

研究報告

## 比較多納崩塌地林下耐陰稚樹在雨季及乾季葉部水勢與光合作用

鍾安晴<sup>1,2</sup>、郭耀綸<sup>2</sup>

### 摘要

臺灣南部多納於2009年發生崩塌現象後，部分區域已有次生林建立，林下繁生幼齡植株。本研究測定該處耐陰樹種之稚樹的黎明前葉部水勢( $\Psi_{pd}$ )及淨光合作用率( $P_n$ )，比較此兩性狀在雨季與乾季的差異，以探討可用性水分及光量對林下稚樹光合作用的影響。此外，也測定該處小樣區的林冠孔隙率，並計算各小樣區林木胸徑合計值(T-dbh)。結果發現乾季時因冠層上木落葉，使得稚樹可用的光合作用光子量較雨季提高74%，且乾、雨兩季小樣區林冠孔隙率與T-dbh值都呈顯著負向關係。乾季前期及後期10種供試稚樹的 $\Psi_{pd}$ 值均顯著低於雨季時，但不同樹種 $\Psi_{pd}$ 值降低程度差異大。乾季後期石苓舅稚樹 $\Psi_{pd}$ 值降低至-2.70 MPa，而樟葉槭仍可達-0.74 MPa，顯示後者有較多可用的水分。小芽新木薑子、小梗木薑子、菲律賓楠、樟葉槭，同種稚樹在3季的 $P_n$ 值多不具顯著差異；合併此4樹種，則其葉片在乾季兩期的水勢及 $P_n$ 值都顯著低於雨季，但乾季後期稚樹 $P_n$ 值仍能維持雨季時的78%。乾季後期稚樹的 $\Psi_{pd}$ 值與小樣區T-dbh值呈顯著負向關係，顯示密集伴生的林木會競爭稚樹的水分。結果顯示T-dbh值應可做為乾季後期小樣區可用性水資源及光量的指標。總結為乾季時雖然可用性光量增加，但因為可用性水量顯著減少，導致稚樹在乾季時其光合作用率低於雨季時。

關鍵詞：淨光合作用率、黎明前葉部水勢、胸徑合計值、可用性水分、水分競爭

鍾安晴、郭耀綸。2024。比較多納崩塌地林下耐陰稚樹在雨季及乾季葉部水勢與光合作用。台灣林業科學 39(1):37-51。

<sup>1</sup> 林業試驗所六龜研究中心，844005高雄市六龜區中興里中庄198號 Lioukuei Research Center, Taiwan Forest Research Institute, 198 Zhongzhuang, Chunghsing Village, Lioukuei Dist., Kaohsiung City 844005, Taiwan.

<sup>2</sup> 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 University of Science and Technology, 1 Xuefu Rd., Neipu Township, Pingtung 91201, Taiwan.

通訊作者：郭耀綸 Corresponding author, Yau-Lun Kuo, E-mail: ylkuo@mail.npust.edu.tw

2023年8月送審2024年1月通過。Received August 2023, Accepted January 2024.

Research paper

## Comparisons of Leaf Water Potential and Photosynthesis of Understory Shade-tolerant Saplings at the Duona Landslide Site During the Rainy and Dry Seasons

An-Ching Chung,<sup>1,2</sup> Yau-Lun Kuo<sup>2</sup>

### ABSTRACT

Following the Duona landslides that occurred in 2009, secondary forests, with many juveniles growing in the understory, have since developed in some sites. This study compares the predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ) and net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of saplings of shade-tolerant tree species of the secondary forests during both rainy and dry seasons, and explores the effects of water and light availability on the photosynthetic rates of these saplings. The gap fractions of 100 small plots within the secondary forests were measured in both seasons, and the total diameter at breast height (T-dbh) of trees growing in each plot was calculated. Results indicate that during the late-dry season, the shedding of upper canopy leaves resulted in a 74% increase of photosynthetic photon flux density available for saplings compared to the rainy season. We also found significant negative correlations between gap fractions and T-dbh values in both dry and rainy seasons. The  $\Psi_{pd}$  values of all ten tested species during the early-and late-dry seasons were significantly lower than those during the rainy season, although the extent of reduction varied among species. By the late-dry season, the  $\Psi_{pd}$  value for *Glycosmis parviflora* var. *parviflora* saplings was -2.70 MPa, while that of *Acer albopurpurascens* saplings was -0.74 MPa, indicating higher water availability for the latter species. The  $P_n$  values of saplings of *Neolitsea parvigemma*, *Litsea hypophaea*, *Machilus philippinensis*, and *Acer albopurpurascens* did not show significant variation across the three seasons. However, when data from these four species were pooled, the  $P_n$  measured in the two dry seasons were significantly lower than those in rainy season. The  $P_n$  measured in the late-dry season was 78% of that observed in the rainy season. During the late-dry season, the  $\Psi_{pd}$  values of the saplings were significantly negatively correlated with the T-dbh values of trees in the small plots, suggesting competition for water between the saplings and nearby trees. The results suggest that T-dbh of trees can serve as an indicator of both water and light availability in small plots during the late-dry season. In conclusion, the study found that light availability increased, while soil water availability significantly decreased in dry seasons resulting in reduction of the photosynthetic rate of the understory saplings in the secondary forests of Duona landslide sites.

**Keywords:** net photosynthetic rate, predawn leaf water potential, total diameter at breast height, water availability, water competition.

**Chung AC, Kuo YL. 2024.** Comparisons of Leaf Water Potential and Photosynthesis of Understory Shade-tolerant Saplings at the Duona Landslide Site During the Rainy and Dry Seasons. *Taiwan J For Sci* 39(1):37-51.

## 緒言

臺灣西南部有明顯的乾季及雨季之分，降雨集中於夏季，而長達4~6個月乾季的累積雨量，常少於年降雨量的15% (Kuo et al. 2017, Lu et al. 2018, 2019)，因此在乾季期間植物面臨的可用性水分(water availability)會較低。苗木及稚樹的根系相對不如成樹旺盛，乾季期間可能無法獲取較深層的土壤水分(Cao 2000, Engelbrecht and Kursar 2003, Gibbons and Newbery 2003)，對土壤水分變動的敏感程度高於成樹(Gulías et al. 2002)，也較難與成樹競爭土壤水分(Lewis and Tanner 2000)。因此乾季時較低的降雨量，對林木幼齡植株的生長及存活會有不利影響。

樹種可藉由延遲脫水(dehydration postponement)機制和/或忍受脫水(dehydration tolerance)機制，而度過缺水逆境(Kramer 1983, Comita and Engelbrecht 2014)。有些植物具備增加水分獲取的性狀，例如深根性、葉部或莖部具儲水組織，或具備減少水分喪失的性狀，例如乾季落葉減少葉面積、氣孔較早關閉，這些性狀可使植株拖延面臨乾旱脫水的時間；有些植物在土壤或植株可用性水分很低時，具有能夠忍受脫水的性狀，包括較低的膨壓喪失點葉部水勢、能維持葉部光合作用及莖部水分傳導功能、木質部能抵抗栓塞(embolism)等性狀(Kursar et al. 2009, Volaire 2018)。Kuo et al. (2023)曾量測葉片膨壓喪失點水勢，以及光合作用停止時的黎明前葉部水勢兩項生理參數，評定臺灣亞熱帶樹種的耐旱等級。臺灣南部多納崩場地次生林，林下已有許多耐陰樹種幼齡植株建立(Chung et al. 2022)，其中小芽新木薑子(*Neolitsea parvigemma*)及石苓舅(*Glycosmis parviflora* var. *erythrocarpa*)屬耐旱能力高的I-b等級，而九節木(*Psychotria rubra*)耐旱能力中等(等級II-c) (Kuo et al. 2023)，但有許多樹種的耐旱性仍未知。

乾季期間因樹冠層林木落葉，林下幼齡植株因此可獲得較高的光資源，這有利於苗木及稚樹的生長嗎？婆羅洲熱帶林乾季期間森林下層的光量高於雨季時，耐旱樹種苗木的生長因光資源提

高而受益(Russo et al. 2012)。然而，乾季期間可用性水分的降低，常會限制樹苗生理活動及生長，使得樹苗的生長表現在雨季時高於乾季時(Comita and Engelbrecht 2014)。多納地區位處臺灣南部，降雨型態也具明顯乾、雨季之分。2009年8月莫拉克颱風擾動時，多納林道8.7 km處發生崩塌，於2017~2020年在崩塌地樣區，樹冠層及次冠層最主要之組成樹種為山黃麻(*Trema orientalis*)、白匏子(*Mallotus paniculatus* var. *paniculatus*)及羅氏鹽膚木(*Rhus javanica* var. *roxburghiana*) (Chung et al. 2022)，在乾季期間前兩樹種會大量落葉，而羅氏鹽膚木則全株落葉，使得林下地被層光量明顯提高(現地觀察)。為瞭解在多納崩場地的耐陰樹種的幼齡植株，在乾季時其生理表現會因遭缺水逆境而受限，或是會因為環境光量較高，其生理表現反而較旺盛，本研究比較該處耐陰樹種稚樹在雨季及乾季時的黎明前葉部水勢(predawn leaf water potential,  $\Psi_{pd}$ )與淨光合作用率(net photosynthetic rate,  $P_n$ )，並探討此處可用性水資源及光資源對稚樹光合作用的影響，以回答下列三個問題：(1)由雨季到乾季不同時期，隨著降雨量的減少，供試各樹種稚樹的 $\Psi_{pd}$ 值是否都會顯著降低？不同樹種的表現相同嗎？(2)乾季期間樹冠上層樹木會落葉，樹冠下層的稚樹因光量提高對光合作用的促進作用，是否可補償因土壤水分減少而對光合作用產生的抑制作用？(3)稚樹生長的微生育地，若伴生植株數較多或形體較大，對稚樹的水分競爭是否會較嚴重？本研究針對問題(1)提出的假說為：在乾季期間試驗樹種稚樹的 $\Psi_{pd}$ 值都會較雨季時顯著降低， $\Psi_{pd}$ 值的降低程度可反應該樹種稚樹獲取土壤水分能力的高低。針對問題(2)提出的假說為：乾季樹冠上層樹木大量落葉，使得林下稚樹獲得明顯較高的光資源，可補償耐旱性稚樹因土壤可用性水分減少而對光合作用產生的抑制作用。針對問題(3)提出的假說為：乾季期間密集伴生的林木會競爭稚樹可用的土壤水分，在競爭植株較多或形體較大之微生育地，稚樹能獲得的土壤水分會較受限，其 $\Psi_{pd}$ 值會較低。

## 材料與方法

### 試驗地概述

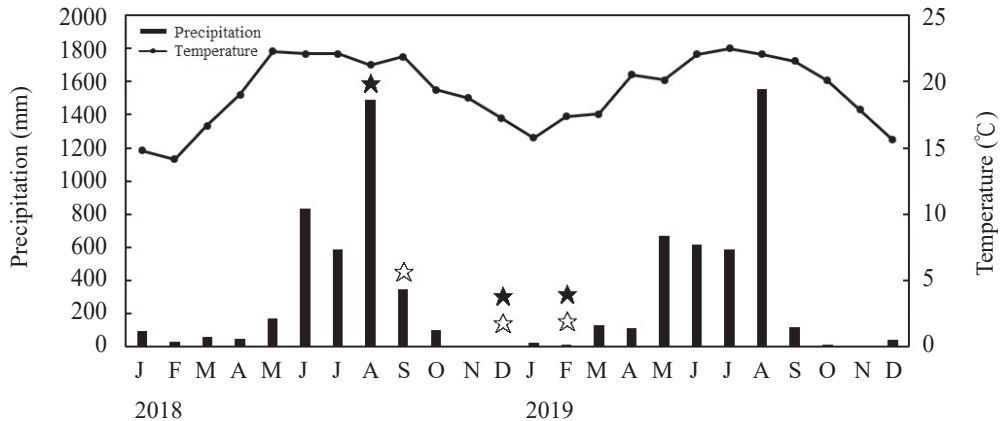
本研究樣區位於高雄市茂林區多納林道(22°53'22.7"N, 120°44'13.2"E), 隸屬於林業試驗所六龜研究中心試驗林之多納20林班。2009年8月莫拉克颱風擾動時, 多納林道8.7 km處發生崩塌, 該崩塌地經歷十餘年後部分區域仍為裸露狀態, 部分區域進行自然演替形成以先驅樹種為優勢之次生林, 2020年該林分重要值指數最高的三個樹種為山黃麻(28.2%)、白匏子(28.1%)及臺灣山桂花(*Maesa perlaria* var. *formosana*) (8.8%) (Chung et al. 2022)。該次生林樹木(胸徑  $\geq 1.0$  cm者)依樹高可分為下列垂直分層: 樹冠層(樹高  $\geq 8$  m, 329株, 平均胸徑13.2 cm); 次冠層(樹高7.9~4.0 m, 2148株, 平均胸徑4.8 cm)、灌木層(高度  $< 4$  m, 1200株, 平均胸徑2.2 cm) (Chung et al. 2022, 胸徑資料為六龜研究中心未發表數據)。然而, 該次生林幼齡木(胸徑  $< 1.0$  cm之木本植物)的組成卻以中等耐陰及耐陰樹種為主(Chung et al. 2022), 顯示先驅及陽性樹種的更新已不再具優勢。此處崩塌地海拔高度在900~1050 m, 地表多為大石塊及碎石, 坡度約25°; 土壤質地為砂質壤土至砂質粘壤土, 土壤pH值5.55, 有機質含量7.54% (六龜研究中心調查數據)。依據林業試驗所多納氣象站資料, 本區於2018及2019年二年期間之年均溫度為19.3°C, 年均雨量為3838 mm, 但降雨集中於5~9月, 10月至隔年4月為降雨量明顯較少的乾季(Fig. 1)。於2017年3月在該崩塌地次生林設立4個0.25 ha (50 × 50 m)的大樣區, 面積合計1.0 ha; 各大樣區皆劃分成25個10 × 10 m的小樣區, 合計100個小樣區(Chung et al. 2022)。樣區設置後, 每年於4月及10月都調查各樣區林木的種類、數量及胸徑。本研究藉2018年10月植群調查所得資料, 將各小樣區內胸高直徑(dbh)  $\geq 1.0$  cm之所有林木的dbh值加總, 得到各小樣區之林木胸徑合計值(total diameter at breast height, T-dbh), 當作小樣區林分遮陰程度的指標。為了增加各小樣區林下植株可用光資源的量化資料, 於2020年2月(乾

季)及8月(雨季), 在該崩塌地100個小樣區中央, 距地表1.3 m藉魚眼攝影(fisheye photography)技術, 各拍攝一張魚眼鏡頭影像, 利用Image J軟體分析各小樣區林冠無遮蔽的孔隙率(gap fraction) (Beckschäfer 2015)。雖然林冠孔隙率測定時間較下述樹種生理活動的測定晚兩年, 但研究期間此次生林樣區並未遭颱風擾動, 因此兩年期間林冠整體的結構應該沒有明顯變動, 2020年乾季或雨季測得的小樣區林冠孔隙率數據, 應可代表兩年前的孔隙率情況。

### 供試10樹種稚樹黎明前葉部水勢測定

選定崩塌地樣區內耐陰性較高且數量較多(Chung et al. 2022)的10樹種之稚樹, 測定其黎明前葉部水勢( $\Psi_{pd}$ )。該10樹種包括耐陰性屬於「中等耐陰等級」的小梗木薑子(*Litsea hypophaea*)、臺灣山桂花、水錦樹(*Wendlandia uvariifolia*); 屬於「耐陰等級」的樟葉槭(*Acer albopurpurascens*)、菲律賓楠(*Machilus philippinensis*)、小芽新木薑子、九節木, 以及屬於「極耐陰等級」的臺灣格柵(*Eurya septata*)、華八仙(*Hydrangea chinensis*)、石苓舅(Kuo et al. 2021)。各樹種選取林道上坡分散在不同小樣區, 高度大多在50~130 cm的5~9株稚樹, 分別於2018年9月、12月及2019年2月測定植株 $\Psi_{pd}$ 值。於各測定日清晨04:30~06:00, 各株稚樹剪取2個葉片放入內含濕紙巾的夾鏈袋, 再置於保冷容器內, 於20分鐘內攜至多納苗圃工作站, 再以植物體水勢計(Model 3005, Soilmoisture Equipment Corp., Goleta, CA, USA)測定其葉部水勢(Kuo et al. 2020), 2葉片測值平均後代表該株稚樹的 $\Psi_{pd}$ 值。多納氣象站於2018年11、12月及2019年1、2月測得的月累積雨量, 分別為2.5、1.0、26、13 mm, 11~2月累積雨量僅42.5 mm, 而2019年3、4月的雨量分別達132、114 mm (Fig. 1), 已非乾季期間。因此, 本研究將乾季期間2018年12月, 以及2019年2月測定 $\Psi_{pd}$ 值的時期, 分別稱為乾季前期(early-dry season)及乾季後期(late-dry season)。





**Fig. 1.** Monthly mean temperature and precipitation at the Duona site in southern Taiwan, in 2018 and 2019. Monthly mean temperature was 19.2°C and annual precipitation was 3381 mm in the study area. Stars denote the sampling months of photosynthetic rate (★) and water potential (☆) measurement during the study.

#### 供試4樹種稚樹淨光合作用率測定

選取成長後能達到樹冠層的耐陰樹種小芽新木薑子、小梗木薑子、菲律賓楠及樟葉槭的稚樹，分別於2018年8月(雨季，測定日為晴天)，2018年12月(陰天)，以及2019年2月(晴天)，以二套攜帶式光合作用系統(LI-6400XT, LI-COR, Lincoln, NE, USA)，分區域測定稚樹的淨光合作用率( $P_n$ )。各樹種選定分布在不同遮陰程度，7~8個小樣區的8株稚樹當樣木，這些樣木也是各季節測定葉部水勢的相同植株。該4樹種於2019年2月時樣木平均高度為 $94 \pm 7$  cm。於測量季節在連續的二個測定日，於上午8:00~12:00進行光合作用測定。因為同一樹種樣木是選取分布在不同光環境的植株，因此實際測定時同一樹種的樣木，於前後兩測定日之測定順序相反，藉以降低系統性的誤差。測定時是以葉片所處微環境的太陽輻射為光源，並未使用人工光源；葉箱內的溫度8月夏季時設定為28°C，12月及2月冬季期間則設定在24°C；CO<sub>2</sub>濃度一直設定在 $400 \mu\text{l L}^{-1}$ ，相對溼度則維持在60~80%。因測定時間不同會影響光合作用活性，同一測定日每株稚樹測定2個葉片的 $P_n$ 值，選取各株稚樹二測定日共4筆 $P_n$ 值中較高的2

筆，將其平均後代表該稚樹該測定季節的 $P_n$ 值。將同一樹種於該季節8株稚樹的 $P_n$ 值平均，得其平均淨光合作用率( $A_{\text{mean}}$ )。每株稚樹在測定 $P_n$ 值時也藉葉箱邊的光量計(quantum sensor, LI-190SA)偵測葉片照到的光合作用可用光子量(photosynthetic photon flux density, PPFD)，供分析各樹種單株葉片PPFD數值與 $P_n$ 值的關係，以及各小樣區所有樣木PPFD之平均值與該小樣區林冠孔隙率或T-dbh值的關係。本研究於12月及2月光合作用測定首日清晨，4樹種所有稚樹也都採葉片測定其 $\Psi_{\text{pd}}$ 值，由此可分析各樹種樣木 $P_n$ 值與 $\Psi_{\text{pd}}$ 值的關係。雨季光合作用的測定日為2018年8月8~9日，但是因為儀器的安排，葉部水勢的測定延遲至同年9月21日才進行，該6週期間多納地區降雨量為1811 mm，植株可獲充分水資源。

#### 統計分析

本研究同一樹種稚樹接受到的光量、 $\Psi_{\text{pd}}$ 值、 $A_{\text{mean}}$ 值，在不同季節間的差異顯著性，以及同一季節不同樹種間上述參數的差異顯著性、4樹種合併於不同季節光量、 $\Psi_{\text{pd}}$ 值、 $A_{\text{mean}}$ 值的差異顯著性，都是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( $p < 0.05$ )，則進一步以Scheffé's test進行事後檢定。此外，雨季或乾季期間小樣區孔隙率與T-dbh值的關係、雨季或乾季後期光量與小樣區孔隙率或T-dbh值的關係、乾季後期10樹種稚樹合併的 $\Psi_{pd}$ 值與小樣區T-dbh值的關係、各季節同一樹種稚樹 $P_n$ 值與瞬間光量的關係、各季節各樹種 $P_n$ 值與 $\Psi_{pd}$ 值的關係，都是以迴歸分析法檢定其顯著性( $p < 0.05$ )。

## 結果

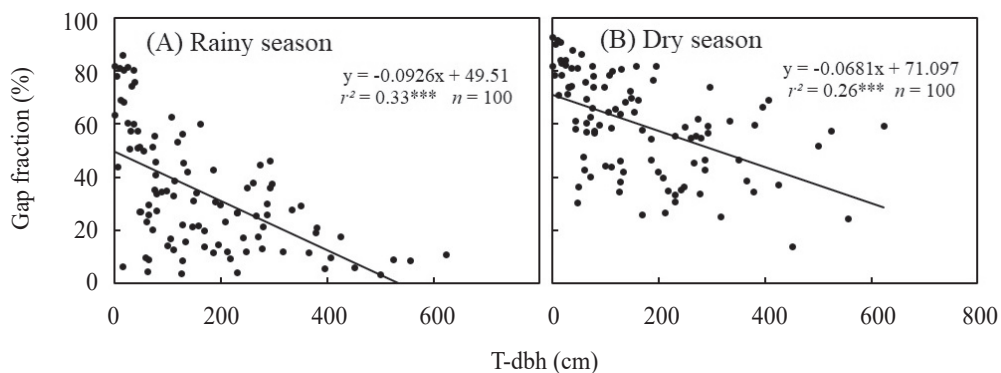
### 多納崩場地小樣區的光環境

多納崩場地次生林100個小樣區，雨季時林冠孔隙率平均為29.9%，但乾季時提高到48.8%。雨季8月時有31個小樣區的孔隙率  $< 20\%$  (Fig. 2A)，但乾季2月時小樣區孔隙率  $< 20\%$ 者僅1個 (Fig. 2B)，顯示乾季時林下幼齡植株可照到的光資源較雨季時高。此外，無論在乾季或雨季，此100個小樣區的林冠孔隙率，與各小樣區林木胸徑合計值(T-dbh)，皆具極顯著負向關係( $p < 0.001$ ) (Fig. 2)，顯示小樣區林木株數較多或形體較大，其林冠孔隙率會較低，林下稚樹可用的光資源也較受限。另一方面，在不同季節測定植株淨光合作用率時，也記錄葉片接受到的瞬間光量值。在

2018年8月雨季晴天時，4樹種各8株稚樹照到的平均光量為 $350\sim 515 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ；在2019年2月乾季後期測定日為晴天時，平均光量在 $673\sim 806 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 間 (Table 1)，較雨季時提高74%。該4樹種共計32株稚樹分散在27個小樣區，在雨季及乾季(2月)的光合作用測定日，這些稚樹接受到的光量值，與稚樹所處小樣區的林冠孔隙率都具極顯著正向關係( $p < 0.001$ ) (Fig. 3A, C)，而與稚樹所處小樣區T-dbh值都具顯著負向關係( $p < 0.05$ ) (Fig. 3B, D)。

### 供試10種稚樹的黎明前葉部水勢

多納崩場地10種耐陰樹種的稚樹，雨季(2018年9月)時的平均黎明前葉部水勢( $\Psi_{pd}$ )介於 $-0.20\sim -0.47 \text{ MPa}$ 間；乾季前期(12月)及後期(2月)的 $\Psi_{pd}$ 值分別在 $-0.74\sim -1.75 \text{ MPa}$ 及 $-0.74\sim -2.70 \text{ MPa}$ 範圍 (Table 2)。於乾季前期及後期，所有樹種稚樹的 $\Psi_{pd}$ 值皆顯著低於(負值較大)雨季時；然而，乾季後期稚樹 $\Psi_{pd}$ 值顯著低於乾季前期者，只有小芽新木薑子、小梗木薑子、九節木、石苓舅等4樹種 (Table 2)。樹種間比較，雨季時菲律賓楠的 $\Psi_{pd}$ 值顯著最低，但其他樹種 $\Psi_{pd}$ 值差異並不大；於乾季前期，華八仙及石苓舅稚樹的 $\Psi_{pd}$ 值顯著最低；屆乾季後期，樟葉槭及臺灣山桂花的 $\Psi_{pd}$ 值仍分別高達 $-0.74$ 、 $-0.95 \text{ MPa}$ ，而九節木、華

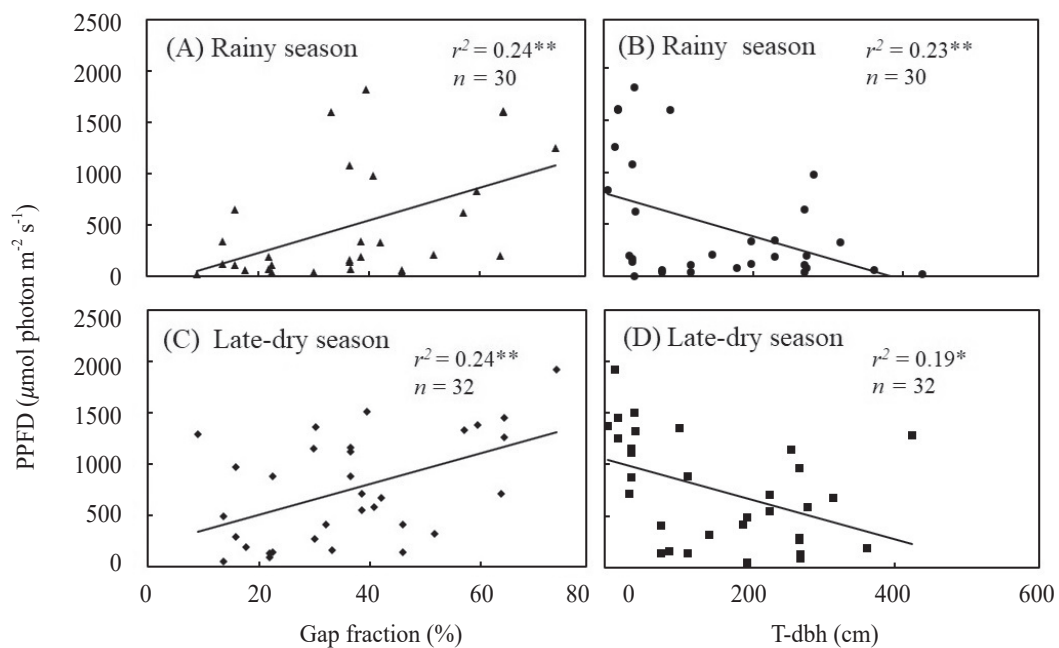


**Fig. 2.** Relationships between gap fraction and total diameter at breast height (T-dbh) of trees growing in each small plot at the Duona landslide site during the rainy season (A) and dry season (B). \*\*\*  $p < 0.001$ .

**Table 1.** Mean photosynthetic photon flux density ( $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) on leaves of saplings of 4 tested species in different seasons at the Duona landslide site (mean  $\pm$  standard error,  $n = 6\text{--}8$ )

Species	Rainy season	Early-dry season	Late-dry season
<i>Neolitsea parvigemma</i>	445 $\pm$ 195 <sup>ab1)</sup>	248 $\pm$ 76 <sup>b</sup>	778 $\pm$ 124 <sup>a</sup>
<i>Litsea hypophaea</i>	515 $\pm$ 210 <sup>b</sup>	315 $\pm$ 102 <sup>b</sup>	806 $\pm$ 187 <sup>a</sup>
<i>Machilus philippinensis</i>	412 $\pm$ 156 <sup>a</sup>	304 $\pm$ 113 <sup>a</sup>	673 $\pm$ 235 <sup>a</sup>
<i>Acer albopurpurascens</i>	350 $\pm$ 252 <sup>ab</sup>	288 $\pm$ 135 <sup>b</sup>	729 $\pm$ 202 <sup>a</sup>

<sup>1)</sup> Different lowercase letters denote a significant difference across seasons of the same species according to Scheffé's test at  $p < 0.05$ .



**Fig. 3.** Relationships between photosynthetic photon flux density (PPFD) on leaves (measured during photosynthetic measurement during the rainy and late-dry seasons) of all saplings of the 4 tested species and gap fraction (A, C) and total diameter at breast height (T-dbh) (B, D) of canopy trees in each plot at the Duona landslide site. \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ .

八仙、石苓萵的  $\Psi_{pd}$  值顯著最低，分別為 -1.84、-2.13、-2.70 MPa (Table 2)。合併10種稚樹同一季節  $\Psi_{pd}$  數據，雨季、乾季前期、乾季後期10樹種的平均  $\Psi_{pd}$  值分別為  $-0.29 \pm 0.03$ 、 $-1.12 \pm 0.12$ 、 $-1.46 \pm 0.19$  MPa，三季節  $\Psi_{pd}$  值均具顯著差異，以乾季後期顯著最低 (Table 2)。合併供試10樹種於

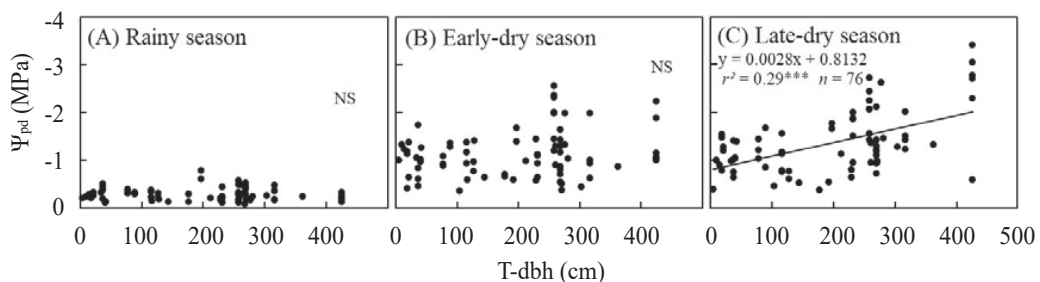
各季節的數據，雨季及乾季前期所有稚樹的  $\Psi_{pd}$  值，與稚樹所在之小樣區2018年10月計算之T-dbh值，均不呈顯著關係 (Fig. 4A, B)，但乾季後期稚樹的  $\Psi_{pd}$  值與小樣區T-dbh值則具極顯著負向關係 ( $r^2 = 0.29$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 4C)。

**Table 2.** Mean height and predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ , MPa) for saplings of the 10 tested species during rainy season, early- and late-dry seasons at the Duona landslide site (mean  $\pm$  standard error). Sapling heights were measured in Aug. 2018

Species	Mean height (cm)	Rainy season	Early-dry season	Late-dry season
<i>Neolitsea parvigemma</i> (小芽新木薑子)	108 $\pm$ 13 (n = 8)	-0.25 $\pm$ 0.04 <sup>a1)</sup> (n = 7) <sup>AB2)</sup>	-1.13 $\pm$ 0.11 <sup>b</sup> (n = 6) <sup>B</sup>	-1.33 $\pm$ 0.10 <sup>c</sup> (n = 7) <sup>B</sup>
<i>Litsea hypophaea</i> (小梗木薑子)	71 $\pm$ 11 (n = 9)	-0.20 $\pm$ 0.03 <sup>a</sup> (n = 9) <sup>A</sup>	-0.89 $\pm$ 0.07 <sup>b</sup> (n = 9) <sup>AB</sup>	-1.12 $\pm$ 0.10 <sup>c</sup> (n = 9) <sup>B</sup>
<i>Machilus philippinensis</i> (菲律賓楠)	71 $\pm$ 11 (n = 9)	-0.47 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup> (n = 9) <sup>C</sup>	-1.22 $\pm$ 0.12 <sup>b</sup> (n = 9) <sup>B</sup>	-1.38 $\pm$ 0.09 <sup>b</sup> (n = 9) <sup>B</sup>
<i>Acer albopurpurascens</i> (樟葉槭)	95 $\pm$ 16 (n = 8)	-0.24 $\pm$ 0.04 <sup>a</sup> (n = 6) <sup>AB</sup>	-0.74 $\pm$ 0.13 <sup>b</sup> (n = 8) <sup>A</sup>	-0.74 $\pm$ 0.04 <sup>b</sup> (n = 8) <sup>A</sup>
<i>Maesa perlaria</i> var. <i>formosana</i> (臺灣山桂花)	106 $\pm$ 9 (n = 6)	-0.36 $\pm$ 0.04 <sup>a</sup> (n = 6) <sup>B</sup>	-0.87 $\pm$ 0.15 <sup>b</sup> (n = 6) <sup>A</sup>	-0.95 $\pm$ 0.14 <sup>b</sup> (n = 6) <sup>A</sup>
<i>Wendlandia uvariifolia</i> (水錦樹)	85 $\pm$ 21 (n = 6)	-0.27 $\pm$ 0.03 <sup>a</sup> (n = 6) <sup>AB</sup>	-0.84 $\pm$ 0.14 <sup>b</sup> (n = 6) <sup>AB</sup>	-1.09 $\pm$ 0.08 <sup>b</sup> (n = 6) <sup>AB</sup>
<i>Eurya septate</i> (臺灣格柞)	107 $\pm$ 9 (n = 6)	-0.36 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup> (n = 6) <sup>B</sup>	-1.16 $\pm$ 0.35 <sup>b</sup> (n = 6) <sup>B</sup>	-1.31 $\pm$ 0.15 <sup>b</sup> (n = 6) <sup>B</sup>
<i>Psychotria rubra</i> (九節木)	122 $\pm$ 6 (n = 7)	-0.24 $\pm$ 0.05 <sup>a</sup> (n = 7) <sup>AB</sup>	-1.01 $\pm$ 0.07 <sup>b</sup> (n = 7) <sup>B</sup>	-1.84 $\pm$ 0.21 <sup>c</sup> (n = 7) <sup>C</sup>
<i>Hydrangea chinensis</i> (華八仙)	74 $\pm$ 8 (n = 7)	-0.25 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup> (n = 7) <sup>AB</sup>	-1.63 $\pm$ 0.24 <sup>b</sup> (n = 7) <sup>C</sup>	-2.13 $\pm$ 0.19 <sup>b</sup> (n = 7) <sup>C</sup>
<i>Glycosmis parviflora</i> var. <i>parviflora</i> (石荳舅)	84 $\pm$ 13 (n = 5)	-0.24 $\pm$ 0.03 <sup>a</sup> (n = 5) <sup>AB</sup>	-1.75 $\pm$ 0.27 <sup>b</sup> (n = 5) <sup>C</sup>	-2.70 $\pm$ 0.24 <sup>c</sup> (n = 5) <sup>C</sup>
Mean		-0.29 $\pm$ 0.03 <sup>a</sup>	-1.12 $\pm$ 0.12 <sup>b</sup>	-1.46 $\pm$ 0.19 <sup>c</sup>

<sup>1)</sup> Different lowercase letters denote a significant difference among seasons of the same species according to Scheffé's test at  $p < 0.05$ .

<sup>2)</sup> Different uppercase letters denote a significant difference among species of the same season according to Scheffé's test at  $p < 0.05$ .



**Fig. 4.** Relationships between predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ) of all saplings of the 10 tested species and total diameter at breast height (T-dbh) of canopy trees in small plots at the Duona landslide site during the rainy season (A), early-dry season (B), and late-dry season (C). NS  $p > 0.05$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .



### 供試4種稚樹的淨光合作用率

在雨季晴天的測定日，小芽新木薑子、小梗木薑子稚樹的平均淨光合作用率( $A_{\text{mean}}$ )分別為  $6.84 \pm 1.03$ 、 $6.94 \pm 0.97 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，而該兩樹種在乾季前期(陰天)及後期(晴天)，其 $A_{\text{mean}}$ 值都只在 $4.49 \sim 5.52 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 範圍；菲律賓楠三季節的 $A_{\text{mean}}$ 值都在 $3.50 \sim 4.86 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 間，而樟葉槭3季節的 $A_{\text{mean}}$ 值都  $< 4.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Table 3)。樹種間比較，小芽新木薑子及小梗木薑子在雨季與乾季後期的 $A_{\text{mean}}$ 值，均顯著高於菲律賓楠及樟葉槭，但於乾季前期此4樹種間 $A_{\text{mean}}$ 值並不具顯著差異(Table 3)。比較同一樹種3季節 $A_{\text{mean}}$ 值的差異，發現除了小梗木薑子雨季時 $A_{\text{mean}}$ 值顯著高於乾季前期之外，另3樹種在3季節的 $A_{\text{mean}}$ 值均不具顯著差異(Table 3)。合併此4樹種在同一季節的 $A_{\text{mean}}$ 數據，雨季、乾季前期、乾季後期此4樹種的平均 $A_{\text{mean}}$ 值( $A_{\text{ave}}$ )分別為 $5.51 \pm 0.74$ 、 $4.23 \pm 0.50$ 、 $4.33 \pm 0.57 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，雨季時4樹種稚樹的 $A_{\text{ave}}$ 值顯著高於乾季前、後兩期，而乾季兩期的 $A_{\text{ave}}$ 值並不具顯著差異(Fig. 5A)。

### 供試4種稚樹光合作用率與可用性光量或可用性水分的關係

於雨季及乾季前期，小芽新木薑子、小梗木薑子、樟葉槭稚樹的淨光合作用率( $P_n$ )，多隨瞬間光量值的提高而顯著增大(Fig. 6)，但菲律賓楠在

光量  $> 1100 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 條件下 $P_n$ 值反而降低(Fig. 6C1)。於乾季後期，只有小芽新木薑子及菲律賓楠稚樹的 $P_n$ 值與瞬間光量具顯著正向關係(Fig. 6A3, C3)。

在同一樹種單株稚樹光合作用與葉部水勢的關係方面，只有小梗木薑子在雨季(Fig. 7A)，以及菲律賓楠在乾季前期(Fig. 7B)，單株稚樹的 $P_n$ 值與其 $\Psi_{\text{pd}}$ 值呈顯著負向關係；於乾季後期供試4樹種稚樹的 $P_n$ 值與 $\Psi_{\text{pd}}$ 值均不具顯著相關(資料未顯示)。合併此4樹種稚樹在同一季節的 $\Psi_{\text{pd}}$ 數據，雨季、乾季前期、乾季後期之平均 $\Psi_{\text{pd}}$ 值( $\Psi_{\text{pd-ave}}$ )分別為 $-0.28 \pm 0.05$ 、 $-1.01 \pm 0.11$ 、 $-1.12 \pm 0.14 \text{ MPa}$ ，三個季節的 $\Psi_{\text{pd-ave}}$ 值均具顯著差異，以乾季後期顯著最低(Fig. 5B)。此結果顯示雨季時此4樹種稚樹可獲得的水分較高，因而令該期間稚樹有顯著較高的 $A_{\text{ave}}$ 值(Fig. 5A)。合併此4樹種在同一季節接受到的光量數據，此4樹種在雨季、乾季前期、乾季後期的平均光量值分別為 $430 \pm 34$ 、 $289 \pm 15$ 、 $747 \pm 29 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，三個季節均具顯著差異，以乾季後期的平均光量值最高，乾季前期最低(Fig. 5C)。乾季後期此4樹種稚樹接受到的光資源雖然顯著高於雨季，然而乾季後期的 $A_{\text{ave}}$ 值卻顯著低於雨季(Fig. 5A)。

### 討論

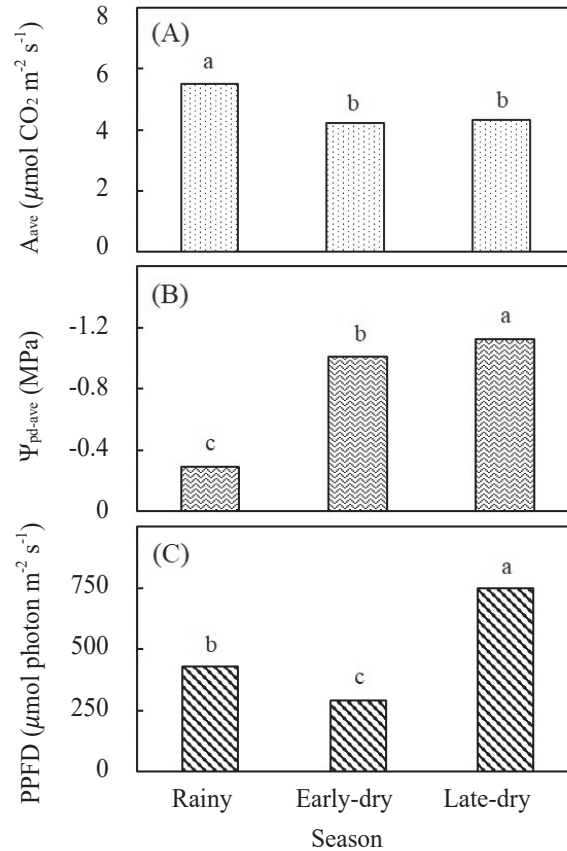
有研究發現在乾旱季節土壤可用性水分減

**Table 3. Mean net photosynthetic rate ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) measured during different seasons in saplings of 4 tested species at the Duona landslide site (mean  $\pm$  standard error,  $n = 6 \sim 8$ )**

Species	Rainy season	Early-dry season	Late-dry season
<i>Neolitsea parvigemma</i>	$6.84 \pm 1.03^{a1) A^2)}$	$5.52 \pm 0.77^a A$	$5.47 \pm 0.88^a A$
<i>Litsea hypophaea</i>	$6.94 \pm 0.97^a A$	$4.49 \pm 0.82^b A$	$5.12 \pm 0.47^{ab} A$
<i>Machilus philippinensis</i>	$4.86 \pm 1.28^a B$	$3.72 \pm 0.60^a A$	$3.50 \pm 1.15^a B$
<i>Acer albopurpurascens</i>	$3.74 \pm 0.98^a B$	$3.20 \pm 1.06^a A$	$3.21 \pm 0.64^a B$

<sup>1)</sup> Different lowercase letters denote a significant difference among seasons of the same species according to Scheffé's test at  $p < 0.05$ .

<sup>2)</sup> Different uppercase letters denote a significant difference among species of the same season according to Scheffé's test at  $p < 0.05$ .



**Fig. 5.** Comparisons of averaged photosynthetic rate ( $A_{ave}$ ) (A), averaged predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd-ave}$ ) (B), and averaged photosynthetic photon flux density (PPFD) (C). Data were pooled from all the saplings of the 4 tested species at the Duona landslide site. Different lowercase letters among seasons denote a significant difference according to Scheffé's test at  $p < 0.05$ .

少時，森林地被層植物會和冠層林木競爭水分 (Coomes and Grubb 2000, Lindh et al. 2003)，冠層林木植株密度越大，下層植物及土壤的可用性水分越低 (Aussenac 2000, Lin et al. 2008, Giuggiola et al. 2016)。本研究發現乾季後期供試10種稚樹的  $\Psi_{pd}$  值，與稚樹所在小樣區的胸徑合計值 (T-dbh)，具顯著負向關係 (Fig. 4c)，顯示稚樹所在之小樣區，若有密集或形體較大的林木伴生，則植株葉部水勢負值會越大，稚樹遭遇缺水逆境會越嚴重。供試10樹種中，九節木、華八仙、石苓舅各有幾株稚樹生長在林分密度達  $96 \text{ stem } 100 \text{ m}^{-2}$ ，T-dbh值最高(425 cm)，編號S2E3的小樣區

(Fig. 4)；於乾季後期九節木、華八仙共3株稚樹的  $\Psi_{pd}$  值已低至  $-2.29 \sim -2.76 \text{ MPa}$ ，石苓舅2株稚樹的  $\Psi_{pd}$  值更低至  $-3.04$ 、 $-3.40 \text{ MPa}$ ，顯示可能因密集林木的水分競爭，導致上述稚樹的  $\Psi_{pd}$  值大幅度降低。相對地，這3樹種其它稚樹在T-dbh值較低的其他小樣區，其  $\Psi_{pd}$  值都高於(負值小於)在S2E3小樣區的同種稚樹(數據未顯示)。過去曾測得九節木及石苓舅的膨壓喪失點葉部水勢( $\pi_{tip}$ )，以及光合作用停止時的黎明前葉部水勢( $\Psi_{A0}$ )數值，此二樹種  $\pi_{tip}$  值分別為  $-2.35$ 、 $-2.67 \text{ MPa}$ ，而其  $\Psi_{A0}$  值分別為  $-5.43$ 、 $-5.80 \text{ MPa}$  (Kuo et al. 2023)。本研究生長在上述S2E3小樣區的九節木及石苓舅稚樹，

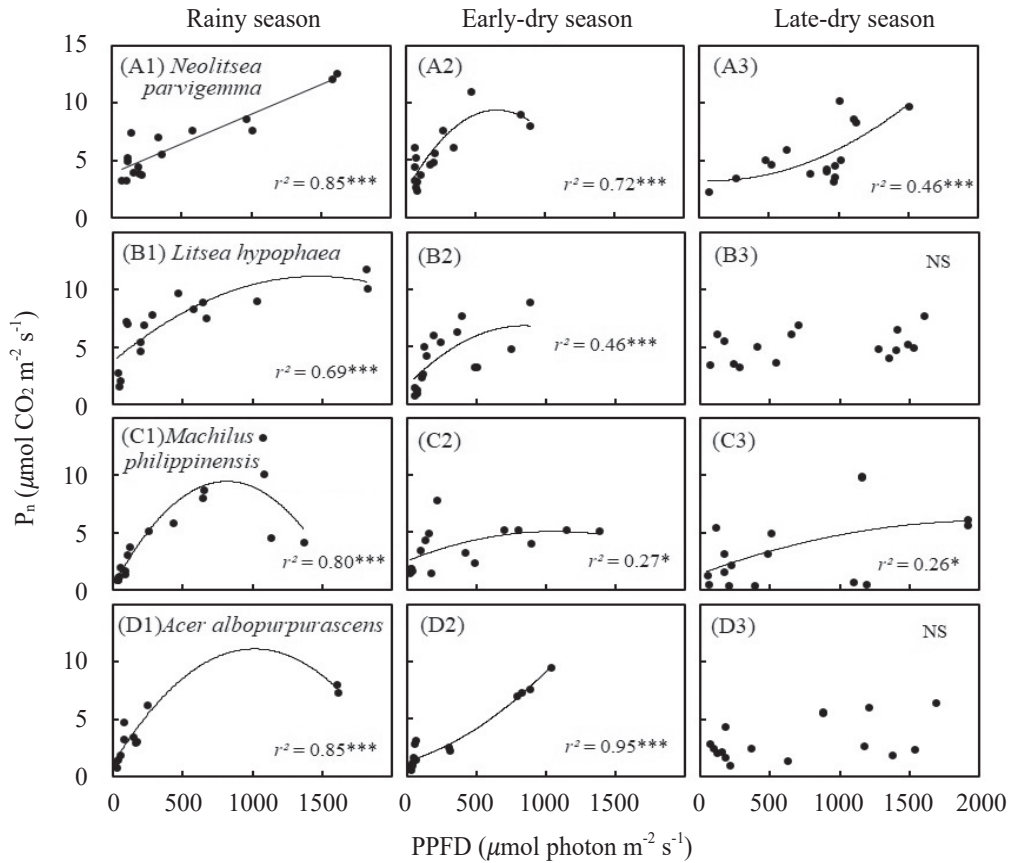


Fig. 6. Net photosynthetic rate ( $P_n$ ) as a function of photosynthetic photon flux density (PPFD) in saplings of the 4 tested species at the Duona landslide site during the rainy season (A1~D1), early-dry season (A2~D2), and late-dry season (A3~D3). NS denote  $p > 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

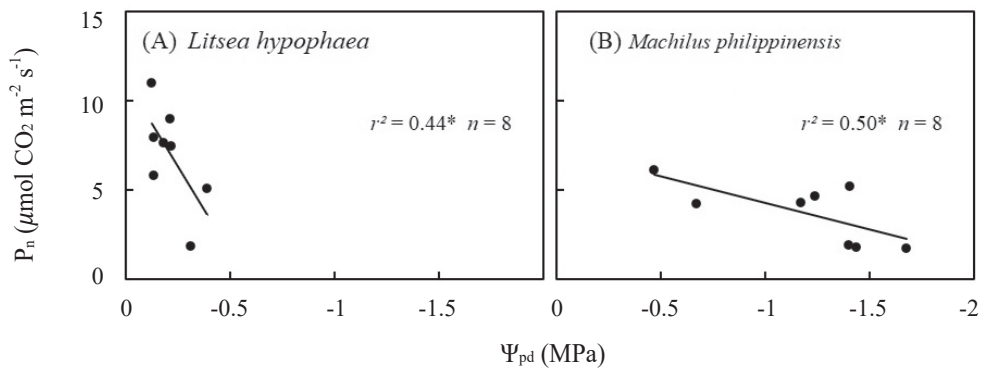


Fig. 7. Relationships between net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ) in saplings of *Litsea hypophaea* during the rainy season (A) and *Machilus philippinensis* during the early-dry season (B) at the Duona landslide site. \*  $p < 0.05$ .

在乾季後期葉部水勢接近或已低於其  $\pi_{up}$  值，顯示葉片快要或已喪失膨壓，但其葉部水勢仍高於各自樹種的  $\Psi_{A0}$  值，表示其葉片仍具有光合作用碳固定能力。

黎明前葉部水勢 ( $\Psi_{pd}$ ) 可指示植物根系分布範圍的土壤水分狀況 (Zhou et al. 2014, Mitchell and ÓGrady 2015)，且因具不同根系深度的植物，獲取土壤水分的深度也不同，因此  $\Psi_{pd}$  值也可指示樹種根系分布深度的差異 (Fallon and Cavender-Bares 2018)。在恆春西海岸相同的生育地，乾季最嚴重時常綠樹種樹青 (*Planchonella obovata*)、白樹仔 (*Gelonium aequoreum*)、黃槿 (*Hibiscus tiliaceus*)、紅柴 (*Aglaia formosana*) 的  $\Psi_{pd}$  值已低至 -1.53~-3.39 MPa，而臺灣海桐 (*Pittosporum pentandrum*) 的  $\Psi_{pd}$  值則仍高達 -0.84 MPa，推測臺灣海桐可能具深根性，獲取土壤水分的能力高 (Kuo et al. 2017)。本研究的10種稚樹中，有8種在乾季後期的  $\Psi_{pd}$  值已降低至 -1.09~-2.70 MPa，黎明前水勢能維持  $\geq -1.00$  MPa 的樹種只有樟葉槭及臺灣山桂花 (分別為 -0.74、-0.95 MPa)，推測後二樹種可能也具備較高獲取土壤水分的能力。然而，臺灣山桂花成樹在2019年1~2月，有許多植株已掉落大部份葉片 (現地觀察)，有可能臺灣山桂花是藉減少葉面積的延遲脫水機制來維持植株水分，其他9樹種植株並無落葉現象，而石冬舅、華八仙、九節木在乾季後期出現葉片下垂徵候，葉片已失去膨壓。另一方面，樟葉槭在乾季後期仍可維持很高的葉部水勢，8株稚樹的  $\Psi_{pd}$  值都集中在 -0.46~-0.98 MPa，其中一株生長在上述伴生林木眾多之S2E3小樣區的稚樹，其  $\Psi_{pd}$  值仍高達 -0.59 MPa，顯示該植株仍可獲得充裕的水分。本研究測定葉部水勢的10種稚樹，乾季期間  $\Psi_{pd}$  值多有差異 (Table 1)，這可能與樹種本身分配在根系與地上部生物量比例 (根莖比, root/shoot ratio) 的差異有關。樟葉槭稚樹可能有較高的根莖比，根系較發達或較深入土壤剖面，導致獲取土壤水分的能力高，可藉此機制有效延遲脫水。上述結果支持本研究提出的第一個假說。

本研究原擬利用已建立的植群介量來指示小樣區林分的遮陰程度。經嘗試(1)加總小樣區不

同徑級林木株數乘上加權值、(2)加總小樣區各單株林木胸高斷面積，或(3)計算小樣區各單株林木胸徑合計值 (T-dbh)，分析結果發現上述3介量中以T-dbh值與小樣區林冠孔隙率的相關性最高，且具顯著負向關係 (Fig. 2)。此結果顯示小樣區內林木株數較多且胸徑較大 (T-dbh值較大)，樹冠層的遮陰程度會較大，林冠孔隙率會較小，並且稚樹照到的光量會較低 (Fig. 3)。本研究也發現，在土壤水分較欠缺的乾季後期，供試10樹種所有稚樹的  $\Psi_{pd}$  值與稚樹所在小樣區的T-dbh值亦具極顯著負向關係 (Fig. 4)。此現象具有生態意義，說明此T-dbh值不但可指示生育地光資源的可用性，也說明生育地若存在株數較多或胸徑較大的伴生林木，則乾季後期對林下稚樹的水分競爭會較劇烈，令稚樹有顯著較低的  $\Psi_{pd}$  值。上述結果支持本研究的第3個假說。在此崩塌地演替初期的次生林，小樣區林木胸徑合計值可當作林下稚樹可利用之光資源，以及乾季時可利用之水資源的指標。

本研究小芽新木薑子、小梗木薑子、菲律賓楠之稚樹在雨季時的平均淨光合作用率 ( $A_{mean}$ )，比乾季後期分別高出25、36、39%，但是同一樹種此兩季節稚樹的  $A_{mean}$  值在統計上並不具顯著差異 (Table 3)。然而，合併4樹種在同一季節的  $A_{mean}$  值再比較，則雨季時稚樹的光合作用表現 ( $A_{ave}$  值) 即顯著高於乾季後期 (Fig. 5)。造成此差異的原因，很可能是各季節同一樹種8株稚樹間  $P_n$  值變異很大所致。本研究同一樹種8株稚樹，因為是分散在微環境異質性高的7~8個小樣區，因此同一測定日不同稚樹葉片照到的瞬間光量，以及所影響的  $P_n$  值都有很大的變異。例如小芽新木薑子在雨季8月測定時，8株稚樹照到的光量分布在99~1611  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  廣泛範圍，平均值及標準誤 (SE) 為  $445 \pm 195 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，其變異係數 (CV, 平均值/標準差SD) 高達124%；本樹種在乾季2月測定時光量平均值為  $778 \pm 124 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (CV值45%)，2月的光量平均值雖然較8月時高出75%，但可能因稚樹間光量值變異過大，令兩季的光量平均值在統計上並不具顯著差異 (Table 1)，菲律賓楠及樟葉槭此兩季的光量值，也可能

因此而不具顯著差異。因為同一季節同一樹種光量值在稚樹間變異高，導致稚樹間 $P_n$ 值的變異也大。例如小芽新木薑子在8月時，8株稚樹 $P_n$ 值分布在3.93~12.35  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 的廣泛範圍， $P_n$ 平均值 $6.84 \pm 1.03 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 的CV高達45%，在12月及2月之 $P_n$ 平均值的CV也分別高達39及45%，各測定季節 $P_n$ 值的變異都高，可能因此令3季節的 $A_{\text{mean}}$ 值不具顯著差異(Table 3)。然而，綜觀此4種稚樹由雨季到乾季，其 $A_{\text{mean}}$ 值降低的程度並不高。於乾季後期，小芽新木薑子、樟葉槭稚樹仍分別能維持雨季時 $A_{\text{mean}}$ 值的80、86%，而小梗木薑子、菲律賓楠稚樹仍分別能維持雨季時的74、72%，4樹種平均為78%，顯示這4樹種稚樹遭遇的缺水逆境並不嚴重( $\Psi_{\text{pd}}$ 值-0.74~-1.38 MPa)；除此之外，乾季後期因樹冠層林木落葉而提高林下入射光量，也有助於稚樹的 $P_n$ 值不至於大幅降低。

多納崩場地次生林乾季期間樹冠上層木會落葉，樹冠下層的稚樹因光量提高對光合作用的正面影響，是否可補償因土壤水分減少而對光合作用產生的抑制作用？雨季期間4樹種所有稚樹合併計算的平均淨光合作用率( $A_{\text{ave}}$ ,  $5.51 \pm 0.74 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )，均顯著高於乾季前期及後期的 $A_{\text{ave}}$ 值(兩期分別為 $4.23 \pm 0.50$ 及 $4.33 \pm 0.57 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )(Fig. 5A)，且雨季期間的 $A_{\text{ave}}$ 值較乾季兩期都高出20%以上。然而，於雨季晴天候，此4樹種位於樹冠下層的稚樹照到的平均光量為430  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，僅為乾季後期同樣是晴天平均光量的58% (Fig. 5C)。另一方面，雨季時4樹種合併計算的平均黎明前葉部水勢( $\Psi_{\text{pd-ave}}$ )為 $-0.29 \pm 0.06$  MPa，顯著高於乾季前期及後期的 $\Psi_{\text{pd-ave}}$ 值(兩期分別為 $-1.01 \pm 0.11$ 及 $-1.12 \pm 0.14$  MPa) (Fig. 5B)。上述結果顯示，雨季期間4樹種稚樹接受到的光資源雖然少於乾季後期，但雨季期間稚樹有充裕的水資源，因此其 $A_{\text{ave}}$ 值仍會顯著高於乾季後期，這也顯示缺水對稚樹光合作用的抑制，明顯高於光量提高對光合作用的正面影響。另一方面，12月乾季前期測定光合作用時的天候為陰天，4樹種稚樹接受到的光量平均只有289  $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，僅為2月乾季後期晴日時的39%，且顯著較低。然

而，4樹種稚樹在乾季前期的 $\Psi_{\text{pd-ave}}$ 值顯著高於乾季後期，比較多的水分對稚樹光合作用的正面影響，可補償光資源較低的負面影響，故稚樹乾季前期的 $A_{\text{ave}}$ 值並不會顯著低於乾季後期，而是兩期間無顯著差異(Fig. 5A)。綜上所述，本研究發現缺水對稚樹光合作用的限制，高於光量提高的正面作用，因此所提第2個假說並不獲支持。

本研究4樹種的稚樹，在乾季期間仍維持約80%光合作用碳固定量，並未遭嚴重缺水逆境，顯示經過十幾年的次級演替，此崩場地的環境已能讓耐陰樹種的苗木建立。建議可在已穩定之崩場地種植耐陰樹種苗木，包括未來可生長至樹冠層的小芽新木薑子、小梗木薑子、樟葉槭、菲律賓楠，或是灌木類的臺灣山桂花、臺灣格柵等，以增加崩場地次生林林下的樹種多樣性，且有助於生態復育及加速演替。

## 結論

多納崩場地次生林，乾季期間因樹冠層林木落葉，林下稚樹可用的光資源增多，但是乾季時稚樹可用的水資源較雨季時減少。乾季期間供試10種稚樹的黎明前葉部水勢均顯著低於雨季時，但樹種間水勢降低的程度差異大，樟葉槭稚樹葉部水勢仍高達-0.74 MPa，顯示本樹種獲取水分的能力高。小芽新木薑子、小梗木薑子、菲律賓楠、樟葉槭稚樹，在乾季期間缺水逆境仍不嚴重，加上光資源提高，因而仍可保有雨季時72~86%的光合作用率。然而整體而言，乾季後期因水資源減少仍對稚樹光合作用有負面影響。本研究也發現在崩場地林木株數較多或形體較大的環境，對稚樹的水分競爭會較嚴重。此外，崩場地次生林小樣區林木胸徑合計值，與小樣區林冠孔隙率及稚樹黎明前葉部水勢，均具顯著負向關係，可當作此處次生林幼齡植株可用性光資源及乾季可用性水資源的指標。

## 謝誌

本研究承蒙林業試驗所107-109農科-10.2.1-



森-G2，以及110-112農科-7.1.2-森-G1共6年之科技計畫經費補助，謹此致謝。特別感謝屏東科技大學森林系余尚鈺、江嘉祥、徐展維先生協助黎明前葉部水勢及淨光合作用率之測定，並感謝六龜研究中心涂翔議先生協助魚眼鏡頭影像拍攝。初稿承蒙王相華、張勵婉兩位研究員提供修改意見，並獲得兩位審查人對稿件嚴謹的斧正與極具建設性的建議，藉此敬致謝忱。

## 引用文獻

- Aussenac G. 2000.** Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann For Sci* 57:287-301.
- Beckschäfer P. 2015.** Hemispherical 2.0 – Batch processing hemispherical and canopy photographs with ImageJ – User Manual. DOI:10.13140/RG.2.1.3059.4088.
- Cao KF. 2000.** Water relations and gas exchange of tropical saplings during a prolonged drought in a Bornean heath forest, with reference to root architecture. *J Trop Ecol* 16:101-16.
- Chung AC, Kuo YL, Chou FS, Lin WC, Chen YH. 2022.** Variations in the composition and dominance of tree species with different shade tolerances during the early phase of succession at the Duona Landslide site, southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 37:41-60. [in Chinese with English summary].
- Comita LS, Engelbrecht BMJ. 2014.** Drought as a driver of tropical tree species regeneration dynamics and distribution patterns. In: Coombs DA, Burslem DFRP, Simonson WD, editors. *Forest and Global Change*. Cambridge: Cambridge University Press. p 261-308.
- Coomes D, Grubb PJ. 2000.** Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecol Monograph* 70:171-207.
- Engelbrecht BMJ, Kursar TA. 2003.** Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* 136:383-93.
- 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.
- Gibbons JM, Newbery DM. 2003.** Drought avoidance and the effect of local topography on trees in the understory of Bornean lowland rain forest. *Plant Ecol* 164:1-18.
- Giuggiola A, Ogee J, Rigling A, Gessler A, Bugmann H, Treydte K. 2016.** Improvement of water and light availability after thinning at a xeric site: which matters more? A dual isotope approach. *New Phytol* 210:108-21.
- Gulías J, Flexas J, Abadía A, Madrano H. 2002.** Photosynthetic responses to water deficit in six Mediterranean sclerophyll species: possible factors explaining the declining distribution of *Rhamnus ludovici-salvatoris*, an endemic Balearic species. *Tree physiol* 22:687-97.
- Kramer PJ. 1983.** Water relation of plants. New York: Academic Press. 489 p.
- Kuo YL. 2000.** Photosynthesis of a tropical canopy tree, *Ficus benjamina*, and understory species in a lowland rain forest in Nanjenshan, Taiwan. *Taiwan J For Sci* 15:351-63. [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, Li TY. 2023.** Physiological drought

tolerance of subtropical tree species in Taiwan. *Taiwan J For Sci* 38:181-202. [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, 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.

**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.

**Lewis SL, Tanner EVJ. 2000.** Effects of above- and belowground competition on growth and survival of rain forest tree seedlings. *Ecology* 81:2525-38.

**Lin CY, Kuo SR, Liou SW, Yang JC, Shen CW. 2008.** Micro-environmental variation and seedling growth in canopy gaps of a broad-leaved forest in central Taiwan. *Quart J Chin For* 41:465-81. [in Chinese with English summary].

**Lindh BC, Gray AN, Spies TA. 2003.** Responses of herbs and shrubs to reduced root competition under canopies and in gaps: A

trenching experiment in old-growth Douglas-fir forests *Can J For Res* 33:2052-57.

**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.

**Lu SY, Sun MY, Tsai JB, Huang HH. 2019.** Climatic and hydrological characteristics of the Liukuei Experimental Forest. *Taiwan J For Sci* 34:71-87.

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

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

**Russo SE, Zhang L, Tan S. 2012.** Covariation between understory light environments and soil resources in Bornean mixed dipterocarp rain forest. *J Trop Ecol* 28:33-44.

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

**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.