

นิพนธ์ต้นฉบับ

ความทนแล้งของกล้าไม้ยืนต้นและความสัมพันธ์ของลักษณะเชิงหน้าที่กับการรอดชีวิต
ภายใต้การทดลองสภาวะแล้ง

รัตนมน อ้ายเสาร์^{1,2} พิมลรัตน์ เทียนสวัสดิ์^{2,3} ธนากร ลัทธธีระสุวรรณ⁴ และ เดีย พนิตนาถ แชนนอน^{2,3*}

รับต้นฉบับ: 2 มีนาคม 2566

ฉบับแก้ไข: 12 เมษายน 2566

รับลงพิมพ์: 22 เมษายน 2566

บทคัดย่อ

วิกฤติการเปลี่ยนแปลงภูมิอากาศโดยเฉพาะอย่างยิ่งภัยแล้งทำให้โครงการด้านการฟื้นฟูป่าต้องให้ความสำคัญกับการเลือกชนิดพืชมากขึ้น การขาดน้ำทำให้กล้าไม้เกิดความเครียด ส่งผลกระทบต่อการเจริญเติบโตและการรอดชีวิตหลังปลูก การศึกษานี้มีวัตถุประสงค์เพื่อทดสอบความสามารถในการทนแล้งของพืชท้องถิ่น 9 ชนิดในสภาพโรงเรือนที่มีการควบคุมและพิจารณาความสัมพันธ์ระหว่างลักษณะเชิงหน้าที่ 10 ลักษณะกับความสามารถดังกล่าว มีการนำกล้าไม้ของพืชท้องถิ่นป่าผลัดใบจำนวน 9 ชนิด มาทดสอบภายใต้สภาพควบคุมในโรงเรือนเป็นเวลา 4 เดือน พบว่ามะค่าโมง (*Azelia xylocarpa*) และ จีว (*Bombax ceiba*) เป็นชนิดที่รอดชีวิตได้นานที่สุดในสภาพที่ไม่ได้รับน้ำ จากการศึกษาลักษณะเชิงหน้าที่จำนวน 10 ลักษณะทำให้จัดกลุ่มพืชได้ 4 กลุ่ม มะค่าโมงและจีวจัดอยู่ในกลุ่มที่มีคุณลักษณะเชิงหน้าที่ด้านความหนาแน่นของเนื้อเยื่อและรากเด่นตามลำดับ ทั้งนี้ในงานวิจัยนี้ไม่พบความสัมพันธ์ระหว่างคุณลักษณะเชิงหน้าที่กับระยะเวลาที่พืชรอดชีวิต การศึกษาลักษณะเชิงหน้าที่เพิ่มเติมในแต่ละระยะของการเจริญเติบโตของพืชที่อยู่ทั้งในสภาพแปลงฟื้นฟูและสภาพควบคุมจะส่งเสริมความเข้าใจในการเลือกชนิดที่เหมาะสมสำหรับการฟื้นฟูป่าท่ามกลางสภาวะการณ์ความไม่แน่นอนด้านการเปลี่ยนแปลงภูมิอากาศ

คำสำคัญ: การฟื้นฟูป่า ลักษณะเชิงหน้าที่ การเปลี่ยนแปลงภูมิอากาศ ป่าเขตร้อน กล้าไม้ท้องถิ่น

¹หลักสูตรบัณฑิตศึกษา สาขาวิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ 50200

²หน่วยวิจัยการฟื้นฟูป่า ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ เชียงใหม่ 50200

³ศูนย์วิจัยวิทยาศาสตร์สิ่งแวดล้อม คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่ เชียงใหม่ 50200

⁴หลักสูตรวิทยาศาสตรมหาบัณฑิต สาขาวิชาการจัดการป่าไม้ มหาวิทยาลัยแม่โจ้ - แพร่ เฉลิมพระเกียรติ แพร่ 54140

*ผู้รับผิดชอบความ: E-mail: dia.shannon@cmu.ac.th

ORIGINAL ARTICLE

**Drought tolerance of tree seedlings and relationships of their functional traits and survival
under a drought experiment**

Rattanamon Aisow^{1,2}, Pimonrat Tiansawat^{2,3}, Thanakorn Lattirasuvan⁴, and Dia Panitnad Shanon^{2,3*}

Received: 2 March 2023

Revised: 12 April 2023

Accepted: 22 April 2023

ABSTRACT

Climate change crisis, especially droughts which have intensified; thus, the need for forest restoration projects to focus more on species selection. As insufficient water stresses seedlings; therefore, it impacts their growth and survival after planting. The objectives of this study were to evaluate the drought tolerance of nine native deciduous tree species under controlled conditions and to investigate relationships between 10 studied functional traits and the tolerance ability. Seedlings of nine studied species were tested under drought conditions for four months. After 113 days, only *Azelia xylocarpa* and *Bombax ceiba* survived in a no water treatment. The studied species were classified into 4 groups using 10 functional traits. *A. xylocarpa* and *B. ceiba* were grouped with other species that expressed a high value of tissue density and roots respectively. No correlation between survival time and studied traits were found. Further investigation of functional traits at different stages of plant growth in both field and controlled conditions will enhance our understanding of selecting suitable species for forest restoration in the face of uncertain climate change conditions.

Keywords: forest restoration, functional traits, climate change, tropical forest, native seedlings

¹Graduate Master's Degree Program in Biology, Faculty of Science, Chiang Mai University 50200

²Forest Restoration Research Unit, Department of Biology, Faculty of Science, Chiang Mai University, Chiang Mai 50200

³Environmental Science Research Center, Faculty of Science, Chiang Mai University, Chiang Mai 50200

⁴Master of Science Program in Forest Management, Maejo University Phrae Campus, Phrae 54140

*Corresponding author: E-mail: dia.shannon@cmu.ac.th

บทนำ

ในช่วงไม่กี่ทศวรรษที่ผ่านมาการฟื้นฟูป่าได้รับความสนใจจากทุกภาคส่วนทั้งเนื่องจากความตระหนักถึงปัญหาความเสื่อมโทรมของระบบนิเวศ การสูญเสียความหลากหลายทางชีวภาพ รวมถึงบริการเชิงนิเวศที่สำคัญต่อการรับมือกับภัยคุกคามทางสิ่งแวดล้อมระดับโลก แถลงการณ์นิวยอร์กด้านป่าไม้ (New York Declaration on Forests) กำหนดเป้าหมายในการฟื้นฟูป่าพื้นที่ขนาด 350 ล้านเฮกตาร์ (2,187 ล้านไร่) ภายในปี พ.ศ. 2573 โดยมุ่งฟื้นฟูป่าพื้นที่ป่าเสื่อมโทรม 150 ล้านเฮกตาร์ (937 ล้านไร่) ภายในปี พ.ศ. 2563 และฟื้นฟูป่าพื้นที่ป่าและพื้นที่เพาะปลูกเพิ่มอีก 200 ล้านเฮกตาร์ (1,250 ล้านไร่) ภายในปี พ.ศ. 2573 (Stanturf *et al.*, 2015) หน่วยงานหลายระดับเน้นถึงความจำเป็นในการเพิ่มพื้นที่ป่าควบคู่ไปกับการส่งเสริมคุณภาพของระบบนิเวศเพื่อเสริมสร้างความสามารถในการให้บริการจากระบบนิเวศที่สำคัญ ทั้งนี้จำเป็นต้องอย่างยิ่งที่ต้องพิจารณาถึงการปรับตัวของป่าฟื้นฟูต่อความรุนแรงด้านการเปลี่ยนแปลงภูมิอากาศในอนาคต

ผลกระทบหนึ่งของการเปลี่ยนแปลงภูมิอากาศคือการลดลงของปริมาณน้ำฝนเฉลี่ยรายปีและการเกิดช่วงแล้งยาวนานขึ้น ซึ่งสามารถพบได้ในภูมิภาคเขตร้อนขึ้นอยู่กับการตั้งและภูมิอากาศท้องถิ่น (Hulme and Viner, 1998) ความแห้งแล้งส่งผลต่อการเปลี่ยนแปลงด้านสรีรวิทยาและชีวลักษณะของพืช มีความสัมพันธ์กับการตายของกล้าไม้ในแปลงฟื้นฟูป่าซึ่งมักจะมีขนาดเล็กและมีอายุน้อยกว่า 1 ปี ก่อนนำไปปลูก (FORRU, 2005)

ช่วงต้นกล้าถือเป็นระยะที่มีความเปราะบางอย่างมากต่อการเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อมโดยเฉพาะอย่างยิ่งต่อสภาวะขาดน้ำซึ่งจัดเป็นอุปสรรคสำคัญของการตั้งตัวของกล้าไม้ในแปลงฟื้นฟูป่าระยะแรก (Koch, 2022) เมื่อพืชได้รับความเครียดจากระดับความชื้นในดินลดลงต่อเนื่องจนถึงจุดเหี่ยวถาวร ทำให้รากไม่สามารถดูดน้ำขึ้นมาใช้และพืชตายไปในที่สุด (Engelbrecht *et al.*, 2007) ทั้งนี้การตอบสนองของพืชแต่ละชนิดต่อความแห้งแล้งมีผลต่อการรอดชีวิตและความสำเร็จของการตั้งตัวในระยะกล้าไม้

มีงานวิจัยจำนวนมากไม่น้อยที่พยายามอธิบายความสัมพันธ์ทั้งทางตรงและทางอ้อมของคุณลักษณะการทำหน้าที่กับความสามารถของพืชต่อการเจริญเติบโต การสืบพันธุ์และการอยู่รอดโดยใช้ลักษณะทางสัณฐานวิทยา ร่วมกับลักษณะทางสรีรวิทยาและนิเวศวิทยาของพืชในระบบนิเวศ (Violle *et al.*, 2007) คุณลักษณะเหล่านี้สามารถสะท้อนถึงกลยุทธ์การปรับตัวของพืชที่สอดคล้องกับสิ่งแวดล้อมที่เปลี่ยนแปลง และมีการนำมาใช้ประโยชน์สำหรับคัดเลือกชนิดพืชในการฟื้นฟูป่า รายงานก่อนหน้านี้พบลักษณะเชิงหน้าที่ของพืชที่ส่งผลต่อความทนทานต่อสภาพแห้งแล้ง เช่น การฟื้นฟูป่าโดยพันธุ์ไม้ท้องถิ่นในประเทศเม็กซิโกพบว่าน้ำหนักแห้งต่อน้ำหนักสดของใบ (LDMC) บ่งบอกถึงความทนทานต่อความเครียดของกล้าไม้ภายใต้สภาพแห้งแล้ง เนื่องจากใบมีความหนาแน่นของเนื้อเยื่อมากทำให้ลดความเสียหายของเซลล์เมื่อเผชิญกับความแห้งแล้ง (Toledo-Aceves *et al.*, 2022) การศึกษาความทนแล้ง

ของกล้าไม้ 10 ชนิด ภายใต้สภาวะควบคุมภายในโรงเรือนประเทศสเปน พบสัดส่วนความยาวรากต่อพื้นที่ใบ (RLLA) ที่มีค่าสูงทำให้กล้าไม้มีความต้านทานความแห้งแล้ง ทำให้กล้าไม้รอดชีวิตค่อนข้างสูงเนื่องจากรากสามารถหาน้ำได้ดีและใบมีการคายน้ำน้อย (Lopez-Iglesias *et al.*, 2014) ในขณะที่ความยาวรากจำเพาะ (SRL) ที่มีค่าสูงสัมพันธ์กับระดับความลึกที่รากสามารถหาน้ำได้ (Olmo *et al.*, 2014)

นอกจากการความสัมพันธ์ของลักษณะเชิงหน้าที่กับความสามารถในการทนแล้ง การฟื้นฟูเหมืองในประเทศสเปนพบว่าความยาวราก (RL) น้ำหนักราก (RW) ความลึกของราก (RD) สามารถทำนายชนิดกล้าไม้ที่ทนทานต่อความเครียดทั้งทางเคมีและทางกายภาพที่มีผลจากความเสื่อมโทรมของดิน การพังทลายของดิน และอุณหภูมิด้วย (Navarro-Cano *et al.*, 2019) นอกจากนี้มีรายงานว่ามวลของใบต่อพื้นที่ใบ (LMA) ช่วยอธิบายความสามารถในการรับแสง โอกาสรอดชีวิต และการปรากฏอยู่ของกล้าไม้ภายใต้สภาพที่มีร่มเงา (Toledo-Aceves *et al.*, 2022)

ปัจจุบันในประเทศไทยมีรายงานลักษณะเชิงหน้าที่ของพืชค่อนข้างน้อย โดยเฉพาะในระยะกล้าไม้และในแง่ที่เชื่อมโยงกับความสามารถในการความทนทานต่อความแห้งแล้ง การศึกษานี้จะช่วยเพิ่มองค์ความรู้นำไปสู่การใช้ประโยชน์ด้านการคัดเลือกชนิดพืชที่เหมาะสมกับระบบนิเวศ โดยเฉพาะอย่างยิ่งพื้นที่ที่มีความเสี่ยงต่อการเผชิญกับภาวะแล้งหลังจากการปลูก การศึกษาในครั้งนี้มี

วัตถุประสงค์คือ 1) เพื่อเปรียบเทียบความสามารถในการทนแล้งของกล้าไม้ 9 ชนิด ภายใต้สภาพโรงเรือนที่มีการควบคุม 2) เพื่อใช้ลักษณะเชิงหน้าที่ด้านใบ ลำต้น และราก (รวม 10 ลักษณะ) ในการจัดกลุ่มพืช และ 3) เพื่อค้นหาความสัมพันธ์ระหว่างลักษณะเชิงหน้าที่ด้านใบ ลำต้น และราก (รวม 10 ลักษณะ) กับการรอดชีวิตของกล้าไม้ภายใต้การทดลองสภาวะแล้ง

อุปกรณ์และวิธีการ

1. การคัดเลือกชนิดและการดูแลกล้า

งานวิจัยนี้ได้รวบรวมกล้าไม้จำนวน 9 ชนิดจากเรือนเพาะชำในจังหวัดน่าน ในปี พ.ศ. 2563 ได้แก่ มะค่าโมง (*Azelia xylocarpa* (Kurz) Craib) จีว (*Bombax ceiba* L.) ปุย (*Careya arborea* Roxb.) ยมหิน (*Chukrasia tabularis* A. Juss.) ช้อ (*Gmelina arborea* Roxb. ex Sm.) กระบก (*Irvingia malayana* Oliv. ex A.W. Benn.) เพกา (*Oroxylum indicum* (L.) Kurz) มะขามป้อม (*Phyllanthus emblica* L.) และ มะกอก (*Spondias pinnata* (L.f.) Kurz) พืชทั้ง 9 ชนิดถูกใช้ในการฟื้นฟูป่าของจังหวัดน่าน ที่ความสูง 300-500 เมตร จากระดับน้ำทะเล ซึ่งเป็นพันธุ์ไม้ท้องถิ่นที่พบในสังคมพืชป่าผลัดใบจังหวัดน่าน (Shannon *et al.*, 2020) และมีรายงานถึงความเหมาะสมในการเป็นพืชที่มีศักยภาพในการฟื้นฟูป่าผลัดใบของภาคเหนือ (Elliott, 2008) กล้าไม้ทั้งหมดถูกนำมาพักไว้บริเวณเรือนเพาะชำกล้าไม้ท้องถิ่นของศูนย์ธรรมชาติวิทยาออยสุเทพเฉลิมพระเกียรติฯ มหาวิทยาลัยเชียงใหม่

อำเภอเมือง จังหวัดเชียงใหม่ (18°48'36"N 98°56'54"E) ที่ความสูงจากน้ำทะเล 349 เมตร เป็นเวลาประมาณ 4 สัปดาห์ จากนั้นทำการเปลี่ยนวัสดุปลูก (ส่วนผสมของดิน ขุยมะพร้าว และเปลือกถั่วในอัตราส่วน 2:1:1) และภาชนะ (ถุงเพาะชำกล้าไม้ขนาด 9 x 2.5 นิ้ว) ทุกต้น ตามแนวทางที่ถูกแนะนำโดย Elliott *et al.* (2013) เมื่อกล้าไม้แข็งแรงและมีความสูงอย่างน้อย 30 เซนติเมตร ก่อนจึงนำกล้าไม้ทั้งหมดไปศึกษาในขั้นตอนต่อไป

2. การทดลองสถานะเลี้ยงในเรือนเพาะชำ

การทดลองนี้ใช้กล้าไม้ 9 ชนิด (จากข้อ 1) กล้าที่ใช้ทดลองจำนวน 42 ต้นต่อชนิด รวมทั้งหมด 378 ต้น โดยวางแผนการทดลองแบบสุ่มบล็อกสมบูรณ์ (randomized complete block design) จำนวน 3 แปลง ในแต่ละแปลงประกอบด้วยกล้าไม้ชนิดละ 14 ต้น แบ่งเป็น 2 ชุดการทดลอง ได้แก่ ชุดให้น้ำ (water treatment) และชุดไม่ให้น้ำ (no water treatment) ก่อนเริ่มการทดลองมีการรองถุงเพาะชำกล้าไม้แต่ละต้นด้วยพลาสติกใสเพื่อควบคุมความชื้นและรดน้ำจนถึงจุดอิ่มตัว เมื่อเวลาผ่านไป 24 ชั่วโมง จึงเริ่มการทดลองโดยให้คะแนนระดับความเหี่ยวเฉา (wilting stage) และรดน้ำกล้าไม้ทั้งนี้ รดเฉพาะต้นที่อยู่ในชุดทดลองแบบให้น้ำเท่านั้น มีการบันทึกข้อมูลทุก 2 วัน ต่อเนื่องเป็นระยะเวลา 36 วัน จากนั้นบันทึกข้อมูลทุก 1 สัปดาห์ เนื่องจากกล้าไม้มีการเปลี่ยนแปลงอย่างค่อยเป็นค่อยไป (Pooter and Markesteijn, 2008) จนกล้าไม้ทั้งหมดในชุดการทดลองแบบไม่ให้น้ำมีการตายถึงร้อยละ 80 รวมระยะเวลาที่บันทึกข้อมูล 113 วัน

การให้คะแนนประเมินจากลักษณะของใบและลำต้น ดัดแปลงจากวิธีของ Pooter and Markesteijn (2008) จากเดิมมีการให้ระดับคะแนน 0-6 แต่การศึกษานี้ไม่พบความเหี่ยวเฉาระดับ 5 (หมายถึง การผลัดใบ (deciduous) ของกล้าไม้โดยที่ใบร่วงทั้งหมดแต่ลำต้นยังมีชีวิต) จึงได้ปรับระดับความเหี่ยวเฉาให้เหลือเพียง 5 ระดับ ดังนี้

ระดับ 0 หมายถึง ไม่มีสัญญาณของความเหี่ยวเฉาหรือความเครียดจากการขาดน้ำ

ระดับ 1 หมายถึง ใบมีความเหี่ยวเฉาเล็กน้อย สังเกตจากมุมก้านใบที่เปลี่ยนแปลงเล็กน้อย

ระดับ 2 หมายถึง ใบเหี่ยวเฉามาก สังเกตจากมุมก้านใบที่เปลี่ยนแปลงไปมากกว่าปกติ แต่บริเวณผิวใบไม่มีจุดดำที่บ่งชี้ถึงการตายของเซลล์

ระดับ 3 หมายถึง ใบเหี่ยวอย่างรุนแรง สังเกตจากใบที่เหี่ยวมากและพบการตายของเนื้อเยื่อตามขอบหรือปลายใบ

ระดับ 4 หมายถึง ใบทั้งหมดตายแต่ส่วนของลำต้นยังมีชีวิต และ

ระดับ 5 หมายถึง ส่วนลำต้นเหนือดินของต้นกล้าตายทั้งหมด

3. การศึกษาลักษณะเชิงหน้าที่ของกล้าไม้

การศึกษานี้ใช้กล้าไม้ยืนต้นจำนวน 9 ชนิด (รายละเอียดชนิดระบุในข้อ 1) รวมทั้งหมด 45 ต้น (5 ต้นต่อชนิด) มีการวัดความสูง ความกว้างคอราก และนับจำนวนใบของกล้าไม้ทุกต้น จากนั้นแบ่งกล้าไม้แต่ละต้นออกเป็น 3 ส่วน คือ ราก ลำต้น และใบ แล้วชั่งน้ำหนักสดและน้ำหนักแห้ง

จากนั้นคำนวณลักษณะเชิงหน้าที่ 10 ลักษณะ ที่ Pooter and Markesteijn (2008) คาดว่าน่าจะมี ความสัมพันธ์กับความสามารถในการทนแล้งของ กล้าไม้ ดังนี้ 1) ลักษณะเชิงหน้าที่ด้านใบ ได้แก่ สัดส่วนน้ำหนักแห้งของใบต่อน้ำหนักแห้งของพืช (Leaf mass fraction) สัดส่วนพื้นที่ใบต่อน้ำหนัก แห้งของพืช (Leaf area ratio) น้ำหนักแห้งต่อ น้ำหนักสดของใบ (Leaf dry matter content) พื้นที่ ใบจำเพาะ (Specific leaf area) 2) ลักษณะเชิงหน้าที่ ด้านลำต้น ได้แก่ น้ำหนักแห้งต่อน้ำหนักสดของ

ลำต้น (Stem dry matter content) ความหนาแน่น ของลำต้น (Stem density) และ 3) ลักษณะเชิงหน้าที่ ด้านราก ได้แก่ สัดส่วนความยาวรากต่อพื้นที่ใบ (Root length per unit leaf area) สัดส่วนความยาว รากต่อน้ำหนักแห้งของพืช (Root length per unit plant mass) น้ำหนักแห้งต่อน้ำหนักสดของราก (Root dry matter content) ความยาวรากจำเพาะ (Specific root length) นำไปคำนวณลักษณะเชิง หน้าที่ตามวิธีการของ Cornelissen *et al.* (2003) ดังแสดงใน Table 1

Table 1 Studied traits and their significance

Trait	Unit	Significance	Reference
<i>Leaf traits</i>			
Leaf mass fraction (LMF)	gg ⁻¹	Photosynthesis and nutrient	Poorter <i>et al.</i> , 2012
Leaf area ratio (LAR)	cm ² g ⁻¹	Light capture and carbon gain	Lusk, 2002
Leaf dry matter content (LDMC)	%	Leaf nitrogen content and soil fertility	Hodgson <i>et al.</i> , 2011
Specific leaf area (SLA)	cm ² g ⁻¹	Photosynthesis and growth rate	Adler <i>et al.</i> , 2014
<i>Stem traits</i>			
Stem dry matter content (SDMC)	%	Resource acquisition and support tissues (tissue toughness)	Quintero-Vallejo <i>et al.</i> , 2015; Zhang <i>et al.</i> , 2017
Stem density (SD)	gcm ⁻³	Mechanical properties of wood and correlated with cavitation resistance	Hacke <i>et al.</i> , 2001
<i>Root traits</i>			
Root length per unit leaf area (RLLA)	cmcm ⁻²	Resource uptake relative to transpiring	Eavis and Taylor, 1979; Tani <i>et al.</i> , 2003
Root length per unit plant mass (RLPM)	cmg ⁻¹	Growth rate, light relative to biomass investment	Reich <i>et al.</i> , 1998; Alameda <i>et al.</i> , 2012
Root dry matter content (RDMC)	%	Root tissue density relative to growth rate	Birouste <i>et al.</i> , 2014
Specific root length (SRL)	cmg ⁻¹	Resource uptake relative to biomass investment	Laliberte, 2016

4. การวิเคราะห์ข้อมูล

การวิเคราะห์ข้อมูลทั้งหมดทำด้วยโปรแกรม R เวอร์ชัน 4.1.2 (R Core Team, 2021)

1. การทดสอบของครัสคาลและวอลลิส (Kruskal-Wallis test) วิเคราะห์ข้อมูลความสัมพันธ์ระหว่างชนิดพืชและคะแนนความเหี่ยวเฉาที่บันทึกเมื่อครบ 113 วัน หลังจากเริ่มการทดลองสภาวะแล้งในเรือนเพาะชำ โดยมีตัวแปรต้น คือ ชนิดพืช และตัวแปรตาม คือ คะแนนความเหี่ยวเฉา จากนั้นทดสอบหาความแตกต่างระหว่างชนิดโดยใช้ Dunn-Bonferroni test

2. การวิเคราะห์การอยู่รอด (Survival analysis) โดยมีตัวแปรต้น คือ ชนิด และตัวแปรตาม คือ การรอดชีวิต (คะแนน 1 หมายถึง กล้าไม้ตาย คะแนน 0 หมายถึง กล้าไม้มีชีวิต ณ วันที่บันทึกข้อมูลความเหี่ยวเฉา) จากนั้นใช้ Kaplan-Meier and log rank test ทดสอบหาความแตกต่างระหว่างแต่ละชนิด การวิเคราะห์นี้ใช้ Package survival (Therneau, 2021)

3. การวิเคราะห์องค์ประกอบหลัก (Principal Components Analysis: PCA) เพื่อตรวจสอบความสัมพันธ์ระหว่างลักษณะเชิงหน้าที่และชนิดพืชที่ศึกษา โดยใช้ Package FactoMineR (Le et al., 2008) และ Factoextra (Kassambara and Mundt, 2020)

4. การวิเคราะห์การถดถอยเชิงเส้น (Linear regression) ดูความสัมพันธ์ระหว่างลักษณะเชิงหน้าที่กับเวลารอดชีวิต (survival time) โดยเวลารอดชีวิตหมายถึงจำนวนวันหลังจากเริ่มการทดลอง

ที่พืชร้อยละ 50 ของแต่ละชนิดตายไป และ ร้อยละ 50 ยังมีชีวิตอยู่ หลังจากเริ่มการทดลองสภาวะแล้ง โดยกำหนดให้ตัวแปรต้นคือลักษณะเชิงหน้าที่ 3 ลักษณะที่มีความสัมพันธ์กับแกน PCA ที่ 1 ได้แก่ สัดส่วนพื้นที่ใบต่อน้ำหนักแห้งของพืช (Leaf area ratio) น้ำหนักแห้งต่อน้ำหนักสดของลำต้น (Stem dry matter content) น้ำหนักแห้งต่อน้ำหนักสดของราก (Root dry matter content) และตัวแปรตามคือ เวลารอดชีวิต ทำการกำหนดมาตรฐานข้อมูล (Data Standardization) ของข้อมูลตัวแปรก่อนการวิเคราะห์ การวิเคราะห์นี้ใช้ function lm

ผลและวิจารณ์

1. ความสามารถในการทนแล้งของกล้าไม้ภายใต้สภาวะทดลอง

มีการติดตามการรอดชีวิตของกล้าไม้ภายใต้การทดลองสภาวะแล้งเป็นระยะเวลารวมทั้ง 113 วัน พบว่าในชุดการทดลองแบบไม่ให้น้ำ มีกล้าไม้จำนวน 4 ชนิด ที่ยังมีชีวิตอยู่ได้แก่ มะค่าโมง (*A. xylocarpa*) จั้ว (*B. ceiba*) ขมหิน (*C. tabularis*) และมะกอก (*S. pinnata*) โดยการรอดชีวิตของแต่ละชนิดคือ ร้อยละ 81, 57, 28 และ 19 ตามลำดับ การตอบสนองของกล้าไม้สามารถแบ่งได้เป็น 3 แบบ ได้แก่ 1) พืชตอบสนองต่อความแห้งแล้งโดยมีการเปลี่ยนแปลงของใบและตายอย่างรวดเร็ว พืชมีการตอบสนองทางใบเล็กน้อยในสัปดาห์ที่ 4 ของการทดลอง และหลังจากนั้นมีการเปลี่ยนแปลงเกือบทุกสัปดาห์ เช่น กระบก (*I. malayana*) 2) พืชมีการเปลี่ยนแปลงของใบอย่าง

รอดเร็วและส่วนของลำต้นเหนือดินสามารถรอดชีวิตได้ในระยะเวลานาน (4-10 สัปดาห์) เช่น จั้ว (*B. ceiba*) มะกอก (*S. pinnata*) และ เพกา (*O. indicum*) และ 3) พืชที่ใช้เวลาในการ

เปลี่ยนแปลงของใบแต่ละชั้นอย่างช้า ๆ เช่น มะค่าโมง (*A. xylocarpa*) (Figure 1) ทั้งนี้ไม่พบการตายของกล้าไม้ในชุดการทดลองแบบให้น้ำ

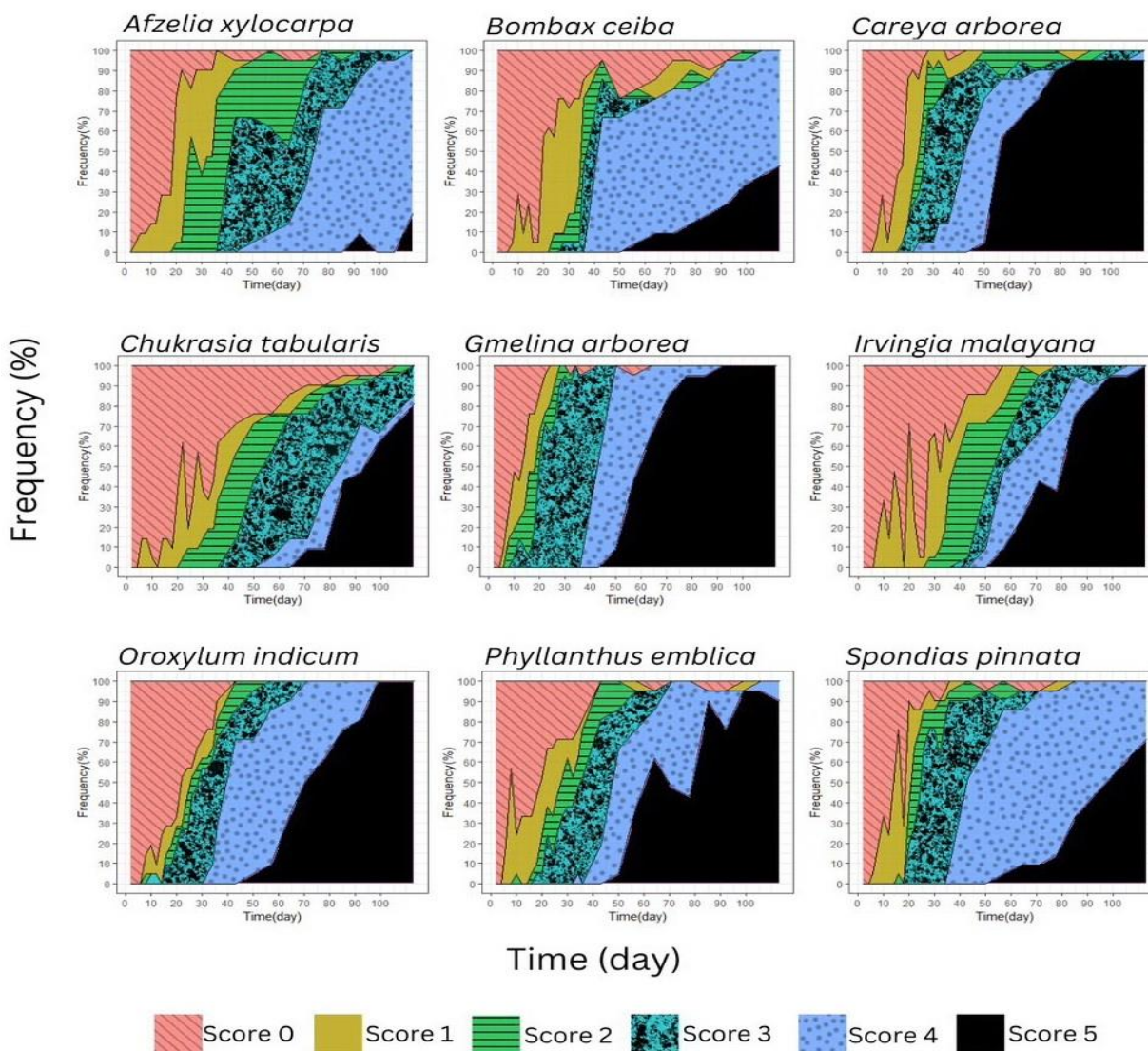


Figure 1 Frequency of drought scores of seedling tree species throughout the experiment.

เมื่อสิ้นสุดการทดลองสภาวะแล้งพบว่ามีชนิดพืชเพียง 2 ชนิด ที่ส่วนลำต้นเหนือดินยังมีชีวิตอยู่ (คะแนนความเหี่ยวเฉาระดับ 4) ได้แก่ มะค่าโมง (*A. xylocarpa*) และจั้ว (*B. ceiba*) (Kruskal-Wallis chi-squared = 77.5, df = 8, $p < 0.01$) จำนวนกล้าไม้

ที่รอดชีวิตลดลงตามจำนวนวันที่ขาดน้ำ เมื่อวิเคราะห์ด้วย Survival analysis พบว่าการรอดชีวิตของกล้าไม้มีความแตกต่างกันอย่างมีนัยสำคัญในระดับชนิด (log-rank test, $p < 0.0001$) (Figure 2)

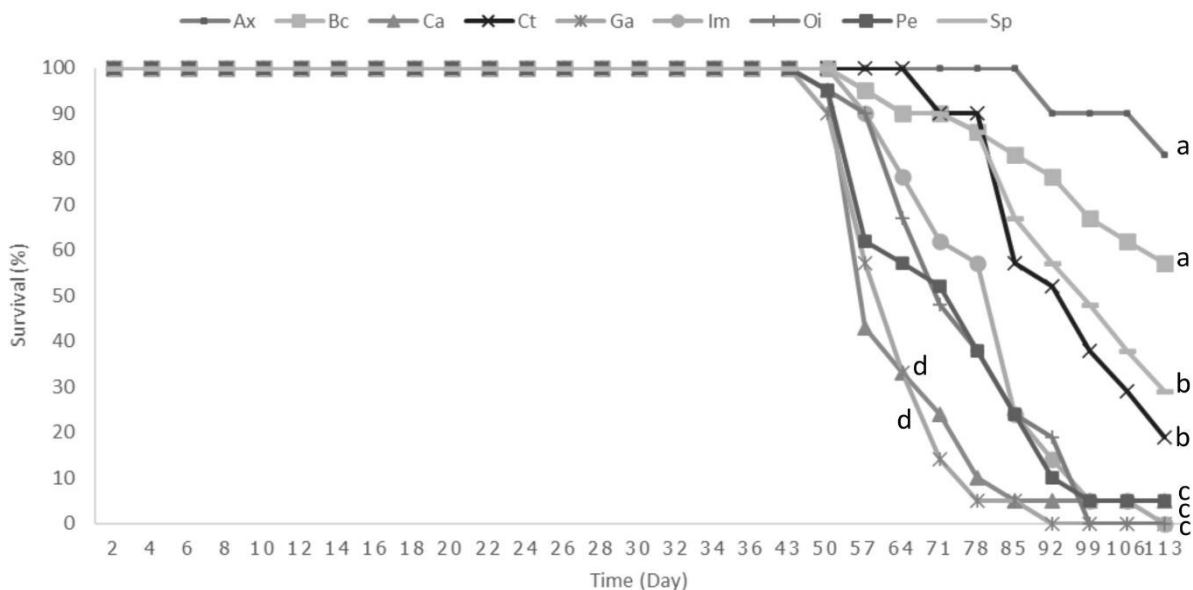


Figure 2 Survival of seedlings in the drought experiment; *A. xylocarpa* (Ax), *B. ceiba* (Bc), *C. arborea* (Ca), *C. tabularis* (Ct), *G. arborea* (Ga), *I. malayana* (Im), *O. indicum* (Oi), *P. emblica* (Pe) and *S. pinnata* (Sp).

เมื่อเปรียบเทียบกับการศึกษาของ Krishnan *et al.* (2019) ที่ทำการทดลองกับจ๊ว (*B. ceiba*) ช้อ (*G. arborea*) และ มะขามป้อม (*P. emblica*) โดยใช้กล้าไม้อายุ 3 สัปดาห์ พบว่าจ๊วมีระยะเวลารอดชีวิตได้นานกว่าในสภาวะแล้ง เป็นพืชชนิดที่ทิ้งใบช้าที่สุด เป็นกลยุทธ์ของการทนแล้ง (drought tolerance) ส่วนช้อและมะขามป้อม ที่เป็นพืชกลุ่มแรกที่มีการเปลี่ยนแปลงทางใบ เป็นกลยุทธ์ของการหลีกเลี่ยงความแห้งแล้ง (drought avoidance) จึงทำให้ระยะเวลารอดชีวิตสั้นกว่า ความเหี่ยวเฉาที่เกิดขึ้นสัมพันธ์กับการแลกเปลี่ยนแก๊ส (gas exchange) และค่าศักย์ของพืช (water potential) (Tyree *et al.*, 2003) ซึ่งจะลดลงเมื่อพืชได้รับความเครียดจากการขาดน้ำ (Engelbrecht *et al.*, 2007) กล่าวคือน้ำจะถูกดูดเข้าสู่ลำต้นน้อยลงเพราะ

ระดับความชื้นในดินลดลงต่อเนื่อง จนถึงจุดเหี่ยวถาวร (permanent wilting point) ทำให้รากไม่สามารถดูดน้ำขึ้นมาใช้ได้

พืชส่วนใหญ่สามารถรอดชีวิตมากกว่าร้อยละ 50 ภายในระยะเวลาอันยาวนานกว่า 3 เดือนของการทดลองสภาวะแล้ง (Figure 2) พืชที่ใช้ในการศึกษานี้เป็นชนิดที่มีการกระจายตัวในป่าเต็งรัง ป่าดิบแล้ง และป่าเบญจพรรณ สอดคล้องกับการทดลองของ Poorter and Markesteijn (2008) ที่รายงานว่าความสามารถในการรอดชีวิตของพืชจากสภาวะแห้งแล้งจะแตกต่างกันตามถิ่นที่อยู่ พืชที่พบในป่าผลัดใบจะมีระยะเวลาที่ทนแล้งได้ถึง 62 วัน คิดเป็นระยะเวลายาวนานกว่าประมาณ 2.5 เท่าของพืชชนิดที่พบในป่าไม่ผลัดใบของประเทศโบลิเวีย

2. ความสัมพันธ์ระหว่างลักษณะเชิงหน้าที่กับชนิดพืช

องค์ประกอบหลักที่ 1 และ 2 (Dim1, Dim2) สามารถอธิบายความแปรปรวนได้ร้อยละ 50.1 และ 23.1 ตามลำดับ โดย Dim1 สัมพันธ์กับ LMF, LAR, SLA, SD, SDMC, RLPM, RDMC และ SRL และ

Dim2 สัมพันธ์กับ LDMC และ RLLA นอกจากนี้ใช้ทิศทางของเวกเตอร์ที่มีความสัมพันธ์ทางบวก จาก การวิเคราะห์ PCA พิจารณาร่วมกับค่าคุณลักษณะเชิงหน้าที่ของพืชแต่ละชนิด สามารถจัดจำแนกพืชได้ 4 กลุ่ม (Figure 3) ดังนี้

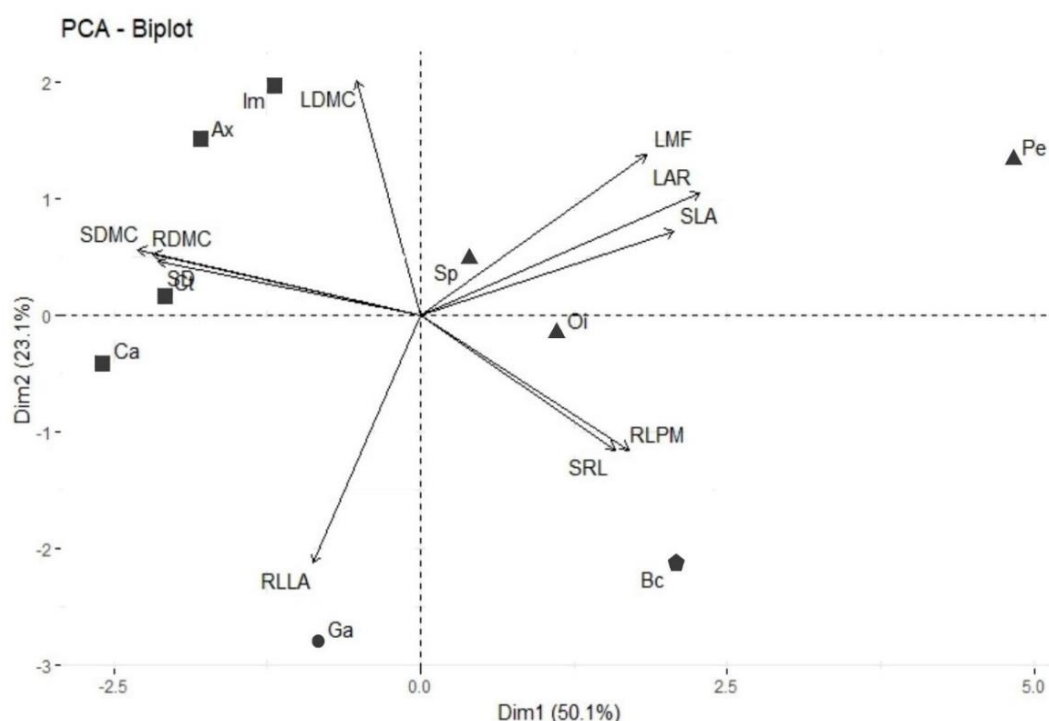


Figure 3 Principal component analysis showing the biplot of loading of 10 functional traits, and 9 tree species. The loading plots for the first axis (explained variation is 50.1%) and second axis (explained variation is 23.1%). The different symbols explained groups of plant with similar functional traits ; *A. xylocarpa* (Ax), *B. ceiba* (Bc), *C. arborea* (Ca), *C. tabularis* (Ct), *G. arborea* (Ga), *I. malayana* (Im), *O. indicum* (Oi), *P. emblica* (Pe) and *S. pinnata* (Sp).

กลุ่มที่ 1 มีลักษณะเชิงหน้าที่ด้านความหนาแน่นของเนื้อเยื่อที่โดดเด่น พืชในกลุ่มนี้ได้แก่ มะค่าโมง (Ax) ปุย (Ca) ยมหิน (Ct) และกระบก (Im) พืชกลุ่มนี้มีค่าน้ำหนักแห้งต่อน้ำหนักสดของลำต้น (SDMC) และ ความหนาแน่นของลำต้น (SD) สูง แสดงถึงท่อลำเลียงในลำต้น

มีผนังหนา ค่าน้ำหนักแห้งต่อน้ำหนักสดของราก (RDMC) แสดงถึงการมีรากขนาดใหญ่และมีรากฝอยจำนวนมาก (Legay *et al.*, 2014) เป็นลักษณะที่สามารถบ่งชี้ถึงความทนทานต่อความแห้งแล้ง (Markesteijn, 2010)

กลุ่มที่ 2 มีลักษณะเชิงหน้าที่ด้านใบเด่น พืชในกลุ่มนี้ ได้แก่ มะขามป้อม (Pe) มะกอก (Sp) และ เพกา (Oi) คุณลักษณะเชิงหน้าที่ด้านใบ เกี่ยวข้องกับการสังเคราะห์ด้วยแสงและการคายน้ำ การศึกษาของ Poorter and Markesteijn (2008) พบว่าค่าสัดส่วนพื้นที่ใบต่อน้ำหนักพืช (LAR) ที่ต่ำ เป็นลักษณะของพืชในป่าผลัดใบ แสดงถึงประสิทธิภาพการลดการคายน้ำ ในทางตรงกันข้าม เมื่ออยู่ในสถานะแล้ง พืชที่มีค่า LAR สูงมักจะเสี่ยงต่อการตายมากกว่าพืชชนิดอื่น (Greenwood *et al.*, 2017) แม้ว่ามะกอกมีพื้นที่ใบมากแต่เนื่องจากการผลัดใบจึงสามารถลดการคายน้ำได้เมื่ออยู่ในสถานะขาดน้ำ เป็นกลยุทธ์การหลีกเลี่ยงความแห้งแล้ง (Krishnan *et al.*, 2019)

กลุ่มที่ 3 มีลักษณะเชิงหน้าที่ด้านรากที่โดดเด่น พืชในกลุ่มนี้ ได้แก่ จั้ว (Bc) และ ค่าความยาวรากจำเพาะ(SRL) ที่สูงแสดงถึงการมีรากแก้วยาวและมีเส้นผ่านศูนย์กลางรากขนาดเล็ก ส่งผลต่อพื้นที่ผิวในการดูดซับแร่ธาตุและทำให้พืชมีศักยภาพในการหาสารอาหาร (Withington *et al.*, 2006) ไม้ผลัดใบมักมีค่า SRL ที่สูง (Poorter and Markesteijn, 2008)

กลุ่มที่ 4 มีลักษณะเชิงหน้าที่ด้านสัดส่วนความยาวรากต่อพื้นที่ใบ (RLLA) ที่โดดเด่น พืชในกลุ่มนี้ได้แก่ ช้อ (Ga) ผลการศึกษานี้พบว่าช้อมีร้อยละการรอดชีวิตต่ำที่สุดเมื่อก้าวไม้อยู่ในสภาพขาดน้ำ ไม่สอดคล้องกับผลการศึกษาของ Lopez-Iglesias (2014) ที่รายงานว่ากล้าไม้ที่มีค่า RLLA สูงจะมีระยะเวลารอดชีวิตได้นานภายใต้สภาวะ

แห้งแล้ง เนื่องจากพืชที่มีรากลึกจะทำให้สามารถหาแร่ธาตุและน้ำในชั้นดินที่ลึกกว่าในขณะที่ใบมีพื้นที่น้อยทำให้คายน้ำได้น้อย ซึ่งเป็นกลยุทธ์ของความต้านทานความแห้งแล้ง นอกจากนั้นค่า RLLA ยังสามารถบอกระดับความอุดมสมบูรณ์ของดินในพื้นที่ได้ ค่า RLLA สูงแสดงถึงพื้นที่ที่มีความอุดมสมบูรณ์ต่ำ (Mortimer, 1992) ผลการศึกษาที่ไม่สอดคล้องอาจเป็นเพราะช้อเป็นพืชที่โตเร็ว เมื่ออยู่ในสภาพที่ถูกจำกัดด้วยขนาดของถุงเพาะชำ ทำให้กล้าไม้ไม่สามารถได้ประโยชน์จากลักษณะเชิงหน้าที่นี้ การเป็นพืชโตเร็วแสดงถึงการมีอัตราการสังเคราะห์แสงและการคายน้ำสูง (Rojas *et al.*, 2012) เมื่อพืชอยู่ในสถานะขาดน้ำจะเกิดแรงดึงสูงในท่อลำเลียง ทำให้มีโอกาสดึงฟองอากาศในไซเล็ม (xylem cavitation) นำไปสู่การอุดตันของท่อลำเลียงและทำให้พืชตายในที่สุด (Poorter and Markesteijn, 2008)

3. ความสัมพันธ์ระหว่างลักษณะเชิงหน้าที่กับการรอดชีวิต

งานวิจัยนี้ไม่พบความสัมพันธ์ ($R^2 = 0.02$, $F = 0.04$, $p = 0.98$) ระหว่างลักษณะเชิงหน้าที่และระยะเวลาที่พืชรอดชีวิตร้อยละ 50 ทำให้ไม่สามารถใช้ลักษณะเชิงหน้าที่ทำนายการรอดชีวิตของพืชในสถานะขาดน้ำได้ แตกต่างจากการศึกษาของ Martínez-Garza *et al.* (2013) ในประเทศเม็กซิโกที่พบว่าสามารถใช้ความกว้างทรงพุ่มและขนาดของเมล็ดทำนายการเจริญเติบโตและการรอดชีวิตของไม้เบิกนำ และใช้ค่า LDMC และความหนาของใบทำนายการเจริญเติบโตและการรอดชีวิตของ

ไม้เสถียรหลังการฟื้นฟู ทั้งนี้คุณลักษณะการทำงานเชิงหน้าที่อาจมีการทำงานร่วมกันหลายคุณลักษณะ การศึกษาคุณลักษณะเชิงหน้าที่ของกล้าไม้กลุ่มหญ้าจำนวน 10 ชนิด ในสหรัฐอเมริกาพบว่ากล้าไม้ที่ไม่ได้รับน้ำมีอัตราการตายของสูงกว่าในชนิดที่มีรากสั้นกว่า และในชนิดที่มีความสัมพันธ์ระหว่างขนาดเมล็ด ค่า SLA และความสูงของลำต้น (Harrison and LaForgia, 2019) ในบางกรณีพบความสัมพันธ์ของลักษณะเชิงหน้าที่กับอัตราการเจริญเติบโตของพืช การศึกษาไม้ยืนต้นจำนวน 66 ชนิด ในประเทศนิวซีแลนด์พบว่าอัตราการ

เจริญเติบโตของพืชมีความสัมพันธ์แบบแปรผันตรงกับ SLA แต่มีความสัมพันธ์แบบผกผันกับความหนาแน่นของเนื้อเยื่อรากและลำต้น (Kramer-Walter *et al.*, 2016)

เมื่อสิ้นสุดการทดลองสถานะแล้งมะค่าโมงและจ๊วเป็นพืชที่มีระยะเวลาการรอดชีวิตสูงสุด จากการจัดกลุ่มตามลักษณะเชิงหน้าที่ มะค่าโมงจัดอยู่ในกลุ่มที่มีความโดดเด่นด้านเนื้อเยื่อ มีค่า RDMC สูง ส่วนจ๊วถูกจัดอยู่ในกลุ่มที่มีความโดดเด่นด้านราก มีค่า RLPM และ SRL สูงที่สุดเมื่อเทียบกับชนิดอื่น ๆ ที่ศึกษา (Figure 4)

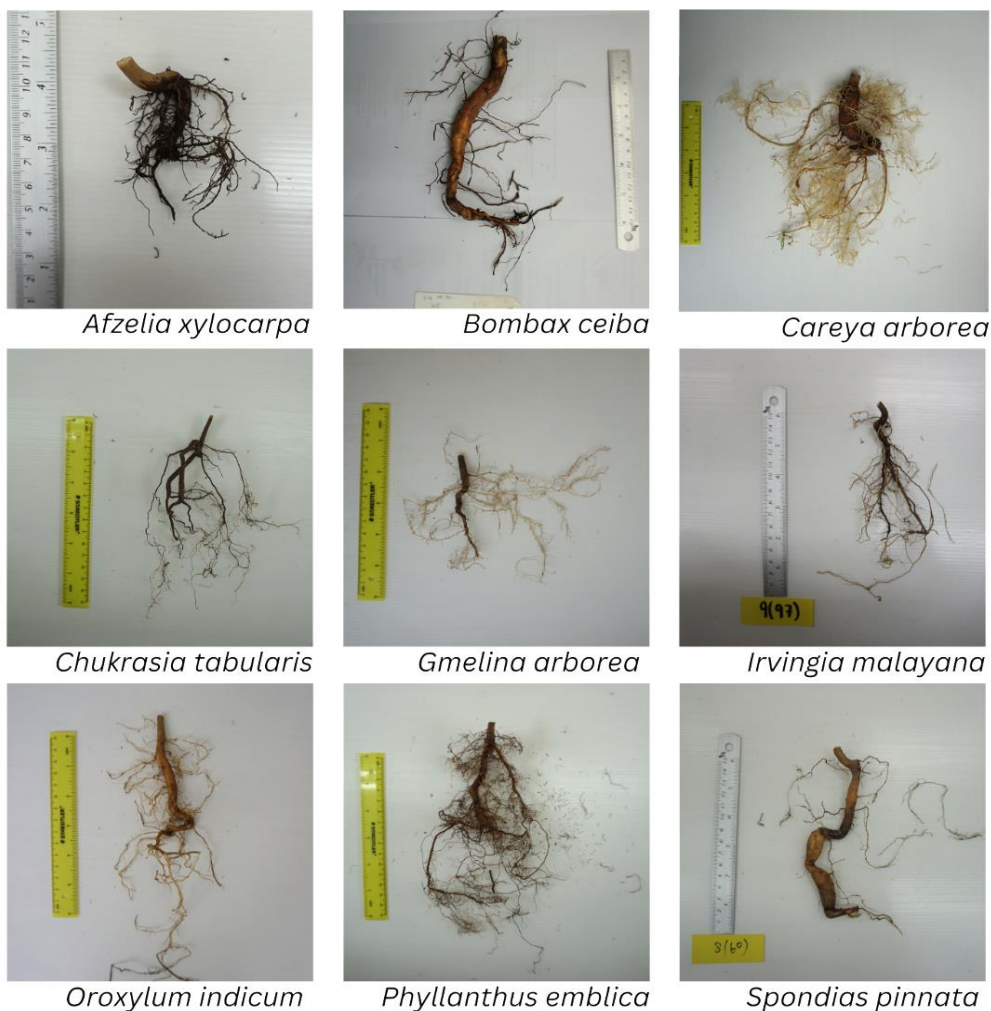


Figure 4 Taproots of nine studied species.

ระยะต้นกล้าเป็นระยะที่พืชมีระบบรากค่อนข้างอ่อนแอ แต่การมีรากแก้วถือเป็นกลยุทธ์สำคัญที่ช่วยให้พืชสามารถอยู่รอดได้ภายใต้สภาวะที่มีความแห้งแล้ง (Poorter and Markesteijn, 2008) ทั้งนี้มะค่าโมงมีรากขนาดใหญ่กว่าชนิดอื่นเมื่อพิจารณาจากค่า RDMC (ANOVA, $F(8, 36) = 21.91$, $p < 0.001$) และจี้มีรากแก้วยาวกว่าชนิดอื่นเมื่อพิจารณาจากค่า SRL (ANOVA, $F(8, 36) = 3.25$, $p < 0.001$) (Table S1)

สรุป

ภายใต้สภาวะทดลอง มะค่าโมงและจี้เป็นพืชที่สามารถทนต่อสภาพขาดน้ำได้นานที่สุด โดยมะค่าโมงมีการเปลี่ยนแปลงของใบอย่างค่อยเป็นค่อยไป ในขณะที่จี้มีการเปลี่ยนแปลงของใบอย่างรวดเร็ว แต่พืชทั้งสองชนิดสามารถรักษาความมีชีวิตของส่วนลำต้นเหนือดินได้เป็นระยะเวลานาน เมื่อพิจารณาชนิดร่วมกับลักษณะเชิงหน้าที่ที่ศึกษาพบว่ามะค่าโมงมีความสัมพันธ์กับ RDMC และจี้มีความสัมพันธ์กับ RLPM และ SRL ซึ่งทั้ง 3 ลักษณะบ่งชี้ถึงการมีรากขนาดใหญ่และยาว และมีรากฝอยจำนวนมาก ถือเป็นการลงทุนด้านรากของพืช แม้ว่าพืชชนิดอื่นแสดงลักษณะเชิงหน้าที่ที่มีรายงานถึงสัมพันธ์กับความทนทานต่อความแห้งแล้ง (เช่น LDMC SDMC และ RLLA) แต่ความสัมพันธ์ดังกล่าวไม่ได้รับการสนับสนุนจากการศึกษานี้ อาจเนื่องมาจากคุณลักษณะการทำงานเชิงหน้าที่ต้องอาศัยการทำงานของหลายคุณลักษณะร่วมกัน การศึกษานี้ไม่สามารถระบุลักษณะเชิงหน้าที่

ที่สามารถนำไปคัดเลือกชนิดที่มีความทนทานต่อสภาวะแล้ง อย่างไรก็ตามการศึกษาด้านนี้จะสามารถช่วยอธิบายกลยุทธ์การปรับตัวของพืชในระบบนิเวศ นอกจากนี้หากมีการศึกษาลักษณะเชิงหน้าที่ของพืชในแต่ละระยะของการเจริญเติบโต ทั้งพืชที่อยู่ในสภาพธรรมชาติและในโรงเรือนที่มีการควบคุมปัจจัยสำคัญต่อการรอดชีวิตของพืช (เช่น อุณหภูมิ คุณภาพของดิน) จะสามารถสนับสนุนงานด้านการฟื้นฟูป่า โดยเฉพาะอย่างยิ่งในขั้นตอนของการคัดเลือกชนิดให้มีความเหมาะสมกับสภาพแวดล้อมและเป็นกลุ่มพืชที่ช่วยส่งเสริมกระบวนการเปลี่ยนแปลงแทนที่ให้ใกล้เคียงกับป่าอ้างอิงในท้ายที่สุด

กิตติกรรมประกาศ

ขอขอบคุณการสนับสนุนทุนการวิจัยจากสำนักงานพัฒนาวิทยาศาสตร์และเทคโนโลยีแห่งชาติ (สวทช.) โครงการ “จากเขาหัวโล้นสู่ป่าฟื้นตัว: การเปรียบเทียบรูปแบบการปลูกระดับภูมิทัศน์สำหรับการฟื้นฟูป่าในจังหวัดน่าน” รหัสโครงการ P-17150564 ขอขอบคุณ จุฑาธิป ไจนวล สำหรับการประสานงานในการจัดหากล้าไม้ที่มีคุณภาพจากเรือนเพาะชำในจังหวัดแพร่และจังหวัดน่าน ขอขอบคุณผู้ทรงคุณวุฒิทั้ง 2 ท่านที่ได้เสียสละเวลาพิจารณาบทความพร้อมทั้งให้ข้อเสนอแนะที่เป็นประโยชน์ สุดท้ายนี้ขอขอบคุณทุกแรงกายและแรงใจจากสมาชิกหน่วยวิจัยการฟื้นฟูป่ามหาวิทยาลัยเชียงใหม่

เอกสารอ้างอิง

- Adler, P. B., R. Salguero-Gómez, A. Compagnoni, J. S. Hsu, J. Ray-Mukherjee, C. Mbeau-Ache & M. Franco. 2014. Functional traits explain variation in plant life history strategies. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 111(2): 740-745.
- Alameda, D. & R. Villar. 2012. Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* Vahl. seedlings under soil compaction conditions. **Environmental and Experimental Botany** 79: 49-57.
- Birouste, M., E. Zamora-Ledezma, C. Bossard, I. M. Pérez-Ramos & C. Roumet. 2014. Measurement of fine root tissue density: a comparison of three methods reveals the potential of root dry matter content. **Plant and Soil** 374: 299-313.
- Charles, L. S. 2018. Plant functional traits and species selection in tropical forest restoration. **Tropical Conservation Science** 11(1): 1-4.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, N. Gurvich, P. B. Reich, H. D. Steege, H. D. Morgan, M. G. A. Van Der Heijden, J. G. Pausas & H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of botany** 51(4): 335-380.
- Eavis, B. & H. Taylor. 1979. Transpiration of Soybeans as Related to Leaf Area, Root Length, and Soil Water Content 1. **Agronomy Journal** 71(3): 441-445.
- Elliott, S. 2008. **Establishing test plots for adaptation of the framework species method of forest restoration for biodiversity recovery in deciduous forest ecosystems**. BRT_R 348006. Available source: <https://www.forru.org/projects/restoring-deciduous-forest-adapting-framework-species-method> (Accessed: February 11, 2023)
- Elliott, S. D., D. Blakesley & K. Hardwick. 2013. **Restoring Tropical Forests: a Practical Guide**. Royal Botanic Gardens, Kew, England.
- Engelbrecht, B. M., M. T. Tyree & T.A. Kursar. 2007. Visual assessment of wilting as a measure of leaf water potential and seedling drought survival. **Journal of Tropical Ecology** 23(4): 497-500.
- Forest Restoration Research Unit. 2005. **How to Plant a Forest: The Principles and Practice of Restoring Tropical Forests**. Biology Department, Science Faculty, Chiang Mai University, Thailand, 200 pp.

- Greenwood, S., P. Ruiz-Benito, J. Martínez-Vilalta, F. Lloret, T. Kitzberger, C. D. Allen, R. Fensham, D. C. Laughlin, J. Kattge, G. Bönisch, N. J. B. Kraft & A. S. Jump. 2017. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. **Ecology Letters** 20(4): 539-553.
- Hacke, U. G., J. S. Sperry, W. T. Pockman, S. D. Davis & K. A. McCulloh. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. **Oecologia** 126: 457-461.
- Harrisona, S. & M. LaForgia. 2019. Seedling traits predict drought-induced mortality linked to diversity loss. **PNAS** 116(12): 5576-5581.
- Hodgson J. G., G. Montserrat-Martí, M. Charles, G. Jones, P. Wilson, B. Shipley, M. Sharafi, B. E. L. Cerabolini, J. H. C. Cornelissen, S. R. Band, A. Bogard, P. Castro-Díez, J. Guerrero-Campo, C. Palmer, M. C. Pérez-Rontomé, G. Carter, A. Hynd, A. Romo-Díez, L. Torres Espuny & F. Royo Pla. 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? **Annals of Botany** 108(7): 1337-1345.
- Hulme, M. & D. Viner. 1998. A Climate Change Scenario for the Tropics. **Climatic Change** 39: 145-176.
- Khan, A., F. Shen, L. Yang, W. Xing & B. Clothier. 2022. Limited Acclimation in Leaf Morphology and Anatomy to Experimental Drought in Temperate Forest Species. **Biology** 11(8): 1186.
- Koch, A. & J. O. Kaplan. 2022. Tropical forest restoration under future climate change. **Nature Climate Change** 12(3): 279-283.
- Kramer-Walter, K. R., P. J. Bellingham, T. Millar, R. D. Smissen, S. J. Richardson & D. C. Laughlin. 2016. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. **Journal of Ecology** 104(5): 1299-1310.
- Krishnan, L., D. Barua & M. Sankaran. 2019. Dry-forest tree species with large seeds and low stem specific density show greater survival under drought. **Journal of Tropical Ecology** 35(1): 26-33.
- Kassambara, A. & F. Mundt. 2020. **Factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses**. R package version 1.0.7., Available source: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra> (Accessed: February 3, 2023)
- Laiberté, E. 2017. Below-ground frontiers in trait-based plant ecology. **New Phytologist** 213(4): 1597-1603.

- Le, S., J. Josse & F. Husson. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. **Journal of Statistical Software** 25(1): 1-18.
- Legay, N., C. Baxendale, K. Grigulis, U. Krainer, E. Kastl, M. Schloter, R. D. Bardgett, C. Arnoldi, M. Bahn, M. Dumont, F. Poly, T. Pommier, C. J. Clement & S. Lavorel. 2014. Contribution of above-and below-ground plant traits to the structure and function of grassland soil microbial communities. **Annals of Botany** 114(5): 1011-1021.
- Lopez-Iglesias, B., R. Villar. & L. Poorter. 2014. Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species. **Acta Oecologica** 56: 10-18.
- Lusk, C. H. 2002. Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest. **Oecologia** 132(2): 188-196.
- Markesteijn, L. 2010. **Drought tolerance of tropical tree species: functional traits, trade-offs and species distribution:** Wageningen University and Research. Netherlands.
- Martínez-Garza, C., F. Bongers & L. Poorter. 2013. Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? **Forest Ecology and Management** 303: 35-45.
- Mortimer, S. R. 1992. Root length/leaf area ratios of chalk grassland perennials and their importance for competitive interactions. **Journal of Vegetation Science** 3(5): 665-673.
- Navarro-Cano, J. A., M. Goberna & M. Verdú. 2019. Using plant functional distances to select species for restoration of mining sites. **Journal of Applied Ecology** 56(10): 2353-2362.
- Olmo, M., B. Lopez-Iglesias & R. Villar. 2014. Drought changes the structure and elemental composition of very fine roots in seedlings of ten woody tree species. Implications for a drier climate. **Plant and Soil** 384: 113-129.
- Poorter, H., K. J. Niklas, P. B. Reich, J. Oleksyn, P. Poot & L. Mommer. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. **New Phytologist** 193(1): 30-50.
- Poorter, L. & L. Markesteijn. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. **Biotropica** 40(3): 321-331.

- Quintero-Vallejo, E., M. Pena-Claros, F. Bongers, M. Toledo & L. Poorter. 2015. Effects of Amazonian Dark Earths on growth and leaf nutrient balance of tropical tree seedlings. **Plant and Soil** 396: 241-255.
- R Core Team. 2021. **R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. Available source: <http://www.R-project.org/> (Accessed: February 3, 2023).
- Shannon, D., S. Chairuangsi, P. Wangpakapattawong, A. Inta, P. Tiansawat & P. Kaewmanee. 2020. **From a bare mountain to a regenerated forest: comparing landscape planting design for forest restoration in Nan province**. National Science and Technology Development Agency. (in Thai)
- Stanturf, J. A., P. Kant, J.-P. B. Lillesø, S. Mansourian, M. Kleine, L. Graudal & P. Madsen. 2015. **Forest landscape restoration as a key component of climate change mitigation and adaptation** (Vol. 34): International Union of Forest Research Organizations (IUFRO) Vienna, Austria.
- Toledo-Aceves, T., M. Bonilla-Moheno, V. J. Sosa, F. López-Barrera & G. Williams-Linera. 2022. Leaf functional traits predict shade tolerant tree performance in cloud forest restoration plantings. **Journal of Applied Ecology** 59(9): 2274-2286.
- Therneau, T. 2021. **A Package for Survival Analysis in R**. R package version 3.2-13, Available source: <https://CRAN.R-project.org/package=survival> (Accessed: February 3, 2023)
- Therneau, T. & M. Grambsch. 2000. **Modeling Survival Data: Extending the Cox Model**. Springer, New York. 364 pp.
- Tyree, M. T., B. M. J. Engelbrecht, G. Vargas & T. A. Kursar. 2003. Desiccation Tolerance of Five Tropical Seedlings in Panama. Relationship to a Field Assessment of Drought Performance. **Plant Physiology** 132(3): 1439-1447.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel & E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional!. **Oikos** 116(5): 882-892.

Withington, J. M., P. B. Reich, J. Oleksyn & D. M. Eissenstat. 2006. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. **Ecological monographs** 76(3): 381-397.

Zhang, L., D. Ma, J. Xu, J. Quan, H. Dang, Y. Chai, X. Liu, Y. Guo, M. Yue. 2017. Economic trade-offs of hydrophytes and neighbouring terrestrial herbaceous plants based on plant functional traits. **Basic and Applied Ecology** 22: 11-19.