

研究報告

藉兩項生理指標比較恆春海岸林 與蓮華池森林樹種的耐旱性

郭耀綸^{1,2)} 江嘉祥¹⁾ 許展維¹⁾ 余尚鈺¹⁾

摘要

近年來極端氣候造成的乾旱事件日趨頻繁且加劇，因此瞭解臺灣原生樹種的耐旱能力更顯重要。本研究對樹苗施予長期乾旱，測得光合作用停止之時的黎明前葉部水勢(Ψ_{A0})，代表其全株耐旱性；繪製壓力-體積曲線，計算成樹葉片膨壓喪失點水勢(π_{ip})，代表其葉部耐旱性。研究目的為瞭解恆春海岸林及蓮華池森林試驗樹種耐旱性的差異，並探討該兩項生理指標間的關係。結果發現，恆春海岸林22樹種乾季的 π_{ip} 在-2.56~-2.86 MPa間，樹種間 π_{ip} 差距僅-0.30 MPa。海岸林20樹種苗木的 Ψ_{A0} 在-2.31~-7.93 MPa間，差距達-5.62 MPa；蓮華池供試19樹種也呈現 Ψ_{A0} 差距大， π_{ip} 差距小的現象。海岸林樹種的葉部及全株耐旱性整體上高於蓮華池山區樹種。海岸林樹種苗木 $\Psi_{A0} < -6.00$ MPa者有12種(60%)，而蓮華池山區只有7種(37%)。乾旱處理過程當葉部水勢低於-3.00 MPa時，大多數樹種之苗木的淨光合作用率及氣孔傳導率都可維持飽水狀態時的10%以上。然而，皮孫木、蓮葉桐、水冬瓜、水同木的苗木，在較輕微的缺水逆境時即表現出氣孔關閉的現象，生理耐旱性較低。合併兩處樹種，發現供試樹種苗木的 Ψ_{A0} 與成樹葉片的 π_{ip} 具極顯著正相關。將上述兩項生理耐旱指標各區分為3等級，發現恆春海岸林及蓮華池森林，分別有10及4樹種該兩耐旱指標等級均最高，適用於乾旱生育地之造林樹種。

關鍵詞：葉部耐旱性、膨壓喪失點水勢、光合作用停止、氣孔關閉、全株耐旱性。

郭耀綸、江嘉祥、許展維、余尚鈺。2022。藉兩項生理指標比較恆春海岸林與蓮華池森林樹種的耐旱性。台灣林業科學37(4):275-94。

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

2022年7月送審 2022年10月通過 Received July 2022, Accepted October 2022.

Research paper

Comparing the Drought Tolerance Abilities of Tree Species in the Hengchun Coastal Forest and Lienhuachih Forest with Two Physiological Indices

Yau-Lun Kuo¹⁾ Jia-Xiang Jiang¹⁾ Zhan-Wei Xu¹⁾ Shang-Yu Yu¹⁾

[Summary]

Drought events due to extreme weather have escalated and are occurring more frequently nowadays, such that it is crucial to understand the drought tolerance abilities of native tree species of Taiwan. This research, through long-term drought treatments of seedlings, measured the predawn leaf water potential when photosynthesis had ceased (Ψ_{A0}) to indicate the whole-plant drought tolerance, and used pressure-volume curves to calculate the leaf water potential at the turgor loss point (π_{tlp}) to indicate the leaf drought tolerance of mature trees. The objective of this research was to compare differences in drought tolerance abilities of tested tree species in the Hengchun Coastal Forest and the Lienhuachih Forest, and further investigate relationships between these 2 physiological indices. Results showed that π_{tlp} values of 22 tested species in the coastal forest were between -2.56 and -2.86 MPa with small differences (only -0.30 MPa) among species. Yet, Ψ_{A0} values of 20 tested species in the coastal forest were between -2.31 and -7.93 MPa with large differences (-5.62 MPa) among species. Similar results of small differences in π_{tlp} and large differences in Ψ_{A0} values were also found in 19 tested species in the Lienhuachih Forest. Overall, species in the coastal forest had higher leaf and whole plant drought tolerance than species in the Lienhuachih Forest. Twelve species (60%) in the coastal forest but only 7 species (37%) in the Lienhuachih Forest showed Ψ_{A0} values of < -6.00 MPa. Compared to well-watered conditions, most tested species were able to maintain $> 10\%$ net photosynthesis and stomatal conductance when leaf water potentials were < -3.00 MPa during the dry dawn period. However, seedlings of *Pisonia umbellifera*, *Hernandia nymphiifolia*, *Saurauia tristyla*, and *Ficus fistulosa* showed stomatal closure under mild water stress, indicating that these species had relatively lower physiological drought tolerance. Combining results of the 2 forests, it was found that the Ψ_{A0} of seedlings and π_{tlp} of mature trees had positive and very significant relationships. By classifying each of the 2 drought tolerance indices into 3 levels, we found 10 and 4 species, respectively, in the Hengchun Coastal Forest and Lienhuachih Forest that were highly tolerant species, and thus suitable for planting in drought-prone sites.

Key words: leaf drought tolerance, photosynthesis cessation, stomata closure, water potential at turgor loss point, whole-plant drought tolerance.

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(4):275-94.

緒言

樹木生命期長達數十年或數百年，在野外會暴露在持續時間及強度多變的各種逆境組合條件下。近年來因極端氣候造成的乾旱事件越趨頻繁，嚴重性也更加劇。乾旱引起的缺水逆境，短期內會危害林木生長及生產力(Granier et al. 2007)，長期則可能因較不耐旱樹種死亡而改變植群組成結構(Breshears et al. 2009, Bongers et al. 2017)。因此，對台灣眾多原生樹種耐旱能力與耐旱機制的瞭解，為急切需要的基礎生態生理學知識。

林木的耐旱能力是由複雜的性狀所構成，牽涉到形態、生理及生化反應，於不同缺水逆境時表現在全株、組織、細胞及分子階層的改變(Farooq et al. 2009, Polle et al. 2019)。過去研究人員曾利用許多試驗方法或技術來判別不同樹種、品種，或同種不同種源的耐旱能力。試驗方法或檢定的指標包括(1)電解質滲漏技術(electrolyte leakage technique)：測定葉片在不同乾燥期間，葉肉細胞因脫水而令電解質滲漏到細胞外的程度，計算葉片在不同水勢下的細胞損傷指數，藉此檢定不同樹種葉片忍受脫水的能力(Kuhans et al. 1993, Kuo and Lee 2003, Wu and Kuo 2011)。(2)葉綠素螢光反應技術：摘下的葉片經歷相同乾燥時間後，測定葉綠素螢光反應(Fv/Fm為主要的指標)，可當做篩選不同耐旱性植物簡易的方法(Percival and Sheriffs 2002)。(3)植株乾旱試驗：將容器栽植的樹苗停止澆水(Kuo 1994, Cregg 2004, Poorter and Markesteijn 2008, Zhou et al. 2014)，或是在水分有效性差異大的不同環境栽植樹苗(Comita and Engelbrecht 2009)，觀察植株生長、生理活動或存活死亡的差異，可比較不同樹種的全株耐旱性。(4)樹苗致死葉部水勢(lethal leaf water potential)：藉乾旱處理測定葉片達嚴重凋萎時(Tyree et al. 2003)或樹苗乾死時(Baltzer et al. 2008)的葉部水勢，或50%植株致死的葉部水勢(Kursar et al. 2009)，當作判斷不同樹種忍受脫水能力的整體性指標。(5)膨壓喪失點葉部水勢(π_{ip} or Ψ_{ip})：葉片摘下後測定葉部水勢與水分喪失量的同步變化情形，繪製壓力-體積曲線(P-V

curve)，由此計算葉片之膨壓降至0的水勢，可評定樹種葉部耐旱性的高低(Bartlett et al. 2012b, Blackman 2018)。(6)氣孔關閉或光合作用停止時的葉部水勢：在自然環境或藉人為乾旱試驗，測定植株在缺水逆境過程，令氣孔關閉或光合作用停止時的葉部水勢，當做樹種全株耐旱性的生理指標(DeLucia and Schlensibger 1991, Farrell et al. 2017, Kuo et al. 2017, Kuo and Tsai 2018)。(7)綜合生育地水分特性及植物生理潛力評定植物耐旱性分數：合併年雨量、年雨量與潛在蒸發散量比例、乾旱期持續天數等3項生育地特性，以及物種可忍受少於50%葉片傷害或死亡的最低土壤水勢，將北半球溫帶806種樹木或灌木之耐旱能力量化為五等級分數(Niinements and Valladares 2006)。

近年來國際學界常以 π_{ip} 當做判定樹種葉部耐旱性的指標，用來比較大尺度或局部地區不同樹種的耐旱性，或探討不同生育地樹種群聚與樹種耐旱性的關係(Bartlett et al. 2014, 2016b, Mitchell and O'Grady 2015, Zhu et al. 2018)。 π_{ip} 之所以被當做評定植物葉部耐旱性的指標，是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. 2012b)。但是，這樣的認知是否完全正確？McDowell et al. (2008)認為樹種若遺傳上耐旱能力強，則其葉部細胞在極低的水勢下，應仍有維持光合作用運作之生理功能。Bartlett et al. (2016a)整合310種木本植物數據，發現氣孔關閉50%時的葉部水勢會高於 π_{ip} ，然而氣孔關閉95%的葉部水勢卻低於 π_{ip} ，顯示當葉片萎凋、失去膨壓時，氣孔並未完全關閉。Farrell et al. (2017)測定不同生長型(life form)植物的氣體交換及葉部水勢，發現不同植物 π_{ip} 與氣孔關閉時的水勢雖具顯著相關，但決定係數並不高($r^2 = 0.33$)，且較耐旱的植物，在比 π_{ip} 更低的水勢下氣孔才會關閉。上述現象表示，某些植物當葉片失去膨壓時(水勢達 π_{ip})，氣孔並未完全關閉，氣體交換功能仍未終止，因此Farrell et al. (2017)認為 π_{ip} 高低，並不能說明樹種生理耐旱性的作用機制，並質疑 π_{ip} 作為植物耐旱性指標的適用性。事實上，已有許多研究發現葉部喪失膨壓時，氣

孔不全然都已關閉(Brodribb et al. 2003, Dichio et al. 2005, Hao et al. 2010, Li et al. 2016, 2019)，尤其是生長在較乾旱生育地的樹種，其氣孔關閉或光合作用停止的葉部水勢會遠低於其 π_{tp} (Farrell et al. 2017)。

近年來有些研究以植株淨光合作用率(或氣孔傳導率 g_s)降至0之時的葉部水勢(Ψ_{A_0} 或 Ψ_{g_s0})，來比較不同樹種間的生理耐旱性。例如，生長在澳洲的放射松(*Pinus radiata*)令氣孔關閉的葉部水勢(Ψ_{g_s0})在-2.0~-2.5 MPa，而耐旱的柏科樹種*Callitris rhomboidea*的 Ψ_{g_s0} 低至-6.0~-7.0 MPa (Brodribb and McAdam 2013)。澳洲西南部乾生環境的桉樹(*Eucalyptus striatocalyx*)，其 Ψ_{A_0} 低至-5.88 MPa，極為耐旱，而不耐旱的兩種桉樹之 Ψ_{A_0} 都高於-3.25 MPa (Zhou et al. 2014)。John et al. (2018)也指出，到達光合作用或氣孔傳導率停止時的葉部水勢，可當做植物生理耐旱能力的指標。因此，以植物能維持正值氣體交換的最低葉部水勢，來指示植物的耐旱能力，應是極具生態生理學意義的耐旱指標。

臺灣中西部及西南部降雨型態有明顯的乾、雨季之分。位於南投縣的蓮華池森林年均溫20.8°C，年降雨量2409 mm，雨量集中在4~9月(85.8%) (Lu et al. 2018)。蓮華池森林群聚在上坡的樹種，其葉部耐旱性顯著高於群聚在中坡及下坡的樹種(Kuo et al. 2020)。臺灣南部恆春地區於1981~2010年30年期間的年均溫為25.1°C，年降雨量為2020 mm，11月至翌年5月中旬有長達半年以上的乾旱期，該期間降雨量少於全年雨量的10% (Kuo et al. 2017)。生長在恆春海岸林的林木，不但要面對土壤水分有效性低的乾季，冬季同時也會遭遇乾燥且強勁的東北季風(落山風)吹襲，大氣乾燥會加速植株脫水；在臨海生育地林木也要面對土壤鹽分或空中鹽霧的生理乾燥逆境，因此恆春海岸林樹種會遭遇多重環境逆境。本研究將恆春海岸林及蓮華池森林供試樹苗栽植在自製大容器內，藉長期斷水處理檢定樹苗淨光合作用率及氣孔傳導率，在土壤水分逐漸減少時的動態變化。採用此方法可模擬樹苗在自然界土壤水分有效性減少時，植株生理上對缺水逆境的整體反應，

並藉計算各樹種的 Ψ_{A_0} ，當做判斷不同樹種苗木全株耐旱性高低的指標。本研究提出下列幾項問題：(1)恆春海岸林及蓮華池山區，同一處森林不同樹種的生理耐旱性有何差異？(2)恆春海岸林生育地，缺水逆境程度較蓮華池山區高，該處海岸林樹種苗木的全株耐旱性是否顯著高於蓮華池山區樹種的苗木？(3)兩處森林同一樹種成樹葉片之 π_{tp} 與苗木的 Ψ_{A_0} 具顯著相關嗎？(4)整合 Ψ_{A_0} 及 π_{tp} 兩生理參數，兩處試驗樹種的耐旱性等級將會作何區分？

材料與方法

恆春海岸林及蓮華池森林供試樹種

恆春海岸林供葉部耐旱性試驗的樹種，包括紅柴(*Aglaia formosana*)、止宮樹(*Allophylus timorensis*)、構樹(*Broussonetia papyrifera*)、瓊崖海棠(*Calophyllum inophyllum*)、海欖果(*Cerbera manghas*)、毛柿(*Diospyros blancoi*)、鐵色(*Drypetes littoralis*)、土沉香(*Excoecaria agallocha*)、白水木(*Heliotropium foertherianum*)、銀葉樹(*Heritiera littoralis*)、蓮葉桐(*Hernandia nymphifolia*)、黃槿(*Hibiscus tiliaceus*)、水黃皮(*Millettia pinnata*)、月橘(*Murraya paniculata*)、皮孫木(*Pisonia umbellifera*)、臺灣海桐(*Pittosporum pentandrum*)、樹青(*Planchonella obovata*)、臭娘子(*Premna serratifolia*)、草海桐(*Scaevola taccada*)、繖楊(*Thespesia populnea*)等20種，都是恆春西海岸常見的海濱樹種(Kuo et al. 2014, 2017)，且所有樹種的葉習性(leaf habit)都是常綠性(Kuo et al. 2021)。此外，也選用相思樹(*Acacia confusa*)及木麻黃(*Casuarina equisetifolia*)供葉部耐旱性試驗，合計共22種。相思樹雖不是典型的海岸林樹種，但可在恆春西海岸的後緣生長；木麻黃雖非台灣原生海岸林樹種，但已知其耐旱性高(Wang et al. 2008)，可供與其它原生海岸林樹種的耐旱性做比對。白水木及草海桐因為樹苗株數不足，無法供全株耐旱性試驗，其餘20樹種也都進行全株耐旱性試驗。各樹種供葉部耐旱性試驗的葉片，

在屏東縣恆春鎮西邊之海岸林針對成樹取樣。供全株耐旱性試驗的樹苗多來自林業試驗所恆春研究中心，而紅柴、構樹、月橘、鐵色、繖楊、臺灣海桐為自行培育，樹青則購自種苗園。全株耐旱性試驗開始時植株高度為20~39 cm的苗木包括瓊崖海棠、毛柿、蓮葉桐、鐵色、銀葉樹、月橘、皮孫木；高度在80~110 cm的稚樹有相思樹、構樹、木麻黃、臺灣海桐，其餘樹苗高度在40~79 cm範圍。

蓮華池森林供全株耐旱性試驗的樹種，選取群聚在上坡、中坡、下坡的代表性樹種(Kuo et al. 2020)共19種。包括群聚在上坡的桃實百日青(*Podocarpus nakaii*)、長尾尖葉櫨(*Castanopsis cuspidata* var. *carlesii*)、大丁黃(*Euonymus laxiflorus*)、大頭茶(*Gordonia axillaris*)、臺灣紅豆樹(*Ormosia formosana*)等5種；群聚中坡的小葉樹杞(*Ardisia quinquegona*)、短尾葉石櫨(*Lithocarpus harlandii*)、杜英(*Elaeocarpus sylvestris*)、小西氏石櫨(*Lithocarpus konishii*)、紅楠(*Machilus thunbergii*)、九節木(*Psychotria rubra*)、木荷(*Schima superba*)等7種；群聚下坡的則有樹杞(*Ardisia sieboldii*)、土肉桂(*Cinnamomum osmophloeum*)、水同木(*Ficus fistulosa*)、大葉楠(*Machilus japonica* var. *kusanoi*)、香楠(*M. zuihoensis* var. *zuihoensis*)、水冬瓜(*Saurauia tristyla* var. *oldhamii*)、江某(*Schefflera octophylla*)等7種。苗木植株來源有三處，桃實百日青、小西氏石櫨、大丁黃、臺灣紅豆樹、長尾尖葉櫨、短尾葉石櫨、水冬瓜、水同木、九節木、江某等10種，來自林業試驗所蓮華池研究中心；杜英、樹杞、大葉楠、香楠、紅楠、小葉樹杞、大頭茶等7種為自行培育；木荷來自惠蓀林場，土肉桂則購自園藝場。全株耐旱性試驗開始時大頭茶、大葉楠、木荷、小葉樹杞樹苗形體較小，高度只有20~39 cm；桃實百日青及水同木植株高度在80~110 cm，其餘樹苗植株高度在40~79 cm範圍。

葉部耐旱性試驗方法

恆春海岸林供葉部耐旱性試驗的樹種，

於2018年6~10月的雨季期間，以及2018年11月至隔年3月乾季期間，分別在屏東縣恆春西海岸的萬里桐、石珠及香蕉灣三處分多次取樣。每次取樣分別選定3~4樹種，剪取同一樹種3株成樹之樹冠上層各一小段帶葉枝條，帶回後在水桶內重新剪下枝條末端2 cm後，罩以黑色塑膠布過夜。第二天清晨07:00從所採枝條中，選取健康的成熟葉5片(相思樹及木麻黃用帶葉小枝)，將葉表擦乾後稱取初始鮮重，立即以兩種型號的植物水勢計(Model 3005, Soilmoisture Equipment, Goleta, CA, USA)或(Model 1505D, PMS Instrument, Albany, OR, USA)測定葉部初始水勢，若數值高於-0.10 MPa表示已充份飽水，若未達此數值則不用。已飽水的葉片置於桌上令其自由失水，隔半小時重複進行鮮重及水勢測定，測完4回後延長至每小時測定一回，直到該葉片有兩回水勢數值低於-3.0 MPa，當日同一葉片約測定水勢14~16回。完成後葉片以70°C烘乾至恆重，可得各葉片乾重。由失水各階段的葉片鮮重減去乾重，即可得葉片水重，再由各階段的葉片水重除以初始水重，可計算該葉片各階段的相對含水率(RWC_i)，以100減去各階段 RWC_i 的數值($100-RWC_i$)當作橫軸，各階段的葉部水勢倒數($1/\Psi_i$)當縱軸，繪製散佈圖並配置迴歸線，此即為各樣本葉片的P-V curve (Sobrado 2015)。由此曲線可計算各樣本葉片的 π_{0i} 及 π_{1pi} ，計算方法如Kuo et al. (2020)所示。每個樹種由至少12筆的 π_{0i} 或 π_{1pi} 中選取負值較大，且變異係數(CV)在5%以下的5筆數值，平均後即為該樹種的飽水時滲透壓(π_0)或膨壓喪失點葉部水勢(π_{up})， π_{up} 數值代表該樹種的葉部耐旱性程度。本研究蓮華池森林19種試驗樹種成樹的 π_{up} 數據已經於Kuo et al. (2020)發表。

全株耐旱性試驗過程及生理測定方法

本研究在屏東科技大學森林系苗圃，對容器培育的供試樹苗進行長期乾旱試驗。試驗樹種各選取10~12株樹苗，分別移植在自製的圓筒形容器。該容器製作方法為將原本為捲筒狀、寬45 cm的硬質塑膠板裁切成長度60 cm

的片狀，將長邊捲成圓筒狀並以螺絲釘固定重疊處，製成上下口徑18 cm，高度45 cm的容器，介質為混合有機堆肥的砂質壤土，盛土體積約11l，底下放置直徑22 cm的盛水盤。移植後的樹苗視其耐陰性等級，分別置於全光環境或半遮陰環境，定期將容器傾倒檢查該植株根系，若根系已達盆底，則該盆植株可移入擋雨設施內，充分澆水後即不再供水，進行長期斷水處理。此項大容器設計可讓各植株根系長至45 cm深，在經歷土壤水分有效性減少過程，植株可能藉由增加離層酸(ABA)合成，令葉片氣孔開度減小(Chaves et al. 2002, Polle et al. 2019)，減少葉部失水量，藉以延遲嚴重脫水時間；當土壤水分有效性降至最低值，不同樹種苗木的全株生理耐旱能力即可被檢驗出，表現在淨光合作用率降至0的黎明前葉部水勢上。

擋雨設施為單斜邊輕型鋼結構，長12.0 m，寬3.2 m，高2.6 m，屋頂為可擋雨的透明浪板，下方懸空設置可橫向收放的遮光網避免烈日危害。沿著屋簷周邊設置垂直高度170 cm的透明厚塑膠布，平時捲收，下雨時放下防止雨水打入設施內，但塑膠布懸垂時未達地表，有利通風。擋雨設施地表鋪設厚片塑膠板，且容器下方置有盛水盤，其邊緣高3 cm可避免下雨時地表逕流浸濕容器底部土壤。不同樹種分批進行斷水處理，乾旱試驗期間從2018年7月開始至2019年3月結束。

各樹種先選取根系已達容器底部的3盆，置於設施外充分澆水兩日。於第二日下午每株選取植株上方5片成熟葉片，包覆鋁箔紙進行黑暗處理30 min，再藉葉綠素螢光儀(Mini-PAM 2000, Heinz-Walz, Effeltrich, Germany)測定 F_0 及 F_m ，並計算 F_v/F_m 數值。各植株選取 F_v/F_m 數值較高且 ≥ 0.80 的2個葉片予以標記，供隔日淨光合作用率(P_n)及其它生理活動測定。如此操作的原因是先前的研究顯示，同一植株有較高葉綠素螢光 F_v/F_m 值的葉片，其 P_n 也會較高(Ko 2017)。測定葉綠素螢光值後隔日於07:30~10:30，以攜帶式光合作用系統(LI-6400XT, LI-COR, Lincoln, NE, USA)測定各試驗植株已標定的2個葉片的 P_n ，並記錄 g_s 及蒸散

率，代表此樹種飽水條件時的各項生理表現。測定 P_n 時，儀器的 CO_2 濃度設定在400 ppm，加熱板溫度26°C，相對濕度60~80%，照光強度則依各樹種的耐陰程度(Kuo et al. 2021)而調整，先驅、陽性、中等耐陰、耐陰、極耐陰各類樹種光量分別設定在1600, 1500, 1400, 1200, 1000 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ 。苗木生理活動測定後隔天清晨(05:30~6:30 h)於日出前，將已測完飽水 P_n 的葉片摘下，測其黎明前葉部水勢(Ψ_{pd})。葉部水勢測定的儀器(pressure chamber)有兩型，分別為測定範圍 ≥ -4.0 MPa的植物水勢計(Model 3005, Soilmoisture Equipment)，或測定範圍 ≥ -10.0 MPa的水勢計(Model 1505D, PMS Instrument)。

本試驗每次都需採葉片供黎明前水勢(Ψ_{pd})測定。為避免同一植株被過度摘取葉片，因此將同種10~12株苗木分成3組，每回只選取3~4株供測定，同一植株間隔兩回才會再被取樣。每回試驗於第一個測定日下午，各植株選定4個位於上方的成熟葉片，以鋁箔包覆30 min暗適應後，測定其葉綠素螢光 F_v/F_m 值，選取其中數值較高的兩個葉片供隔日 P_n 測定。第二天清晨(05:30~06:30 h)各植株摘取當天將測定 P_n 之葉片的鄰近葉片，進行 Ψ_{pd} 測定，代表供生理測定葉片的黎明前水勢狀況。於07:30 h開始進行各植株的 P_n 及 g_s 測定。以三組光合作用系統同時進行，各組測定3~4樹種，每種3~4株，每株測定2個葉片的生理活動。進行時同一樹種先測定2個植株，待該組所有樹種均測完2株後再接續測定剩餘的植株。如此安排可減少試驗過程微氣象改變對植株生理表現的影響。測定 P_n 時視樹種的耐陰性等級，改變飽和光照程度(如飽水植株測定之光量設定)，葉溫則視季節設定在25~28°C，但各樹種 CO_2 濃度維持在400 ppm。某植株的 P_n 若降至0或成為負值時，該株即完成此項長期乾旱試驗，重新充分澆水，觀察一個月內該植株是否能由嚴重缺水逆境中恢復生長。計算同一樹種各植株斷水處理歷程的平均週數，以及恢復供水後的平均存活率。

長期乾旱試驗之目的在獲知各樹苗 P_n 降至0之時的 Ψ_{pd} 數值(以 Ψ_{A0} 表示)，代表該樹種苗木之

全株生理耐旱性。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_n 及 Ψ_{pd} 配對數據，繪製 P_n - Ψ_{pd} 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10~12個單株的 Ψ_{A0i} 數值排序，選取負值最大(more negative)的5筆數值平均，得該樹種的 Ψ_{A0} 數值，代表各樹種苗木的全株耐旱性，負值越大者要在更低的水勢其光合作用才會停止，其生理耐旱性較高。此外，也計算同一樹種苗木在飽水狀態時的 P_n 或 g_s 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_n 或 g_s 數值與該飽水數值相比，獲得各自的相對百分率($P_{n\%}$ 或 $g_{s\%}$)，再繪製 $P_{n\%}$ - Ψ_{pd} 或 $g_{s\%}$ - Ψ_{pd} 之分布圖。獲得上述關係的迴歸式後，可計算同一樹種苗木 $P_{n\%}$ 或 $g_{s\%}$ 降至不同百分比時的黎明前葉部水勢(Ψ_{pd})數值。本研究計算各樹種苗木遭嚴重缺水逆境，氣體交換率將近喪失， $P_{n\%}$ 或 $g_{s\%}$ 只維持飽水狀態時10%的 Ψ_{pd} 數值(Li et al. 2019)，分別以 $\Psi_{A10\%}$ 及 $\Psi_{gs10\%}$ 表示。因為是合併同一樹種所有植株的數據繪製 $P_{n\%}$ - Ψ_{pd} 或 $g_{s\%}$ - Ψ_{pd} 分布圖，所以各樹種只有一個 $\Psi_{A10\%}$ 或 $\Psi_{gs10\%}$ 數值。

統計分析

恆春海岸林22試驗樹種 π_{ip} 或 π_0 於乾、雨兩季的差異顯著性，以及兩處森林試驗樹種 Ψ_{A0} 或 π_{ip} 之差異顯著性，都是藉t-test進行檢定($p < 0.05$)。蓮華池森林不同坡位生育地樹種間 Ψ_{A0} 的差異，以單因子變異數分析(one-way analysis of variance, ANOVA)進行檢定，若處理間具顯著差異($p < 0.05$)，再以Scheffé's test進行事後檢定。另以迴歸分析法檢定恆春海岸林22供試樹種成樹同一季節 π_{ip} 與 π_0 、兩季節間 π_{ip} 或兩季節間 π_0 的相關性，以及兩處森林間試驗樹種苗木的全株耐旱性(Ψ_{A0})與成樹葉部耐旱性(π_{ip})的相關性($p < 0.05$)。

結果

海岸林樹種的葉部耐旱性

恆春海岸林22試驗樹種成樹於雨季、乾

季期間，葉部的飽水滲透壓(π_0)平均值分別為 -1.98 ± 0.05 、 -2.21 ± 0.04 MPa，膨壓喪失點葉部水勢(π_{ip})分別為 -2.44 ± 0.04 、 -2.72 ± 0.02 MPa，乾季時的 π_0 或 π_{ip} 都顯著低於雨季時(Table 1)。供試22樹種兩季節 π_0 或 π_{ip} 的差值平均分別僅為 -0.23 、 -0.28 MPa，顯示季節性滲透壓調節程度都不大。構樹、紅柴、銀葉樹、草海桐、白水木在雨季時有不尋常的低 π_{ip} 數值(-2.67 ~- 2.74 MPa)，其季節性滲透壓調節量雖小(-0.07 ~- 0.18 MPa)，但在乾季時可令其葉片在極低的水勢才會喪失膨壓(π_{ip} -2.75 ~- 2.86 MPa)(Table 1)。毛柿、止宮樹兩季節的 π_{ip} 差值分別高達 -0.55 、 -0.51 MPa，其 π_{ip} 季節性調節程度是所有試驗樹種中最高者。

供試22樹種成樹於乾季期間的 π_{ip} 範圍在 -2.86 ~- 2.56 MPa間，樹種間 π_{ip} 值差距僅 0.30 MPa，其中黃槿、構樹、紅柴、銀葉樹、草海桐之 $\pi_{ip} < -2.80$ MPa，另有9樹種的 π_{ip} 在 -2.79 ~- 2.70 MPa範圍，此14樹種葉部耐旱性都很高，只有蓮葉桐、皮孫木、海欖果的 $\pi_{ip} > -2.60$ MPa (Table 1)。海岸林22試驗樹種成樹於乾季或雨季，其 π_{ip} 與 π_0 間均具顯著正相關，但是相關性都不強烈， r^2 值分別為 0.33 、 0.20 (Fig. 1A, B)。海岸林22樹種成樹兩季節間的 π_{ip} 或 π_0 分別也具極顯著正相關，以兩季節間 π_0 的相關性較高($r^2 = 0.78$) (Fig. 1C, D)。

兩處樹種苗木的全株耐旱性

經過長期斷水處理，恆春海岸林20種苗木淨光合作用降至0之時的葉部水勢(Ψ_{A0})分布在 -7.93 ~- 2.31 MPa間，樹種間 Ψ_{A0} 值變異極大，差距可達 5.62 MPa (Table 2)。海岸林試驗樹種的苗木中，以樹青、鐵色、相思樹的全株耐旱性最高， Ψ_{A0} 在 -7.93 ~- 7.50 MPa間；月橘、紅柴、毛柿、台灣海桐、止宮樹等5樹種苗木的全株耐旱性也很高， Ψ_{A0} 在 -7.05 ~- 6.65 MPa間；木麻黃、瓊崖海棠、黃槿、土沉香、臭娘子、水黃皮、嫩楊、銀葉樹等8樹種苗木的 Ψ_{A0} 在 -6.45 ~- 5.46 MPa間；構樹、海欖果、皮孫木、蓮葉桐苗木的全株耐旱性最低， Ψ_{A0} 在 -4.20 ~- 2.30 MPa間(Table 2)。除了皮孫木及

Table 1. Leaf water potential at the turgor loss point (π_{tp}), and osmotic potential at saturation (π_0) during the dry and the rainy seasons for 22 tested species in the Hengchun Coastal Forest (mean \pm standard error, $n = 5$)

Species	π_{tp} (MPa)			π_0 (MPa)		
	Dry	Rainy	$\Delta\pi_{tp}$	Dry	Rainy	$\Delta\pi_0$
<i>Hibiscus tiliaceus</i>	-2.86 \pm 0.04	-2.40 \pm 0.02 ¹⁾	-0.46	-2.29 \pm 0.02	-2.09 \pm 0.02 ¹⁾	-0.20
<i>Broussonetia papyrifera</i>	-2.86 \pm 0.01	-2.70 \pm 0.05*	-0.16	-2.42 \pm 0.05	-2.31 \pm 0.04*	-0.11
<i>Aglaia formosana</i>	-2.85 \pm 0.01	-2.67 \pm 0.04*	-0.18	-2.45 \pm 0.09	-2.25 \pm 0.05*	-0.20
<i>Heritiera littoralis</i>	-2.83 \pm 0.01	-2.67 \pm 0.03*	-0.16	-2.46 \pm 0.06	-2.43 \pm 0.07	-0.03
<i>Scaevola taccada</i>	-2.81 \pm 0.02	-2.74 \pm 0.01*	-0.07	-1.98 \pm 0.06	-1.94 \pm 0.03	-0.04
<i>Pittosporum pentandrum</i>	-2.79 \pm 0.02	-2.37 \pm 0.01*	-0.42	-2.07 \pm 0.03	-1.71 \pm 0.02*	-0.36
<i>Acacia confusa</i>	-2.77 \pm 0.03	-2.50 \pm 0.04*	-0.27	-2.39 \pm 0.04	-2.21 \pm 0.03*	-0.18
<i>Calophyllum inophyllum</i>	-2.76 \pm 0.03	-2.52 \pm 0.03*	-0.24	-2.29 \pm 0.06	-1.93 \pm 0.04*	-0.36
<i>Planchonella obovata</i>	-2.75 \pm 0.02	-2.34 \pm 0.03*	-0.41	-2.34 \pm 0.07	-2.16 \pm 0.03*	-0.18
<i>Heliotropium foertherianum</i>	-2.75 \pm 0.01	-2.67 \pm 0.02*	-0.08	-1.98 \pm 0.04	-1.79 \pm 0.04*	-0.19
<i>Casuarina equisetifolia</i>	-2.72 \pm 0.02	-2.46 \pm 0.03*	-0.26	-2.25 \pm 0.03	-1.91 \pm 0.03*	-0.34
<i>Drypetes littoralis</i>	-2.72 \pm 0.02	-2.53 \pm 0.02*	-0.19	-2.49 \pm 0.05	-2.35 \pm 0.05*	-0.14
<i>Diospyros blancoi</i>	-2.70 \pm 0.03	-2.19 \pm 0.03*	-0.51	-2.14 \pm 0.04	-2.00 \pm 0.07*	-0.14
<i>Allophylus timorensis</i>	-2.70 \pm 0.02	-2.15 \pm 0.01*	-0.55	-2.20 \pm 0.04	-1.87 \pm 0.04*	-0.33
<i>Millettia pinnata</i>	-2.68 \pm 0.02	-2.29 \pm 0.03*	-0.39	-2.28 \pm 0.06	-2.09 \pm 0.03*	-0.19
<i>Murraya paniculata</i>	-2.67 \pm 0.02	-2.51 \pm 0.04*	-0.16	-2.10 \pm 0.05	-1.93 \pm 0.05*	-0.17
<i>Excoecaria agallocha</i>	-2.67 \pm 0.01	-2.32 \pm 0.05*	-0.35	-2.37 \pm 0.08	-2.11 \pm 0.03*	-0.26
<i>Thespesia populnea</i>	-2.64 \pm 0.03	-2.24 \pm 0.02*	-0.40	-2.25 \pm 0.04	-1.94 \pm 0.02*	-0.31
<i>Premna serratifolia</i>	-2.61 \pm 0.02	-2.30 \pm 0.02*	-0.31	-2.08 \pm 0.04	-1.87 \pm 0.06*	-0.21
<i>Hernandia nymphiifolia</i>	-2.57 \pm 0.01	-2.36 \pm 0.03*	-0.21	-1.75 \pm 0.07	-1.55 \pm 0.04*	-0.20
<i>Pisonia umbellifera</i>	-2.57 \pm 0.03	-2.20 \pm 0.04*	-0.37	-1.96 \pm 0.05	-1.37 \pm 0.03*	-0.59
<i>Cerbera manghas</i>	-2.56 \pm 0.02	-2.47 \pm 0.05*	-0.09	-1.97 \pm 0.07	-1.80 \pm 0.03*	-0.17
Mean	-2.72\pm0.02	-2.44\pm0.04*	-0.28	-2.21\pm0.04	-1.98\pm0.05*	-0.23

¹⁾ Indicates a significant difference between seasons (t -test, $p < 0.05$).

蓮葉桐，其他18樹種苗木的 Ψ_{A0} 數值均遠低於各自樹種成樹的 π_{tp} 數值(Table 2)。

蓮華池森林19試驗樹種苗木 Ψ_{A0} 的分布範圍在-7.41~-2.37 MPa間，以小西氏石櫟、桃實百日青、大丁黃、台灣紅豆樹苗木的全株耐旱性最高，其 Ψ_{A0} 在-7.41~-6.62 MPa間；長尾尖葉櫟、杜英、紅楠、大頭茶、短尾葉石櫟、九節木、土肉桂等7樹種的 Ψ_{A0} 在-6.14~-5.33 MPa間；另有6樹種的 Ψ_{A0} 在-4.92~-4.32 MPa間，而水冬瓜及水同木的全株耐旱性最低， Ψ_{A0} 分別為-2.40及-2.37 MPa (Table 3)。蓮華池森林19樹種苗木的 Ψ_{A0} 數值均低於各自樹種成樹的 π_{tp} 數值。

比較兩處森林試驗樹種苗木全株耐旱性的差異，發現海岸林20樹種苗木的 Ψ_{A0} (平均-5.88 \pm 0.36 MPa)與蓮華池山區19樹種苗木的 Ψ_{A0} (平均-5.24 \pm 0.33 MPa)並無顯著差異($p = 0.051$)。然而，若比較兩處 Ψ_{A0} 值排序較高(負值較大)的前18樹種，則兩處樹種苗木的 Ψ_{A0} 即具顯著差異($p = 0.026$)；若比較兩處 Ψ_{A0} 值排序較高的前16樹種，則兩處樹種苗木的 Ψ_{A0} 即具極顯著差異($p = 0.004$)，海岸林樹種苗木的全株耐旱性顯著高於蓮華池山區者(Ψ_{A0} 平均值分別為-6.58 \pm 0.19、-5.74 \pm 0.23 MPa)。另一方面，分布在蓮華池森林上坡(5種)、中坡(7種)、下坡(7種)三處生育地的樹種，其苗木平均 Ψ_{A0} 值

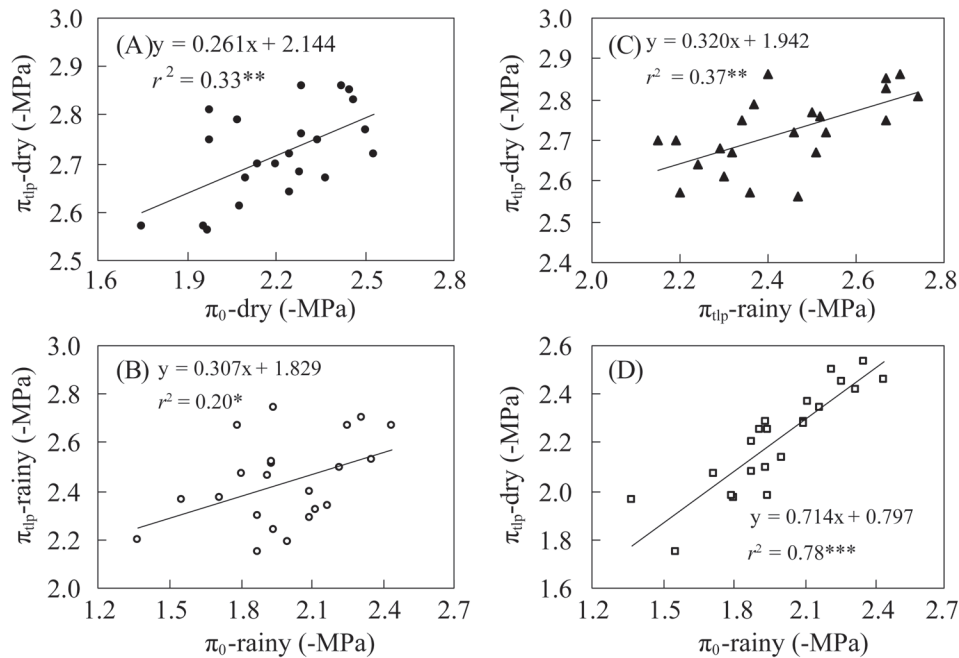


Fig. 1. Relationships between the leaf water potential at the turgor loss point (π_{tip}) and the osmotic potential at saturation (π_0) in the dry (A) and rainy seasons (B), π_{tip} between the 2 seasons (C), and π_0 between the 2 seasons (D) for adult trees of the 22 tested species of the Lienhuachih Forest. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Table 2. Leaf water potential at photosynthesis cessation (Ψ_{A0}), at the turgor loss point (π_{tip}), the water-saturated net photosynthetic rate (A_{sat}) and stomatal conductance (g_{s-sat}), the predawn leaf water potential at 10% of A_{sat} ($\Psi_{A10\%}$) and g_{s-sat} ($\Psi_{gs10\%}$), the mean duration of drought treatment (Du), and the mean survival rate (Sv) 1 mo after rewatering of seedlings of 20 tested species in the Hengchun Coastal Forest (mean \pm standard error, $n = 5$)

#	Species	Ψ_{A0}	π_{tip}	A_{sat}	g_{s-sat}	$\Psi_{A10\%}$	$\Psi_{gs10\%}$	Du	Sv
		(MPa)	(MPa)	($\mu\text{mo m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	(MPa)	(wk)	(%)		
1	<i>Planchonella obovata</i> (樹青)	-7.93 \pm 0.26	-2.75 \pm 0.02	10.5	0.19	-6.62	-6.15	7	92
2	<i>Drypetes littoralis</i> (鐵色)	-7.75 \pm 0.07	-2.72 \pm 0.02	5.8	0.03	-6.60	-6.32	9	100
3	<i>Acacia confusa</i> (相思樹)	-7.50 \pm 0.19	-2.77 \pm 0.03	32.4	0.66	-5.02	-5.21	5	100
4	<i>Murraya paniculata</i> (月橘)	-7.05 \pm 0.14	-2.67 \pm 0.02	10.8	0.52	-4.71	-3.64	4	100
5	<i>Aglaia formosana</i> (紅柴)	-6.97 \pm 0.09	-2.85 \pm 0.01	10.9	0.11	-5.29	-5.58	4	100
6	<i>Diospyros blancoi</i> (毛柿)	-6.96 \pm 0.11	-2.70 \pm 0.03	9.2	0.21	-4.25	-3.56	15	83
7	<i>Pittosporum pentandrum</i> (臺灣海桐)	-6.80 \pm 0.10	-2.79 \pm 0.02	14.8	0.48	-5.72	-4.26	12	83
8	<i>Allophylus timorensis</i> (止宮樹)	-6.65 \pm 0.19	-2.70 \pm 0.02	17.9	0.65	-4.64	-4.23	9	100
9	<i>Casuarina equisetifolia</i> (木麻黃)	-6.45 \pm 0.21	-2.72 \pm 0.02	17.5	0.54	-3.89	-4.31	5	75
10	<i>Calophyllum inophyllum</i> (瓊崖海棠)	-6.30 \pm 0.21	-2.76 \pm 0.03	15.9	0.22	-3.34	-3.20	14	100
11	<i>Hibiscus tiliaceus</i> (黃槿)	-6.12 \pm 0.18	-2.86 \pm 0.04	25.8	1.48	-3.89	-2.86	5	100
12	<i>Excoecaria agallocha</i> (土沉香)	-6.02 \pm 0.20	-2.67 \pm 0.01	24.1	0.74	-4.29	-4.49	8	100
13	<i>Premna serratifolia</i> (臭娘子)	-5.98 \pm 0.06	-2.61 \pm 0.02	18.4	0.31	-3.86	-3.36	8	100

con't

14	<i>Millettia pinnata</i> (水黃皮)	-5.80 ± 0.13	-2.68 ± 0.02	17.1	0.43	-4.18	-3.80	7	92
15	<i>Thespesia populnea</i> (繖楊)	-5.56 ± 0.18	-2.64 ± 0.03	21.8	0.56	-3.76	-3.63	6	100
16	<i>Heritiera littoralis</i> (銀葉樹)	-5.46 ± 0.17	-2.83 ± 0.01	12.5	0.22	-3.84	-2.99	12	100
17	<i>Broussonetia papyrifera</i> (構樹)	-4.12 ± 0.06	-2.86 ± 0.01	23.5	0.97	-2.50	-2.30	5	100
18	<i>Cerbera manghas</i> (海欖果)	-3.46 ± 0.13	-2.56 ± 0.02	18.3	1.19	-2.22	-2.00	13	100
19	<i>Pisonia umbellifera</i> (皮孫木)	-2.47 ± 0.05	-2.57 ± 0.03	10.3	0.18	-1.90	-1.68	7	100
20	<i>Hernandia nymphiifolia</i> (蓮葉桐)	-2.31 ± 0.07	-2.57 ± 0.01	10.3	0.33	-1.45	-1.39	16	83
	Mean	-5.88 ± 0.36	-2.71 ± 0.02			-4.10	-3.75	8.6	95

Table 3. Leaf water potential at photosynthesis cessation (Ψ_{A0}), at the turgor loss point (π_{tlp}), the water-saturated net photosynthetic rate (A_{-sat}) and stomatal conductance (g_{s-sat}), the predawn leaf water potential at 10% of A_{-sat} ($\Psi_{A10\%}$) and g_{s-sat} ($\Psi_{gs10\%}$), the mean duration of drought treatment (Du), and the mean survival rate (Sv) 1 mo after rewatering of seedlings of 19 tested species in the Lienhuachih Forest (mean ± standard error, $n = 5$)

#	Species	Ψ_{A0}	π_{tlp}	A_{-sat}	g_{s-sat}	$\Psi_{A10\%}$	$\Psi_{gs10\%}$	Du	Sv
		(MPa)	(MPa)	($\mu\text{mo m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	($\mu\text{mo m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	(MPa)	(MPa)	(wk)	(%)
21	<i>Lithocarpus konishii</i> (小西氏石櫟)	-7.41 ± 0.32	-2.74 ± 0.04 ¹⁾	7.7	0.12	-5.11	-3.52	12	100
22	<i>Podocarpus nakaii</i> (桃實百日青)	-6.98 ± 0.30	-2.79 ± 0.02	5.0	0.08	-4.50	-3.03	12	56
23	<i>Euonymus laxiflorus</i> (大丁黃)	-6.83 ± 0.18	-2.98 ± 0.10	7.5	0.11	-4.71	-5.24	26	67
24	<i>Ormosia formosana</i> (臺灣紅豆樹)	-6.62 ± 0.04	-2.87 ± 0.04	5.5	0.37	-5.23	-3.88	25	33
25	<i>Castanopsis cuspidata</i> (長尾尖葉櫟)	-6.14 ± 0.18	-2.59 ± 0.04	6.9	0.23	-4.48	-4.36	15	33
26	<i>Elaeocarpus sylvestris</i> (杜英)	-6.09 ± 0.22	-2.57 ± 0.02	12.3	0.14	-4.03	-3.94	15	45
27	<i>Machilus thunbergii</i> (紅楠)	-6.07 ± 0.18	-2.54 ± 0.03	10.7	0.32	-4.05	-3.62	13	73
28	<i>Gordonia axillaris</i> (大頭茶)	-5.91 ± 0.19	-2.69 ± 0.03	10.2	0.32	-3.39	-4.93	12	0
29	<i>Lithocarpus harlandii</i> (短尾葉石櫟)	-5.78 ± 0.08	-2.49 ± 0.01	11.2	0.22	-3.56	-4.72	9	0
30	<i>Psychotria rubra</i> (九節木)	-5.43 ± 0.10	-2.35 ± 0.03	10.0	0.22	-4.17	-3.55	9	100
31	<i>Cinnamomum osmophloeum</i> (土肉桂)	-5.33 ± 0.16	-2.42 ± 0.02	11.1	0.15	-3.99	-4.65	24	58
32	<i>Ardisia quinquegona</i> (小葉樹杞)	-4.92 ± 0.21	-2.23 ± 0.06	4.1	0.06	-3.51	-3.52	15	55
33	<i>Schima superba</i> (木荷)	-4.76 ± 0.17	-2.57 ± 0.03	10.1	0.12	-3.52	-3.46	11	0
34	<i>Machilus japonica</i> (大葉楠)	-4.60 ± 0.08	-2.36 ± 0.01	12.6	0.61	-3.35	-3.13	13	100
35	<i>Machilus zuihoensis</i> (香楠)	-4.49 ± 0.10	-2.25 ± 0.03	13.3	0.27	-2.58	-3.23	8	75
36	<i>Schefflera octophylla</i> (江某)	-4.43 ± 0.07	-2.21 ± 0.03	11.0	0.52	-2.39	-2.10	9	100
37	<i>Ardisia sieboldii</i> (樹杞)	-4.32 ± 0.13	-2.03 ± 0.04	10.0	0.99	-3.53	-2.54	10	100
38	<i>Saurauia tristyla</i> (水冬瓜)	-2.40 ± 0.04	-2.23 ± 0.02	8.4	0.26	-1.91	-1.56	6	38
39	<i>Ficus fistulosa</i> (水同木)	-2.37 ± 0.07	-2.07 ± 0.02	12.9	0.44	-1.74	-1.50	4	60
	Mean	-5.24 ± 0.33	-2.43 ± 0.06			-3.67	-3.45	13.1	58

¹⁾ Reported by Kuo et al. (2021).

分別為 -6.50 ± 0.23 、 -5.78 ± 0.34 、 -3.99 ± 0.43 MPa，上坡及中坡樹種苗木的 Ψ_{A0} 並無顯著差異，但均顯著低於下坡樹種 ($p < 0.01$)，下坡樹種苗木的全株耐旱性顯著最低。

進一步分析兩處樹種苗木全株耐旱性與成

樹葉部耐旱性的關係，發現恆春海岸林20樹種苗木的 Ψ_{A0} 與成樹的 π_{tlp} 間具顯著正相關 ($p < 0.05$, $r^2 = 0.25$) (Fig. 2A)，而蓮華池森林供試樹種該兩項生理耐旱性間具極顯著正相關 ($p < 0.001$, $r^2 = 0.70$) (Fig. 2B)。合併兩處共39樹種，苗木

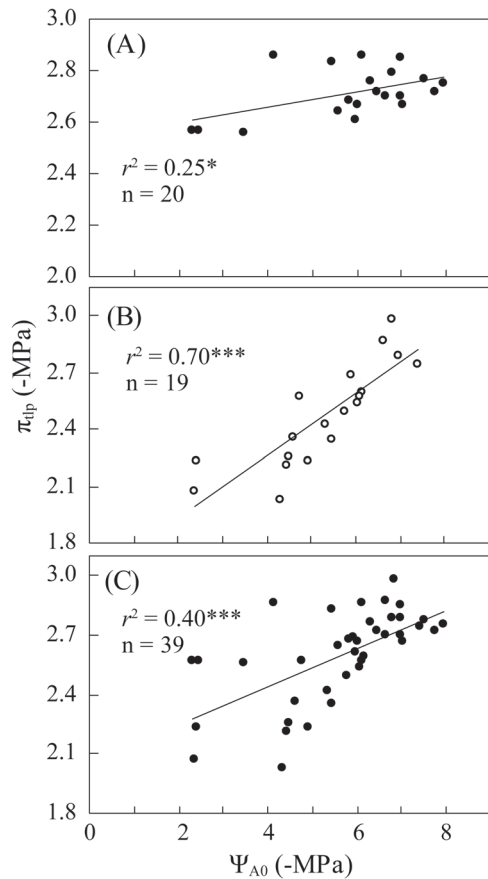


Fig. 2. Relationships between the leaf water potential at the turgor loss point (π_{tp}) of adult trees and the predawn leaf water potential at photosynthesis cessation (Ψ_{A0}) of seedlings for tested species of the Hengchun Coastal Forest (A), the Lienhuachih Forest (B), and for both forests combined (C). * $p < 0.05$, * $p < 0.001$.**

Ψ_{A0} 與成樹 π_{tp} 間也具極顯著正相關($p < 0.001$, $r^2 = 0.40$) (Fig. 2C)。

在長期斷水期間各樹種苗木的相對淨光合作用率($P_{n\%}$)，均隨著黎明前葉部水勢(Ψ_{pd})的減少而降低(Fig. 3)，各樹種的相對氣孔傳導率($g_{s\%}$)也如此(資料未顯示)。由各樹種的 $P_{n\%}$ - Ψ_{pd} 或 $g_{s\%}$ - Ψ_{pd} 迴歸式，計算各樹種葉片維持飽水狀態10%光合作用或氣孔傳導率的 Ψ_{pd} 數值(分別為 $\Psi_{A10\%}$ 、 $\Psi_{gs10\%}$)。例如恆春海岸林的紅柴、銀葉樹、皮孫木的 $\Psi_{A10\%}$ 分別為-5.29、-3.84、

-1.90 MPa (Fig. 3A~C)，而蓮華池森林的小西氏石櫟、桃實百日青、杜英的 $\Psi_{A10\%}$ 分別為-5.11、-4.50、-4.03 MPa (Fig. 3D~F)。恆春海岸林20樹種中，樹青、鐵色、相思樹、紅柴的 $\Psi_{A10\%}$ 及 $\Psi_{gs10\%}$ 都 < -5.00 MPa，然而蓮華池森林19樹種中則無此等級者；海岸林的台灣海桐、止宮樹、土沉香之 $\Psi_{A10\%}$ 及 $\Psi_{gs10\%}$ 都在-4.00~-5.80範圍，而蓮華池森林的大丁黃及長尾尖葉櫛也如此；海岸林樹種的皮孫木、蓮葉桐其 $\Psi_{A10\%}$ 及 $\Psi_{gs10\%}$ 都 > -2.00 MPa，而蓮華池森林的水冬瓜、水同木也如此(Table 2, 3)。

供試樹種乾旱處理週數及恢復供水後植株存活率

恆春海岸林樹種自乾旱試驗開始，至植株光合作用停止之斷水處理週數，20樹種平均為8.6 wk，其中有14種週數 < 10 wk，而以蓮葉桐16 wk最久(Table 2)。蓮華池森林19樹種之斷水處理週數範圍為4~26 wk，不同樹種間處理週數差異很大，平均為13.1 wk；斷水週數 < 10 wk的樹種只有6種，而土肉桂、台灣紅豆樹、大丁黃的平均週數分別高達24、25、26 wk (Table 3)。長期乾旱試驗結束，各植株恢復供水1 mo之後，恆春海岸林苗木存活率最低者為木麻黃，但其存活率仍高達75%，而有14樹種的苗木全數存活，20樹種整體存活率為95% (Table 2)。蓮華池森林19樹種整體的苗木存活率為58%，存活率 $\geq 75\%$ 的樹種只有6種，而大頭茶、短尾葉石櫟、木荷的所有植株經歷長期乾旱處理後均未能恢復生長，存活率均為0% (Table 3)。兩處樹種苗木的全株耐旱性(Ψ_{A0})與斷水處理週數，或恢復供水後的存活率，均不具顯著相關($p < 0.05$)。同樣的，兩處樹種成樹的葉部耐旱性(π_{tp})與苗木斷水處理週數，或恢復供水後苗木的存活率，也都不具顯著相關($p < 0.05$)。

討論

根據中央氣象局最近10年(2012~2021)的資

料，恆春地區年雨量平均為2110 mm，11月至翌年4月乾季期間降雨量為168 mm，僅為全年雨量的8%。乾季期間因雨量稀少，土壤及林木的水分有效性(water availability)亦都會明顯低於雨季期間。例如在恆春西海岸，土壤深度只有16~32 cm屬珊瑚礁岩地形的石硯試驗地，曾測得雨季時土壤含水量約為30% (w/w)，但乾季時降為7~8% (Wang et al. 2012)。同樣在上述石硯海濱，9種海岸林樹種稚樹於雨季期間平均的 Ψ_{pd} 在-0.43~-0.68 MPa範圍，但其 Ψ_{pd} 在乾季期間降低至-0.92~-2.39 MPa，且所有樹種雨季時的 Ψ_{pd} 均顯著高於乾季(Kuo et al. 2017)。上述例子顯示，恆春地區在乾季期間林木可利用的水資源會大幅受限，不同樹種可能會遭遇不同程度的缺水逆境，因此在生理上有不同幅度的乾旱馴化，表現在相異的季節性滲透壓調節量。本研究22種海岸林試驗樹種成樹，於乾、兩雨季 π_0 的季節性調節量少於0.1 MPa者，只有銀葉樹、草海桐2種，而 π_{ip} 調節量少於0.1 MPa者，只有草海桐、白水木、海欖果等3種(Table 1)，其餘大多數試驗樹種都有較大程度的 π_0 及 π_{ip} 調節量。上述現象顯示本研究海岸林不同試驗樹種，在乾季期間遭遇的水分逆境並不同。草海桐、白水木的葉片質地都是肉質葉，葉片飽水含水率都> 80% (未發表數據)，較其他海岸林樹種高出甚多，而海欖果葉部具有乳狀汁液，可能因此令這3樹種於乾季時保有較高的水分有效性，故滲透壓調節量極小。

本研究蓮華池森林19種試驗樹種成樹的 π_{ip} 數值已經在Kuo et al. (2020)發表過，其範圍在-2.74~-2.03 MPa之間，平均為-2.43 MPa (Table 3)，此數值顯著高(負值較小)於恆春海岸林20樹種的 π_{ip} (平均-2.71 MPa, Table 2) ($p < 0.001$)，顯示恆春海岸林試驗樹種成樹的葉部耐旱性，顯著高於蓮華池森林樹種的成樹。Bartlett et al. (2014)發現283種植物經歷乾旱時， π_{ip} 大多具可塑性，但滲透壓調節程度不高，平均只有-0.44 MPa，只佔乾旱後 π_{ip} 的16%。蓮華池森林52樹種成樹乾季 π_{ip} 的調節量平均為-0.39 MPa，也佔乾季 π_{ip} 平均值-2.49 MPa的16% (Kuo et al. 2020)。本研究恆春海岸

林22樹種成樹由雨季到乾季 π_{ip} 的調節量平均只有-0.28 MPa，只佔乾季 π_{ip} 平均值-2.72 MPa的10%，滲透壓調節程度不高，顯示滲透壓調節此機制對海岸林樹種耐旱性的貢獻並不大。

本研究及Farrell et al. (2017)都發現供試物種的 π_{ip} 與 Ψ_{A0} 雖具顯著正相關，但關係並不強烈。 π_{ip} 的生理意義為葉肉細胞因部分脫水，令整體葉肉組織的膨壓降至0的水勢，此時葉片下垂無法正常膨挺(Lenz et al. 2006)。生長在土壤水分充足，少遭乾旱危害之環境的樹種，通常在較高(負值較小)的葉部水勢條件即達其 π_{ip} ；相對的，生長在有季節性乾旱生育地的樹種，因演化或長期馴化，在較低的葉部水勢時才會失去膨壓(Bartlett et al. 2016b, Zhu et al. 2018)。另一方面，當土壤水分有效性降低時，植物全株的根系、莖部、葉部都會遭遇缺水逆境，在此過程全植株可能會經歷水分輸導系統受阻、氣孔開度減小、光合作用機構受損等方面的綜合影響，耐旱性較高的樹種會表現出具有較低的 Ψ_{A0} 數值。因此，葉部耐旱性只是全株耐旱性的一部分。本研究兩處森林共39樹種成樹的 π_{ip} 分布在-2.07~-2.98 MPa局限範圍，差值僅-0.91 MPa，而本研究苗木全株耐旱性較能反映樹種遺傳上所具備的耐旱能力，其 Ψ_{A0} 分布在-2.31~-7.93 MPa寬廣範圍，差值高達-5.62 MPa。

研究顯示，不同生物群集區系(biomes)植物的 π_{ip} 與生長環境的降雨量或乾旱程度具顯著相關(Mitchell and O'Grady 2015, Zhu et al. 2018)，因此推論物種的葉部耐旱性(π_{ip})與生態上的全株耐旱性也會具顯著相關(Maréchux et al. 2018)。Bartlett et al. (2012b)指出， π_{ip} 在水分供應方面只是影響葉部與全株水分關係(water relations)中的一個因子，在某些情況下可能另有同等重要或更重要的其它影響因子。在葉部階層， π_{ip} 是所有細胞的平均特徵，但在某些分類群此平均特徵並不能完全代表具光合作用的葉肉細胞、傳導水分的束鞘細胞、葉表皮的扁平細胞，或控制氣孔之保衛細胞的膨壓喪失點，在上述部位 π_{ip} 可能不是預測細胞失去功能的良好指標(Bartlett et al. 2012b)。因此某些葉部耐旱性相當高的植物，在全株方面卻不耐旱，例如洋玉蘭(*Magnolia*

grandiflora)葉部耐旱性高，但因為是淺根性而令其全株不耐旱(Scoffoni et al. 2011)。相對的，馬纓丹(*Lantana camara*)葉部不耐旱，但因具深根性且會落葉，而能在加拉巴哥群島乾旱生育地建立(Castillo et al. 2007)。多肉植物的葉部對乾旱敏感，但全株耐旱性高(Scoffoni et al. 2011)，該類植物儲水組織對植株耐旱性的貢獻比 π_{tp} 更重要(Chaves et al. 2002)。

稚樹苗木的生理耐旱性會與同種的成樹不一樣嗎？學界對此問題的探討很少，尚無確切的答案。Maréchaux et al. (2016)比較熱帶旱林4樹種之稚樹與成樹葉部耐旱性(π_{tp})的差異，發現只有1樹種成樹的葉部耐旱性顯著高於稚樹，但另3種則兩型體植株的 π_{tp} 並無顯著差異，且發現同一樹種型體大小不同的植株，其 π_{tp} 的變異小於樹種間的變異。因為成樹相較於幼齡植株，有較深或較發達的根系，可較有效的獲取有限的水資源，因此在經驗上或直覺上認為成樹的耐旱能力會高於稚樹苗木。成樹上述根系空間分布上的優勢，為林木整體耐旱性之延遲脫水機制(Volaire 2018)，可將因土壤水分有效性降低而令細胞、組織脫水的時間延後。然而，當乾旱嚴重時，林木需要具有生化上及生理上忍受脫水的能力，才能維持生存。忍受脫水機制即為植物在遺傳上具有的生理耐旱性(Poorter and Markesteijn 2008)。本研究測定的 π_{tp} 及 Ψ_{A0} 都是代表樹種生理耐旱性的指標，是樹種的遺傳性狀，同一樹種稚樹苗木與成樹的生理耐旱性差異應不會太大。例如，紅柴稚樹(樹高1.6~2.4 m)在石珠海濱於乾季末期3個測定日， Ψ_{pd} 平均為-3.39 MPa，但其淨光合作用率(P_n)仍可維持雨季時的27% (Kuo et al. 2017)。墾丁高位珊瑚礁頂生育地的紅柴成樹(胸徑13~18 cm)，在乾季末期3個測定日， Ψ_{pd} 平均已降至-3.69 MPa，但仍可維持雨季時 P_n 的25% (Kuo et al. 2018)。經由 P_n - Ψ_{pd} 迴歸式計算(Fig.3 A)，本研究紅柴的苗木在長期斷水期間，當 Ψ_{pd} 降至-3.39或-3.69 MPa時，分別可維持飽水條件時 P_n 的20.2、18.2%，此結果與在石珠海濱之紅柴稚樹及墾丁礁頂之紅柴成樹的生理表現都很接近。然而，稚樹苗木與成樹間生

理耐旱性是否接近或差異很大，可能會受許多環境因子的影響，有待更多研究來驗證。

過去在台灣南部石珠濱海地區(Kuo et al. 2017)及墾丁高位珊瑚礁森林(Kuo and Tsai 2018)比較不同樹種耐旱性時，都是藉繪製 P_n - Ψ_{pd} 分布圖的迴歸式，計算各試驗樹種的 Ψ_{A0} 。當時使用的水勢計(Model 3005)只能測到 ≥ -4.0 MPa的葉部水勢，然而大多樹種的 Ψ_{A0} 都低於該儀器最小的水勢測值，因此是藉外插法估算其 Ψ_{A0} 數值。本研究使用最小水勢測值為-10.0 MPa的水勢計(Model 1505D)，藉由斷水過程持續測定植株 P_n 及 Ψ_{pd} 的動態變化，可獲得各試驗樹種實際的 Ψ_{A0} 數值。

恆春海岸林的蓮葉桐、皮孫木之 Ψ_{A0} 分別為-2.31、-2.43 MPa，然而其 $\Psi_{\text{A10\%}}$ 分別為-1.45、-1.90 MPa，且 $\Psi_{\text{gs10\%}}$ 分別為-1.39、-1.68 MPa (Table 3)，顯示此兩樹種遭遇輕度水分逆境時(> -2.00 MPa)氣孔已明顯關小，光合作用碳固定已明顯受限，而蓮華池森林生長在下坡的水冬瓜、水同木也有類似的表現。此外，兩處森林大多數試驗樹種的 $\Psi_{\text{A10\%}}$ 及 $\Psi_{\text{gs10\%}}$ 都 ≤ -3.00 MPa，這些樹種在野外的植株除非遭遇到極端乾旱事件，其黎明前葉部水勢(Ψ_{pd})可能也很少會 ≤ -3.00 MPa，並不會敏感的將氣孔完全關閉。例如蓮華池森林於2019年2月極端乾旱期間，山脊生育地18種成樹中有7種的 Ψ_{pd} 仍 > -1.00 MPa，只有3種的 Ψ_{pd} 會低於-2.00 MPa (2.10~-2.39 MPa) (Kuo et al. 2020)；恆春海岸林9種稚樹在乾季期間也只有3種的 Ψ_{pd} 會低於-2.00 MPa (Kuo et al. 2017)，顯示縱使在相同生育地，不同樹種獲取土壤水分的根系空間分布狀態也會有很大差異。因此，探討台灣原生樹種的耐旱能力時，也應瞭解對樹種耐旱性有貢獻的諸多性狀，例如深根性、落葉性、乾旱時導管抵抗栓篩的能力(Fallon and Cavender-Bares 2018)、葉部脫水時維持生理活動的能力等。

就試驗花費的人力及時間而言，葉部耐旱性的試驗過程雖然較全株耐旱性相對簡單，但是單一樣本葉片藉P-V curve計算飽水滲透壓(π_0)及 π_{tp} 的過程至少要花費12 h，效率很低。近年來有研究指出不同樹種間 π_0 與 π_{tp} 具

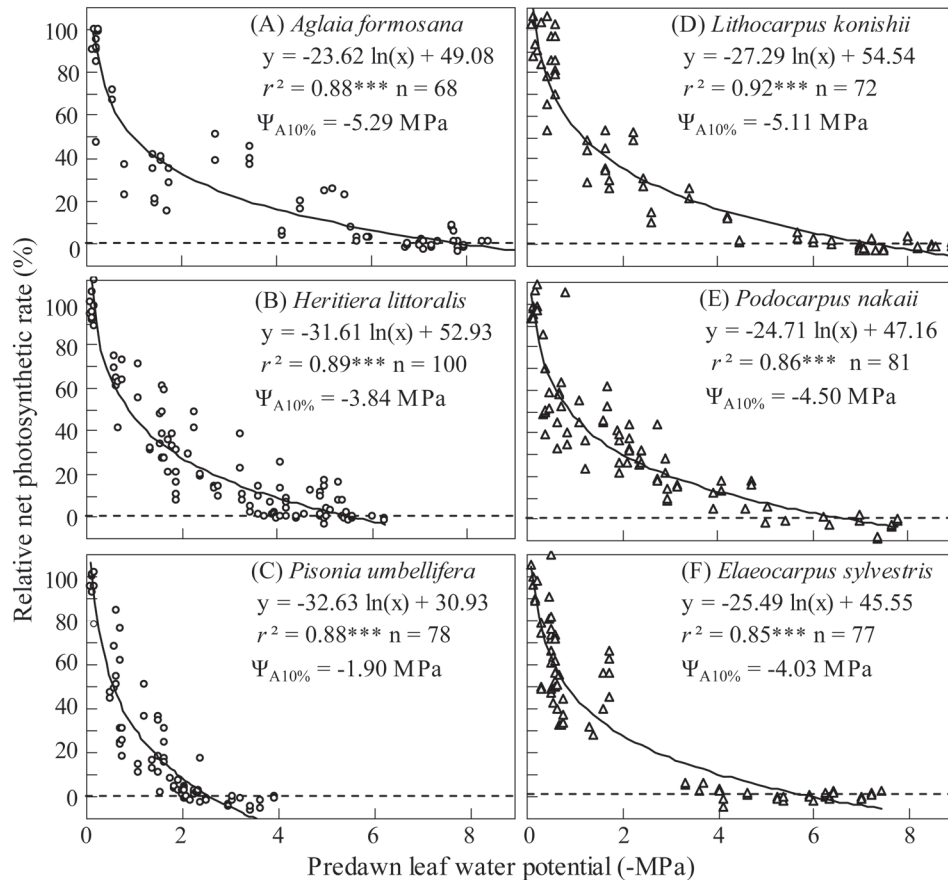


Fig. 3. Relative net photosynthetic rates as a function of the predawn leaf water potential for 3 representative species each of the Hengchun Coastal Forest (A~C) and the Lienhuachih Forest (D~F). $\Psi_{A10\%}$ denotes the predawn leaf water potential at the 10% net photosynthetic rate compared to water-saturated conditions. *** $p < 0.001$.

有極顯著直線正相關(Bartlett et al. 2012a), 因此藉測定較方便的滲透壓儀(osmometer)測定葉片的 π_0 , 再將此數據帶入藉P-V curve建立的 π_0 與 π_{1p} 關係式, 可有效率的獲得眾多樹種的 π_{1p} 數值(Maréchux et al. 2015, Zhu et al. 2018)。然而, 在蓮華池森林藉P-V curve獲得52樹種成樹葉片乾季的 π_0 與 π_{1p} 關係式, 兩者雖具顯著正相關, 但關係並不高($r^2 = 0.53$) (Kuo et al. 2020), 本研究海岸林22樹種成樹葉片乾季 π_0 與 π_{1p} 的關係也不高($r^2 = 0.33$), 雨季時更低($r^2 = 0.20$)。顯示台灣亞熱帶山區或海岸林樹種, 以滲透壓儀測得的 π_0 值估算該樹種的 π_{1p} 值, 可能準確度不高。

兩處森林的試驗樹種苗木, 由飽水至光合作用停止所經歷的期間(斷水處理平均週數), 海岸林樹種平均為8.6 wk, 短於蓮華池森林樹種的13.1 wk, 然而斷水處理期間較短的樹種並不就較不耐旱。就同一處森林的樹種而言, 斷水處理平均週數也與其耐旱能力無顯著相關, 因為不同樹種葉片的蒸散速率不一, 植株蒸散失水的葉面積也有差異, 因此全株水分散失的快慢也不同。本研究供試樹苗的形體大小雖然不一致, 但都是待其根系長到容器底部後才開始進行斷水處理, 因此根系獲取水分的容積一致。在一定的水分供應量下, 影響植株水分消耗的主要因子, 應包括物種本身的蒸散作

用潛力、氣孔控制失水能力、進行蒸散作用的全株葉面積、天候因素等。蓮華池森林供試19樹種，植株斷水處理平均週數差異很大，水同木、水冬瓜分別僅費時4、6 wk，而大丁黃、台灣紅豆樹、土肉桂則長達24~26 wk，大多數樹種是經歷9~15 wk (Table 3)。分析蓮華池供試樹種飽水時的 g_s 與其乾旱處理週數的關係，結果兩者並不具顯著相關($p = 0.27$)，但各樹種單株葉面積(Xu 2019)與其斷水處理週數，兩者則具顯著相關($p = 0.01$, $r^2 = 0.32$)，顯示單株總葉面積較大，在較短時間內即會大量消耗土壤水分，因此在較短時間即會遭遇令氣孔關閉、光合作用停止的缺水逆境。恆春海岸林試驗植株並未量測單株總葉面積，無法分析此性狀與斷水處理週數的關係。

恆春海岸林進行長期乾旱試驗的19樹種中，黃槿、構樹、相思樹、木麻黃等4種先驅樹種(Kuo et al. 2021)，可能因具有旺盛的氣體交換速率(蒸散率高)，在短期內即消耗掉容器內大量的土壤水分，斷水處理都僅5 wk即令其葉部水勢降低至各自樹種的 Ψ_{A0} 。然而，月橘及紅柴都是中等耐險樹種，氣體交換速率應不如先驅樹種高，但其平均斷水處理週數僅為4 wk，葉部水勢很快就降到其 Ψ_{A0} ，可能是此兩樹種有較高的單株總葉面積，在短時間內即會消耗大量水分。另一方面，臺灣海桐、銀葉樹、海欖果、瓊崖海棠、毛柿、蓮葉桐等6樹種的平均斷水處理週數長達12~16 wk，顯示這些樹種具有防止過度失水的機制，可延遲遭嚴重脫水日數。雖然蓮葉桐光合作用停止的水勢僅為-2.31 MPa，但在斷水處理期間可能因氣孔控制水分喪失的能力極高，以至於延遲至16 wk才會令葉部水勢降至-2.31 MPa，才失去氣體交換功能。此外，蓮葉桐經歷長期斷水處理再重新供水後，有83%的植株可存活。過去試驗發現蓮葉桐樹苗栽植在較小的容器(容積3.6 l)，經歷54 d斷水處理，雖然大部分葉片因乾旱而枯萎掉落，但重新供水後有80%的植株可長出新葉(Kuo and Yeh 1994)。上述結果顯示蓮葉桐是以節約用水的延遲脫水機制，應付輕度至中度的缺水逆境。然而就全株耐旱性而言，蓮葉桐若遭遇嚴重的

乾旱，例如土壤水分有效性低於-2.50 MPa，植株很可能即無法忍受缺水逆境。海欖果的 Ψ_{A0} 為-3.46 MPa，相對於其他海岸林樹種，海欖果的全株耐旱性並不高。Okubo and Utsunomiya (1996)報導無花果(*Ficus carica*)分泌乳膠汁(latex sap)的細胞laticifers可當作抵抗缺水逆境的水分緩衝區。海欖果葉部具乳膠汁，土沉香、瓊崖海棠的葉片也有類似乳膠汁或樹脂狀液，目前尚不知這些樹種是否具laticifers組織，也不清楚其對調節葉部滲透壓或提高植株耐旱性是否有助益。

本研究測得兩處樹種的 π_{tlp} 及 Ψ_{A0} 數據，可依此兩項量化數據將供試樹種的耐旱性予以分級。過去曾將 $\pi_{tlp} > -1.5$ MPa的樹種歸類在「極不耐旱」等級； π_{tlp} 介於-1.50~-1.99 MPa及-2.00~-2.49 MPa者，分別歸類在「不耐旱」及「中等耐旱」等級； π_{tlp} 介於-2.50~-2.99 MPa者歸類在「耐旱」等級； $\pi_{tlp} < -3.00$ MPa者歸類在「極耐旱」等級(Kuo et al. 2020)。本研究恆春海岸林22樹種於乾季測得的 π_{tlp} 範圍在-2.56~-2.86 MPa之間(Table 1)，依上述分級方式都是歸類在「耐旱」等級，而生長在蓮華池森林下坡的7樹種都歸類在「中等耐旱」等級。在全株耐旱性方面，過去學界曾測過 Ψ_{A0} 的物種不多(Brodribb and McAdam 2013, Zhou et al. 2014, Kuo et al. 2017, Kuo and Tsai 2018)，尚無藉此生理性狀區分樹種耐旱性等級的報導。本研究建議可將全株耐旱性區分為3等級， $\Psi_{A0} \leq -6.00$ MPa的樹種歸於等級I(耐旱)， Ψ_{A0} 介於-5.99~-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)。若考量本研究兩處森林試驗樹種 π_{tlp} 的分布只在-2.03~-2.98 MPa之侷限範圍，可將葉部耐旱性由5級簡化為3級(a: $\pi_{tlp} \leq -2.70$, b: -2.69~-2.50, c: > -2.50 MPa)，則合併3類 Ψ_{A0} (I, II, III)與3類 π_{tlp} (a, b, c)可形成9類生理耐旱性分級組合(Table 4)。歸類為I-a最耐旱者，海岸林有10種(樹青、鐵色、相思樹、紅柴、毛柿、

Table 4. Drought tolerance classification of tested species according to the leaf water potential at photosynthesis cessation (Ψ_{A0}) and at the turgor loss point (π_{tp}). Numbers 1~20 are 20 tested species in the Hengchun Coastal Forest of Table 2, and numbers 21~39 are 19 tested species in the Lienhuachih Forest in Table 3

π_{tp} (MPa)	Ψ_{A0} (MPa)		
	I: < -6.00	II: -5.99 ~ -3.00	III: > -3.00
a: ≤ -2.70	#1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11 #21, 22, 23, 24	#16, 17	-
b: -2.69 ~ -2.50	#4, 12 #25, 26, 27	#13, 14, 15, 18 #28, 33	# 19, 20
c: > -2.50	-	#29, 30, 31, 32, 34, 35, 36, 37	#38, 39

臺灣海桐、止宮樹、木麻黃、瓊崖海棠、黃槿)，山區則有4種(小西氏石櫟、桃實百日青、大丁黃、臺灣紅豆樹)。歸類在I-b耐旱性次高者，海岸林有月橘、土沉香，山區則有長尾尖葉櫟、杜英、紅楠。海岸林的銀葉樹、構樹是歸類在II-a，而歸於II-b的海岸林及山區樹種分別有4及2種；歸類在II-c的7種都是山區樹種。歸類在不耐旱等級III-b的為海岸林的皮孫木、蓮葉桐，而歸類在III-c最不耐旱等級者則是生長在蓮華池森林下坡溪畔的水冬瓜、水同木(Table 4)。試驗樹種中沒有全株耐旱性極高而葉部耐旱性極低者，或是相反的情況(Table 4)。

台灣亞熱帶原生闊葉樹種中，相思樹的耐旱性很高，此性狀很早就被認定(Kuo 1992, 1994)。外來樹種木麻黃也有很高的耐旱性(Wang et al. 2008)，且具有良好的抗風與耐鹽性，為海岸第一線造林無可取代的樹種(Liu and Sheu 2014)。近年來極端氣候造成的乾旱事件日趨頻繁且加劇，因此造林時選擇遺傳上耐旱能力高的樹種很重要。本研究針對樹種耐旱等級的區分，是以全株耐旱性為主要考量，區分為3等級，葉部耐旱性則為同一全株耐旱性等級下細分的次要考量。本研究確認相思樹、木麻黃、黃槿此3種先驅樹種的耐旱性極高，另有7種中等耐陰或耐陰的海岸林樹種也屬於最高的耐旱等級(I-a)，可供海岸造林使用。蓮華池森林的小西氏石櫟、桃實百日青、大丁黃、臺灣紅豆樹之耐旱等級也是I-a，而長尾尖葉櫟、杜

英、紅楠的耐旱等級屬I-b，這7種樹種可供山區有缺水逆境生育地生態復育造林使用。

結論

恆春海岸林多數試驗樹種的耐旱能力很高，而蓮華池森林生長在下坡處的樹種較不耐旱。恆春海岸林的樹青、鐵色、紅柴、毛柿、黃槿、止宮樹、相思樹、木麻黃、臺灣海桐、瓊崖海棠，以及蓮華池森林的大丁黃、小西氏石櫟、桃實百日青、臺灣紅豆樹共計14種，為本研究生理耐旱性最高者。皮孫木、蓮葉桐、水冬瓜、水同木等4種樹苗在較輕微的缺水逆境時，氣孔會明顯關小，生理耐旱能力較低。同一樹種成樹葉片的膨壓喪失點水勢(π_{tp})，與苗木的光合作用降至0水勢(Ψ_{A0})具極顯著正相關，成樹葉部耐旱性較高者，其苗木全株耐旱性也較高。 Ψ_{A0} 能顯示樹苗在低水勢條件下，維持氣體交換功能的能力，雖然測定不易，但可明顯的區隔出不同樹種苗木生理耐旱性的高低。

謝誌

本研究承蒙科技部計畫MOST 107-2313-B-020-005部分經費補助。由衷感謝兩位匿名審查人睿智深入的建議，指出初稿未盡嚴謹之處，特予致謝。林業試驗所三處研究中心，以及中興大學惠蓀林場，提供多種樹苗供長期乾旱試驗，僅此致謝。王相華與張勵婉博士對初稿給

予修改意見，王淑敏小姐協助製作稿件圖表，在此一併感謝。

引用文獻

- 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. 2016a.** The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. *PNAS* doi/10.1073/pnas.1604088113.
- Bartlett MK, Scoffoni C, Ardy R, Zhang Y, Sun S, Cao K, Sack L. 2012a.** Rapid determination of comparative drought tolerance traits: using an osmometer to predict turgor loss point. *Meth Ecol Evol* 3:880-8.
- Bartlett MK, Scoffoni C, Sack L. 2012b.** 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.
- Bartlett MK, Zhang Y, Kreidler N, Sun S, Ardy R, Cao K, et al. 2014.** Global analysis of plasticity in turgor loss point, a key drought tolerance trait. *Ecol Lett* 17:1580-90.
- Bartlett MK, Zhang Y, Yang J, Kreidler N, Sun SW, Lin L, et al. 2016b.** Drought tolerance as a driver of tropical forest assembly: resolving spatial signatures for multiple processes. *Ecology* 97:503-14.
- Blackman CJ. 2018.** Leaf turgor loss as a predictor of plant drought response strategies. *Tree Physiol* 38:655-7.
- 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.
- Bongers FJ, Olmo M, Lopez-Iglesias B, Anten NPR, Villar R. 2017.** Drought responses, phenotypic plasticity and survival of Mediterranean species in two different micro climatic sites. *Plant Biol* 19:386-95.
- Breshears DD, Myers OB, Meyer CW, Barnes CFJ, Zou CB, Allen CD, et al. 2009.** Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Front Ecol Environ* 7:185-9.
- 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.
- Brodrribb TJ, McAdam SAM. 2013.** Abscisic acid mediates a divergence in the drought response of two conifers. *Plant Physiol* 162:1370-7.
- Castillo JM, Leira-Doce P, Carrion-Tacuri J, Munoz-Guacho E, Arroyo-Solis A, Curado G, et al. 2007.** Contrasting strategies to cope with drought by invasive and endemic species of *Lantana* in Galapagos. *Biodivers Conserv* 16:2123-36.
- Chaves MM, Pereira JS, Maroco J, Rodrigues ML, Ricardo CPP, Osorio ML, et al. 2002.** How plants cope with water stress in the field? Photosynthesis and growth. *Ann Bot* 89:907-16.
- Comita LS, Engelbrecht BMJ. 2009.** Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology* 90:2755-65.
- Cregg BM. 2004.** Improving drought tolerance of trees: theoretical and practical considerations. *Acta Hort* 630:147-58.
- DeLucia EH, Schlensibger WH. 1991.** Resource use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran plants. *Ecology* 72:51-8.
- Dichio B, Xiloyannis C, Sofu A, Montanaro**

- G. 2005.** Osmotic regulation in leaves and roots of olive trees during a water deficit and rewatering. *Tree Physiol* 26:179-85.
- 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.
- Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA. 2009.** Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron Sustain Dev* 29:185-212.
- Farrell C, Szota C, Arndt SK. 2017.** Does the turgor loss point characterize drought response in dryland plants? *Plant Cell Environ* 40:1500-11.
- Granier A, Reichstein M, Bre' da N, Janssens IA, Falge E, Ciais P, et al. 2007.** Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agric For Meteorol* 143:123-45.
- 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.
- John GP, Henry C, Sack L. 2018.** Leaf rehydration capacity: associations with other indices of drought tolerance and environment. *Plant Cell Environ* 41:2638-53.
- Ko JC. 2017.** Determine the leaf with maximum photosynthetic rate using chlorophyll fluorescence technique [MSc thesis]. Pingtung, Taiwan: National Pingtung Univ. of Science and Technology. 49 p. [in Chinese with English summary].
- Kuhans MR, Stroup WW, Gebre GM. 1993.** Dehydration tolerance of five bur oak (*Quercus macrocarpa*) seed sources from Texas, Nebraska, Minnesota, and New York. *Can J For* 23:387-93.
- Kuo YL. 1992.** Physiological and growth responses of *Acacia confusa* seedlings to water stress. *Q J Chin For* 25(1):33-44. [in Chinese with English summary].
- 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, 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* 18:183-92. [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* 36:189-220. [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* 33:213-30.
- Kuo YL, Wang HH, Peng SH, Yang YP. 2014.** Composition, structure, and preliminary restoration efforts of a tropical coastal forest at Siangjiowan, southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 29:267-84.
- 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* 32:131-44.
- Kuo YL, Yeh YY. 1994.** Drought-induced leaf withering and refoliation ability of seedlings of *Pittosporum pentandrum*, *Hernandia sonora* and *Goniothalamus amuton*. *Bull Pintung*

Polytech Inst 3:129-35. [in Chinese with English summary].

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* 23:93-102.

Lenz TI, Wright IJ, Westoby M. 2006. Interrelations among pressure-volume curve traits across species and water availability gradients. *Plantarum* 127:423-33.

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* 33:1035-49.

Li S, Feifel M, Karimi Z, Schuld B, Choat B, Jansen S. 2016. Leaf gas exchange performance and the lethal water potential of five European species during drought. *Tree Physiol* 36:179-92.

Liu CP, Sheu BH. 2014. Study on the natural regeneration by self-sown seeds in mature *Castuarina spp.* stands. *Q J For Res* 36:7-16. [in Chinese with English summary].

Lu SY, Sun MY, Huang HH. 2018. A study of rainfall changes and thresholds of extreme rainfall events in the Lienhuachih area of central Taiwan. *Taiwan J For Sci* 33:251-62.

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, Bartlett MK, Sack L, Baraloto C, Engel J, Joetzer E, et al. 2015. Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Funct Ecol* 29:1268-77.

Maréchux I, Bonal D, Bartlett MK, Burban B, Coste S, Courtois EA, et al. 2018. Dry-

season decline in tree sapflux is correlated with leaf turgor loss point in a tropical rainforest. *Funct Ecol* 32:2285-97.

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.

Mitchell PJ, O'Grady AP. 2015. Adaptation of leaf water relations to climatic and habitat water availability. *Forests* 6:2281-95.

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

Okubo M, Utsunomiya N. 1996. Effects of sodium chloride on growth, gas exchange and ion concentration in latex of fig (*Ficus carica* L.). *Environ Control Biol* 34:259-65.

Percival GC, Sheriffs CN. 2002. Identification of drought-tolerant woody perennials using chlorophyll fluorescence. *J Aborricult* 28:215-23.

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.

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.

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.

Wang GW, Liao TS, Chen CI, Yang KY, Lin

JS, Chen YM, et al. 2008. Response of water stress on *Casuarina equisetifolia* seedlings. Q J For Res 30(2):31-44. [in Chinese with English summary].

Wang HH, Chen HF, Hseu ZY, Kuo YL, Jien SH. 2012. Effects of soil properties on restoring indigenous plants in coral reef landscapes. Taiwan J For Sci 27:283-98.

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].

Xu ZW. 2019. Using long-term water withholding method to compare the whole-plant

drought tolerance of tree species inhabiting in different slope positions of Lianhuachi Forest [MSc thesis]. Pingtung, Taiwan: National Pingtung Univ. of Science and Technology. 61 p. [in Chinese with English summary].

Zhou SX, Medlyn B, Sabaté S, Sperlich D, Prentice IC. 2014. Short-term water stress impacts on stomatal, mesophyll and biochemical limitations to photosynthesis differ consistently among tree species from contrasting climates. Tree Physiol 34:1035-46.

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.