

# 東北季風對南仁山區迎風與背風分布樹種苗木的生長與生理活動之影響

范開翔<sup>1</sup>，郭耀綸<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>屏東科技大學生物資源研究所；<sup>2</sup>屏東科技大學森林系；<sup>3</sup>通訊作者 E-mail: [ylkuo@mail.npust.edu.tw](mailto:ylkuo@mail.npust.edu.tw)

**[摘要]** 臺灣南部的南仁山森林，每年 10 月至翌年 3 月有東北季風吹襲，在迎風坡及背風坡形成樹種組成極為不同的森林。本研究探討風逆境對原本分布在迎風或背風坡樹種的生長及生理活動有何不同影響。我們提出的假說為背風坡樹種不能忍受東北季風的機械傷害，因此無法在迎風坡建立。為驗證此假說，本研究在南仁湖畔衝風的環境，設立擋風設施，將原本生育於背風坡或迎風坡各 4 樹種的苗木栽植在擋風樣區及對照組吹風樣區。吹風樣區在季風期間平均風速為  $2\sim 3\text{ m s}^{-1}$ ，最大風速為  $6\sim 7\text{ m s}^{-1}$ ，擋風樣區則多為無風狀態。經過半年季風的作用，栽植的 4 種背風樹種茄苳、香楠、大葉楠、烏心石在吹風樣區的成活率、苗高、生物量及單株總葉面積多顯著低於擋風樣區。迎風樹種竹柏、恆春楨楠、紅楠、大頭茶的成活率在兩處理均無顯著差異，前兩樹種的生長表現在兩處理也無顯著差異。研究期間每月測定 2 次各種樹苗的淨光合作用率，結果發現背風樹種中的香楠與大葉楠，在吹風樣區的淨光合作用率顯著較擋風樣區低，迎風樹種只有紅楠如此。研究結果支持假說，顯示東北季風的風逆境，使得背風樹種苗木的生長及存活率均顯著受抑制。然而，風對背風樹種生理活動的抑制並不明顯。迎風樹種苗木的生長及生理活動受東北季風的不利影響均屬輕微。

**關鍵字：**葉面積、季風、光合作用率、擋風設施、風逆境

## Effects of Northeasterly Monsoon Winds on Seedlings Growth and Physiological Activities of Windward and Leeward Trees in Nanjenshan Area

Kai-Hsiang Fan<sup>1</sup> and Yau-Lun Kuo<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> Graduate Institute of Bioresources, National Pingtung University of Science & Technology; <sup>2</sup> Department of Forestry, National Pingtung University of Science and Technology; <sup>3</sup> Corresponding author E-mail: [ylkuo@mail.npust.edu.tw](mailto:ylkuo@mail.npust.edu.tw)

**ABSTRACT** Northeasterly monsoon prevails from October of each year to March of the next year in Nanjenshan of southern Taiwan. As a result, the composition of tree species in the windward and leeward habitats of Nanjenshan has become substantially different. In this research we investigated the effects of wind stress on the seedlings morphology and physiological activities of tree species originally distributed in either

windward or leeward habitats. We assumed that the leeward species cannot endure mechanical injuries caused by the northeasterly monsoon, and so that they cannot establish in windward habitats. To verify this hypothesis, we set up wind-shielded plots in a wind-exposed environment near Nanjen Lake, and planted four windward species and four leeward species in the wind-shielded and wind-exposed plots, respectively. The average wind speed during monsoon season in the wind-exposed plots was 2~3 m s<sup>-1</sup>, with a maximum speed of 6~7 m s<sup>-1</sup>, while there was practically no wind in the wind-shielded plots. After six months, the four planted leeward seedlings, namely *Bischofia javanica*, *Machilus zuihoensis*, *Machilus japonica*, and *Michelia compressa*, showed significantly lower survival rates, height, biomass, and total leaf area in the wind-exposed plots than in the wind-shielded plots. Survival rates of the four windward seedling, namely *Nageia nagi*, *Gordonia axillaries*, *Machilus thunbergii*, and *Machilus obovatifolia*, showed no significant difference between the two treatments. Growth performance of *N. nagi* and *Ma. obovatifolia* also showed no significant difference between the two treatments. Photosynthesis of each seedling was measured twice a month. It was found that the photosynthetic rates of two leeward species *Ma. zuihoensis* and *Ma. japonica* were significantly lower in the wind-exposed plots than in the wind-shielded plots, while among the four windward species only *Ma. thunbergii* showed a similar result. Thus, the hypothesis was supported by the results which indicated that the growth and survival rates of leeward species were significantly inhibited by the wind stress of northeasterly monsoon. However, the wind stress did not exert obvious inhibiting effect on physiological activities of leeward species. For windward species, adverse effects caused by northeasterly monsoon on their seedlings growth and physiological activities were insignificant.

**Keywords:** leaf area, photosynthetic rate, wind-shielded, wind stress

## 前言

風，是一項普遍存在的氣候因子。在不同生育地間，風的強度、頻度、方向及持續期間會有所差異，在濱海地區及山區，風的影響較為顯著(Telewski 1995, Kimmins 1997)。風對植物的機械傷害(mechanical damage)，會改變植物生物量的分配及發育形式(Retuerto and Woodward 1992, Clemente and Marler 2001)，通常生長在強風環境的植株較為矮小且發育受抑制(Cordero 1999, Chao *et al.* 2010)。夏季盛行的颱風常在數日之內造成森林生態系嚴重的損害(郭耀綸等 2007, Mabry *et al.* 1998)。然而，冬季盛行的東北季風，對濱海地區及迎風面山區的森林也具有長期且慢性的影響。在臺灣山區的森林，風是決定當地植群組成、結構及形相的重要氣象因子之一，在經常有強風作用的生育地，只有能耐風吹的植物才能在該處建立(蘇鴻傑、蘇中原 1988, Chao *et al.* 2010)。

南仁山區植群在東北季風的吹襲下，位於

較衝風的地區常出現耐風的硬葉林或硬葉冠叢(蘇鴻傑、蘇中原 1988)，迎風坡的森林植株細小密集，樹冠高度多低於 5 m，樹冠垂直層次不明；背風坡則相反，植株密度小，樹形高大，樹冠層次分明。隨受風程度不同，不只在植群結構上發生改變，樹種也因本身適應性的不同而造成分布上的差異(Chao *et al.* 2010)。在南仁山迎風坡的樹種，葉部較耐脫水(郭耀綸、李彥屏 2003)，且迎風坡的苗木因風吹導致葉片所受到的機械傷害程度(吳惠綸、郭耀綸 2011)，以及氣孔關閉程度(Kuo *et al.* 2011)均較小。迎風坡樹種的淨光合作用率在東北季風期間(冬季)較非風季期(夏季)高(洪州玄 2003)，且迎風樹種在低溫時的淨光合作用率，在與背風樹種相較下，仍可維持較高的程度(陳志遠、郭耀綸 2008)。

為了比較不同樹種葉部抵抗風機械傷害能力的差異，我們曾藉電扇進行吹風試驗，對迎風與背風坡樹種的苗木，以 3 m s<sup>-1</sup> 風速每天處理 15 小時，結果發現 6 種背風樹苗的葉片

機械損傷率在 25~54% 範圍，而 7 種迎風樹種的葉片機械損傷率只在 0-24% 範圍(吳惠綸、郭耀綸 2011)。該研究結果顯示原本即分佈在有風逆境之生育地的樹苗，其葉部結構較為堅韌，較能抵抗風的機械傷害。然而，該研究是以人為吹風方式進行試驗，供試樹苗遭受的風力大小或風的作用時間都與自然環境的風吹狀況很不同。若能在東北季風吹襲的自然環境下進行試驗，則較能顯現不同樹種抵抗風機械傷害能力的差異。此外，東北季風的風逆境對不同樹種苗木生長發育或生理活動的影響是否不同？在東北季風長達半年的作用下，原本分佈在背風坡樹種的苗木，其成活率是否會顯著受抑制？上述問題過去並無生態研究可提供答案。

為比較東北季風之風逆境對不同樹種苗木生長發育及生理的影響，本研究以人為操作方式，分別將原本分佈在南仁山迎風及背風生育地樹種的苗木，栽種在南仁湖畔衝風的環境，並架設擋風設施藉以遮阻季風。研究目的為探討風逆境對原本分佈在迎風或背風生育地樹種的生長及生理活動有何不同影響。本研究提出的假說為：東北季風期間，栽植在吹風樣區的背風樹種苗木，在成活率、高生長、生物量、葉面積、光合作用率等方面，會顯著低於栽植在擋風樣區的同種樹苗；相對的，迎風樹種栽植在吹風與擋風兩樣區的同種樹苗，上述生長及生理性狀的差異會較小。提此假說的理由是，背風樹種葉部結構易遭風的機械傷害，在東北季風長期作用下，葉面積的減少會降低其生長量及活力。就迎風樹種而言，這些樹種在盛行東北季風的環境下，已能建立族群並長期存活，顯然已能適應東北季風的風逆境，因此季風的作用應不會顯著抑制迎風樹種苗木的生長及生理表現。

## 材料與方法

### 一、試驗地概述

試驗地位於墾丁國家公園南仁山生態保

護區之南仁湖邊，海拔高度 320 m。依據作者設置在南仁湖畔迎風處，以及南仁山步道 0.5 K 背風處，兩處氣象站的資料，1996~2004 年迎風及背風處的年均溫分別為 22.7°C 及 24.0°C。本區 10 月至翌年 3 月中旬為東北季風期，該期間迎風處平均風速在 4.5 m s<sup>-1</sup> 以上，最大風速達 9.0 m s<sup>-1</sup>；背風處則每個月的平均風速都低於 2.0 m s<sup>-1</sup>。

### 二、試驗樹種

依據范素璋(1999)在鄰近南仁湖的古湖樣區所做的植群調查資料，本研究選用歸類為迎風生育地分布的 4 種樹種竹柏(*Nageia nagi*)、大頭茶(*Gordonia axillaries*)、恆春槿楠(*Machilus obovatifolia*) 及紅楠(*Machilus thunbergii*)，以及歸類為背風生育地分布的 4 種樹種茄冬(*Bischofia javanica*)、大葉楠(*Machilus japonica* var. *kusanoi*)、香楠(*Machilus zuihoensis*) 及烏心石(*Michelia compressa*)，共計 8 種。迎風樹種中的竹柏、大頭茶及恆春槿楠的族群都以迎風坡面為主，分佈在背風坡面的株數極少；紅楠在背風坡面也會有族群分布，但在迎風坡面的株數為背風坡面的 2 倍。背風樹種種茄冬與大葉楠極少能長在迎風坡面，而香楠及烏心石族群可分布到迎風坡面，但仍以背風坡為主要生育環境。各種樹苗都是自行獲得種子所育成的苗木，培育在屏東科技大學森林系苗圃，栽植於 3.5 吋塑膠軟盆中，栽培介質為壤土與砂以 2:1 的比例混合。

### 三、吹風及擋風樣區設置及試驗樹苗栽植

在南仁湖邊設置擋風及吹風樣區各 3 區，共 6 個樣區。試驗方式為完全逢機區集設計，擋風及吹風兩處理共有 3 組配對重複樣區。各樣區大小為長 4.5 m，寬 1.8 m，高度 1.2 m。樣區上方皆搭設透光率 50% 之遮光網，避免直射強光傷害樹苗。擋風樣區的北邊、西邊及東邊等三個方向，以透明厚塑膠布圈圍阻擋風力，背對盛行風向的西邊並未遮

阻，以利研究人員進出。吹風樣區四邊則無任何遮阻設施。2004年10月將苗木移至試驗地栽植，8種樹苗在一個樣區內各栽植8株，苗木株距30 cm，行距50 cm。各種樹苗的初始苗高在15~20 cm範圍。

#### 四、風速風向及氣溫監測

於2004年10月至翌年3月季風期間，在2個配對共4個樣區，於離地高度30 cm處，各放置1個自記式風速計(Wind Speed/Direction Smart Sensor, S-WCA-M003, Onset Computer Corp. USA)，每10秒記錄一筆風向及風速資料。另於此4個樣區內各架設1個小型百葉箱，將自記式溫度計(HOBO-Pro Series, Onset Computer Co., USA)固定於內，每小時記錄一筆氣溫資料。

#### 五、試驗樹苗生長性狀測定

試驗苗木於吹風與擋風樣區處理7個月後，於2005年5月初將所有存活樹苗收穫。在現地測定苗高及地徑後，將樹苗攜回實驗室，將根、莖、葉分開，計算單株葉片數。各種樹於兩處理樣區分別選取20片健全成熟葉片，以葉面積儀(LI-3000A, LI-COR, USA)測定各單葉面積，烘乾後秤乾重，並計算比葉重。將植株各部位烘乾稱重後，計算根、莖、葉及全株生物量。由各株樹苗的單株葉片數及平均單葉面積，可計算各植株的單株葉面積。

#### 六、供試樹種在吹風及擋風樣區淨光合作用率的測定

各供試樹種於2004年11月至2005年3月，每月進行二日的淨光合作用率測定。使用儀器為攜帶式光合作用系統(Portable Photosynthetic System, LI-6400, LI-COR, USA)。測定時光量控制在 $1000 \mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ， $\text{CO}_2$ 濃度 $365 \mu\text{LL}^{-1}$ ，葉溫 $22^\circ\text{C}$ ，相對濕度60~80%。每個測定日均於於07:00~12:00進行測定。每一樹種在所有6個樣區都各測定3株，每株測定1片年輕成熟未受傷的葉

片，由3個光合作用率測值平均後，得該樹種在該樣區之平均光合作用率。茄冬因試驗初期即落葉，只進行8日的測定，其餘7樹種各測定11日。

#### 七、統計分析

各樹種的全株重、苗高、單葉面積、比葉重、單株葉片數、單株葉面積、單株生物量，以變方分析法檢定同一樹種在吹風樣區及擋風樣區間各生長性狀是否具顯著差異( $P < 0.05$ )。以t-檢定分析同一樹種在吹風及擋風兩處理間之光合作用率是否具顯著差異( $P < 0.05$ )。

## 結果

#### 一、吹風與擋風樣區的風速風向及溫度

2004年11月至翌年3月，吹風樣區各月之平均風速在 $2\sim 3 \text{ m s}^{-1}$ 範圍，最大風速達 $6\sim 7 \text{ m s}^{-1}$ (表1)；風速頻度以 $2\sim 3 \text{ m s}^{-1}$ 者最多(29%)，風速在 $1\sim 2$ 及 $3\sim 4 \text{ m s}^{-1}$ 之頻度均約為20%(圖1)。擋風樣區各月之平均風速在 $0.5 \text{ m s}^{-1}$ 以下，最大風速僅約 $3.0 \text{ m s}^{-1}$ (表1)，風速頻度以 $0\sim 1 \text{ m s}^{-1}$ 最多，高達94%(圖1)。在風向方面，2004年10月以西北西(40%)及西北(23%)向的頻度最多，但於2004年11月至翌年3月，風向則以北向(46%)及北北東(20%)向的頻度最多。

東北季風期間，吹風及擋風樣區的日均溫在 $17\sim 21^\circ\text{C}$ 範圍，擋風樣區的日均溫及最低溫都稍高於吹風樣區，但二區均無顯著差異(表2)。最高氣溫及日夜溫差方面，擋風樣區均顯著比吹風樣區高約 $1^\circ\text{C}$ (表2)。

#### 二、試驗樹苗的成活率及生長性狀

在南仁湖畔衝風環境經過半年的生長，背風樹種茄冬、香楠、大葉楠及烏心石在吹風樣區植株的成活率皆明顯降低，分別為46%、50%、67%、42%(圖2)。然而，上述樹種在擋風樣區的成活率均可達79%以上，烏心石甚

表 1. 試驗地吹風及擋風樣區 2004 年 10 月至 2005 年 3 月之風速(m s<sup>-1</sup>)

風速	2004 年						2005 年						平均	
	Oct		Nov		Dec		Jan		Feb		Mar			
	吹風	擋風	吹風	擋風	吹風	擋風	吹風	擋風	吹風	擋風	吹風	擋風	吹風	擋風
平均風速	1.59	0.002	3.31	0.41	2.89	0.24	2.41	0.16	2.12	0.10	2.57	0.17	2.48	0.18
最大風速	5.80	1.11	7.79	3.71	7.54	3.9	6.38	2.97	5.90	2.97	6.61	3.53	6.67	3.03
最小風速	0	0	0.34	0	0.16	0	0.07	0	0.21	0	0.35	0	0.19	0

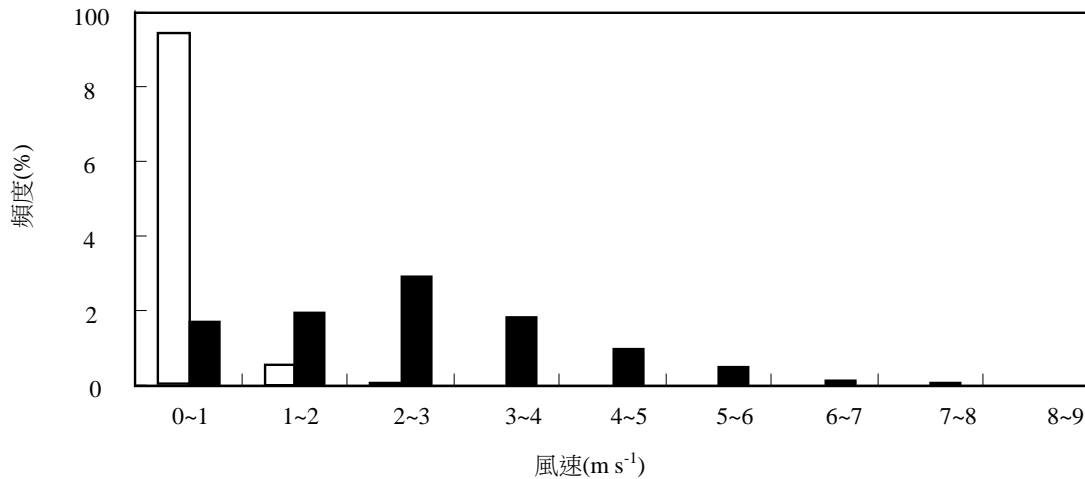


圖 1. 試驗地吹風樣區(■)及擋風樣區(□)之風速頻度，試驗期間為 2004 年 10 月至 2005 年 3 月，每 10 秒記錄一筆風速(n = 1,425,600)

表 2. 試驗地不同月份吹風及擋風樣區氣溫(°C)之比較

日期	日均溫		最高溫		最低溫		日夜溫差	
	擋風	吹風	擋風	吹風	擋風	吹風	擋風	吹風
2004 年								
11 月	21.3±0.2 <sup>a</sup>	21.2±0.2 <sup>a1)</sup>	24.6±0.3 <sup>a</sup>	23.9±0.3 <sup>b</sup>	19.4±0.2 <sup>a</sup>	19.6±0.2 <sup>a</sup>	5.2±0.3 <sup>a</sup>	4.3±0.3 <sup>b</sup>
12 月	19.4±0.3 <sup>a</sup>	19.1±0.3 <sup>a</sup>	23.9±0.5 <sup>a</sup>	22.1±0.3 <sup>b</sup>	16.8±0.3 <sup>a</sup>	17.2±0.3 <sup>a</sup>	7.1±0.4 <sup>a</sup>	4.9±0.2 <sup>b</sup>
2005 年								
1 月	17.2±0.4 <sup>a</sup>	17.1±0.4 <sup>a</sup>	21.4±0.6 <sup>a</sup>	20.2±0.6 <sup>b</sup>	14.6±0.3 <sup>a</sup>	14.8±0.3 <sup>a</sup>	6.8±0.6 <sup>a</sup>	5.5±0.5 <sup>b</sup>
2 月	19.0±0.5 <sup>a</sup>	18.8±0.5 <sup>a</sup>	23.5±0.8 <sup>a</sup>	22.4±0.7 <sup>b</sup>	16.3±0.5 <sup>a</sup>	16.5±0.5 <sup>a</sup>	7.1±0.6 <sup>a</sup>	5.9±0.5 <sup>b</sup>
3 月	17.9±0.6 <sup>a</sup>	17.8±0.6 <sup>a</sup>	22.7±0.9 <sup>a</sup>	21.7±0.8 <sup>b</sup>	14.8±0.5 <sup>a</sup>	15.1±0.5 <sup>a</sup>	7.9±0.6 <sup>a</sup>	6.6±0.5 <sup>b</sup>

<sup>1)</sup> 兩樣區間有不同英文字母者，具顯著差異(p < 0.05)

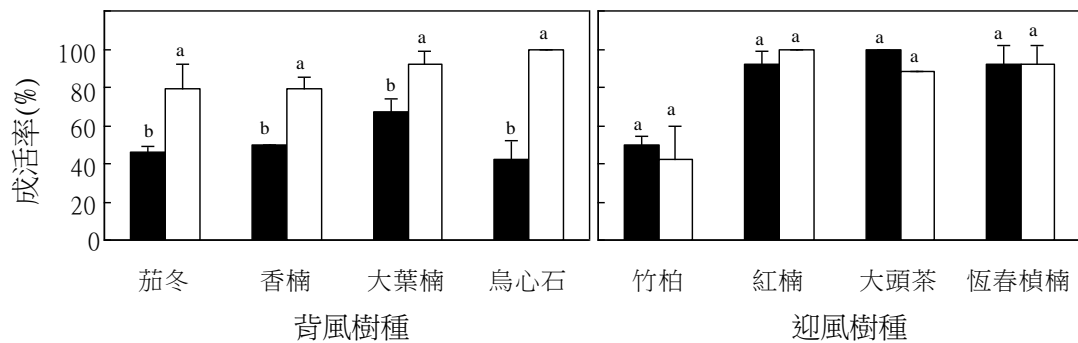


圖 2. 供試樹種在吹風(■)及擋風樣區(□)成活率之比較。試驗期間為 2004 年 10 月至翌年 4 月，同一樹種兩樣區間有不同英文字母者，具顯著差異(ANOVA, p < 0.05)

至達 100%，四種背風樹種在吹風樣區植株的成活率均顯著低於擋風樣區(圖 2)。迎風樹種大頭茶，於吹風樣區成活率達 100%，紅楠及恆春楨楠的成活率為 92%，而在擋風樣區此三樹種的成活率均在 80% 以上(圖 2)。另一迎風樹種竹柏，在吹風及擋風樣區的成活率分別僅為 50 及 42%，然而此四種迎風樹種在兩環境植株的成活率均無顯著差異(圖 2)。

試驗結束時，四種背風樹種的苗高、單株生物量、單株葉片數及單株葉面積皆以擋風樣區顯著高於吹風樣區(表 3)。除了大葉楠之外，另三種背風樹種的單葉面積均以擋風樣區顯著高於吹風樣區。背風樹種在兩環境植株的比葉重表現則無一定趨勢(表 3)。迎風樹種的生長性狀方面，竹柏及恆春楨楠苗高、單株生物量、比葉重、單株葉片數及單株葉面積等生長性狀在兩環境均無顯著差異，而紅楠及大頭茶在吹風樣區有生物量、單葉面積等多項生長性狀顯著低於擋風樣區(表 4)。

### 三、試驗樹苗的光合作用表現

試驗樹苗栽植後一個月，除了恆春楨楠外，各樹種在兩環境植株的光合作用率都無顯著差異，而當時茄冬在吹風樣區植株，葉片遭嚴重風逆境而落葉，無法測定生理活動(圖 3)。於 2005 年 1 月至 3 月，背風樹種香楠及大葉楠的光合作用率均以擋風樣區顯著高於吹風樣區；然而，烏心石則是兩環境無顯著差異，茄冬的表現卻是三個月都不一致(圖 3)。迎風樹種方面，於 2005 年 1 月至 3 月，紅楠植株在擋風樣區的光合作用率都顯著高於吹風樣區；大頭茶有 2 個月在擋風樣區植株的光合作用率顯著高於吹風樣區；然而，竹柏與恆春楨楠在兩環境則均無顯著差異(圖 3)。

綜合各樹種四次光合作用率測定結果，背風樹種的香楠及大葉楠，以及迎風樹種的紅楠，在吹風樣區植株的光合作用率均顯著低於擋風樣區者，然而紅楠在前者的光合作用率只比後者減少 13%，香楠及大葉楠在吹風樣區植株則分別減少 22% 及 36% (表 4)。背風樹種的

茄冬，以及迎風樹種的大頭茶與恆春楨楠，在吹風及擋風樣區的光合作用率均無顯著差異(表 5)。相反的，背風樹種的烏心石及迎風樹種的竹柏，東北季風期間的光合作用表現卻是以吹風樣區顯著較高，分別比擋風樣區高 17% 及 16% (表 5)。

## 討論

臺灣東北部、東部及南部的恆春半島東岸地區，每年 10 月下旬至翌年 3 月盛行東北季風。東北季風作用期間，降雨量增多，氣溫降低，且強勁的風力會對林木造成機械損傷。東北季風此種長期慢性的作用，對受影響地區的植群而言，是一項每年都要遭遇的生態逆境。能夠在東北季風直接衝擊的生育地建立的樹種，在形態上應有特殊構造以抗拒或忍受季風的機械傷害；在生理上這些樹種也應具有忍受低溫的能力，且其生理活動應較不受風吹影響(Kuo *et al.* 2011)。過去的植群研究發現，臺灣東北部基隆火山群森林及南部的南仁山森林，在遭受東北季風直接吹襲的迎風坡面，不僅森林形相低矮密度高，且樹種組成與背風坡面的森林極為不同(蘇鴻傑、蘇中原 1988，陳益明 2000，Chao *et al.* 2010)。

植物是否能適應環境逆境，成活率是最明顯的生態指標。本研究供試 4 種背風樹種，在吹風樣區植株的成活率均顯著低於沒有風逆境的擋風樣區(圖 2)，尤其是烏心石，在擋風樣區無死亡植株，而在吹風樣區之成活率僅 42%，為 4 種背風樹種中成活率最低者。迎風樹種中的竹柏，在吹風樣區的成活率雖僅 50%，但此樹種在擋風樣區的植株也僅有 42% 成活，顯然不是因為風逆境的作用，較可能是移植時的不適應。另 3 種供試迎風樹種在兩環境植株的成活率均在 80% 以上，且兩處理無顯著差異(圖 2)，顯示這些樹種在演化上已適應東北季風長期吹襲的環境，不似背風樹種般，樹苗遭遇風逆境即死亡過半。

風力的機械作用致使植株搖晃，樹枝及葉

表 3. 背風樹種在吹風及擋風樣區生長性狀之比較

生長性狀	茄苳		香楠		大葉楠		烏心石	
	吹風	擋風	吹風	擋風	吹風	擋風	吹風	擋風
苗高(cm)	29±5 <sup>b1)</sup>	39±4 <sup>a</sup>	12±2 <sup>b</sup>	38±2 <sup>a</sup>	11±1 <sup>b</sup>	15±1 <sup>a</sup>	17±2 <sup>b</sup>	64±2 <sup>a</sup>
生物量(g)	6.5±0.3 <sup>b</sup>	9.9±0.5 <sup>a</sup>	1.4±0.2 <sup>b</sup>	4.5±0.2 <sup>a</sup>	1.3±1.9 <sup>b</sup>	1.8±0.1 <sup>a</sup>	7.9±0.5 <sup>b</sup>	14.8±0.3 <sup>a</sup>
單葉面積(cm <sup>2</sup> )	3.6±0.5 <sup>b</sup>	17.6±3.0 <sup>a</sup>	1.6±0.4 <sup>b</sup>	6.4±1.1 <sup>a</sup>	5.3±0.6 <sup>a</sup>	5.6±0.8 <sup>a</sup>	3.7±0.6 <sup>b</sup>	6.3±0.6 <sup>a</sup>
比葉重(mg cm <sup>-2</sup> )	5.8±1.3 <sup>a</sup>	4.1±0.8 <sup>a</sup>	3.9±0.7 <sup>b</sup>	9.8±1.4 <sup>a</sup>	8.4±1.1 <sup>a</sup>	10.8±1.7 <sup>a</sup>	9.3±1.8 <sup>a</sup>	4.5±0.5 <sup>b</sup>
單株葉片數	12±2 <sup>b</sup>	22±2 <sup>a</sup>	9±1 <sup>b</sup>	16±3 <sup>a</sup>	9±1 <sup>b</sup>	11±1 <sup>a</sup>	26±4 <sup>b</sup>	118±12 <sup>a</sup>
單株葉面積(cm <sup>2</sup> )	35±5 <sup>b</sup>	392±36 <sup>a</sup>	32±8 <sup>b</sup>	136±18 <sup>a</sup>	33±2 <sup>b</sup>	49±7 <sup>a</sup>	75±11 <sup>b</sup>	633±73 <sup>a</sup>

<sup>1)</sup> 同一樹種在兩樣區間有不同英文字母者，具顯著差異(ANOVA,  $p < 0.05$ )

表 4. 迎風樹種在吹風及擋風樣區生長性狀之比較

生長性狀	竹柏		紅楠		大頭茶		恆春槿楠	
	吹風	擋風	吹風	擋風	吹風	擋風	吹風	擋風
苗高(cm)	19±2 <sup>a1)</sup>	17±1.0 <sup>a</sup>	24±2 <sup>b</sup>	32±2 <sup>a</sup>	19±1 <sup>a</sup>	23±2 <sup>a</sup>	23±1 <sup>a</sup>	22±1 <sup>a</sup>
生物量(g)	2.5±0.3 <sup>a</sup>	3.0±0.3 <sup>a</sup>	7.0±0.2 <sup>b</sup>	11.1±0.9 <sup>a</sup>	3.3±0.2 <sup>b</sup>	5.6±0.3 <sup>a</sup>	5.2±0.3 <sup>a</sup>	5.1±0.3 <sup>a</sup>
單葉面積(cm <sup>2</sup> )	2.0±0.6 <sup>b</sup>	3.3±0.2 <sup>a</sup>	7.5±1.0 <sup>b</sup>	13.4±1.7 <sup>a</sup>	12.4±1.4 <sup>b</sup>	17.2±1.5 <sup>a</sup>	5.1±0.7 <sup>a</sup>	4.9±0.5 <sup>a</sup>
比葉重(mg cm <sup>-2</sup> )	10.5±0.4 <sup>a</sup>	13.5±0.4 <sup>a</sup>	13.5±1.2 <sup>a</sup>	15.1±2.7 <sup>a</sup>	9.9±0.6 <sup>a</sup>	12.9±1.8 <sup>a</sup>	11.2±1.4 <sup>a</sup>	10.3±0.6 <sup>a</sup>
單株葉片數	16±2 <sup>a</sup>	19±3 <sup>a</sup>	22±2 <sup>a</sup>	27±2 <sup>a</sup>	16±1 <sup>b</sup>	17±2 <sup>a</sup>	31±2 <sup>a</sup>	32±4 <sup>a</sup>
單株葉面積(cm <sup>2</sup> )	74±13 <sup>a</sup>	75±13 <sup>a</sup>	300±46 <sup>a</sup>	341±33 <sup>a</sup>	136±7 <sup>b</sup>	291±19 <sup>a</sup>	131±10 <sup>a</sup>	136±15 <sup>a</sup>

<sup>1)</sup> 同一樹種在兩樣區間有不同英文字母者，具顯著差異 (ANOVA,  $p < 0.05$ )

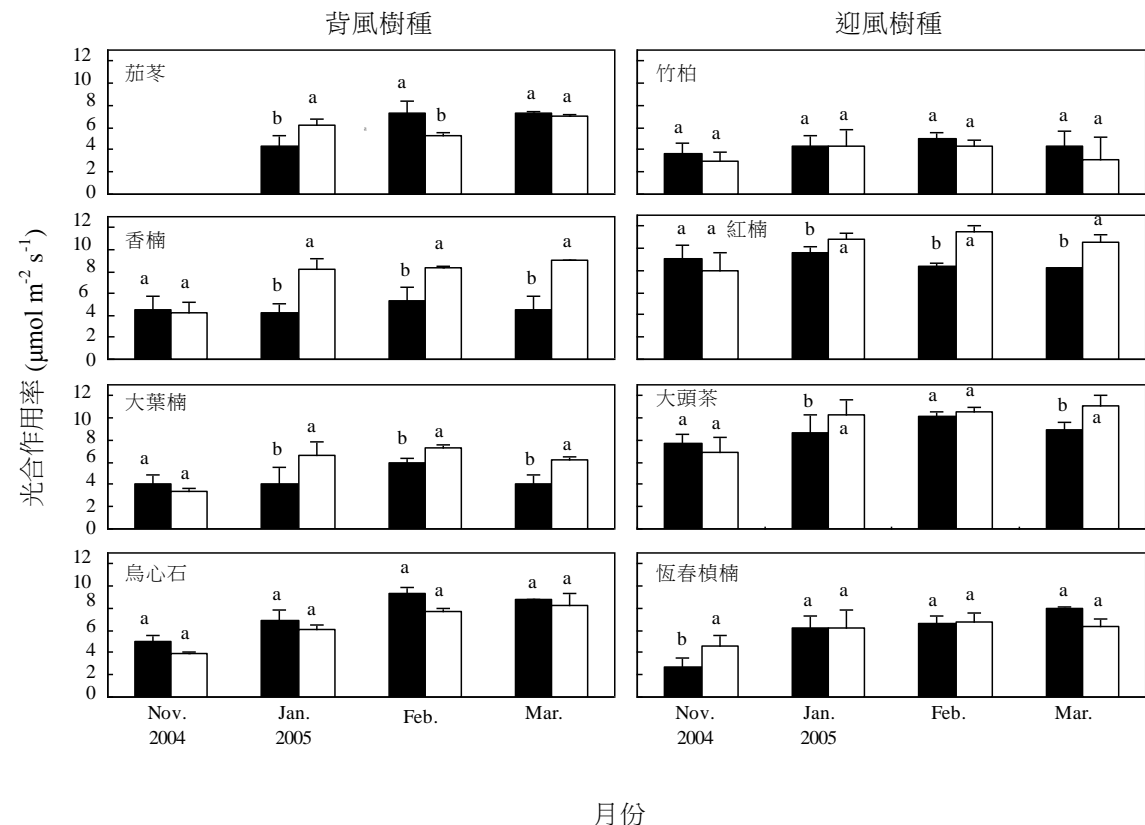


圖 3. 供試樹種於吹風(■)及擋風樣區(□)不同月份淨光合作用率的比較。同一樹種在兩樣區間有不同英文字母者，具顯著差異(t-test,  $p < 0.05$ )

表 5. 供試樹種在吹風及擋風樣區平均淨光合作用率( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) 之比較

樹種	吹風樣區	擋風樣區	差異
背風樹種			
茄冬	6.3±0.7 <sup>a1)</sup>	6.1±0.3 <sup>a</sup>	+3%
香楠	4.7±0.5 <sup>b</sup>	7.3±0.7 <sup>a</sup>	-36%
大葉楠	4.6±0.5 <sup>b</sup>	5.9±0.6 <sup>a</sup>	-22%
烏心石	7.4±0.6 <sup>a</sup>	6.3±0.6 <sup>b</sup>	+17%
迎風樹種			
竹柏	4.4±0.4 <sup>a</sup>	3.8±0.5 <sup>b</sup>	+16%
大頭茶	8.9±0.5 <sup>a</sup>	9.6±0.7 <sup>a</sup>	-7%
恆春楨楠	5.7±0.7 <sup>a</sup>	6.0±0.6 <sup>a</sup>	-5%
紅楠	8.9±0.4 <sup>b</sup>	10.2±0.6 <sup>a</sup>	-13%

<sup>1)</sup> 同一樹種在兩樣區間有不同英文字母者，具顯著差異(t-test,  $p < 0.05$ )

片相互碰撞，易造成葉片受到物理性傷害 (Flückiger *et al.* 1978, Nobel 1981, Telewski 1995, Clemente and Marler 2001)。本研究 4 種背風樹種，在吹風樣區植株的葉片均有褐色乾枯之受害徵狀，處理 45 天後茄冬及烏心石原有的葉片幾乎全數掉落，受損嚴重，而香楠及大葉楠則掉落約半數的葉片(范開翔 2005)，因此供試 4 種背風樹種的單株葉片數均顯著少於在擋風樣區的植株(表 3)。過去我們曾經藉人為吹風處理，比較南仁山森林迎風及背風分布樹種葉片抵抗風機械損傷能力的差異，結果發現迎風樹種葉片機械損傷率在 0~24% 範圍，其中竹柏受害極少，而 6 種背風樹種之損傷率則在 25~54% 範圍，証實背風樹種較不耐風的機械危害(吳惠綸、郭耀綸 2011)。該研究的背風樹種中包括與本研究相同的茄冬及大葉楠，其中茄冬極不耐風的機械傷害，損傷程度為所有供試樹種中最嚴重者(吳惠綸、郭耀綸 2011)。

風對植物的不利作用最主要是抑制葉片的伸展(Rushton and Toner 1989)。風的機械作用抑制葉片的生長發育，令全株葉面積減少，此現象曾在 6 種溫帶闊葉樹(Flückiger *et al.* 1978)，以及楊桃(*Averrhoa carambola*)及木瓜(*Carica papaya*)兩種果樹的研究(Marler and Zozor 1992, Clemente and Marler 2001, Marler and Clemente 2006)被報導。另有研究發現熱帶雲霧林樹種 *Cecropia schreberiana*，在強風環境植株葉面積會顯著小於背風環境(Cordero

1999)。本研究背風樹種因葉部結構不能適應風的機械傷害，與生長在擋風樣區的同種植株比較，其單葉面積及單株葉片數也都會變少，因此單株葉面積會顯著小於擋風樣區的植株(表 3)。茄冬及烏心石，其單株葉面積約只有擋風樣區植株的 10% (表 3)。楊桃樹苗以風速  $2 \text{ m s}^{-2}$  連續處理 51 天後，單株葉面積只有對照組的 11% (Marler and Zozor 1992)，類似茄冬及烏心石的表現。然而，風對迎風樹種葉部的不利作用並不明顯。在吹風樣區除了恆春楨楠外，另三種迎風樹種的單葉面積會較擋風樣區的同種植株小，但其單株葉片數在兩環境都極為接近(表 4)，因此除了大頭茶之外，竹柏、紅楠及恆春楨楠在兩環境植株的單株葉面積均無顯著差異(表 4)。

葉部是植物進行光合作用的場所，風逆境減少單株葉面積，亦即降低植物進行光合用的總面積，植物的生產力受抑制(Telewski 1995)，生物量的累積即受限。原產於熱帶雲霧林的 *Cecropia schreberiana*，在強風環境植株生物量會顯著小於背風環境(Cordero 1999)。在關島盛行貿易風的區域，人為栽植的木瓜苗生長會遭嚴重抑制(Clemente and Marler 2001)。本研究 4 種背風樹種在吹風樣區的植株，因為有顯著較低的單株葉面積，在試驗期間合成的光合產物總量會少於生長在擋風樣區的植株，因此其單株生物量均顯著較擋風樣區的同種植株低(表 3)。迎風樹種方面，大頭茶在吹風樣區的單株葉面積顯著較擋



風樣區小，因此其單株生物量也顯著較擋風樣區小；紅楠在吹風與擋風兩樣區的單株葉面積雖然在統計上無顯著差異，但以吹風樣區較少(300 vs. 341 cm<sup>2</sup>)，可能因此令其生物量顯著較擋風樣區低；竹柏及恆春楨楠在兩環境植株的生物量均無顯著差異，可歸因於在吹風樣區的單株葉面積並未減少(表 4)。過去我們的研究發現，某樹種若有較小的單葉面積及較大的比葉重，則其抵抗風機械損傷的能力會較高(吳惠綸、郭耀綸 2011)。本研究竹柏與恆春楨楠的單葉面積都在 5.1 cm<sup>2</sup> 以下，比葉重則在 10 mg cm<sup>-2</sup> 以上，抵抗風機械損傷的能力較高，在吹風樣區的單株葉面積並未減少，且與擋風樣區的植株極為接近(表 4)，因此竹柏與恆春楨楠在兩樣區的生物量也就不會有顯著差異。此結果顯示竹柏與恆春楨楠適應南仁山東北季風之風逆境的能力極高。

東北季風本質上是一個較冷的氣流，使局部地區的氣溫降低，且因風吹降溫作用(wind chilling)，有季風作用的微環境，氣溫會比無季風作用之微環境低。本研究設置在南仁湖畔衝風環境的吹風樣區，日均溫及最低溫會稍低於擋風樣區，且最高氣溫及日夜溫差均顯著比擋風樣區低約 1°C (表 2)。在此種低溫及風機械作用的條件下，我們原本預期在吹風樣區之背風樹種的生理活動應顯著低於栽植在擋風樣區的同種植株，且預期迎風樹種的生理活動在兩樣區應無顯著差異。然而，測定結果顯示無論是迎風或背風分布樹種，同一類分布型的 4 種供試樹種，淨光合作用率在吹風與擋風兩樣區的差異並不一致。背風分布樹種中的香楠及大葉楠，在吹風樣區植株的淨光合作用率均顯著低於擋風樣區(支持假說)，茄冬則是兩樣區無顯著差異，而烏心石則以吹風樣區顯著較高(表 5)。迎風分布樹種中的紅楠，在吹風樣區植株的淨光合作用率顯著低於擋風樣區，大頭茶與恆春楨楠則是兩樣區無顯著差異(支持假說)，而竹柏則以吹風樣區顯著較高(表 5)。生理活動的研究結果，背風樹種有 2 種支持假說，迎風樹種有 3 種支持假說。因此我們認為

東北季風的逆境，對供試樹種光合作用的影響是因樹種而異，四種樟科植物中有 3 種遭風吹時淨光合作用率顯著較低，但另一種(恆春楨楠)則不受抑制。恆春楨楠為南仁山迎風生育地的特徵種(范素璋 1999)，其生理及生長均已適應東北季風盛行的環境。

## 結論

栽植在吹風樣區的背風樹種，在成活率、植株高度、單葉面積、單株葉片數、單株葉面積、單株生物量等生長性狀方面，多顯著小於栽植在擋風樣區的同種植株(圖 2，表 3)；相對的，栽植在吹風樣區的迎風樹種，上述生長性狀大多與擋風樣區的同種植株無顯著差異(圖 2，表 4)。此結果支持本研究的假說，顯示背風樹種的苗木在生長發育上易遭東北季風之風逆境的危害，迎風樹種的苗木可能在結構上已能適應風逆境，對其生長發育不利的影響較輕微。在生理表現方面，同一類背風或迎風分布樹種，在吹風與擋風兩樣區的差異並沒有一定趨勢，並不支持本研究的假說，顯示東北季風對試驗樹種生理的影響較複雜，其不利影響是因樹種而異。

## 誌謝

本研究獲國科會經費補助(NSC 92-2621-B020-001, NSC 93-2621-B020-001)，特予致謝。

## 引用文獻

- 吳惠綸、郭耀綸。2011。迎風與背風樹種葉片耐風機械損傷及耐脫水損傷之比較。作物、環境與生物資訊 8:185-192。
- 范素璋。1999。南仁山區亞熱帶低地雨林樹種組成、結構及分布類型。國立臺灣大學植物學研究所碩士論文，95 頁。
- 范開翔。2005。東北季風對南仁山迎風與背風

- 分布樹種苗木形態與生理活動之影響。國立屏東科技大學碩士論文，85 頁。
- 洪州玄。2003。南仁山迎風與背風分布樹種生態生理特性的比較。國立屏東科技大學森林系碩士論文，89 頁。
- 陳益明。2000。臺灣東北季風影響下植群生態之研究-以東北部基隆火山群一帶為例。臺大實驗林研究報告 14(3):143-157。
- 郭耀綸、尤國霖、楊月玲、王相華。2007。颱風擾動對臺灣南部墾丁森林林下光量及六種樹苗生長的影響。臺灣林業科學 22(4):367-380。
- 郭耀綸、李彥屏。2003。臺灣南部南仁山迎風與背風分布樹種葉片耐脫水性能力。臺灣林業科學 18(4):283-292。
- 陳志遠、郭耀綸。2008。南仁山迎風與背風分布樹種之光合作用對溫度的差異反應。作物、環境與生物資訊 5:91-102。
- 蘇鴻傑、蘇中原。1988。墾丁國家公園植群之多變數分析，中華林學季刊 21(4):17-32。
- Chao WC, GZM Song, KJ Chao, CC Liao, SW Fan, SH Wu, TH Hsieh, IF Sun, YL Kuo and CF Hsieh. 2010. Lowland rainforests in southern Taiwan and Lanyu, at the northern border of Paleotropics and under the influence of monsoon wind. *Plant Ecology* 210:1-17.
- Clemente HS and TE Marler. 2001. Trade winds reduce growth and influence gas exchange patterns in papaya seedlings. *Annual of Botany* 88:379-385.
- Cordero RA. 1999. Ecophysiology of *Cecropia schreberiana* saplings in two wind regimes in an elfin cloud forest: growth, gas exchange, architecture and stem biomechanics. *Tree Physiology* 19:153-163.
- Flückiger W, JJ Oertli and H Flückiger-Keller. 1978. The effect of wind gusts on leaf growth and foliar water relations of aspen. *Oecologia* 34:101-106.
- Kimmins JP. 1997. *Forest ecology*. Prentice-Hall, New Jersey. 596pp.
- Kuo YL, YP Lee and YL Yang. 2011. Wind effects on stomatal conductance and leaf temperature of tree seedlings distributed in various habitats of the Nanjenshan forest, southern Taiwan. *Taiwan Journal of Forest Science* 26:1-16.
- Mabry CM, SP Hamburg, TC Lin, FW Horng, HB King and YJ Hsia. 1998. Typhoon disturbance and stand-level damage patterns at a subtropical forest in Taiwan. *Biotropica* 30:238-250.
- Marler, TE. and HS Clemente. 2006. Papaya seedling growth response to wind and water deficit is additive. *HortScienc* 41:96-98.
- Marler, TE. and Y Zozor. 1992. Carambola growth and leaf gas-exchange responses to seismic or wind stress. *HortScience* 27:913-915.
- Nobel PS. 1981. Wind as an ecological factor. p.475-500. In *OL Lange, PS Nobel, CB Osmond and H Ziegler (eds.), Physiological plant ecology. I. Responses to the Physical Environment*, Springer-Verlag, New York.
- Retuerto R and FI Woodward. 1992. Effects of windspeed on the growth and biomass allocation of white mustard *Sinapis alba* L. *Oecologia* 92:113-123.
- Rushton BS and AE Toner. 1989. Wind damage to the leaves of sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) in coastal and non-coastal stand. *Forestry* 62:67-87.
- Telewski FW. 1995. Wind-induced physiological and developmental responses in trees. pp. 237-263. In *MP Coutts and J Grace (eds.), Wind and trees*, Cambridge University Press, Cambridge.