

## 研究報告

## 台灣中部蓮華池森林樹種群聚與地形、 水分有效性及樹種耐旱性的關係

郭耀綸<sup>1,3)</sup> 張勵婉<sup>2)</sup> 林易養<sup>1)</sup> 余尚鈺<sup>1)</sup>

### 摘要

台灣中部蓮華池森林在山坡不同位置的生育地有不同的樹種群聚。本研究探討該森林樹種群聚與地形、水分有效性及樹種耐旱性間的關係。試驗樹種包括分布在山脊、坡面、溪谷三處生育地的52樹種。本研究藉土壤含水率及植株黎明前葉部水勢( $\Psi_{pd}$ )，指示各生育地的水分有效性。藉各樹種的膨壓喪失點葉部水勢( $\pi_{lp}$ )，比較樹種間及不同樹種群聚間葉部耐旱性的差異。結果發現，在乾季期間山脊生育地的土壤含水率及植株的 $\Psi_{pd}$ ，均顯著低於溪谷生育地。供試所有樹種乾季時 $\pi_{lp}$ 在-2.98~-2.03 MPa範圍，平均為 $-2.49 \pm 0.03$  MPa，以大丁黃、南投石櫟、臺灣紅豆樹有最高的葉部耐旱性。山脊、坡面、溪谷三處生育地的樹種群聚，乾季期間的平均 $\pi_{lp}$ 分別為 $-2.66 \pm 0.05$ 、 $-2.50 \pm 0.07$ 、 $-2.25 \pm 0.07$  MPa，以山脊群聚樹種的葉部耐旱性顯著最高。依據 $\pi_{lp}$ 區分樹種耐旱性等級，供試樹種中有29種歸類為「耐旱」等級，另23種則屬於相對較不耐旱的「中等耐旱」等級。乾季期間大多數樹種的 $\pi_{lp}$ 顯著低於雨季時，顯示葉部耐旱性呈現季節性馴化。此外，同一樹種沿著水分有效性梯度，植株葉部耐旱性有明顯的空間馴化，生長在山脊植株的 $\pi_{lp}$ 顯著低於溪谷同種的植株。乾季期間生長在山脊18樹種的 $\pi_{lp}$ 與 $\Psi_{pd}$ 呈顯著負相關，顯示生理耐旱性較高的樹種，形態上可能也具根深性。本研究發現，生育地水分有效性及樹種葉部耐旱性，是影響蓮華池森林樹種群聚於生育地空間分化眾多機制中重要的兩項。

關鍵詞：生育地水分有效性、葉部耐旱性、膨壓喪失點葉部水勢、黎明前葉部水勢、季節性馴化。

郭耀綸、張勵婉、林易養、余尚鈺。2020。台灣中部蓮華池森林樹種群聚與地形、水分有效性及樹種耐旱性的關係。台灣林業科學35(2):123-42。

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

<sup>2)</sup>林業試驗所森林保護組，10066台北市南海路53號 Forest Protection Division, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

<sup>3)</sup>通訊作者 Corresponding author, e-mail:ylkuo@mail.npust.edu.tw

2020年3月送審 2020年6月通過 Received March 2020, Accepted June 2020.

## Relationships of Tree Species Associations with the Topography, Water Availability, and Species Drought Tolerance in the Lienhuachih Forest of Central Taiwan

Yau-Lun Kuo,<sup>1,3)</sup> Li-Wan Chang,<sup>2)</sup> Yi-Yang Lin,<sup>1)</sup> Shang-Yu Yu<sup>1)</sup>

### 【 Summary 】

Different species associations are situated in habitats at various slope positions in the Lienhuachih forest of central Taiwan. This research investigated relationships of tree species associations with the topography, water availability, and species drought tolerance of this forest. In total, 52 species distributed in ridge, slope, and valley habitats were studied. The soil water content and predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ) were adopted to indicate the water availability of each habitat. The leaf water potential at the turgor loss point ( $\pi_{tlp}$ ) was used to compare differences in leaf drought tolerance among species and species associations. Results showed that the soil water content and  $\Psi_{pd}$  of species in the ridge habitat were significantly lower than those in the valley habitat. Values of the  $\pi_{tlp}$  of all species during the dry season ranged -2.98~-2.03 MPa, with a mean  $\pi_{tlp}$  of  $-2.49 \pm 0.03$  MPa. Among the studied species, *Euonymus laxiflorus*, *Lithocarpus nantoensis*, and *Ormosia formosana* had the highest leaf drought tolerance. Species associations of ridge, slope, and valley habitats showed mean  $\pi_{tlp}$  values of  $-2.66 \pm 0.05$ ,  $-2.50 \pm 0.07$ , and  $-2.25 \pm 0.07$  MPa, respectively, with the species association of the ridge habitat having the highest leaf drought tolerance. After adopting values of the  $\pi_{tlp}$  to categorize drought tolerance classes of the 52 tested species in the Lienhuachih forest, 29 species were classified into the ‘drought-tolerant’ category, and the other 23 species were ‘mid-drought tolerant’ with relatively less tolerance. The  $\pi_{tlp}$  of every species was significantly lower during the dry season than the rainy season, indicating seasonal acclimation of the leaf drought tolerance. In addition, there was also significant spatial acclimation in the leaf drought tolerance along the water availability gradient, i.e.,  $\pi_{tlp}$  values of individuals growing in the ridge habitat were all significantly lower than those of individuals of the same species growing in the valley habitat. During the dry season, the  $\Psi_{pd}$  and  $\pi_{tlp}$  of 18 species growing in the ridge habitat appeared to be negatively correlated, indicating that species with high physiological drought tolerance might also have deeper root systems. This research found that habitat water availability and leaf drought tolerance are two important mechanisms, among others, driving habitat divergence of tree species associations in the Lienhuachih forest.

**Key words:** habitat water availability, leaf drought tolerance, leaf water potential at turgor loss point, predawn leaf water potential, seasonal acclimation.

**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(2):123-42.

## 緒言

地形(topography)是地表高低起伏的狀態。在山地地形,由下坡到上坡山脊不同坡面位置,林地能保有的水分含量通常會減少,致土壤水分有效性(soil water availability)呈現梯度變化(Becker et al. 1988, Daws et al. 2002, Comita and Engelbrecht 2009)。因地形引起的水分有效性變異,常會影響樹種的空間分布,因而在水分有效性差異大的生育地有不同樹種群聚(tree species association) (Daws et al. 2002, Engelbrecht et al. 2007, Bartlett et al. 2016b)。縱使在相對潮濕的森林生態系,樹種群聚也會受到地形變異造成水分有效性改變的影響(Markesteijn and Poorter 2009)。另一方面,許多研究發現樹種的生理耐旱性(physiological drought tolerance),是決定樹種在不同水分有效性梯度分布的重要機制(Tyree et al. 2003, Comita and Engelbrecht 2009, Markesteijn et al. 2011, Fletcher et al. 2018, Kuo et al. 2018)。無論大尺度或局部地區小尺度,生育地水分有效性與樹種耐旱性常具顯著負相關,生長在缺水環境的樹種多具有較高的生理耐旱性(Markesteijn and Poorter 2009, Bartlett et al. 2012, Zhu et al. 2018)。因此,樹種的耐旱性與生育地水分有效性,是樹種生育地群聚的強烈驅動力(Baltzer et al. 2008, Markesteijn and Poorter 2009, Bartlett et al. 2016b)。在臺灣亞熱帶山區樹種群聚的空間分布樣式,應也會受到地形、水分有效性及樹種耐旱性三者共同的影響。

林木葉部水勢可反應植株根系分布範圍的土壤水分狀況,且在清晨未進行蒸散作用前,植株水勢與土壤水勢可達平衡狀態(Kramer 1983),兩者具顯著正相關,因此黎明前葉部水勢( $\Psi_{pd}$ )可反應土壤水分有效性程度,可當做指示生育地水分有效性良好的指標(Kuo 1994, Stahl et al. 2013, Zhou et al. 2014, Mitchell and O'Grady 2015)。在水分有效性低的季節,林木的 $\Psi_{pd}$ 會降低(Kuo 1994, Zhou et al. 2014, Kuo et al. 2017);同一季節生長在水分有效性低之生育地的植株, $\Psi_{pd}$ 也會顯著較低(Kuo et al. 2018)。

此外,在水分有效性類似的同一處生育地,具深根性的樹種(或植株)因可獲取較深層土壤水分,其 $\Psi_{pd}$ 會高於根系較淺的樹種(或植株) (Kuo 1994, Fallon and Cavender-Bares 2018)。因此,在同一處生育地可藉 $\Psi_{pd}$ 判斷樹種根系分布的深淺(Kuo et al. 2017)。

耐旱性為植物的遺傳性狀,不同樹種對缺水逆境的敏感性或忍受性的差異很大(Lenz et al. 2006, Niinemets and Valladares 2006, Engelbrecht et al. 2007)。樹種的耐旱能力可藉由延遲脫水(dehydration postponement)機制或忍受脫水(dehydration tolerance)機制,其中一項或兩者共同作用而達成(Kuo 1994, McDowell et al. 2008, Comita and Engelbrecht 2014, Kuo et al. 2017)。例如有些樹種在形態上具有深根性或具良好的儲水能力,在生理上氣孔具有良好的控制水分散失能力,或具落葉性。前兩項為開源(增加水分獲取)的性狀,後兩項則為節流(節約用水)的性狀。上述開源與節流的能力可歸類在植物的延遲脫水機制(Kramer 1983, Voltaire 2018)。另一方面,當生育地土壤水分持續喪失,缺水逆境較嚴重時,有些樹種葉部細胞在本質上即具忍受脫水能力,或導管仍能維持水分傳導,因此生理上耐旱能力高(Tyree et al. 2003, Maréchux et al. 2018)。有些樹種可藉由滲透壓調節(osmotic adjustment)方式降低葉部滲透勢,因而降低膨壓喪失點葉部水勢(leaf water potential at the turgor loss point,  $\pi_{tlp}$ ),可讓葉片在較低水勢條件下仍能維持細胞膨壓,因而維持正常生理活動(Baltzer et al. 2008, Bartlett et al. 2012)。上述各項耐旱性狀可歸類在忍受脫水機制(Kramer 1983, Delzon 2015, Voltaire 2018)。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)。

膨壓喪失點葉部水勢( $\pi_{tlp}$ )常被用來當做植物葉部耐旱性的指標,因為此性狀界定了植物有能力控制生長及氣體交換的水勢範圍(Mitchell and O'Grady 2015, Blackman 2018),可用來量化物種生理耐旱性(Lenz et al. 2006, Blackman et al. 2010, Bartlett et al. 2012, Maréchaux et al. 2015)。因為 $\pi_{tlp}$ 代表葉部缺水

及土壤乾燥所引發的葉片凋萎，此參數被認為是植物的高階性狀(higher-level trait) (Sack et al. 2003, Lenz et al. 2006)。乾季期間有些樹種具滲透壓調節能力， $\pi_{\text{tip}}$ 可顯著較雨季期間降低，此即為 $\pi_{\text{tip}}$ 的季節性調節或馴化(Bartlett et al. 2012, Maréchaux et al. 2015)。研究顯示全球236種木本植物 $\pi_{\text{tip}}$ 分布範圍在-0.75~-4.59 MPa (Bartlett et al. 2016a, appendix)；中國9種林型共389種木本植物的 $\pi_{\text{tip}}$ 在-0.68~-4.16 MPa (Zhu et al. 2018, appendix)；澳洲174樹種 $\pi_{\text{tip}}$ 的分布範圍在-1.16~-4.72 MPa (Mitchell and O'Grady 2015, appendix)；南美洲法屬蓋亞納熱帶雨林71樹種的 $\pi_{\text{tip}}$ 在-1.04~-3.20 MPa (Maréchaux et al. 2015)；中國西雙版那熱帶林43樹種 $\pi_{\text{tip}}$ 的分布範圍為-1.17~-2.36 MPa (Bartlett et al. 2016b)。上述報導顯示不同生態系間或同一生態系內不同樹種間，葉部耐旱性的變異都很大。因為 $\pi_{\text{tip}}$ 數值可指示不同樹種葉部耐旱性的差異，而葉部耐旱性與全株耐旱性也具密切關係(Bartlett et al. 2012, Maréchaux et al. 2018)，或許可藉 $\pi_{\text{tip}}$ 數值區別樹種的耐旱性等級。然而，目前學界尚無藉 $\pi_{\text{tip}}$ 數值區別樹種耐旱性等級的報導。

台灣中部蓮華池森林動態樣區的植群可分為四種類型，第一型南投石櫟-茜草樹型(*Lithocarpus nantoensis-Randia cochinchinensis* type)，分布在山脊及最高海拔；第二型白匏子-黃杞型(*Mallotus paniculatus-Engelhardtia roxburghiana* type)，分布在中上坡(upper slope)；第三型山紅柿-厚殼桂型(*Diospyros morrisiana-Cryptocarya chinensis* type)，分布在下坡及溪邊；第四型大葉楠-山龍眼型(*Machilus japonica var. kusanoi-Helicia formosana* type)，分布在樣區西側溪邊(Chang et al. 2012)。Chang et al. (2012)指出這四類植群型的樹種生育地群聚及棲位分化(niche divergence)，與該處微地形的變異極具相關性，且以距山脊距離、距溪流距離、凹凸度此三項微地形因子影響最大。上述三項微地形因子均與水分有效性息息相關。因此水分有效性的差異可能是蓮華池森林不同類型的植群，群聚在不同微地形生育地的重要趨動力。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；全球變遷型的乾旱(global change-type drought)引起的大面積樹木死亡令初級生產力減損(Choat et al. 2018)，也可能因較不耐旱樹種死亡而改變植群組成結構。因此，對台灣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。若能得知蓮華池森林在不同地形的植群間，組成樹種之生理耐旱性本質及其差異程度，則可增加我們對此森林樹種空間分布機制的瞭解。

本研究目的為探討蓮華池森林樹種群聚與地形、水分有效性及樹種耐旱性間的關係。此外，本研究也想瞭解蓮華池森林樹種的耐旱性等級，以及如何應付乾季期間的缺水逆境。針對此目的，本研究提出下列幾項問題：(1)蓮華池森林不同坡位的生育地，乾季期間土壤水分有效性是否具顯著差異？(2)此森林群聚在水分有效性較低之生育地的樹種，其葉部耐旱性是否會顯著高於群聚在水分有效性較高之處的樹種？(3)在乾、雨兩季節，供試樹種的葉部耐旱性是否有季節性馴化？(4)同一樹種分布在不同生育地的植株，其葉部耐旱性是否會沿著水分有效性梯度而有馴化表現？(5)生長在水分有效性最低之生育地的樹種，在乾季期間是否能藉由延遲脫水機制，提高應付缺水逆境的能力？

## 材料與方法

### 試驗地概述

試驗地位於南投縣魚池鄉，林業試驗所蓮華池研究中心所轄的25 ha森林動態樣區，以及該樣區範圍外較低海拔的森林。該樣區最高海拔為845 m，坡度平均為35.3°，具有山谷、峭壁及稜脊地形(Chang et al. 2012)。該中心氣象站1928~2016年之記錄顯示此處年平均降雨量為2409 mm，雨量集中在4~9月(85.8%)，10月至翌年3月為乾季，且乾季前4個月之各月平均雨量都低於50 mm (Lu et al. 2018)。根據林業試驗所集水區經營組提供之資料，蓮華池研究中心近90年之10月至翌年2月期間，累積雨量低於150 mm的只有8個年度，其中低於50 mm的



只有1939~1940及2018~2019兩個年度，而本研究調查期間2018年10月至2019年2月累積雨量僅11 mm，且由2018年9月27日起至隔年1月3日才降下1.0 mm雨量，該期間連續無降雨日高達98天，已超過該地區之「極端乾旱」門檻值(65天連續無降雨)(Lu et al. 2018)，為歷年少見的極端乾旱期。蓮華池森林動態樣區植群屬於亞熱帶常綠闊葉樹林，有144種木本植物，以茜草科有最多株數(20.86%)，殼斗科有最大胸高斷面積(26.47%)，而以樟科物種數最多(14種)(Chang et al. 2012)。

### 試驗樹種

蓮華池森林動態樣區的樹種群聚可區分為四類植群型，在地形的空間分布上第一型位於山脊，第二型位於上坡及中坡，第三型在下坡及溪邊，第四型在西側溪邊(Chang et al. 2012)。第三與第四植群型分布的地形相同，主要是方位不同，因此本研究將此兩型合併。上述三類植群型的生育地分別稱為山脊、坡面、溪谷生育地。就海拔高度而言，蓮華池森林海拔780 m至845 m平坦稜線處為山脊生育地，海拔720~780 m屬坡面生育地，海拔660~720 m為溪谷生育地。本研究取樣路線由海拔665 m的登山口沿著登山步道至稜線，在三處生育地共選取52樹種供葉部耐旱性測定。根據各供試樹種在動態樣區山脊、坡面、溪谷三處生育地的株數及胸徑所計算的重要值(importance value)，顯示有10, 20, 9樹種的族群分別以山脊、坡面、溪谷為專一生育地(重要值較另兩處高出15%以上)(Table 1)。然而，族群在山脊與坡面兩處生育地重要值都大於40%或相差少於10%的有7樹種，為山脊與坡面共域(sympatric)樹種；族群在坡面與溪谷兩處生育地的重要值都大於40%的有6樹種，為坡面與溪谷共域樹種(Table 1)。此52樹種佔蓮華池森林動態樣區144種木本植物總數的36.1%，但已包含此區主要的組成樹種，且此52樹種在動態樣區合計的重要值已高達82.66%(Chang et al. 2012)。供試樹種中以殼斗科(10種)及樟科(9種)物種數較多。供試各樹種的學名依據2017台灣維管束植物紅皮書名錄

(Editorial Committee of the Red List of Taiwan Plants 2017)所示。

### 不同坡位生育地土壤含水率測定

於2019年2月26日乾旱嚴重期，以及同年5月與9月雨季期間，在蓮華池森林山脊(海拔高820~830 m)、坡面(730~740 m)及溪谷(690~7000 m)三處生育地，每處選取相距4~6 m的20處測點，移除土壤上方的腐植質後，使用12 cm長的探針測定該深度範圍的土壤體積含水率。使用的儀器為土壤水分測定計(TDR100 soil moisture meter, Spectrum Technologies, Aurora, IL, USA)。

### 黎明前葉部水勢測定

本研究以兩項試驗測定不同生育地植株的黎明前葉部水勢( $\Psi_{pd}$ )。第一項試驗選定山脊及溪谷都有分布的8種樹種的稚樹，於乾季測定其 $\Psi_{pd}$ ，藉植株的 $\Psi_{pd}$ 指示不同坡位生育地土壤水分有效性的差異。選定稚樹而非成樹的原因是稚樹植株小，根系分布可能較淺，可反應較淺層土壤的水分狀態。選定的樹種包括小葉樹杞(*Ardisia quinquegona*)、柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)、香桂(*Cinnamomum subavenium*)、厚殼桂、台灣八角(*Illicium arborescens*)、變葉新木薑子(*Neolitsea aciculata* var. *variabilissima*)、台灣紅豆樹(*Ormosia formosana*)、九節木(*Psychotria rubra*)等8樹種。每一樹種分別在山脊及溪谷兩處生育地各標定5株樹高80~190 cm的稚樹，只有台灣八角在溪谷生育地的稚樹較小(樹高30~80 cm)。於2019年1月21日乾旱期間測定稚樹的 $\Psi_{pd}$ (測定日前116日累積雨量僅5.5 mm)。測定日當天早上05:00黎明前採集兩生育地8樹種稚樹植株上方各一枝帶葉枝條，裝入夾鏈袋再置於保冷袋內。攜回蓮華池研究中心後測定同一枝條2~3個葉片的 $\Psi_{pd}$ 。使用儀器為植物水勢計(pressure chamber, Model 1505D, PMS Instrument, Albany, OR, USA)。將各單株2~3個 $\Psi_{pd}$ 測值平均，得該單株 $\Psi_{pd}$ 數值，再以各樹種5單株的 $\Psi_{pd}$ 平均值代表該樹種當天在山脊或溪谷

**Table 1. List of species, family, importance value at each habitat, and major habitat associations of the 52 tested species in the Lienhuachih Forest Dynamics Plot**

Species	Family	Importance value (%)			Major habitat
		Ridge	Slope	Valley	
<i>Podocarpus nakaii</i> (桃實百日青)	Podocarpaceae	42.2	52.4	5.4	R, S <sup>1)</sup>
<i>Ardisia quinquegona</i> (小葉樹杞)	Myrsinaceae	23.3	49.2	27.5	S
<i>Ardisia sieboldii</i> (樹杞)	Myrsinaceae	0.4	14.6	85.0	V
<i>Castanopsis cuspidata</i> var. <i>carlesii</i> (長尾尖葉槭)	Fagaceae	42.9	49.8	7.3	R, S
<i>Castanopsis fargesii</i> (火燒栲)	Fagaceae	33.7	55.2	11.1	S
<i>Castanopsis kawakamii</i> (大葉苦槭)	Fagaceae	25.9	56.6	17.5	S
<i>Castanopsis uraiana</i> (烏來柯)	Fagaceae	24.6	52.6	22.8	S
<i>Cinnamomum osmophloeum</i> (土肉桂)	Lauraceae	0.0	2.9	97.1	V
<i>Cinnamomum subavenium</i> (香桂)	Lauraceae	35.4	50.9	13.7	S
<i>Cryptocarya chinensis</i> (厚殼桂)	Lauraceae	4.9	46.0	49.1	S, V
<i>Diospyros morrisiana</i> (山紅柿)	Ebenaceae	25.1	51.7	23.2	S
<i>Distyliopsis dunnii</i> (尖葉水絲梨)	Hamamelidaceae	42.7	46.7	10.6	R, S
<i>Elaeocarpus japonicus</i> (薯豆)	Elaeocarpaceae	60.0	39.0	1.0	R
<i>Elaeocarpus sylvestris</i> (杜英)	Elaeocarpaceae	29.8	46.8	23.4	S
<i>Engelhardia roxburghiana</i> (黃杞)	Juglandaceae	20.2	62.9	16.9	S
<i>Euonymus laxiflorus</i> (大丁黃)	Celastraceae	59.4	38.8	1.8	R
<i>Eurya loquaiana</i> (細枝柃木)	Pentaphylaceae	1.2	22.3	76.5	V
<i>Eustigma oblongifolium</i> (秀柱花)	Hamamelidaceae	25.8	60.2	14.0	S
<i>Ficus fistulosa</i> (水同木)	Moraceae	0.0	1.8	99.2	V
<i>Gordonia axillaris</i> (大頭茶)	Theaceae	52.1	39.5	8.3	R
<i>Helicia cochinchinensis</i> (紅葉樹)	Proteaceae	9.0	74.3	16.7	S
<i>Helicia formosana</i> (山龍眼)	Proteaceae	0.1	10.7	89.2	V
<i>Helicia renetiensis</i> (蓮華池山龍眼)	Proteaceae	49.1	49.8	1.1	R, S
<i>Ilex ficoidea</i> (臺灣糊柃)	Aquifoliaceae	13.8	58.1	28.1	S
<i>Ilex goshiensis</i> (圓葉冬青)	Aquifoliaceae	67.9	31.8	0.3	R
<i>Lithocarpus amygdalifolius</i> (杏葉石櫟)	Fagaceae	16.2	57.4	26.4	S
<i>Lithocarpus harlandii</i> (短尾葉石櫟)	Fagaceae	24.7	52.2	23.1	S
<i>Lithocarpus konishii</i> (小西氏石櫟)	Fagaceae	34.6	53.7	11.7	S
<i>Lithocarpus nantoensis</i> (南投石櫟)	Fagaceae	80.2	19.6	0.4	R
<i>Lithocarpus synbalanos</i> (菱果石櫟)	Fagaceae	60.0	39.0	1.0	R
<i>Litsea acuminata</i> (長葉木薑子)	Lauraceae	7.9	46.5	45.6	S, V
<i>Machilus japonica</i> var. <i>kusanoi</i> (大葉楠)	Lauraceae	0.0	3.0	97.0	V
<i>Machilus thunbergii</i> (紅楠)	Lauraceae	16.5	65.7	17.8	S
<i>Machilus zuihoensis</i> (香楠)	Lauraceae	2.0	20.0	78.0	V
<i>Melicope pteleifolia</i> (三腳欖)	Rutaceae	12.1	44.8	43.1	S, V
<i>Meliosma squamulata</i> (綠樟)	Sabiaceae	46.6	50.5	2.9	R, S
<i>Neolitsea aciculata</i> var. <i>variabilissima</i> (變葉新木薑子)	Lauraceae	43.6	48.0	8.4	R, S
<i>Neolitsea konishii</i> (五掌楠)	Lauraceae	0.0	1.2	98.8	V
<i>Ormosia formosana</i> (臺灣紅豆樹)	Leguminosae	39.6	49.2	11.2	R, S
<i>Quercus pachyloma</i> (捲斗櫟)	Fagaceae	52.9	39.7	7.4	R

con't

<i>Randia cochinchinensis</i> (茜草樹)	Rubiaceae	57.8	38.5	3.7	R
<i>Rhododendron leptosanctum</i> (西施花)	Ericaceae	72.3	11.6	16.1	R
<i>Psychotria rubra</i> (九節木)	Rubiaceae	23.2	51.0	25.8	S
<i>Pyrenaria shinkoensis</i> (烏皮茶)	Theaceae	31.3	48.6	20.1	S
<i>Saurauia tristyla</i> var. <i>oldhamii</i> (水冬瓜)	Actinidiaceae	0.0	0.2	99.8	V
<i>Schefflera octophylla</i> (江某)	Araliaceae	7.8	41.5	50.7	S, V
<i>Schima superba</i> (木荷)	Theaceae	35.1	51.6	13.3	S
<i>Styrax suberifolius</i> (紅皮)	Styracaceae	7.2	49.7	43.1	S, V
<i>Symplocos theophrastifolia</i> (山豬肝)	Symplocaceae	13.1	54.8	32.1	S
<i>Syzygium buxifolium</i> (小葉赤楠)	Myrtaceae	75.6	23.6	6.8	R
<i>Tricalysia dubia</i> (狗骨仔)	Rubiaceae	28.4	48.6	23.0	S
<i>Wendlandia formosana</i> (水金京)	Rubiaceae	1.7	44.9	53.4	S, V

<sup>1)</sup> R, ridge habitat; S, slope habitat; V, valley habitat.

生育地的 $\Psi_{pd}$ 數值。

第二項試驗選定已在山脊建立的18樹種的成樹，於2019年2月27日測定植株的 $\Psi_{pd}$ ，供比較各樹種於乾季期間獲取水分能力的差異。該測定日之前的153日累積雨量僅11.0 mm。供試樹種包括14種原本即以山脊為族群主要分布地的樹種，以及4種族群主要群聚在坡面，但也有植株分布在山脊的樹種，分別為烏來柯(*Castanopsis uraiana*)、小西氏石櫟(*Lithocarpus konishii*)、火燒栲(*Castanopsis fargesii*)及狗骨仔(*Tricalysia dubia*)。供試18樹種在山脊稜線(海拔820~830 m)各選取形體大小接近的3株成樹供 $\Psi_{pd}$ 測定。供試樹種植株胸徑大多在2~10 cm範圍，樹高多在3~8 m範圍，只有南投石櫟植株形體較大，胸徑為21~57 cm，樹高11~15 m，而薯豆(*Elaeocarpus japonicus*)有2株樹高達12 m。測定當天於05:00黎明前，採集樣木樹冠外圍的一段帶葉枝條，放入夾鏈袋再置於保冷袋攜回蓮華池研究中心。以植物水勢計(PMS, model 1505D)測定各枝條3個葉片的 $\Psi_{pd}$ ，平均後代表該單株的 $\Psi_{pd}$ ，而以同一樹種3個單株 $\Psi_{pd}$ 的平均值代表該樹種的 $\Psi_{pd}$ 。

不同生育地樹種葉部耐旱性測定

在蓮華池森林現地於2016年至2019年，四年期間於雨季及乾季分年度採取供試52樹種的

葉片進行葉部耐旱性測定。雨季的採樣月份為4~8月，乾季則於11~3月間採樣。試驗樹種多在其族群主要生育地採取3株成樹枝葉，但在坡面生育地採集路線未發現小西氏石櫟、烏來柯及大葉苦槠(*Castanopsis kawakamii*)植株，故此三樹種是在山脊生育地採樣；因相同狀況，菱果石櫟(*Lithocarpus synbalanos*)是在坡面生育地採樣，杏葉石櫟(*Lithocarpus amygdalifolius*)是在溪谷生育地採樣。植株有兩個優勢生育地的樹種，原則上是在海拔較高處採樣，但因採樣時的可及性，變葉新木薑子、紅皮(*Styrax suberifolius*)、水金京(*Wendlandia formosana*)及三腳龜(*Melicope pteleifolia*)是在較低海拔的生育地採樣。

採樣時以高枝剪剪下樣木樹冠外圍日照較充足的一段帶葉枝條，置於保冷袋。當天帶回屏科大實驗室放入水桶內，重新剪除枝條末端2 cm後，罩以黑色塑膠布過夜。第二天清晨07:00從所採的枝條各選取健康的成熟葉4片(若葉柄過短則用帶葉小枝)，將葉表擦乾後稱取初始鮮重，立即以植物水勢計(PMS, Model 1505D)或(Model 3005, Soilmoisture Equipment, Santa Barbara, CA, USA)測定葉片初始水勢，若高於-0.10 MPa則視為已達飽水狀態，可將其置於桌上自由失水，隔半小時重複進行葉鮮重及水勢( $\Psi_{li}$ )測定。測完4回後，延長至每小時測定一回，直到有兩回水勢低於-3.0

MPa。完成後將葉片以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，可計算該樣本葉片各失水階段的相對含水率(relative water content, RWC)；以100減去各階段RWC的數值(100 - RWC)當作橫軸，各階段的葉片水勢倒數(1/Ψ<sub>li</sub>)當縱軸，繪製散佈圖，此即為壓力-體積曲線(P-V curve) (Sobrado 2015)。在葉片膨壓(Ψ<sub>p</sub>)未喪失前，樣點在該散佈圖呈二次曲線下降；當葉片水勢達膨壓喪失點(π<sub>lip</sub>)之後，樣點即呈直線下降。選取P-V curve呈直線下降的所有樣點，藉下列公式可求得各樣本葉片的飽水滲透壓(π<sub>0</sub>)，並由計算所得數據找出各樣本葉片的π<sub>lip</sub> (Sack and Pasquet-Kor 2011)。

$$\text{Slope} = -(\text{SD}(-1/\Psi_{li})_i) / (\text{SD}(100 - \text{RWC})_i) \dots\dots (1)$$

$$\text{Intercept} = (\text{Avg}(-1/\Psi_{li})_i) - (\text{Slope} \times \text{Avg}(100 - \text{RWC})_i) \dots\dots (2)$$

$$\Psi_{0i} = -1/(\text{Intercept} + \text{Slope} \times (100 - \text{RWC})_i) \dots\dots (3)$$

$$\Psi_{pi} = \Psi_{li} - \Psi_{0i} \dots\dots (4)$$

上述公式中SD為呈直線下降各樣點之(-1/Ψ<sub>li</sub>)或(100 - RWC)數值的標準差；Avg為各樣點之(-1/Ψ<sub>li</sub>)或(100 - RWC)數值的算術平均數；Ψ<sub>0i</sub>為葉片各失水階段的滲透壓；Ψ<sub>pi</sub>為葉片各失水階段的膨壓。先以公式(1)計算所選取樣點直線迴歸式的斜率(slope)，再以公式(2)計算所選取樣點在y軸的截點(intercept)，此截點即為飽水滲透壓的倒數(1/π<sub>0</sub>)。利用slope和intercept依公式(3)可算出該葉片各失水階段的Ψ<sub>0i</sub>，再以公式(4)算出葉片各失水階段的Ψ<sub>pi</sub>。因為Ψ<sub>li</sub> = Ψ<sub>0i</sub> + Ψ<sub>pi</sub>，膨壓喪失時的葉部水勢應等於其滲透壓(當Ψ<sub>p</sub> = 0, Ψ<sub>li</sub> = Ψ<sub>0i</sub> = π<sub>lip</sub>)，因此可由葉片Ψ<sub>pi</sub>最接近0之時所對應的Ψ<sub>0i</sub>數值，來指示該葉片的π<sub>lip</sub>。

每個樹種由至少12筆的π<sub>0</sub>及π<sub>lip</sub>中選取負值較大，且變異係數(CV)在5%以下的5筆數值平均，分別代表該樹種的飽水滲透壓及膨壓喪失點葉部水勢。計算同一樹種雨季及乾季π<sub>0</sub>或π<sub>lip</sub>的差值，可求得該樹種兩季節間π<sub>0</sub>或π<sub>lip</sub>的調節(馴化)程度(Bartlett et al. 2012)。

同一樹種在不同生育地植株葉部耐旱性測定

為比較同一樹種生長在不同坡位生育地植株的葉部耐旱性，是否會隨著生育地水分有效性梯度而產生馴化，本研究選取桃實百日青(*Podocarpus nakaii*)、火燒柯、短尾葉石櫟(*Lithocarpus harlandii*)、綠樟(*Meliosma squamulata*)、九節木、江某(*Schefflera octophylla*)等6樹種，分別生長在山脊、坡面、溪谷三處生育地各3株成樹，於12月至2月乾季期間採取樹冠外圍日照較充足的一段帶葉枝條，藉上述P-V curve測定方法計算各樹種在各生育地12個葉片的π<sub>lip</sub>。

統計分析

山脊、坡面、溪谷三處生育地土壤含水率的比較，以及同一樹種生長在三處生育地植株葉部耐旱性的比較，都先以單因子變異數分析(ANOVA)比較，再以Scheffé's test進行事後檢定，瞭解何者間具顯著差異。同一樹種稚樹在山脊與溪谷兩處植株Ψ<sub>pd</sub>的差異顯著性，是以t-test進行分析。生長在山脊18樹種於乾旱嚴重期間Ψ<sub>pd</sub>差異顯著性的比較，也是先以ANOVA進行分析，再以Scheffé's test進行事後檢定。在比較三處生育地樹種群聚葉部耐旱性時，各生育地樹種的選取較為複雜，因有7樹種在山脊與坡面生育地均有類似的重要值(山脊與坡面共域)，而有6樹種在坡面與溪谷生育地共域(Table 1)。因此在比較不同生育地樹種群聚間葉部耐旱性的差異時，山脊生育地的樹種樣本數為該處專一10種，加上山脊與坡面共域7種，共計17種。坡面生育地樹種樣本數為該處專一20種，坡面與山脊共域7種，加上坡面與溪谷共域6種，共計33種。溪谷生育地的樹種樣本數為該處專一9種，加上溪谷與坡面共域6種，共計15種。此外，族群在山脊與坡面共域的桃實百日青及綠樟，在乾季時測過三處生育地植株的π<sub>lip</sub>及π<sub>0</sub>，在分析時兩處生育地是以各自生育地植株的π<sub>lip</sub>及π<sub>0</sub>數值為樣本。同樣的，江某在坡面與溪谷兩處以各自植株的π<sub>lip</sub>及π<sub>0</sub>數值為樣本。在進行同一季節三處生育地群聚樹種間π<sub>lip</sub>或π<sub>0</sub>差異顯著性比較時，也是以單因子變異數分析



(ANOVA) 進行比較，再以Scheffé's test做事後檢定。各樹種或合併所有樹種乾、雨兩季間 $\pi_{ilp}$ 或 $\pi_0$ 的差異顯著性比較，是以 $t$ -test進行檢定。以迴歸分析法檢定所有52樹種同一季節 $\pi_{ilp}$ 及 $\pi_0$ 是否具顯著相關，以及 $\pi_{ilp}$ 或 $\pi_0$ 在兩季節間是否具顯著相關。乾旱嚴重期山脊18樹種 $\Psi_{pd}$ 與 $\pi_{ilp}$ 是否具顯著相關，也是以迴歸分析法進行檢定。

## 結果

### 不同生育地水分有效性比較

蓮華池森林於2019年2月乾旱嚴重期間，山脊、坡面、溪谷三處生育地由地表至12 cm深的土壤體積含水率分別為3.3、6.6及10.0%，三處均具顯著差異，以山脊生育地的土壤含水率最低，溪谷生育地最高(Fig. 1)。雨季期間於5月及9月測定時，三處生育地的土壤含水率均較乾季時提高，但仍以山脊生育地的土壤含水率顯著最低(Fig.1)。

於2019年1月乾季期間，測定蓮華池森林於山脊與溪谷兩處生育地均有稚樹建立的8種樹種的黎明前葉部水勢( $\Psi_{pd}$ )，發現除了台灣紅豆樹之外，其餘7樹種生長在山脊之稚樹的 $\pi_{ilp}$ 均顯著低於同種生長在溪谷的植株(Table 2)，且山脊植株的 $\Psi_{pd}$ 都低於-1.50 MPa，厚殼桂甚至低至-2.06±0.08 MPa，顯現出已遭嚴重缺水逆境。

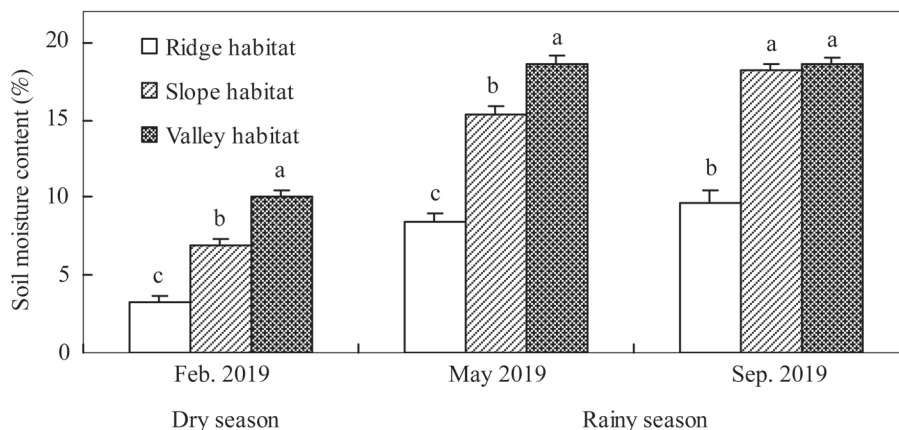
然而，台灣紅豆樹生長在溪谷生育地稚樹的 $\Psi_{pd}$ 高達-0.76 MPa，而其它7樹種之 $\Psi_{pd}$ 則在-1.00~-1.50 MPa範圍(Table 2)，溪谷生育地的植株能獲取的水分較山脊生育地多。由土壤含水率及植株水分狀態兩項測定結果，顯示蓮華池森林在乾季期間最高海拔之山脊生育地的土壤水分有效性，會顯著低於坡面及溪谷生育地。

### 同一樹種葉部耐旱性隨水分有效性梯度的馴化

比較同一樹種生長在山脊、坡面、溪谷三處生育地植株 $\pi_{ilp}$ 的差異，發現供試6樹種生長在山脊生育地植株於乾季期間的 $\pi_{ilp}$ ，均顯著低於同種生長在溪谷生育地的植株(Table 3)。除了九節木之外，有5樹種生長在山脊植株的 $\pi_{ilp}$ 也都顯著低於同種生長在坡面的植株。火燒栲生長在坡面生育地植株的 $\pi_{ilp}$ 也會顯著低於溪谷處的植株。上述結果顯示隨著生育地水分有效性的改變，同一樹種不同植株的葉部耐旱性會有顯著的空間性馴化，在水分有效性最低之山脊生育地，植株的葉部耐旱性會顯著提高。

### 不同生育地樹種群聚葉部耐旱性比較

本研究以供試樹種乾季期間的 $\pi_{ilp}$ 當做該樹種葉部耐旱性的生理指標。結果發現供試52樹種乾季期間 $\pi_{ilp}$ 的分布範圍在-2.98~-2.03 MPa之間(Table 4)，平均為-2.49±0.03 MPa。山脊生



**Fig. 1.** Comparisons of soil water contents among different habitats during the dry and rainy seasons in the Lienhuachih forest. Different letters among habitats in each sampling month denote a significant difference by Scheffé's test at  $p < 0.05$ .

**Table 2. Comparisons of the predawn leaf water potential (MPa) between saplings of the same species growing in the ridge and valley habitats during a severe drought period in the Lienhuachih forest (mean  $\pm$  standard error,  $n = 5$ )**

Species	Ridge habitat	Valley habitat
<i>Ormosia formosana</i>	$-1.14 \pm 0.2^a$ <sup>1)</sup>	$-0.76 \pm 0.14^a$
<i>Ardisia quinquegona</i>	$-1.53 \pm 0.08^a$	$-1.01 \pm 0.16^b$
<i>Illicium arborescens</i>	$-1.76 \pm 0.05^a$	$-1.15 \pm 0.26^b$
<i>Neolitsea aciculata</i> var. <i>variabilissima</i>	$-1.80 \pm 0.04^a$	$-1.17 \pm 0.04^b$
<i>Psychotria rubra</i>	$-1.82 \pm 0.06^a$	$-1.41 \pm 0.15^b$
<i>Cinnamomum subavenium</i>	$-1.87 \pm 0.09^a$	$-1.19 \pm 0.11^b$
<i>Blastus cochinchinensis</i>	$-1.99 \pm 0.11^a$	$-1.50 \pm 0.06^b$
<i>Cryptocarya chinensis</i>	$-2.06 \pm 0.08^a$	$-1.35 \pm 0.09^b$

<sup>1)</sup> Different letters between ridge and valley habitats denote a significant difference according to a *t*-test at  $p < 0.05$ .

**Table 3. Comparisons of the leaf water potential at the turgor loss point (MPa) of the same species growing in different habitats during a severe drought period in the Lienhuachih forest (mean  $\pm$  standard error,  $n = 5$ )**

Species	Ridge habitat	Slope habitat	Valley habitat
<i>Podocarpus nakaii</i>	$-2.79 \pm 0.02^a$ <sup>1)</sup>	$-2.49 \pm 0.01^b$	$-2.41 \pm 0.03^b$
<i>Castanopsis fargesii</i>	$-2.79 \pm 0.02^a$	$-2.58 \pm 0.01^b$	$-2.45 \pm 0.01^c$
<i>Meliosma squamulata</i>	$-2.66 \pm 0.04^a$	$-2.49 \pm 0.01^b$	$-2.40 \pm 0.02^b$
<i>Lithocarpus harlandii</i>	$-2.65 \pm 0.04^a$	$-2.49 \pm 0.01^b$	$-2.45 \pm 0.03^b$
<i>Schefflera octophylla</i>	$-2.47 \pm 0.03^a$	$-2.21 \pm 0.03^b$	$-2.19 \pm 0.01^b$
<i>Psychotria rubra</i>	$-2.33 \pm 0.02^a$	$-2.35 \pm 0.03^a$	$-2.22 \pm 0.01^b$

<sup>1)</sup> Different letters among habitats denote a significant difference according to Scheffé's test at  $p < 0.05$ .

育地專一的大丁黃(*Euonymus laxiflorus*)  $\pi_{ip}$ 低至-2.98 MPa，而南投石櫟及台灣紅豆樹的 $\pi_{ip}$ 都是-2.87 MPa，此3樹種葉部耐旱性都極高。供試樹種 $\pi_{ip}$ 在-2.79~-2.60 MPa另有11樹種，包括桃實百日青、杏葉石櫟、小葉赤楠(*Syzygium buxifolium*)等，這些樹種的葉部耐旱性也很高(Table 4)。供試樹種中 $\pi_{ip}$ 在-2.59~-2.50 MPa者計有15種； $\pi_{ip}$ 在-2.49~-2.20 MPa者計有17種； $\pi_{ip}$ 高於-2.20 MPa者有6種，以溪谷生育地專一的山龍眼、五掌楠(*Neolitsea konishii*)、水同木(*Ficus fistulosa*)及樹杞(*Ardisia sieboldii*)的葉部耐旱性最低(Table 4)。供試52樹種中有46種於乾、雨兩季間 $\pi_{ip}$ 具顯著差異，季節性馴化明顯；但只有34樹種在乾、雨兩季間 $\pi_0$ 具顯著差異(Table 4)。

比較蓮華池森林在不同生育地樹種群聚間 $\pi_{ip}$ 及 $\pi_0$ 的差異，發現乾季期間群聚在山脊、

坡面、溪谷三處生育地樹種 $\pi_{ip}$ 的平均值分別為-2.66  $\pm$  0.05、-2.50  $\pm$  0.07、-2.25  $\pm$  0.07 MPa，三樹種群聚間均具顯著差異，以山脊樹種 $\pi_{ip}$ 顯著最低(Table 5)，亦即群聚在山脊樹種之葉部耐旱性顯著最高。乾季期間群聚在山脊生育地樹種的 $\pi_0$ 會顯著低於群聚在坡面及溪谷兩生育地的樹種(Table 5)。在雨季期間三處生育地樹種群聚間的 $\pi_{ip}$ 也均具顯著差異，同樣是以群聚在山脊樹種的 $\pi_{ip}$ 顯著最低(Table 5)。此外，合併所有樹種乾季期間的 $\pi_{ip}$ 均顯著低於雨季時(Fig. 2)，平均降低0.39  $\pm$  0.03 MPa，顯示蓮華池森林樹種的 $\pi_{ip}$ 也具有季節性馴化現象。在雨季期間群聚在山脊樹種的 $\pi_0$ 顯著低於群聚在溪谷的樹種(Table 5)。合併所有樹種，乾季期間的 $\pi_0$ 較雨季期間也顯著降低(Fig. 2)，平均降低0.28  $\pm$  0.03 MPa。本研究也發現蓮華池森林供試52樹種無論在乾季或在雨季，同一季節

**Table 4. Major habitat association (Hab), leaf water potential at the turgor loss point ( $\pi_{tip}$ ), and osmotic potential at saturation ( $\pi_0$ ) during the dry and the rainy seasons for the 52 tested species in the Lienhuachih forest (mean±standard error,  $n = 5$ )**

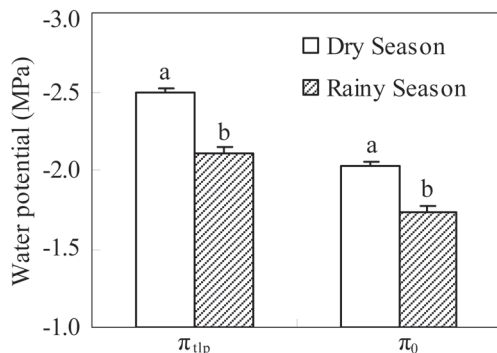
Species	Hab	$\pi_{tip}$ (MPa)		$\pi_0$ (MPa)	
		Dry	Rainy	Dry	Rainy
<i>Euonymus laxiflorus</i>	R <sup>1)</sup>	-2.98±0.10	-2.21±0.04* <sup>2)</sup>	-2.34±0.04	-1.95±0.03*
<i>Lithocarpus nantoensis</i>	R	-2.87±0.05	-2.55±0.05*	-2.37±0.09	-2.23±0.04
<i>Ormosia formosana</i>	R, S	-2.87±0.01	-2.81±0.04	-2.62±0.02	-2.54±0.09
<i>Podocarpus nakaii</i>	R, S	-2.79±0.02	-2.34±0.08*	-2.10±0.06	-1.80±0.07*
<i>Lithocarpus amygdalifolius</i>	S	-2.78±0.02	-2.39±0.06*	-2.06±0.07	-2.01±0.06
<i>Syzygium buxifolium</i>	R	-2.77±0.02	-2.25±0.08*	-2.35±0.10	-1.81±0.04*
<i>Lithocarpus konishii</i>	S	-2.74±0.04	-2.33±0.08*	-2.00±0.11	-1.80±0.03
<i>Castanopsis uraiana</i>	S	-2.71±0.02	-2.50±0.04*	-2.09±0.02	-1.75±0.21
<i>Gordonia axillaris</i>	R	-2.69±0.03	-2.24±0.04*	-2.10±0.02	-1.72±0.06*
<i>Meliosma squamulata</i>	R, S	-2.66±0.04	-2.23±0.06*	-2.10±0.04	-1.96±0.04*
<i>Randia cochinchinensis</i>	R	-2.65±0.02	-2.58±0.07	-2.05±0.10	-2.02±0.03
<i>Eustigma oblongifolium</i>	S	-2.63±0.04	-2.10±0.09*	-2.03±0.03	-1.58±0.06*
<i>Quercus pachyloma</i>	R	-2.60±0.04	-2.59±0.04	-2.28±0.07	-2.27±0.04
<i>Ilex goshiensis</i>	R	-2.60±0.03	-1.97±0.04*	-2.21±0.03	-1.52±0.05*
<i>Castanopsis cuspidata</i> var. <i>carlesii</i>	R, S	-2.59±0.02	-2.12±0.04*	-1.91±0.07	-1.65±0.04*
<i>Tricalysia dubia</i>	S	-2.59±0.03	-2.22±0.03*	-2.02±0.04	-1.95±0.04
<i>Pyrenaria shinkoensis</i>	S	-2.59±0.01	-2.11±0.07*	-2.15±0.02	-1.69±0.04*
<i>Rhododendron leptosanctum</i>	R	-2.58±0.03	-1.94±0.06*	-1.87±0.02	-1.41±0.04*
<i>Castanopsis fargesii</i>	S	-2.58±0.01	-2.31±0.09*	-2.12±0.04	-1.96±0.06*
<i>Castanopsis kawakamii</i>	S	-2.58±0.03	-2.24±0.09*	-1.90±0.03	-1.56±0.05*
<i>Engelhardia roxburghiana</i>	S	-2.58±0.04	-2.06±0.07*	-2.20±0.03	-1.65±0.04*
<i>Neolitsea aciculata</i> var. <i>variabilissima</i>	R, S	-2.57±0.02	-2.44±0.04*	-2.11±0.04	-2.07±0.04
<i>Schima superba</i>	S	-2.57±0.03	-2.09±0.03*	-2.05±0.06	-1.56±0.02*
<i>Elaeocarpus sylvestris</i>	S	-2.57±0.02	-2.09±0.06*	-2.15±0.04	-1.75±0.03*
<i>Elaeocarpus japonicus</i>	R	-2.56±0.03	-2.52±0.05	-2.18±0.04	-2.13±0.04
<i>Lithocarpus synbalanus</i>	R	-2.55±0.04	-2.42±0.03*	-2.06±0.04	-2.04±0.02
<i>Distyliopsis dunnii</i>	R, S	-2.55±0.04	-2.11±0.06*	-2.07±0.04	-1.68±0.08*
<i>Machilus thunbergii</i>	S	-2.54±0.03	-1.99±0.02*	-2.35±0.02	-1.83±0.04*
<i>Ilex ficoidea</i>	S	-2.51±0.02	-2.05±0.07*	-1.76±0.04	-1.67±0.04
<i>Lithocarpus harlandii</i>	S	-2.49±0.01	-2.26±0.02*	-1.80±0.03	-1.77±0.09
<i>Cinnamomum subavenium</i>	S	-2.46±0.01	-2.34±0.04*	-2.15±0.04	-2.11±0.06
<i>Litsea acuminata</i>	S, V	-2.46±0.04	-2.02±0.04*	-2.15±0.06	-1.75±0.04*
<i>Styrax suberifolius</i>	S, V	-2.45±0.02	-1.77±0.05*	-1.83±0.03	-1.50±0.02*
<i>Helicia cochinchinensis</i>	S	-2.43±0.02	-2.22±0.05*	-1.95±0.04	-1.89±0.02
<i>Cinnamomum osmophloeum</i>	V	-2.42±0.04	-1.81±0.03*	-1.96±0.03	-1.62±0.02*
<i>Helicia rengetiensis</i>	R, S	-2.41±0.02	-1.94±0.06*	-1.93±0.06	-1.72±0.07*
<i>Diospyros morrisiana</i>	S	-2.41±0.02	-2.04±0.07*	-2.17±0.04	-1.73±0.03*
<i>Machilus japonica</i> var. <i>kusanoi</i>	V	-2.41±0.03	-2.36±0.01	-2.05±0.03	-2.00±0.01
<i>Cryptocarya chinensis</i>	S, V	-2.37±0.09	-1.87±0.04*	-2.11±0.07	-1.72±0.07*

con't

<i>Psychotria rubra</i>	S	-2.35 ± 0.03	-1.86 ± 0.04*	-2.03 ± 0.08	-1.63 ± 0.05*
<i>Wendlandia formosana</i>	S, V	-2.29 ± 0.05	-1.77 ± 0.04*	-1.75 ± 0.06	-1.42 ± 0.03*
<i>Eurya loquaiana</i>	V	-2.27 ± 0.03	-1.69 ± 0.05*	-1.84 ± 0.01	-1.22 ± 0.05*
<i>Machilus zuihoensis</i>	V	-2.25 ± 0.03	-1.70 ± 0.04*	-2.03 ± 0.08	-1.39 ± 0.04*
<i>Ardisia quinquegona</i>	S	-2.23 ± 0.06	-2.12 ± 0.04	-2.02 ± 0.07	-1.97 ± 0.06
<i>Saurauia tristyla</i> var. <i>oldhamii</i>	V	-2.23 ± 0.02	-1.51 ± 0.04*	-1.79 ± 0.03	-1.16 ± 0.02*
<i>Schefflera octophylla</i>	S, V	-2.21 ± 0.03	-2.01 ± 0.01*	-1.79 ± 0.09	-1.47 ± 0.04*
<i>Melicope pteleifolia</i>	S, V	-2.17 ± 0.04	-1.59 ± 0.08*	-1.75 ± 0.05	-1.39 ± 0.06*
<i>Symplocos theophrastifolia</i>	S	-2.13 ± 0.06	-1.67 ± 0.03*	-1.83 ± 0.05	-1.48 ± 0.01*
<i>Helicia formosana</i>	V	-2.09 ± 0.08	-1.61 ± 0.03*	-1.56 ± 0.03	-1.47 ± 0.03*
<i>Neolitsea konishii</i>	V	-2.08 ± 0.02	-1.88 ± 0.09*	-1.88 ± 0.04	-1.53 ± 0.08*
<i>Ficus fistulosa</i>	V	-2.07 ± 0.01	-2.00 ± 0.03*	-1.70 ± 0.08	-1.65 ± 0.02
<i>Ardisia sieboldii</i>	V	-2.03 ± 0.04	-1.96 ± 0.08	-1.72 ± 0.03	-1.46 ± 0.08*

<sup>1)</sup> R, ridge habitat; S, slope habitat; V, valley habitat.

<sup>2)</sup>\* Indicates a significant difference between seasons (*t*-test,  $p < 0.05$ ).



**Fig. 2. Seasonal comparisons of the leaf water potential at the turgor loss point ( $\pi_{tlp}$ ) and osmotic potential at saturation ( $\pi_0$ ) for all 52 tested species combined. Different letters between seasons denote a significant difference by a *t*-test at  $p < 0.001$ .**

各樹種的 $\pi_{tlp}$ 與 $\pi_0$ 間均具極顯著正相關(Fig. 3a, b) ( $p < 0.001$ ), 且兩季節間的 $\pi_{tlp}$ 或 $\pi_0$ 也均具極顯著正相關(Fig. 3c, d) ( $p < 0.001$ )。

乾旱嚴重時期山脊18樹種成樹的黎明前葉部水勢

蓮華池山脊稜線18樹種的成樹, 在2019年2月乾季最嚴重期間測得黎明前葉部水勢( $\Psi_{pd}$ )的分布範圍在-0.52~-2.24 MPa之間(Table 6)。

供試樹種間 $\Psi_{pd}$ 數值差異雖很大, 但因為大多數樹種同種3植株間的 $\Psi_{pd}$ 差異也很大, 因此這18種供試樹種中有15種的 $\Psi_{pd}$ 平均值在統計上不具顯著差異(Table 6)。小葉赤楠、大丁黃、烏來柯、捲斗櫟(*Quercus pachyloba*)及台灣紅豆樹, 此5樹種在經歷5個月極度乾旱後僅遭輕度缺水逆境,  $\Psi_{pd}$ 平均值仍可保持在-0.52~-0.77 MPa, 且各單株的 $\Psi_{pd}$ 均高於-1.00 MPa。此外, 上述5樹種的 $\Psi_{pd}$ 顯著高於狗骨仔、綠樟及蓮華池山龍眼(*Helicia rengetiensis*)。後3樹種的 $\Psi_{pd}$ 平均值均低於-2.00 MPa, 顯示已遭嚴重缺水逆境。進一步分析這18樹種 $\Psi_{pd}$ 與乾季 $\pi_{tlp}$ 間之關係, 發現此兩生理參數間具極顯著負相關( $r^2 = 0.36$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 4)。此結果顯示分布在該山脊生育地葉部耐旱性較高的樹種, 在乾旱嚴重期間植株仍可維持較高的水分狀態。

## 討論

不同生育地的水分有效性

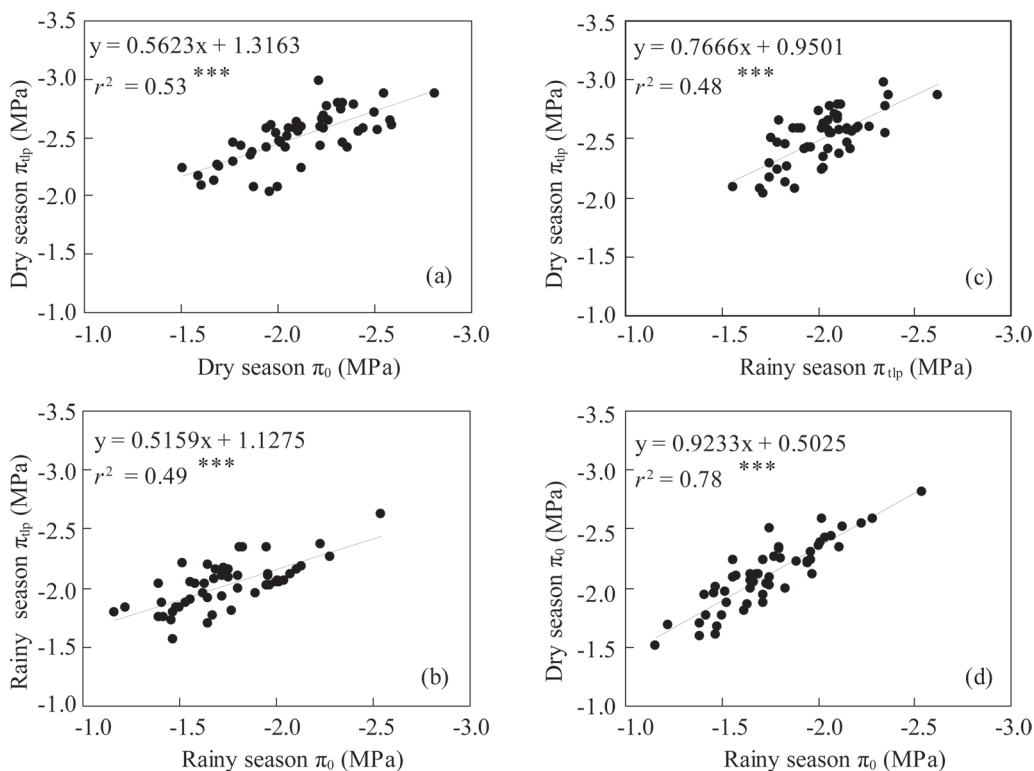
蓮華池森林在海拔820~830 m山脊生育地, 乾季時的土壤含水率顯著低於坡面(730~740 m)及溪谷生育地(690~700 m), 顯示不同海拔高的生育地有差異明顯的水分有效性梯度。在山地地形, 山脊上坡的土壤水分較下



**Table 5. Comparisons of the leaf water potential at the turgor loss point ( $\pi_{tlp}$ ) and osmotic potential at saturation ( $\pi_0$ ) during the dry and rainy seasons among different habitat associations in the Lienhuachih forest (mean  $\pm$  standard error)**

Season and trait	Ridge habitat	Slope habitat	Valley habitat
Dry season	(n = 17)	(n = 33)	(n = 15)
$\pi_{tlp}$ (MPa)	$-2.66 \pm 0.05^{a1)}$	$-2.50 \pm 0.07^b$	$-2.25 \pm 0.07^c$
$\pi_0$ (MPa)	$-2.18 \pm 0.08^a$	$-1.97 \pm 0.11^b$	$-1.84 \pm 0.11^b$
Rainy season			
$\pi_{tlp}$ (MPa)	$-2.31 \pm 0.11^a$	$-2.11 \pm 0.12^b$	$-1.82 \pm 0.121^c$
$\pi_0$ (MPa)	$-1.91 \pm 0.15^a$	$-1.71 \pm 0.15^{ab}$	$-1.50 \pm 0.15^b$

<sup>1)</sup> Different letters for each trait among the habitats denote a significant difference according to Scheffé's test at  $p < 0.001$ .



**Fig. 3. Relationships between the leaf water potential at the turgor loss point ( $\pi_{tlp}$ ) and the osmotic potential at saturation ( $\pi_0$ ) in the dry (a) and rainy seasons (b),  $\pi_{tlp}$  between the 2 seasons (c), and  $\pi_0$  between the 2 seasons (d) for all 52 tested species. \*\*\*  $p < 0.001$ .**

坡溪谷少的原因，一方面是降雨時山脊的水分因重力快速滲流至中、下坡處，山脊上坡土壤能保有的水分較少；另一方面是因山脊上坡較常暴露在氣流中，水分由地表喪失的程度較下坡高，因此山脊上坡的土壤水分有效性通常較

下坡低(Becker et al. 1988)。例如巴拿馬半落葉熱帶林，在山脊生育地的土壤水分有效性顯著低於坡面，且在每年的乾季，山脊生育地乾旱的日數會多於坡面(Daws et al. 2002)。另一方面，因為植株的黎明前葉部水勢( $\Psi_{pd}$ )可指示生

育地的土壤水分有效性(Stahl et al. 2013, Zhou et al. 2014, Mitchell and O'Grady 2015)，而本研究於乾季期間測得相同樹種生長在山脊稚樹的植株，其 $\Psi_{pd}$ 會顯著低於溪谷生育地同種稚樹的植株，這也顯示海拔較高之山脊生育地的水分有效性，顯著低於海拔較低處的生育地。臺灣紅豆樹生長在山脊稚樹的 $\Psi_{pd}$ 與生長在溪谷的稚樹並無顯著差異(-1.14 vs. -0.76 MPa)，且本樹種兩處稚樹的 $\Psi_{pd}$ 都高於另7樹種的稚樹(Table 2)。生長在相同生育地某樹種植株若有顯著較高的水分狀態，很可能是該樹種有分布較深的根系，可吸收較深層的土壤水分(Kuo 1994, Fallon and Cavender-Bares 2018)。因此，臺灣紅豆樹稚樹的根系深度可能較其它供試樹種的稚樹深。此外，本研究曾測定過臺灣紅豆樹與變葉新木薑子此兩樹種生長在山脊相同生育地之稚樹與成樹的 $\Psi_{pd}$ ，該兩樹種稚樹的 $\Psi_{pd}$ 分別為-1.14及-1.80 MPa (Table 2)，成樹的 $\Psi_{pd}$ 則分

別為-0.77及-1.64 MPa (Table 6)，成樹在乾旱更嚴重時仍比稚樹有較高的 $\Psi_{pd}$ ，顯示成樹根系可能較深，吸收土壤水分的能力較稚樹高。在比較山脊與溪谷兩處生育地水分有效性時，若用成樹而非稚樹當樣本，或許仍可呈現山脊之水分有效性顯著低於溪谷，但兩處水分差異的程度可能比用稚樹當樣本低。

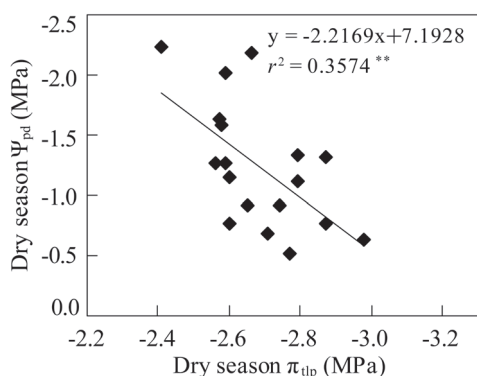
#### 樹種葉部耐旱性等級區分

樹種的耐旱性是由形態、生理及生化等複雜的性狀所構成(Farooq et al. 2009)，而木本植物的耐旱機制又有延遲脫水及忍受脫水兩機制，單獨或共同作用(Kramer 1983, Volaire 2018)。Niinemets and Valladares (2006)曾藉由樹種分布處的生育地特性及樹種的生理潛力兩項性狀，去量化北半球溫帶樹種的耐旱性分數，並將樹種耐旱性區分為五等級。因為不同樹種耐旱的機制及對缺水逆境的反應極為複

**Table 6. Diameter at breast height (DBH) and predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ) of each sampled individual, and interspecific comparisons of mean  $\Psi_{pd}$  values among the 18 tree species growing in the ridge habitat of the Lienhuachih forest (mean  $\pm$  standard error,  $n = 3$ )**

Species	Sampled individual		Mean $\Psi_{pd}$
	DBH (cm)	$\Psi_{pd}$ (MPa)	(MPa)
<i>Syzygium buxifolium</i>	5, 6, 9	-0.98, -0.31, -0.28	-0.52 $\pm$ 0.23 <sup>a 1)</sup>
<i>Euonymus laxiflorus</i>	3, 4, 5	-0.63, -0.76, -0.54	-0.64 $\pm$ 0.06 <sup>ab</sup>
<i>Castanopsis uraiana</i>	1, 1, 7	-0.63, -0.69, -0.75	-0.69 $\pm$ 0.03 <sup>ab</sup>
<i>Quercus pachyloma</i>	5, 6, 10	-0.61, -0.95, -0.75	-0.77 $\pm$ 0.10 <sup>ab</sup>
<i>Ormosia formosana</i>	2, 3, 6	-0.74, -0.81, -0.77	-0.77 $\pm$ 0.02 <sup>ab</sup>
<i>Randia cochinchinensis</i>	3, 7, 8	-0.64, -1.66, -0.43	-0.91 $\pm$ 0.38 <sup>abc</sup>
<i>Lithocarpus konishii</i>	2, 5, 5	-0.67, -0.76, -1.31	-0.92 $\pm$ 0.20 <sup>abc</sup>
<i>Podocarpus nakaii</i>	5, 5, 6	-1.16, -1.09, -1.09	-1.11 $\pm$ 0.02 <sup>abc</sup>
<i>Ilex goshiensis</i>	2, 2, 6	-1.19, -1.06, -1.20	-1.15 $\pm$ 0.05 <sup>abc</sup>
<i>Elaeocarpus japonicus</i>	2, 9, 10	-1.07, -1.64, -1.09	-1.27 $\pm$ 0.19 <sup>abc</sup>
<i>Castanopsis cuspidata</i> var. <i>carlesii</i>	1, 2, 4	-1.39, -1.31, -1.10	-1.27 $\pm$ 0.09 <sup>abc</sup>
<i>Lithocarpus nantoensis</i>	21, 37, 57	1.56, -1.19, -1.17	-1.31 $\pm$ 0.13 <sup>abc</sup>
<i>Castanopsis fargesii</i>	2, 8, 12	-1.23, -0.98, -1.78	-1.33 $\pm$ 0.24 <sup>abc</sup>
<i>Rhododendron leptosantherum</i>	11, 12, 13	-1.16, -1.78, -1.84	-1.59 $\pm$ 0.22 <sup>abc</sup>
<i>Neolitsea aciculata</i> var. <i>variabilissima</i>	3, 3, 6	-1.25, -2.11, -1.57	-1.64 $\pm$ 0.25 <sup>abc</sup>
<i>Tricalysia dubia</i>	4, 4, 8	-1.77, -2.27, -1.98	-2.01 $\pm$ 0.14 <sup>bc</sup>
<i>Meliosma squamulata</i>	2, 2, 11	-2.21, -2.10, -2.26	-2.19 $\pm$ 0.05 <sup>c</sup>
<i>Helicia rengetiensis</i>	5, 5, 8	-2.39, -2.30, -1.91	-2.24 $\pm$ 0.17 <sup>c</sup>

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



**Fig. 4. Relationship between the predawn leaf water potential ( $\Psi_{pd}$ ) and leaf water potential at the turgor loss point ( $\pi_{tlp}$ ) during the dry season of 18 tested species growing in the ridge habitat of the Lienhuachih forest. \*\*  $p < 0.01$ .**

雜，目前尚未有被學界普遍接受的程序，供量化樹種不同耐旱等級。近年來 $\pi_{tlp}$ 常被用來當做植物葉部生理耐旱能力的指標，且可進一步用來推論樹種在生態上的耐旱性(Bartlett et al. 2014, Maréchaux et al. 2018)。然而，目前學界仍未提出藉由 $\pi_{tlp}$ 區分樹種不同耐旱等級的門檻數值。全球木本植物的 $\pi_{tlp}$ 分布範圍在-0.75~-4.59 MPa (Bartlett et al. 2016a, appendix)。根據 $\pi_{tlp}$ 的分布範圍，本研究提議將木本植物的葉部耐旱性，比照Niinemets and Valladares (2006)耐陰性或耐旱性的五等級區分法，可將 $\pi_{tlp}$ 高於-1.5 MPa者歸為耐旱等級 I (極不耐旱)； $\pi_{tlp}$ 介於-1.50~-1.99 MPa及-2.00~-2.49 MPa者，分別歸類在耐旱等級 II (不耐旱)及 III (中等耐旱)； $\pi_{tlp}$ 介於-2.50~-2.99 MPa者歸類在耐旱等級 VI (耐旱)； $\pi_{tlp}$ 低於-3.00 MPa者歸類在耐旱等級 V (極耐旱)。依此分級程序，Bartlett et al. (2016a)附錄所列的全球236種樹種中，屬於耐旱等級 I, II, III, VI, V的樹種分別有17, 24, 25, 22, 12%。本研究蓮華池森林52供試樹種中有29種(56%)可歸類在耐旱等級 VI (耐旱)，其餘23樹種(44%)歸類在耐旱等級 III (中等耐旱)，並沒有其它三類耐旱等級的樹種。

台灣南部恆春地區每年由11月至翌年5月中旬有長達6個月半的乾季，生長在海濱的樹

種更要面對鹽分帶來的生理缺水逆境(Kuo et al. 2017)。恆春海岸22樹種經測定得知其 $\pi_{tlp}$ 在-2.52~-2.86 MPa範圍，都屬於耐旱樹種(等級 VI) (Jiang 2019)，顯示此處海岸林樹種為因應較嚴重的缺水逆境而發展出較高的葉部耐旱性，這些樹種整體的耐旱性高於蓮華池森林樹種。然而，蓮華池森林以山脊為專一生育地的10樹種，其乾季 $\pi_{tlp}$ 分布範圍在-2.55~-2.98 MPa (表4)，耐旱性等級與恆春海岸林樹種一樣，都是耐旱樹種。蓮華池森林因為每年會面臨幾個月乾旱期，群聚在坡面或溪谷生育地的樹種也可能遭缺水逆境，需有一定程度的耐旱能力，因此其耐旱等級都是 VI 或 III，並無等級 II (不耐旱)的樹種。

#### 葉部耐旱性季節性馴化

植物面對季節性或偶發的乾旱時，可藉由聚集溶質在葉肉細胞，提高溶質濃度，令細胞滲透壓降低，因而降低葉片 $\pi_0$ 及 $\pi_{tlp}$  (Bartlett et al. 2012)。在乾旱期間植株將 $\pi_0$ 及 $\pi_{tlp}$ 降低，可增加自較乾燥的土壤吸收水分的能力，因而可維持膨壓及植株水分通量(Polle et al. 2019)。木本植物 $\pi_0$ 調節程度多在1.0 MPa以下(Kozłowski et al. 1991)，而林木經歷缺水逆境 $\pi_{tlp}$ 平均下降約0.40~0.50 MPa (Bartlett et al. 2012, Maréchaux et al. 2015)。本研究供試52樹種由雨季到乾季 $\pi_0$ 及 $\pi_{tlp}$ 調節(馴化)的程度在樹種間變異很大。有些樹種調節程度甚小，例如台灣紅豆樹、茜草樹、捲斗櫟、薯豆、大葉楠， $\pi_{tlp}$ 的季節性調節都少於0.10 MPa，且兩季節 $\pi_{tlp}$ 均無顯著差異(Table 4)。然而，有些樹種 $\pi_{tlp}$ 的季節性調節程度可高於0.60 MPa，例如大丁黃、圓葉冬青(*Ilex goshiensis*)、紅皮、土肉桂(*Cinnamomum osmophloeum*)、水冬瓜(*Saurauia tristyla* var. *oldhamii*) (Table 4)。橄欖樹(*Olea europaea*)為極耐旱的樹種( $\pi_{tlp}$  -3.50 MPa)，葉部及根部 $\pi_0$ 在缺水條件下調節程度分別可達1.04及1.67 MPa (Dichio et al. 2005)；馬來西亞熱帶雨林樹種*Dryobalanops aromatica*在乾旱條件下 $\pi_0$ 及 $\pi_{tlp}$ 調節程度分別為0.68及0.69 MPa (Inoue et al. 2017)。本研究蓮華池森林52樹種，葉部 $\pi_0$

季節性調節程度在0.01~0.69 MPa， $\pi_{ip}$ 季節性調節程度在0.01~0.77 MPa，均在過去文獻報導的調節程度範圍內。

#### 測定樹種葉部耐旱性的季節與取樣坡位

Bartlett et al. (2014)認為無論乾季或雨季，在某一季節測定 $\pi_{ip}$ 即可評斷不同樹種葉部耐旱性的差異。然而，本研究發現同一樹種的 $\pi_{ip}$ 具有季節性調節(馴化)，且不同樹種在乾、雨兩季 $\pi_{ip}$ 的改變程度也不一致。雨季 $\pi_{ip}$ 較高(負值少)的樹種，不必然在乾季時 $\pi_{ip}$ 也會較高，亦即雨季時葉部耐旱性較低的樹種，在乾季時可能變得很高。例如大丁黃在雨季時 $\pi_{ip}$ 為-2.21 MPa，與狗骨仔、山紅柿接近(均為-2.22 MPa)，但大丁黃在乾季時 $\pi_{ip}$ 可降低至-2.98 MPa，遠低於後兩樹種乾季時的 $\pi_{ip}$  (Table 4)。大葉楠為另一極端例子，本樹種雨季時 $\pi_{ip}$ 低至-2.36 MPa，其葉部耐旱性高於群聚在坡面或山脊生育地的許多樹種，但其乾季時的 $\pi_{ip}$ 僅-2.41 MPa，葉部耐旱性較坡面或山脊生育地的多數樹種低(Table 4)。進一步分析供試52樹種乾、雨兩季 $\pi_{ip}$ 的相關性，發現兩季節的 $\pi_{ip}$ 雖具顯著相關，但 $r^2$ 並不高，僅0.48 (Fig. 3c)。因此，本研究認為生長在臺灣中、南部具明顯乾季地區的森林，在乾季時測定 $\pi_{ip}$ 較能顯現該樹種葉部耐旱性的潛力。 $\pi_{ip}$ 此性狀具有季節性馴化，也會隨水分有效性梯度而有空間性馴化。因此在比較同一處森林樹種間耐旱性的差異時，須注意取樣的季節及植株分布的地形。本研究供試樹種中菱果石櫟、杏葉石櫟、變葉新木薑子、紅皮、水金京及三腳蘆，採樣植株的生育位置較該樹種可分布的坡位低，這些樹種的葉部耐旱性可能有所低估。相反的，小西氏石櫟、烏來柯及大葉苦槠，採樣植株的生育位置較該樹種可分布的坡位高，這些樹種的葉部耐旱性可能高估。

#### 山脊生育地樹種的可能耐旱機制

研究期間蓮華池森林曾經歷極為嚴重的乾季，在2018年10月至2019年3月之前的5個月期間，僅降下11.0 mm雨量，為該處自1928年起最嚴重的極端乾旱期。生長在山脊處的九節木

及小葉樹杞(*Ardisia quinquegona*)，在乾季後期葉片已下垂萎凋(個人觀察)，顯示已遭嚴重缺水逆境。生長在山脊處的18樹種成樹，在乾旱極嚴重時有3樹種 $\Psi_{pd}$ 已低於-2.0 MPa，但也有7樹種 $\Psi_{pd}$ 仍高於-1.0 MPa (Table 6)。Mitchell and O'Grady (2015)曾提出「同一處森林黎明前或中午葉部水勢較低的樹種，因為經歷較嚴重的缺水逆境，其葉部耐旱性也會較高，因此樹種 $\Psi_{pd}$ 與 $\pi_{ip}$ 間呈顯著正相關」的假說。本研究生長在山脊生育地的植株，黎明前葉部水勢較生長在溪谷生育地的植株低(Table 2)，但山脊群聚樹種的葉部耐旱性較溪谷群聚樹種高(Table 5)，符合上述假說。然而，本研究生長在山脊同一處生育地的18樹種， $\Psi_{pd}$ 負值越小者(缺水逆境較輕微)，其 $\pi_{ip}$ 負值越大(葉部耐旱性較高)，兩性狀呈顯著負相關(Fig. 4)，與上述假說相反。推測供試18樹種中生理耐旱性較高者，在形態上可能兼具較發達或較深的根系，可獲取足夠的土壤水分，表現在較高(負值小)的 $\Psi_{pd}$ ，顯示這些樹種也具有好的延遲脫水機制(Kramer 1983, Volaire 2018)。上述結果顯示，蓮華池森林已適應山脊生育地水分有效性較低的樹種群聚，可能在形態上及生理上都有應付缺水逆境的演化結果，兼有良好的延遲脫水與忍受脫水兩項機制。

#### 樹種群聚生育地分化及共存機制

本研究測定蓮華池森林供試52樹種的膨壓喪失點葉部水勢( $\pi_{ip}$ )，比較樹種間及不同樹種群聚間葉部耐旱性的差異，發現生育地水分有效性及樹種葉部耐旱性，可能是影響此森林樹種群聚生育地分化的兩項重要機制。 $\pi_{ip}$ 為林木葉片的功能性狀(functional trait)之一(Bartlett et al. 2012)，而葉片的功能性狀可反應植物對環境的適應狀況，進而可預測植物群落的組成(Kimball et al. 2016)。近年來有研究以林木形態上的功能性狀(例如比葉面積、葉厚度、葉乾物質含量)的空間分布，探討森林樹種的共存機制(Kraft et al. 2008, 2015)。此外，生理功能性狀相較於形態上的功能性狀更敏感，更能反映不同尺度的環境變化(Ding et al. 2011)，但因



生理功能性狀量測不易而常被忽略(Reich et al. 2007)。林木除了對水資源的需求外，對光資源的需求及其耐性範圍也是影響群聚組成的重要因子。本研究已完成蓮華池森林52樹種葉部耐旱性的量測，未來將進一步探討其它葉片生理功能性狀，例如光合作用潛力(photosynthetic capacity)，藉由空間統計方法檢測學界提出的幾個樹種共存假說，可增進我們對蓮華池森林樹種共存機制的瞭解。

## 結論

蓮華池森林在不同地形位置的生育地，水分有效性差異顯著。山脊生育地較低的水分有效性可能是一項生態擇汰因子，耐旱能力高的樹種才能群聚在該處生育地，耐旱能力較低的樹種可能侷限在水分有效性較高的坡面或溪谷生育地。因此，水分有效性與樹種耐旱性此兩因子，是影響蓮華池森林樹種群聚於生育地空間分化眾多機制中重要的兩項。蓮華池森林大多數樹種的膨壓喪失點葉部水勢有季節性馴化，乾季期間可增強其耐旱性。隨著生育地水分有效性的減少，同一樹種植株膨壓喪失點葉部水勢也明顯降低，此空間性馴化可增強植株的耐旱能力。生長在山脊生育地的耐旱樹種可能也具深根性，兼有良好的延遲脫水及忍受脫水兩機制，可適應該處乾季期間水分有效性低的逆境。

## 謝誌

本研究承蒙科技部專題研究計畫經費補助(計畫編號104-2313-B-020-003、105-2313-B-020-008、106-2313-B-020-004、107-2313-B-020-005)。衷心感謝蓮華池研究中心許原瑞主任及同事們的現場協助與後勤支援，讓研究工作能順利進行。此外，我們也感謝兩位審查者睿智深入的建議，增進本論文的完整性。

## 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, 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.

**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, 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.

**Becker P, Rabenold PE, Idol JR, Smith AP. 1988.** Water potential gradients for gaps and slopes in a Panamanian tropical moist forest's dry season. *J. Trop Ecol* 4:173-84.

**Blackman CJ, Brodribb 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.

**Blackman CJ. 2018.** Leaf turgor loss as a predictor of plant drought response strategies. *Tree Physiol* 38:655-7.

**Chang LW, Chiu ST, Yang KC, Wang HH, Hsieh CF. 2012.** Changes of plant communities classification and species composition along the micro-topography at the Lienhuachih Forest Dynamic Plot in the central Taiwan. *Taiwania* 57:359-71.

**Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE. 2018.**

Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558:531-9.

**Comita LS, Engelbrecht BMJ. 2009.** Seasonal and special variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology* 90:2755-65.

**Comita LS, Engelbrecht BMJ. 2014.** Drought as a driver of tropical tree species regeneration dynamics and distribution pattern. In: Coomes DA, Burslem 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.

**Ding J, Wu Q, Yan H, Zhang S. 2011.** Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Biodivers Sci* 19:158-67.

**Delzon S. 2015.** New insight into leaf drought tolerance. *Funct Ecol* 29:1247-9.

**Dichio B, Xiloyannis C, Sofo A, Montanaro G. 2005.** Osmotic regulation in leaves and roots of olive trees during a water deficit and rewatering. *Tree Physiol* 26:179-85.

**Editorial Committee of the Red List of Taiwan Plants 2017.** The red list of vascular plants of Taiwan, 2017. Nantou, Taiwan: Endemic Species Research Institute, Forestry Bureau, Council of Agriculture, Executive Yuan, Taiwan Society of Plant Systematics. 187 p.

**Engelbrecht BMJ, 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.

**Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA. 2009.** Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron*

*Sustain Devel* 29:185-212.

**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.

**Fletcher L, Cui H, Callahan H, Scoffoni C, John GP, Bartlett MK, et al. 2018.** Evolution of leaf structure and drought tolerance in species of Californian *Ceanothus*. *Am J Bot* 105:1672-87.

**Inoue Y, Ichie T, Kenzo T, Yoneyama A, Kumagai T, Nakashizuka T. 2017.** Effects of rainfall exclusion on leaf gas exchange traits and osmotic. *Tree Physiol* 37:1301-11.

**Jiang JX. 2019.** Comparison of leaf drought tolerance and whole plant drought tolerance of tree species in Hengchun coastal forests [MSc thesis]. Pingtung, Taiwan: National Pingtung Univ. of Science and Technology. 70 p. [in Chinese with English summary].

**Kimball S, Funk JL, Spasojevic MJ, Suding KN, Parker S, Goulden ML. 2016.** Can functional traits predict plant community response to global change? *Ecosphere* 7:e01602.

**Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD. 2008.** Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322:580-2.

**Kraft NJB, Godoy O, Levine JM. 2015.** Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proc Natl Acad Sci USA* 112:797-802.

**Kramer PJ. 1983.** Water relation of plants. New York: Academic Press. 489 p.

**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, 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, 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.
- Lenz TI, Wright IJ, Westoby M. 2006.** Interrelations among pressure-volume curve traits across species and water availability gradients. *Plantarum* 127:423-33.
- 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, Sack L, Baraloto C, Engel J, Joetzier 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.
- Maréchaux I, Bonal D, Bartlett MK, Burban B, Coste S, Courtois EA, et al. 2018.** Dry-season decline in tree sap flux is correlated with leaf turgor loss point in a tropical rainforest. *Funct Ecol* 32:2285-97.
- Markesteijn L, Poorter L. 2009.** Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *J Ecol* 97:311-25.
- Markesteijn L, Poorter L, Bongers F, Paz H, Sack L. 2011.** Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytol* 191:480-95.
- 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.
- Niinemets 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.
- Reich PB, Wright IJ, Lusk CH. 2007.** Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. *Ecol Appl* 17:1982-8.
- Sack L, Cowan PD, Jaikumar N, Holbrook NM. 2003.** The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant Cell Environ* 26:1343-56.
- Sack L, Pasquet-Kor J. 2011.** Leaf pressure-volume curve parameters. Prometheus Wiki website: <http://prometheuswiki.publish.csiro.au/tikiindex.php>.
- Sobrado MA. 2015.** Leaf tissue water relations are associated with drought-induced leaf shedding in tropical montane habitats. *Am J Plant Sci* 6:2128-35.
- Stahl C, Hérault B, Rossi V, Burban B, Bréchet C, Bonal D. 2013.** Depth of soil water uptake by tropical rainforest trees during dry periods: Does tree dimension matter? *Oecologia* 173:1191-201.
- 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.

**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.