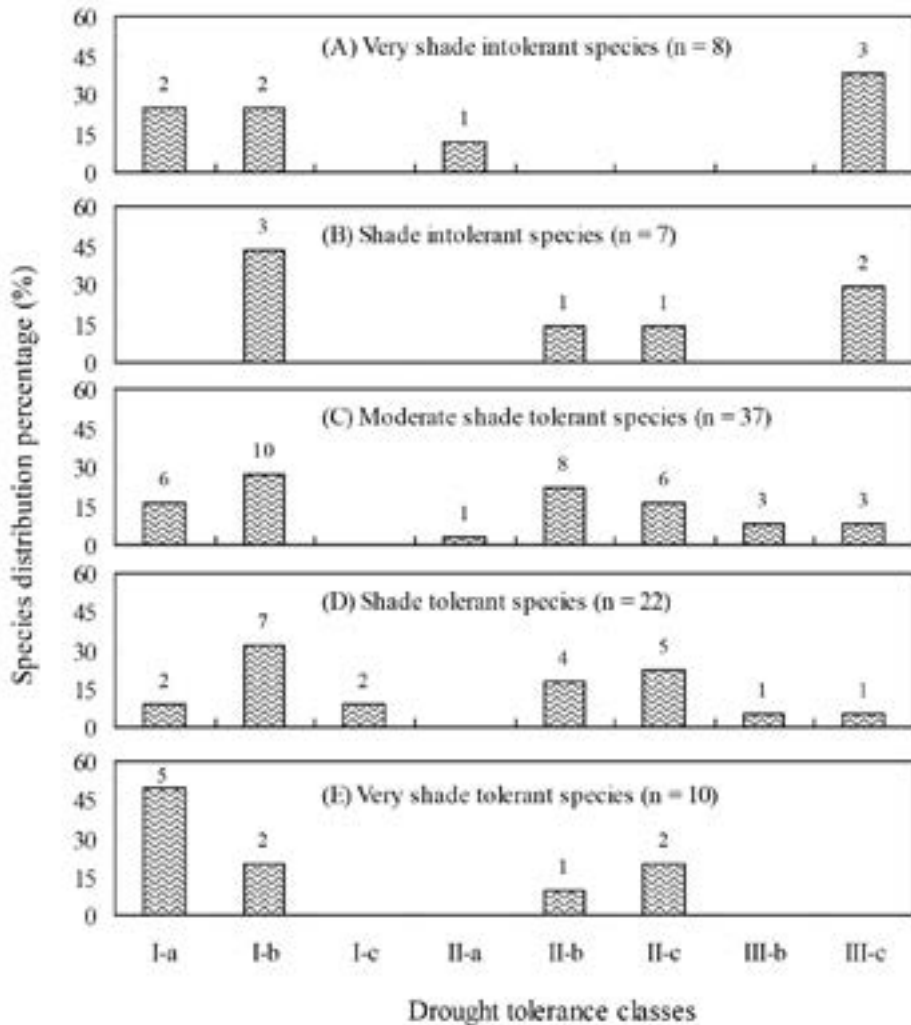


Fig. 7. Distribution percentages of drought tolerance classes for tree species with different shade-tolerance levels. Numbers listed on the histogram are the number of species.

種具寬廣的耐旱性範圍」的論點，且與經驗上認為「陽性樹種通常生長在強光高溫的空曠地，應較耐旱」的概念並不完全一致。另一方面，生態上多在鬱閉低光林下更新的耐陰樹種，因生育地微氣候較為陰暗潮濕，經驗上認為不易遭缺水逆境，樹苗耐旱能力應該不高。然而，本研究發現有18樹種苗木「既耐陰又耐旱」，包括小西氏石櫟、臺灣紅豆樹、大丁黃、鐵色、毛柿、黃心柿等(Appendix)。相對的，耐陰性高但極不耐旱的樹種，只有土楠、水冬瓜、皮孫木等3種。「長在高光易缺水環境，但不耐旱」，以及「長在陰濕林下環境，但耐旱」，上述現象似乎在「生態存在」與「生理耐旱」兩方面產生矛盾。上述矛盾在現實生育地發生，可能的解釋有二方面：(1)生理耐旱性低的陽性樹種，藉由延遲脫水機制的深根性、落葉性、儲水組織、氣孔提早關閉、滲透壓調節等單一或多項性狀組合，可應付輕度及中度缺水逆境。在高雄多那林道崩場地，觀察到植株高度不及10 cm，但已在空曠處建立的血桐及白孢子陽性樹苗，其根系深度可達30~100 cm (Chen et al. 2014)，顯示具深根性似可補償該兩種樹苗生理耐旱性低的不足，而當植株成長後水平擴張伸展的根系也有助於增加水資源獲取。此外，蟲屎為落葉樹種，乾季期間可藉落葉習性減少會失水的葉面積，拖延遭遇嚴重缺水的時間。(2)在有季節性乾旱的生育地，乾季期間因上層林木或相鄰植株對土壤水分的競爭損耗(Anderegg et al. 2018)，土壤水分有效性會明顯降低(Chung 2020)，耐陰樹種的苗木若不具較高的生理耐旱性，在嚴重缺水時可能會被淘汰。此外，在山區上坡或稜脊之生育地，土壤水分有效性通常較下坡低(Daws et al. 2002)，而高位珊瑚礁礁岩生育地在乾季期間缺水逆境亦嚴重，耐陰樹苗需具備較高的生理耐旱能力，才能在上述生育地建立(Kuo and Tsai 2018, Kuo et al. 2020)。

比葉重為植物重要功能性狀(functional traits)之一，與樹種的葉壽命呈正相關，與光合潛力(耐陰性)呈負相關(Reich et al. 2003)，但比葉重並不是決定熱帶樹種葉部耐旱性的重要因子(Bartlett et al. 2012, Maréchaux et al. 2020)。本研究整合性

資料(Appendix)中，111樹種的比葉重與其葉部耐旱性指標值(π_{ip})並不具顯著相關，但81樹種的比葉重與樹苗的全株耐旱性指標值(Ψ_{A0})具顯著相關(Fig. 5)，比葉重較大者全株耐旱性較高，但此兩性狀的相關性並不是很高($r^2 = 0.30$)。若區分三類耐旱等級樹種再分析此兩性狀的關係，發現耐旱等級最高的樹種(等級I)，其比葉重與 Ψ_{A0} 值仍具顯著相關($r^2 = 0.33, p < 0.001, n = 39$)，但是中等耐旱(等級II)及不耐旱(等級III)的樹種，比葉重與其 Ψ_{A0} 值都不具顯著相關($p > 0.05$, 數據未顯示)。上述分析顯示，整體而言，比葉重此單一葉部性狀並不適宜當做區別樹種生理耐旱性的指標。

結論

本研究新增加臺灣亞熱帶55樹種之成樹葉片的 π_{ip} 值，以及47種樹苗的 Ψ_{A0} 值，再整合過去已發表的數據，合計已建立124樹種的葉部耐旱性，以及86樹種的全株耐旱性基礎資料。臺灣亞熱帶樹種 π_{ip} 值與 Ψ_{A0} 值具顯著正相關，但大多數樹種之 Ψ_{A0} 值較 π_{ip} 值低1.0~3.0 MPa，顯示當葉片喪失膨壓時，其氣體交換功能並未完全喪失。樹苗的全株耐旱性與比葉重具顯著相關，但成樹葉部耐旱性與比葉重並不具顯著相關。依據 Ψ_{A0} 及 π_{ip} 此兩生理耐旱指標，上述86樹種可歸類在不同的耐旱等級。耐旱等級分屬耐旱(I)、中等耐旱(II)、不耐旱(III)三等級者分別有43、30、13樹種。研究也證實臺灣亞熱帶樹種，無論葉部耐旱性或全株耐旱性，都與樹種的耐陰性不具顯著相關，且各類耐陰等級樹種都有寬廣的耐旱等級分布。

謝誌

農業部林業試驗所恆春、蓮華池、六龜研究中心，以及中興大學實驗林管理處提供許多樹苗材料，謹此致謝。學生余尚鈺、許展維、江嘉祥、許子淳、林倉億、彭秉軒、林羿廷協助生理測定工作，獲得重要數據。初稿承蒙王相華、張勵婉兩位博士提供修改意見，特別感謝。王淑敏小姐協助繪製稿件圖表，也一併致謝。

引用文獻

- Anderegg WRL, Woft A, Arango-Velez A, Choat B, Chmura DJ, Jansen S, et al. 2018.** Woody plants optimize stomatal behaviour relative to hydraulic risk. *Ecol Lett* 21:968-77.
- Baltzer JL, Davies SJ, Bunyavejchewin S, Noor NSM. 2008.** The role of desiccation in determining tree species distribution along the Malay-Thai Peninsula. *Funct Ecol* 22:221-31.
- Bartlett MK, Klein T, Jansen S, Choat B, Sack L. 2016.** The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. *PNAS* doi/10.1073/pnas.1604088113.
- Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L. 2012.** The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecol Lett* 15:393-405.
- Blackman CJ, Brodrribb TJ, Jordan GJ. 2010.** Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytol* 188:1113-23.
- Brodrribb TJ, Holbrook NM, Edwards E, Gutierrez M. 2003.** Relationships between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant Cell Environ* 26:443-50.
- Chen YS, Chou FS, Lin WC. 2014.** Following the way of reforestation by land lord - Talking about restoration of collapsing land. *For Res Newsltt* 21(5):21-4.
- Choat B, Brodrribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE. 2018.** Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558:531-9.
- Chung AC. 2020.** Regeneration dynamics, growth and physiological activities in seedlings of shade-tolerant species at landslide sites of Duona, Kaohsiung [MSc thesis]. Pingtung, Taiwan: National Pingtung Univ. of Science and Technology. 84 p. [in Chinese with English summary].
- Comita LS, Engelbrecht BMJ. 2014.** Drought as a driver of tropical tree species regeneration dynamics and distribution pattern. In: Coomes DA, Burslom DFRP, Simonson WD, editors. *Forest and global change*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. p 261-308.
- Daws MI, Mullins CE, Burslem DFRP, Paton SR, Dalling JW. 2002.** Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama. *Plant Soil* 238:79-90.
- Delzon S. 2015.** New insight into leaf drought tolerance. *Funct Ecol* 29:1247-9.
- Engelbrecht BM, Comita LS, Condit R, Kursar TA, Tyree MT, Turner BL, et al. 2007.** Drought sensitivity shapes species distribution pattern in tropical forests. *Nature* 447:80-2.
- Fallon B, Cavender-Bares J. 2018.** Leaf-level trade-offs between drought avoidance and desiccation recovery drive elevation stratification in arid oaks. *Ecosphere* 9(3):e02149.
- Farrell C, Szota C, Arndt SK. 2017.** Does the turgor loss point characterize drought response in dryland plants? *Plant Cell Environ* 40:1500-11.
- Hao GY, Sack L, Wang AY, Cao KF, Goldstein G. 2010.** Differentiation of leaf water flux and drought tolerance traits in hemiepiphytic and nonhemiepiphytic *Ficus* tree species. *Funct Ecol* 24:731-40.
- Kozłowski TT, Kramer PJ, Pallardy SG. 1991.** The physiological ecology of woody plants. San Diego, CA: Academic Press. 657 p.
- Kuo YL. 1994.** Physiological and morphological adaptation to drought environment of two coexisting species, *Acacia confusa* and *Vitex negundo*. *Q J Chin For* 27(2):37-54. [in

Chinese with English summary].

Kuo YL, Chang LW, Lin YY, Yu SY. 2020. Relationships of tree species associations with the topography, water availability, and species drought tolerance in the Lienhuachih Forest of central Taiwan. *Taiwan J For Sci* 35:123-42. [in Chinese with English summary].

Kuo YL, Jiang JX, Xu ZW, Yu SY. 2022. Comparing the drought tolerance abilities of tree species in the Hengchun Coastal Forest and Lienhuachih Forest with two physiological indices. *Taiwan J For Sci* 37:275-94.

Kuo YL, Lee YP. 2003. Comparing dehydration tolerance and leaf mass per area between tree species inhabiting windward and leeward sites of Nanjenshan Forest in southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 18(4):183-92. [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(3):189-220. [in Chinese with English summary].

Kuo YL, Tsai KC. 2018. Physiological drought tolerance of tree species inhabiting the ridge of the Kenting Karst Forest. *Taiwan J For Sci* 33(3):213-30.

Kuo YL, Yang YP, Peng SH. 2017. Variations in the predawn leaf water potential and photosynthetic rate during the dry season and drought-tolerance mechanisms of coastal tree species. *Taiwan J For Sci* 32(2):131-44.

Kursar TA, Engelbrecht BMJ, Burke A, Tyree MT, Omari BE, Giraldo JP. 2009. Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Funct Ecol* 23(1):93-102.

Li X, Blackman CJ, Chort B, Duursma RA, Rymer PD, Medlyn BE, et al. 2018. Three hydraulic traits are coordinated and strongly linked to climate-of-origin across a rainfall gradient. *Plant Cell Environ*

41(3):646-60.

Li X, Blackman CJ, Peters JMR, Chort B, Rymer PD, Medlyn BE, et al. 2019. More than iso/anisohydry: Hydroscares integrate plant water use and drought tolerance traits in 10 eucalypt species from contrasting climates. *Funct Ecol* 33(6):1035-49.

Maréchaux I, Bartlett MK, Gaucher P, Sack L, Chave J. 2016. Causes of variation in leaf-level drought tolerance within an Amazonian forest. *J Plant Hydraul* 3:e-004.

Maréchaux I, Saint-André L, Bartlett MK, Sack L, Chave J. 2020. Leaf drought tolerance cannot be inferred from classic leaf traits in a tropical rainforest. *J Ecol* 108:1030-45.

McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol* 178:719-39.

Ni BR, Pallardy SG. 1991. Response of gas exchange to water stress in seedlings of woody angiosperms. *Tree Physiol* 8(1):1-9.

Niinements Ü, Valladares F. 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere tree and shrubs. *Ecol Monogr* 76:521-47.

Polle A, Chen SL, Eckert C, Harfouche A. 2019. Engineering drought resistance in forest trees. *Front Plant Sci* 9:1875. doi:10.3389/fpls.2018.01875

Poorter L, Markesteijn L. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40:321-31.

Powell TL, Wheeler JK, de Oliveira AA, da Costa AC, Saleska SR, Meir P, et al. 2017. Differences in xylem and leaf hydraulic traits explain differences in drought tolerance among mature Amazon rainforest trees. *Glob Change Biol* 23:4280-93.

Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters

MB. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int J Plant Sci* 164:S143-64.

Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L. 2011. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiol* 156:832-43.

Sobrado MA. 2015. Leaf tissue water relations are associated with drought-induced leaf shedding in tropical montane habitats. *Amer J Plant Sci* 6:2128-35.

Tyree MT, Engelbrecht BMJ, Vargas G, Kursar TA. 2003. Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiol* 132:1439-47.

Voltaire F. 2018. A unified framework of plant adaptive strategies to drought: crossing scales and disciplines. *Glob Change Biol* 24:2929-38.

Wang ZG, Wang CK. 2023. Individual and

interactive responses of woody plants' biomass and leaf traits to drought and shade. *Global Ecol Biogeogr* 32:35-48.

Wu HL, Kuo YL. 2011. Tolerant abilities of leaves to mechanical damage and dehydration injury by wind between windward and leeward tree species. *Crop Environ Bioinform* 8:129-38. [in Chinese with English summary].

Xiong DL, Flexas J. 2022. Safety-efficiency tradeoffs? Correlations of photosynthesis, leaf hydraulics, and dehydration tolerance across species. *Oecologia* 200:51-64.

Zhu SD, Song JJ, Li RH, Ye Q. 2013. Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests. *Plant Cell Environ* 36:879-91.

Zhu SD, Chen YJ, Ye Q, He PC, Liu H, Li RH, et al. 2018. Leaf turgor loss point is correlated with drought tolerance and leaf carbon economics trait. *Tree Physiol* 38:658-63.

Appendix. Photosynthetic capacity (A_{max} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and drought tolerant traits of 124 woody species of Taiwan. π_0 , π_{up} , Ψ_{A0} : osmotic potential at full turgor, the leaf water potential at turgor loss point, and the predawn leaf water potential when photosynthesis has ceased. LMA, leaf mass per area. DTC, drought-tolerance classes, I tolerant, II moderate tolerant, III intolerant. Ref, references of drought tolerant traits. R1, Kuo et al. 2020; R2, Kuo et al. 2022; R3, the current study

Family and species	A_{max}	π_0	π_{up}	Ψ_{A0}	LMA	DTC	Ref
		(MPa)			(mg cm^{-2})		
Lauraceae 樟科							
<i>Beilschmiedia erythrophloia</i> (瓊楠)	13.5	-	-2.51	-5.90	11.9	I-b	R3
<i>Cinnamomum camphora</i> var. <i>camphora</i> (樟樹)	21.4	-1.97	-2.49	-3.90	8.8	III-c	R3
<i>Cinnamomum kanehirae</i> (牛樟)	16.2	-1.95	-2.52	-3.45	10.6	III-b	R3
<i>Cinnamomum kotoense</i> (蘭嶼肉桂)	15.1	-1.59	-2.41	-3.51	13.2	III-c	R3
<i>Cinnamomum osmophloeum</i> (土肉桂)	14.7	-1.96	-2.42	-5.33	13.6	II-c	R1, 2
<i>Cinnamomum reticulatum</i> (土樟)	16.9	-2.06	-2.61	-6.06	14.3	I-b	R3
<i>Cinnamomum subavenium</i> (香桂)	14.3	-2.15	-2.46		13.1		R1
<i>Cryptocarya chinensis</i> (厚殼桂)	9.8	-2.11	-2.37		11.3		R1
<i>Cryptocarya concinna</i> (土楠)	12.5	-2.05	-2.62	-4.33	11.6	II-b	R3
<i>Litsea acuminata</i> (長葉木薑子)	11.2	-2.15	-2.46		11.0		R1
<i>Machilus japonica</i> var. <i>kusanoi</i> (大葉楠)	14.9	-2.05	-2.41	-4.60	12.3	II-c	R1, 2
<i>Machilus thunbergii</i> (紅楠)	14.5	-2.35	-2.54	-6.07	15.6	I-b	R1, 2

Family and species	A_{\max}	π_0	π_{up}	Ψ_{A0}	LMA	DTC	Ref
		(MPa)			(mg cm^{-1})		
<i>Machilus zuihoensis</i> var. <i>zuihoensis</i> (香楠)	19.7	-2.03	-2.25	-4.49	12.4	II-c	R1, 2
<i>Neolitsea aciculata</i> var. <i>variabilima</i> (變葉新木薑子)	10.6	-2.11	-2.57		9.4		R1
<i>Neolitsea konishii</i> (五掌楠)	13.0	-1.88	-2.08		9.9		R1
<i>Neolitsea parvigemma</i> (小芽新木薑子)	14.5	-	-2.59	-6.04	12.1	I-b	R3
<i>Neolitsea sericea</i> var. <i>aurata</i> (金新木薑子)	17.7	-1.80	-2.62	-5.17	15.1	II-b	R3
Fagaceae (殼斗科)							
<i>Castanopsis cuspidata</i> var. <i>carlesii</i> (長尾尖葉櫟)	14.1	-1.91	-2.59	-6.14	14.0	I-b	R1, 2
<i>Castanopsis fargesii</i> (火燒柯)	15.1	-2.12	-2.58		13.4		R1
<i>Castanopsis indica</i> (印度苦櫟)	13.3	-1.75	-2.42	-4.12	12.0	II-c	R3
<i>Castanopsis kawakamii</i> (大葉苦櫟)	14.9	-1.90	-2.58				R1
<i>Castanopsis uraiana</i> (烏來柯)	12.9	-2.09	-2.71		13.2		R1
<i>Lithocarpus amygdalifolius</i> (杏葉石櫟)	13.4	-2.06	-2.78		15.6		R1
<i>Lithocarpus hancei</i> (三斗石櫟)	15.1	-1.72	-2.54	-5.37	9.3	II-b	R3
<i>Lithocarpus harlandii</i> (短尾葉石櫟)	13.3	-1.80	-2.49	-5.78	17.3	I-c	R1, 2
<i>Lithocarpus konishii</i> (小西氏石櫟)	12.7	-2.00	-2.74	-7.41	13.7	I-a	R1, 2
<i>Lithocarpus nantoensis</i> (南投石櫟)	11.1	-2.37	-2.87		13.7		R1
<i>Lithocarpus synbalanos</i> (菱果石櫟)	16.0	-2.06	-2.55				R1
<i>Quercus glandulifera</i> var. <i>brevipetiolata</i> (思茅櫟)	17.8	-1.89	-2.59	-4.98	10.1	II-b	R3
<i>Quercus glauca</i> var. <i>glauca</i> (青剛櫟)	21.7	-1.71	-2.57	-5.30	12.7	II-b	R3
<i>Quercus globosa</i> (圓果青剛櫟)	15.3	-1.85	-2.64	-6.09	10.1	I-b	R3
<i>Quercus pachyloma</i> (捲斗櫟)	17.4	-2.28	-2.60		15.5		R1
<i>Quercus stenophylloides</i> (狹葉櫟)	13.0	-1.65	-2.52	-4.25	10.2	II-b	R3
<i>Quercus tatakaensis</i> (銳葉高山櫟)	13.7	-1.65	-2.62	-6.32		I-b	R3
Actinidiaceae (獼猴桃科)							
<i>Saurauia tristyla</i> var. <i>oldhamii</i> (水冬瓜)	13.8	-1.51	-2.23	-2.40	6.5	III-c	R1, 2
Adoxaceae (五福木科)							
<i>Viburnum odoratissimum</i> (珊瑚樹)	16.8	-1.84	-2.59	-4.94	13.0	II-b	R3
Altingiaceae (葶樹科)							
<i>Liquidambar formosana</i> (楓香)	18.6	-1.98	-2.69	-4.56	5.8	II-b	R3
Annonaceae (番荔枝科)							
<i>Goniothalamus amuyon</i> (恆春哥納香)	12.6	-2.15	-2.79	-6.10	10.4	I-a	R3
Apocynaceae (夾竹桃科)							
<i>Cerbera manghas</i> (海檬果)	20.3	-1.97	-2.56	-3.46	11.8	III-b	R2
Aquifoliaceae (冬青科)							
<i>Ilex ficoidea</i> (臺灣糊櫟)	10.1	-2.05	-2.51		10.8		R1
<i>Ilex goshiensis</i> (圓葉冬青)	10.1	-1.97	-2.60		14.9		R1
Araliaceae (五加科)							
<i>Schefflera octophylla</i> (江菜)	17.4	-1.79	-2.21	-4.43	12.8	II-c	R1, 2
Calophyllaceae (胡桐科)							
<i>Calophyllum inophyllum</i> (瓊崖海棠)	20.4	-2.29	-2.76	-6.30	15.7	I-a	R2
Cardiopteridaceae (心翼果科)							

Family and species	A_{\max}	π_0	π_{up}	Ψ_{A0}	LMA (mg cm^{-1})	DTC	Ref
		(MPa)					
<i>Gonocaryum calleryanum</i> (柿葉茶茱萸)	11.8	-2.12	-2.44	-4.02	14.6	II-c	R3
Casuarinaceae (木麻黃科)							
<i>Casuarina equisetifolia</i> (木麻黃)	-	-2.25	-2.72	-6.45		I-a	R2
Celastraceae (衛矛科)							
<i>Euonymus laxiflorus</i> (大丁黃)	11.1	-2.34	-2.98	-6.83	9.7	I-a	R1, 2
Clusiaceae (藤黃科)							
<i>Garcinia subelliptica</i> (菲島福木)	10.2	-1.56	-2.53	-4.30	15.1	II-b	R3
Daphniphyllaceae (虎皮楠科)							
<i>Daphniphyllum glaucescens</i> subsp. <i>Oldhamii</i> (奧氏虎皮楠)	14.5	-2.02	-2.55	-5.26	13.2	II-b	R3
Ebenaceae (柿樹科)							
<i>Diospyros blancoi</i> (毛柿)	12.3	-2.14	-2.70	-6.96	19.7	I-a	R2
<i>Diospyros eriantha</i> (軟毛柿)	12.7	-1.83	-2.45	-5.92	11.1	I-c	R3
<i>Diospyros maritima</i> (黃心柿)	12.2	-2.21	-2.77	-6.35	14.3	I-a	R3
<i>Diospyros morrisiana</i> (山紅柿)	14.4	-2.17	-2.41		8.6		R1
Elaeocarpaceae (杜英科)							
<i>Elaeocarpus japonicus</i> (薯豆)	14.0	-2.18	-2.56		10.9		R1
<i>Elaeocarpus sylvestris</i> (杜英)	15.6	-2.15	-2.57	-6.09	11.7	I-b	R1, 2
Ericaceae (杜鵑花科)							
<i>Rhododendron leptosanctum</i> (西施花)	-	-1.87	-2.58				
Euphorbiaceae (大戟科)							
<i>Excoecaria agallocha</i> (土沉香)	22.6	-2.37	-2.67	-6.02	9.8	I-b	R2
<i>Macaranga tanarius</i> (血桐)	31.9	-	-2.43	-3.29	6.6	III-c	R3
<i>Mallotus paniculatus</i> var. <i>paniculatus</i> (白苞子)	29.4	-1.85	-2.29	-3.67	6.9	III-c	R3
<i>Melanolepis multiglandulosa</i> (蟲屎)	31.0	-1.57	-2.35	-3.41	5.1	III-c	R3
Fabaceae (豆科)							
<i>Acacia confusa</i> (相思樹)	30.9	-2.39	-2.77	-7.50	21.0	I-a	R2
<i>Millettia pinnata</i> (水黃皮)	18.0	-2.28	-2.68	-5.80	6.9	I-b	R2
<i>Ormosia formosana</i> (臺灣紅豆樹)	11.4	-2.62	-2.87	-6.62	15.8	I-a	R1, R2
Goodeniaceae (草海桐科)							
<i>Scaevola taccada</i> (草海桐)	24.1	-1.98	-2.81		10.3		R2
Hamamelidaceae (金縷梅科)							
<i>Distyliopsis dunnii</i> (尖葉水絲梨)	12.4	-2.07	-2.55		21.4		R1
<i>Eustigma oblongifolium</i> (秀柱花)	14.0	-2.03	-2.63		11.9		R1
Heliotropiaceae (天芥菜科)							
<i>Heliotropium foertherianum</i> (白水木)	28.7	-1.98	-2.75		11.1		R2
Hernandiaceae (蓮葉桐科)							
<i>Hernandia nymphifolia</i> (蓮葉桐)	16.9	-1.75	-2.57	-2.31	7.9	III-b	R2
Juglandaceae (胡桃科)							
<i>Engelhardia roxburghiana</i> (黃杞)	14.7	-1.90	-2.58		8.3		R1
Lamiaceae (唇形科)							
<i>Premna serratifolia</i> (臭娘子)	27.7	-2.08	-2.61	-5.98	9.6	I-b	R2

Family and species	A_{\max}	π			LMA (mg cm^{-1})	DTC	Ref
		π_0	π_{up}	Ψ_{A0}			
Lecythydaceae (玉蕊科)							
<i>Barringtonia racemosa</i> (穗花棋盤腳)	15.8	-1.38	-2.46	-4.29	8.2	II-c	R3
Magnoliaceae (木蘭科)							
<i>Michelia compressa</i> var. <i>formosana</i> (烏心石)	17.5	-1.90	-2.60	-4.97	10.2	II-b	R3
<i>M. compressa</i> var. <i>lanyuensis</i> (蘭嶼烏心石)	16.8	-1.89	-2.55	-4.70	9.5	II-b	R3
Malvaceae (錦葵科)							
<i>Heritiera littoralis</i> (銀葉樹)	17.7	-2.46	-2.83	-5.46	14.5	II-a	R2
<i>Hibiscus tiliaceus</i> (黃槿)	34.2	-2.29	-2.86	-6.12	9.1	I-a	R2
<i>Reevesia formosana</i> (臺灣梭羅樹)	13.2	-	-2.61	-5.59	8.1	I-b	R3
<i>Thespesia populnea</i> (織楊)	24.6	-2.25	-2.64	-5.56	8.9	I-b	R2
Meliaceae (楝科)							
<i>Aglaia formosana</i> (紅柴)	15.7	-2.45	-2.85	-6.97	17.4	I-a	R2
<i>Melia azedarach</i> (苦楝)	34.6	-1.98	-2.64	-5.61	6.7	I-b	R3
<i>Swietenia macrophylla</i> (大葉桃花心木)	15.7	-2.22	-2.66	-6.11		I-b	R3
Moraceae (桑科)							
<i>Broussonetia papyrifera</i> (構樹)	34.6	-2.42	-2.86	-4.12	6.1	II-a	R2
<i>Ficus benjamina</i> (白榕)	17.5	-1.75	-2.33		10.4		R3
<i>Ficus fistulosa</i> (水同木)	18.9	-1.70	-2.07	-2.37	5.6	III-c	R1, 2
<i>Ficus microcarpa</i> var. <i>microcarpa</i> (榕樹)	23.9	-2.06	-2.55		12.0		R3
Myrtaceae (桃金娘科)							
<i>Rhodomyrtus tomentosa</i> (桃金娘)	18.4	-1.88	-2.52	-6.07		I-b	R3
<i>Syzygium acutisepalum</i> var. <i>elliptifolium</i> (小葉赤楠)	13.3	-2.35	-2.77		15.4		R1
<i>Syzygium kusukusense</i> (高士佛赤楠)	13.3	-2.08	-2.66	-4.68	11.4	II-b	R3
Nyctaginaceae (紫茉莉科)							
<i>Pisonia umbellifera</i> (皮孫木)	14.7	-1.96	-2.57	-2.47	9.7	III-b	R2
Oleaceae (木犀科)							
<i>Fraxinus griffithii</i> (白雞油)	24.6	-1.61	-2.55	-6.31	8.5	I-b	R3
Opiliaceae (山柚科)							
<i>Champereia manillana</i> (山柚)	12.4	-2.41	-2.78		14.2		R3
Pentaphylacaceae (五列木科)							
<i>Eurya loquaiana</i> (細枝柃木)	10.3	-2.02	-2.27		7.8		R1
Phyllanthaceae (葉下珠科)							
<i>Antidesma pentandrum</i> var. <i>barbatum</i> (枯里珍)	14.1	-	-2.60	-6.25	8.3	I-b	R3
<i>Bischofia javanica</i> (茄苳)	22.7	-1.72	-2.42	-3.81	8.1	III-c	R3
<i>Bridelia balansae</i> (刺杜密)	15.4	-1.61	-2.48	-4.52	5.8	II-c	R3
Pittosporaceae (海桐科)							
<i>Pittosporum pentandrum</i> (臺灣海桐)	20.2	-2.07	-2.79	-6.80	13.8	I-a	R2
Primulaceae (報春花科)							
<i>Ardisia quinqueгона</i> (小葉樹杞)	12.3	-1.79	-2.23	-4.92	9.1	II-c	R1, 2
<i>Ardisia sieboldii</i> (樹杞)	15.0	-1.72	-2.03	-4.32	8.9	II-c	R1, 2
Proteaceae (山龍眼科)							

Family and species	A_{\max}	π_0	π_{up}	Ψ_{A0}	LMA	DTC	Ref
		(MPa)			(mg cm^{-1})		
<i>Helicia cochinchinensis</i> (紅葉樹)	14.7	-1.95	-2.43				R1
<i>Helicia formosana</i> (山龍眼)	8.6	-1.70	-2.09		9.9		R1
<i>Helicia rengeiensis</i> (蓬華池山龍眼)	10.1	-2.11	-2.41		14.3		R1
Putranjivaceae (非洲核果木科)							
<i>Drypetes karapinensis</i> (交力坪鐵色)	7.8	-2.11	-2.68	-6.15	8.5	I-b	R3
<i>Drypetes littoralis</i> (鐵色)	10.5	-2.49	-2.72	-7.75	16.4	I-a	R2
Rosaceae (薔薇科)							
<i>Eriobotrya deflexa</i> f. <i>koshunensis</i> (恆春山枇杷)	18.4	-	-2.68	-7.11	13.1	I-b	R3
Rubiaceae (茜草科)							
<i>Guettarda speciosa</i> (葛塔德木)	22.1	-2.07	-2.42	-4.72	9.1	II-c	R3
<i>Psychotria rubra</i> (九節木)	13.8	-2.03	-2.35	-5.43	12.2	II-c	R1, 2
<i>Randia cochinchinensis</i> (茜草樹)	11.1	-2.05	-2.65		12.4		R1
<i>Tricalysia dubia</i> (狗骨仔)	14.2	-2.15	-2.59		13.7		R1
<i>Wendlandia formosana</i> (水金京)	11.2	-2.03	-2.29		6.9		R1
Rutaceae (芸香科)							
<i>Glycosmis citrifolia</i> (石荳舅)	10.7	-2.02	-2.67	-5.80	8.0	I-b	R3
<i>Melicope pteleifolia</i> (三腳)	10.0	-1.56	-2.17		5.4		R1
<i>Melicope semecarpifolia</i> (山刈葉)	16.3	-1.97	-2.41	-4.84	7.9	II-c	R3
<i>Murraya exotica</i> (月橘)	17.3	-2.10	-2.67	-7.05	12.4	I-b	R2
Sabiaceae (清風藤科)							
<i>Meliosma squamulata</i> (綠樟)	9.5	-2.10	-2.66		11.1		R1
Sapindaceae (無患子科)							
<i>Allophylus timorensis</i> (止宮樹)	19.5	-2.20	-2.70	-6.65	12.6	I-a	R2
<i>Sapindus mukorossii</i> (無患子)	19.4	-2.24	-2.77	-6.14	6.0	I-a	R3
Sapotaceae (山欖科)							
<i>Palaquium formosanum</i> (大葉山欖)	17.6	-	-2.59	-6.72	18.1	I-b	R3
<i>Planchonella obovata</i> (樹青)	17.4	-2.34	-2.75	-7.93	17.2	I-a	R2
Styracaceae (安息香科)							
<i>Styrax suberifolius</i> (紅皮)	13.3	-1.83	-2.45		12.1		R1
Symplocaceae (灰木科)							
<i>Symplocos theophrastifolia</i> (山豬肝)	12.8	-1.88	-2.13		10.5		R1
Theaceae (茶科)							
<i>Camellia formosensis</i> (臺灣山茶)	13.7	-1.80	-2.49	-4.91		II-c	R3
<i>Gordonia axillaris</i> (大頭茶)	19.4	-2.10	-2.69	-5.91	20.6	I-b	R1, 2
<i>Pyrenaria shinkoensis</i> (烏皮茶)	12.1	-2.15	-2.59		12.1		R1
<i>Schima superba</i> var. <i>superba</i> (木荷)	15.2	-2.05	-2.57	-4.76	10.9	II-b	R1, 2
Vitaceae (葡萄科)							
<i>Leea guineensis</i> (火筒樹)	20.1	-	-2.46	-3.29	4.9	III-c	R3
Podocarpaceae (羅漢松科)							
<i>Podocarpus nakaii</i> (桃實百日青)	10.2	-2.10	-2.79	-6.98	17.5	I-a	R1, 2