ประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง เศษซากชีวมวล และพลวัตของรากฝอย ภายใต้การจำกัดปริมาณน้ำฝนลดลง ร้อยละ 50 ในป่าเต็งรังทุติยภูมิ

ธนภัทร มงคลธนโชค[1], สุขุมาภรณ์ แสงงาม[2], อำนาจ ชิดไธสง[3], และ พงษ์เทพ หาญพัฒนากิจ[1*]

[1]คณะวัฒนธรรมสิ่งแวดล้อมและการท่องเที่ยวเชิงนิเวศ มหาวิทยาลัยศรีนครินทรวิโรฒ แขวงคลองเตยเหนือ เขตวัฒนา กรุงเทพมหานคร
[2]คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยศรีนครินทรวิโรฒ แขวงคลองเตยเหนือ เขตวัฒนา กรุงเทพมหานคร
[3]บัณฑิตวิทยาลัยร่วมด้านพลังงานและสิ่งแวดล้อม มหาวิทยาลัยเทคโนโลยีพระจอมเกล้าธนบุรี แขวงบางมด เขตทุ่งครุ กรุงเทพมหานคร
** Corresponding author: phongthep@g.swu.ac.th*

บทคัดย่อ

การเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศส่งผลกระทบอย่างมีนัยสำคัญต่อระบบนิเวศป่าไม้ โดยเฉพาะในป่าเขตร้อนที่มีความผันแปรของภูมิอากาศสูง โดยเฉพาะป่าเต็งรัง ซึ่งเป็นป่าที่มีการปรับตัวต่อสภาพอากาศที่แห้งแล้ง เนื่องจากมีความแปรปรวนต่อภาวะฝนทิ้งช่วงที่รุนแรง การศึกษานี้มีวัตถุประสงค์เพื่อศึกษาอิทธิพลจากการลดปริมาณน้ำฝนลง ร้อยละ 50 ต่อประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง เศษซากชีวมวล และพลวัตของรากฝอยในป่าเต็งรังทุติยภูมิ ในพื้นที่ป่าเต็งรังทุติยภูมิในมหาวิทยาลัยเทคโนโลยีพระจอมเกล้าธนบุรี วิทยาเขตราชบุรี ระหว่างเดือนมีนาคม 2567 ถึงกุมภาพันธ์ 2568 โดยคัดเลือกไม้เด่น 5 ชนิดพันธุ์ โดยวิเคราะห์ประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงด้วยค่า Fv/Fm และดัชนีประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง (Pi) การศึกษาพบว่าในฤดูแล้ง ค่า Fv/Fm ลดลงอย่างมีนัยสำคัญของต้นไม้ทุกชนิด นอกจากนี้ ผลผลิตเศษซากชีวมวลภายใต้สภาวะน้ำฝนลดลง ส่งผลต่อปริมาณผลผลิตเศษซากชีวมวลอย่างมีนัยสำคัญ ขณะที่พลวัตของรากฝอยมีการเพิ่มขึ้นอย่างมีนัยสำคัญต่อสภาวะแล้ง สะท้อนให้เห็นถึงกลไกการปรับตัวของพืชต่อภัยแล้ง แม้มีภาวะขาดแคลนน้ำ ผลการศึกษาแสดงให้เห็นว่า การลดลงของปริมาณน้ำฝนส่งผลกระทบอย่างมีนัยสำคัญต่อประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง เศษซากชีวมวลและพลวัตของรากฝอย ที่สอดคล้องกับวัฏจักรคาร์บอนในระบบนิเวศป่าไม้ ชี้ให้เห็นถึงผลกระทบของพันธุ์ไม้ต่อศักยภาพในการปรับตัวของระบบนิเวศป่าไม้ภายใต้สภาวะโลกร้อนในอนาคต

คำสำคัญ: ความแห้งแล้ง / รากฝอย / ประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง / เศษซากชีวมวล / ป่าเต็งรังทุติยภูมิ

Photosynthetic efficiency, litterfall production, and fine root dynamics under a 50% rainfall reduction in secondary dry dipterocarp forests

Thanapat Mongkolthanachok[1], Sukhumaporn Saeng-ngam[2], Amnat Chidthaisong[3] and Phongthep Hanpattanakit[1*]

[1]Faculty of Environmental Culture and Ecotourism, Srinakharinwirot University, Bangkok 10110, Thailand

[2]Faculty of Science, Srinakharinwirot University, Bangkok 10110, Thailand

[3]The Joint Graduate School of Energy and Environment, King Mongkut's University of Technology Thonburi, Bangkok, 10140, Thailand

**Corresponding author: phongthep@g.swu.ac.th*

Abstract

Climate change has significantly affected forest ecosystems, particularly tropical forests characterized by high climatic variability. Dry dipterocarp forests, which are adapted to dry conditions, are especially sensitive to prolonged drought and irregular rainfall patterns. This study aimed to investigate the effects of a 50% reduction in rainfall on photosynthetic efficiency, litterfall production, and fine root dynamics in a secondary deciduous dipterocarp forest. The study was conducted at King Mongkut's University of Technology Thonburi, Ratchaburi campus from March 2024 to February 2025. Five dominant tree species were selected for observation. Photosynthetic performance was evaluated using the maximum quantum efficiency of photosystem II (Fv/Fm) and the Performance Index (PI). The results showed that during the dry season, Fv/Fm values significantly decreased in all studied species. In addition, reduced rainfall significantly affected litter biomass production. In contrast, fine root dynamics showed a significant increase under drought conditions, reflecting plant adaptive mechanisms to water limitation. Overall, the findings indicate that reduced rainfall significantly influences photosynthetic efficiency, litterfall production, and fine root dynamics, which are closely linked to carbon cycling in forest ecosystems. These results highlight species-specific responses and the adaptive potential of forest ecosystems under future climate change scenarios.

Keywords: Drought / Fine root / Photosynthetic efficiency / Litterfall production / Secondary dry dipterocarp forest

1. บทนำ

การเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศ (Climate Change) มีผลกระทบอย่างรุนแรงต่อระบบนิเวศป่าไม้ทั่วโลก โดยเฉพาะในป่าเขตร้อนที่มีความแปรปรวนของภูมิอากาศสูง เช่น เอเชียตะวันออกเฉียงใต้ รวมถึงประเทศไทย ซึ่งกำลังเผชิญกับรูปแบบปริมาณน้ำฝนที่เปลี่ยนไปและอุณหภูมิที่เพิ่มสูงขึ้นอย่างต่อเนื่องสาเหตุหลักของปรากฏการณ์นี้คือการสะสมของก๊าซเรือนกระจก (Greenhouse Gases: GHGs) ในบรรยากาศ เช่น คาร์บอนไดออกไซด์ (CO_2), มีเทน (CH_4), และไนตรัสออกไซด์ (N_2O) ซึ่งมีปริมาณเพิ่มขึ้นอย่างต่อเนื่องจากกิจกรรมของมนุษย์ เช่น การเผาไหม้เชื้อเพลิงฟอสซิล การตัดไม้ทำลายป่า และกิจกรรมทางการเกษตร ก๊าซเหล่านี้กักเก็บความร้อนไว้ในบรรยากาศ ส่งผลให้อุณหภูมิเฉลี่ยของโลกเพิ่มขึ้น หรือเป็นที่รู้จักในชื่อว่า “ภาวะโลกร้อน” ผลกระทบจากภาวะโลกร้อนประกอบด้วยการเปลี่ยนแปลงของรูปแบบสภาพภูมิอากาศอย่างมีนัยสำคัญในหลายภูมิภาค เช่น พายุที่ทวีความรุนแรงขึ้น ฝนที่ตกอย่างหนักในช่วงเวลาอันสั้น และภัยแล้งที่เกิดขึ้นบ่อยครั้งและรุนแรงยิ่งขึ้น โดยเฉพาะในเขตร้อน เช่น เอเชียตะวันออกเฉียงใต้ที่มักประสบกับภัยแล้งซ้ำซาก ภัยแล้งนับเป็นหนึ่งในปัจจัยความเครียดทางสิ่งแวดล้อมที่สำคัญซึ่งส่งผลต่อระบบนิเวศป่าไม้ [1][2] โดยเฉพาะป่าไม้เขตร้อนผลัดใบที่แห้งแล้งตามฤดูกาล ซึ่งไวต่อการเปลี่ยนแปลงของปริมาณน้ำฝนและความชื้นในดิน การขาดน้ำส่งผลให้การเจริญเติบโตของต้นไม้ลดลง ประสิทธิภาพของการสังเคราะห์ด้วยแสงเสื่อมลง [3][4] และความสามารถในการกักเก็บคาร์บอนลดลง ระบบนิเวศป่าไม้มีบทบาทสำคัญในวัฏจักรคาร์บอนของโลกผ่านกระบวนการต่าง ๆ เช่น การสังเคราะห์ด้วยแสงและการหายใจของพืช สภาวะแห้งแล้งที่ยาวนานสามารถนำไปสู่การลดลงของการร่วงหล่นของเศษซากชีวมวล [5][6]ซึ่งส่งผลต่อการหมุนเวียนของธาตุอาหาร การขาดแคลนน้ำในระยะยาวยังยับยั้งกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง (photoinhibition) [7][8] และการสะสมคาร์บอนในระบบนิเวศ นอกจากนี้ความแปรปรวนของปริมาณน้ำฝนยังส่งผลต่อสมดุลคาร์บอนของพื้นดิน เนื่องจากความพร้อมของน้ำเป็นปัจจัยจำกัดหลักที่ควบคุมการผลิตชีวมวลและการทำงานทางสรีรวิทยาของพืช ความสามารถของพืชในการตรึงและสะสมคาร์บอนขึ้นอยู่กับประสิทธิภาพของการสังเคราะห์ด้วยแสงภายใต้สภาวะเครียดจากภัยแล้งโดยตรง การลดลงของมวลชีวภาพของใบไม้และอินทรียวัตถุในดินส่งผลให้กระบวนการหมุนเวียนธาตุอาหารลดลง รวมทั้งการสะสมคาร์บอนในดินต่ำลง ในระยะยาว ภายในระบบนิเวศป่าไม้ รากฝอย (ที่มีเส้นผ่านศูนย์กลาง ≤ 2 มม.) มีบทบาทสำคัญในการดูดซับธาตุอาหารและในการหมุนเวียนของคาร์บอน รากฝอยมีอายุขัยสั้นและมีการเติบโตและตายอย่างต่อเนื่อง และมีส่วนสำคัญต่ออินทรียวัตถุในดิน[9][10]งานวิจัยในป่าผสมทางตอนใต้ของรัฐแคลิฟอร์เนีย พบว่าการเจริญเติบโตของรากฝอยตอบสนองเชิงบวกต่ออุณหภูมิของดินที่สูงขึ้น ขณะที่ดินที่มีอุณหภูมิเย็นกว่า จะชะลอการพัฒนาการเติบโตของราก ในทำนองเดียวกัน ความชื้นในดินมีอิทธิพลต่อกิจกรรมของรากฝอย ซึ่งป่าที่มีพรรณไม้โปร่งและได้รับแสงมากจะแสดงให้เห็นถึงการยืดตัวของรากฝอยได้ดีกว่าป่าทึบหรือมีเรือนยอดปิดแน่น ป่าเต็งรัง (Dry Dipterocarp Forest: DDF) เป็นระบบนิเวศหลักประเภทหนึ่งในภูมิภาคเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ สำหรับในประเทศไทย ป่าเต็งรังจัดเป็นระบบนิเวศป่าธรรมชาติที่มีพื้นที่มากเป็นอันดับสามของประเทศ โดยครอบคลุมพื้นที่ประมาณ 21 ล้านไร่ แม้ว่าป่าเต็งรังจะมีชีวมวลเหนือพื้นดินและปริมาณการกักเก็บคาร์บอนน้อยกว่าป่าดิบชื้น แต่มันก็ยังมีบทบาทสำคัญในวัฏจักรคาร์บอนผ่านกระบวนการ เช่น การร่วงของเศษชีวมวล การหมุนเวียนของรากฝอย และการสะสมของคาร์บอนในดิน อย่างไรก็ตาม ป่าเต็งรังมีความเปราะบางต่อความผันแปรของปริมาณน้ำฝนและภัยแล้งอย่างมาก เนื่องจากมีดินมีความสามารถในการอุ้มน้ำต่ำ การสังเคราะห์ด้วยแสงเป็นกระบวนการทางสรีรวิทยาหลักที่ควบคุมการตรึงคาร์บอนในพืช และเป็นตัวกำหนดความสามารถในการผลิตทางชีวภาพของระบบนิเวศ ตัวชี้วัดทางสรีรวิทยา เช่น ประสิทธิภาพควอนตัมสูงสุดของระบบแสง II และดัชนีประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง สามารถใช้ในการประเมินผลกระทบของภัยแล้งต่อประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงได้อย่างแม่นยำ [3][4][11] ข้อจำกัดทางสรีรวิทยาเหล่านี้ยับยั้งการเติบโตของไม้ยืนต้นและการผลิตเศษซากชีวมวล ส่งผลให้การสะสมคาร์บอนในป่าเต็งรังลดลงเมื่อเวลาผ่านไป แม้ที่ผ่านจะมีการศึกษาที่สำรวจการตอบสนองของพืชไม้เขตร้อนต่อความเครียดจากภัยแล้ง แต่ความรู้เกี่ยวกับความสัมพันธ์ระหว่างประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงและการกักเก็บคาร์บอนในป่าเต็งรังทุติยภูมิยังมีจำกัด

ป่าเหล่านี้กำลังขยายตัวจากกระบวนการฟื้นฟูธรรมชาติและการฟื้นตัวจากการใช้ที่ประโยชน์ในอดีต อย่างไรก็ตาม กลไกของวัฏจักรคาร์บอนภายใต้เงื่อนไขของการลดลงของปริมาณน้ำฝนยังไม่ชัดเจน ด้วยเหตุนี้ งานวิจัยจึงมีวัตถุประสงค์เพื่อประเมินผลกระทบของการลดปริมาณน้ำฝนลง 50% ต่อกระบวนการทางสรีรวิทยาและนิเวศวิทยาที่สำคัญ ได้แก่ ประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสง การผลิตเศษซากชีวมวล และพลวัตของรากฝอย ในป่าเต็งรังทุติยภูมิ จังหวัดราชบุรี ประเทศไทย พื้นที่ศึกษาคัดเลือกมาจากป่าที่เคยถูกใช้ประโยชน์และกำลังอยู่ในระยะฟื้นฟูตัว ซึ่งมีลักษณะทั่วไปของป่าเต็งรังทุติยภูมิที่พบกระจายอยู่อย่างแพร่หลายในภูมิภาคเอเชียตะวันออกเฉียงใต้ โดยเฉพาะในประเทศไทย ลาว กัมพูชา และเมียนมา พื้นที่นี้ตั้งอยู่ในเขตภูมิอากาศแบบมรสุมเขตร้อนที่มีลักษณะเฉพาะคือมีฤดูแล้งที่ชัดเจนและยาวนานถึง 5-6 เดือน โดยมีปริมาณน้ำฝนเฉลี่ยประมาณ 1,000-1,250 มิลลิเมตรต่อปี [12][13]ทำให้พื้นที่นี้เป็นที่ที่เหมาะสมสำหรับการศึกษาผลกระทบของภัยแล้งจากการลดลงของปริมาณน้ำฝนต่อระบบนิเวศป่าเต็งรัง

2. วัตถุประสงค์

1. เพื่อศึกษาความแปรผันของดัชนีกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงและผลผลิตเศษซากชีวมวลภายใต้สภาวะความเครียดจากการลดปริมาณน้ำฝนลง 50% ในป่าเต็งรังทุติยภูมิ
2. เพื่อศึกษาการตอบสนองของรากฝอยภายใต้สภาวะความเครียดจากภัยแล้ง ในป่าเต็งรังทุติยภูมิ

3. ขอบเขตของการศึกษา

การศึกษานี้มุ่งเน้นการศึกษาผลกระทบของการลดปริมาณน้ำฝนร้อยละ 50 ต่อประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง เศษซากชีวมวล และพลวัตของรากฝอย ในป่าเต็งรัง ประเทศไทย ในพื้นที่ป่าเต็งรังทุติยภูมิ ณ มหาวิทยาลัยเทคโนโลยีพระจอมเกล้าธนบุรี วิทยาเขตราชบุรี ระหว่างเดือนมีนาคม พ.ศ. 2567 ถึงเดือนกุมภาพันธ์ พ.ศ. 2568 โดยทำการศึกษาในพืชเด่น 5 ชนิด ได้แก่ รัง (*Pentacme siamensis*) เต็ง (*Shorea obtusa*) เหียง (*Dipterocarpus obtusifolius*) อ้อยช้าง (*Lannea coromandelica*) และ คำรอก (*Ellipanthus tomentosus*) การศึกษาดำเนินการเก็บข้อมูลการร่วงหล่นของเศษซากชีวมวลโดยใช้กระบะรองรับเศษซากชีวมวล (litter trap) เพื่อวัดปริมาณการร่วงหล่นของเศษซากชีวมวลในแต่ละฤดูกาลและทำการวิเคราะห์พลวัตของรากฝอยด้วยเทคนิค soil core วิเคราะห์ลักษณะทางสัณฐานวิทยาของรากฝอย จากการเก็บตัวอย่างดินดำเนินการที่ระดับความลึก 4 ระดับ ได้แก่ 0-5, 5-10, 10-15 และ 15-20 เซนติเมตร วิเคราะห์ค่าดัชนีประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช (Photosynthetic Performance Index, Pi) และค่า Fv/Fm ซึ่งเป็นค่าที่ใช้บ่งชี้ระดับความเครียดของพืช ซึ่งสะท้อนประสิทธิภาพควอนตัมสูงสุดของระบบ PSII โดยวิธีการวัดค่าคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซ็นท์ (Chlorophyll fluorescence) เพื่อประเมินการตอบสนองของพืชต่อความเครียดจากภัยแล้ง ข้อมูลที่ได้จากการศึกษานำมาวิเคราะห์ทางสถิติโดย เพื่อเปรียบเทียบผลกระทบของประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง เศษซากชีวมวล และพลวัตของรากฝอยระหว่างพื้นที่สภาพภูมิอากาศปกติและพื้นที่สภาพภูมิอากาศที่มีการจำลองการลดลงของปริมาณน้ำฝนลง ร้อยละ 50

4. วิธีการศึกษา

4.1 พื้นที่การศึกษา

พื้นที่ป่าเต็งรังทุติยภูมิตั้งอยู่ภายในมหาวิทยาลัยเทคโนโลยี พระจอมเกล้าธนบุรี วิทยาเขตราชบุรี ตำบลรางบัว อำเภอจอมบึง จังหวัดราชบุรี อยู่ทางทิศตะวันตก ประเทศไทย ละติจูด: 13° 35' 13.3"N, ลองจิจูด: 99° 30' 3.9"E ความสูงเหนือระดับน้ำทะเล 110 เมตร มีปริมาณน้ำฝนรวมเฉลี่ยรายปี เท่ากับ 1,028.98 มม. มีอุณหภูมิเฉลี่ยรายปี เท่ากับ 28.46°C อุณหภูมิ

สูงสุดเฉลี่ยเท่ากับ 34.18°C และอุณหภูมิต่ำสุด เท่ากับ 22.82°C พื้นที่ป่าเต็งรังทุติยภูมิมีขนาดเท่ากับ 1,170 ไร่ [14] ในอดีตป่ามีการตัดต้นไม้เพื่อผลิตถ่าน ทำให้ต้นไม้ ส่วนใหญ่อยู่ในช่วงการฟื้นฟู ภายหลังได้รับการอนุรักษ์ ไว้ตั้งแต่ปี พ.ศ.2548 [15]

4.2 การเตรียมพื้นที่ศึกษาการจำลองการลดลงของปริมาณน้ำฝนร้อยละ 50

การศึกษานี้ได้ทำการทดลองทั้งหมด 2 เงื่อนไขการทดลอง โดยแบ่งเป็นแปลงจำลองสถานการณ์การเปลี่ยนแปลงของสภาพภูมิอากาศให้อยู่ในสภาวะแห้งแล้ง โดยการลดปริมาณน้ำฝนลงร้อยละ 50 (T1) จำนวน 2 แปลง และแปลงสภาพภูมิอากาศปกติ (T2) จำนวน 2 แปลง ในการศึกษานี้ต้องเตรียมแปลงทดลองที่จำลองสถานการณ์การเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศ ทำการสร้างหลังคาอะคลิลิคใส เพื่อให้แปลงทดลองได้รับปริมาณน้ำฝนลดลงโดยจะติดแผ่นอะคลิลิคใสเป็นหลังคาแบบเว้นช่อง พร้อมทั้งติดตั้งรางน้ำฝนเพื่อให้น้ำไหลออกจากพื้นที่ของแปลงทดลอง (รูปที่ 1 ก) โดยมีขนาด 20 เมตร x 10 เมตร จำนวน 2 แปลงและเตรียมพื้นที่แปลงสภาพภูมิอากาศปกติจำนวน 2 แปลง (รูปที่ 1 ข)

รูปที่ 1 (ก) แปลงที่ได้ทำการจำลองสถานการณ์ลดลงของปริมาณน้ำฝน ร้อยละ 50 (T1) และ (ข) แปลงทดลองควบคุม (Control) ตามสภาพภูมิอากาศปกติ (T2)

4.3 การศึกษาประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง

การศึกษาประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง เป็นการวิเคราะห์และประเมินความสามารถของพืชในการเปลี่ยนพลังงานแสงอาทิตย์ให้เป็นพลังงานเคมีในรูปของสารอินทรีย์ โดยอาศัยกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสง (Photosynthesis) ซึ่งเป็นกระบวนการสำคัญที่มีบทบาทหลักต่อการเจริญเติบโตและการผลิตชีวมวลของพืช โดยเราได้ชนิดของไม้เด่นจำนวน 5 ชนิด ของทั้ง 2 การจำลองสภาวะเวดล้อม ได้แก่ รัง (*Pentacme siamensis*) เต็ง (*Shorea obtusa*) เหียง (*Dipterocarpus obtusifolius*) อ้อยช้าง (*Lannea coromandelica*) และ คำรอก (*Ellipanthus tomentosus*) มาทำการวิเคราะห์หาประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง ด้วยเทคนิคคลอโรฟิลล์ฟลูออเรสเซนซ์เป็นเทคนิคการหาค่าประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืชจากค่าเรืองแสงของคลอโรฟิลล์ในระบบ Photosystem II โดยใช้เครื่องมือในการวิเคราะห์ด้วย Chlorophyll- fluorimeter (Pocket PEA, Hansatech instruments) บันทึกค่าประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงของพืช (Photosynthetic performance index, Pi) และค่า Fv/Fm ของพืชคือค่าที่บ่งบอกถึงความเครียดของพืช ซึ่งค่าสภาวะปกติจะมีค่าอยู่ที่ 0.83 หรืออยู่ในช่วง 0.79-0.85 หากพืชนั้นมีสภาวะเครียดจะมีค่า Fv/Fm ต่ำกว่า 0.79 โดยแปลว่ามีกระบวนการยับยั้งการสังเคราะห์ด้วยแสง (Photoinhibition) ในพืช [16] จากสภาวะที่พืชมีความเครียดต่าง ๆ เช่น ภัยแล้ง การขาดธาตุอาหาร และอื่น ๆ

4.4 การศึกษาพลวัตของรากฝอย

ตัวอย่างรากฝอยในการศึกษานี้ได้มาจากตัวอย่างดินที่เก็บมาจากวิธี Soil core โดยจะนำดินที่เก็บมาจากแปลงทดลองทั้ง 4 แปลง แยกจุดแยกชั้นตามตัวอย่างดินที่เก็บมา นำดินมาร่อนในตะแกรงขนาด 1 มม. เพื่อแยกรากออกจากดินและทำการแยกรากเป็นและรากตายก่อนจะนำตัวอย่างรากไปทำวิเคราะห์ลักษณะต่าง ๆ โดยใช้เครื่องสแกนสำหรับการวิเคราะห์ความยาวปริมาตร และความหนาแน่นของราก สำหรับการนำไปวิเคราะห์จะทำโดยใช้เครื่องสแกน Epson Perfection-V39 สแกนที่ความละเอียด 300 dpi ด้วยโปรแกรม Maeght เพื่อภาพที่มีความละเอียดสูง และใช้โปรแกรม ImageJ วิเคราะห์ลักษณะสัณฐานวิทยา

4.5 การศึกษาเศษซากชีวมวล

ผลผลิตเศษซากชีวมวลจากกระบะรองรับชีวมวล (Litterfall trap) ที่ทำมาจากท่อ PVC มาประกอบเป็นเสาและกรอบกระบะ ลักษณะรูปทรงสี่เหลี่ยม ที่มีขนาดกว้าง ยาว 1 เมตร และสูง จากพื้นดิน 1 เมตร และทำการติดตั้งตาข่ายไนล่อนเพื่อรองรับชีวมวลที่ร่วงมาจากต้นไม้ในแปลงทั้งหมด 4 แปลงโดยจะมีกระบะรองรับ แปลงละ 3 กระบะ แบ่งเป็นแปลงป่าเต็งรังสภาพภูมิอากาศปกติ จำนวน 2 แปลงและแปลงที่ได้ทำการจำลองสถานการณ์ลดลงของปริมาณน้ำฝนร้อยละ 50 จำนวน 2 แปลง ทำการเก็บตัวอย่างใส่ถุงตาข่ายไนล่อน (Litterfall bag) ทุก ๆ 1 เดือน จากนั้นนำตัวอย่างเศษซากชีวมวลมาแยกส่วนใบไม้ ก้าน และอื่น ๆ ออกจากกันหลังจากนั้นทำการชั่งแยกส่วน ใส่ตะกร้าแล้วนำไปชั่งด้วยเครื่องชั่งดิจิตอล 4 ตำแหน่งเมื่อได้ค่าปริมาณน้ำหนักแห้งในส่วนของใบไม้ ก้าน และอื่น ๆ จากผลผลิตเศษซากชีวมวลต่อหน่วยพื้นที่ (ตารางเมตร) นำไปคูณกับสัดส่วนคาร์บอนที่ได้มาจากการวิเคราะห์ด้วยเครื่อง CHN Analyzer เพื่อหาปริมาณการกักเก็บคาร์บอนของผลผลิตเศษซากชีวมวล

4.6 สถิติที่ใช้ในการศึกษา

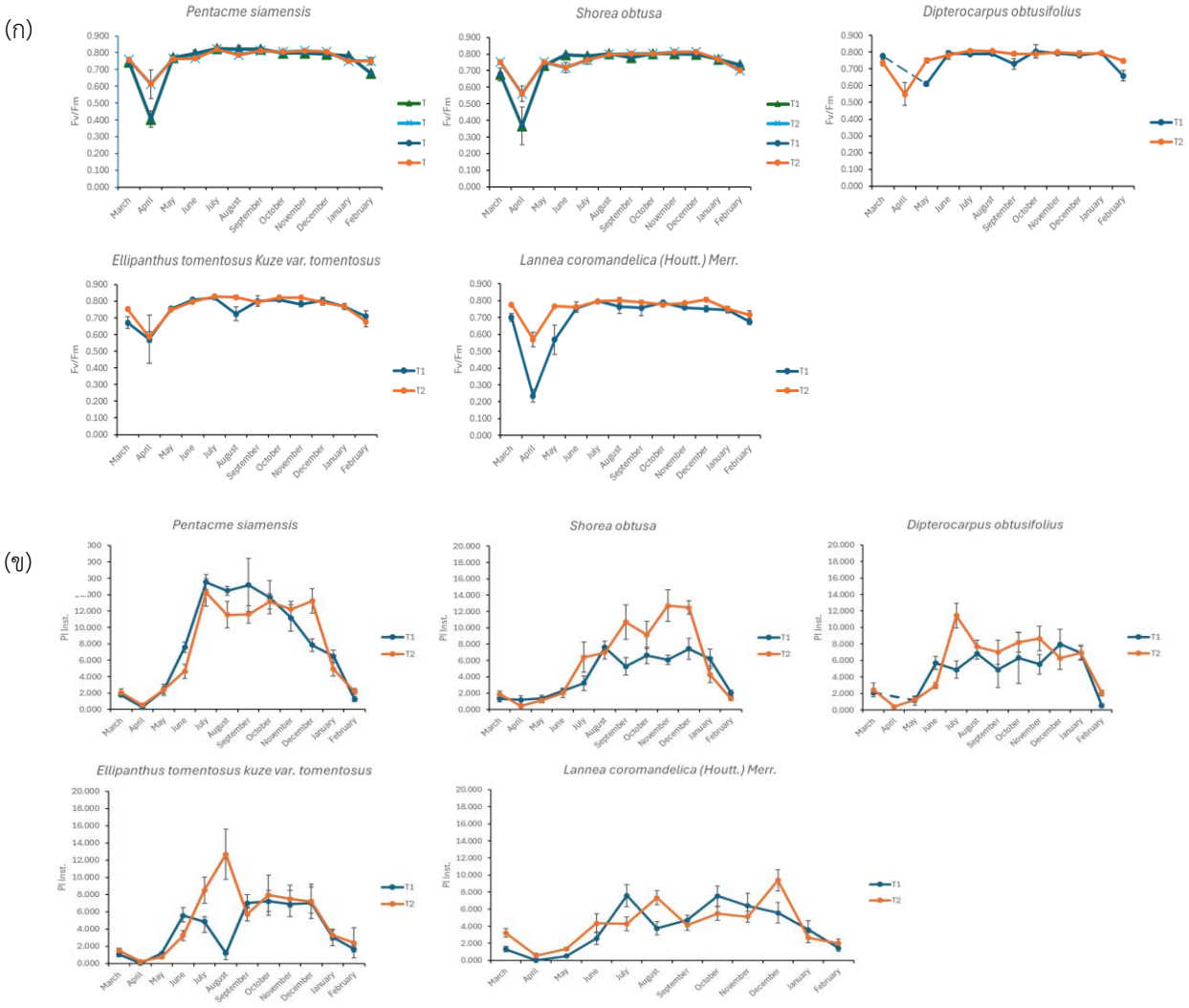
การวิเคราะห์ข้อมูลในการศึกษาครั้งนี้ใช้สถิติเชิงพรรณนา ได้แก่ ค่าเฉลี่ย (Mean) และค่าความคลาดเคลื่อนมาตรฐาน (Standard Error: SE) เพื่อสรุปลักษณะของข้อมูลในเบื้องต้น จากนั้นนำข้อมูลทั้งหมดมาเปรียบเทียบความแตกต่างระหว่างแปลงทดลองที่ทำการลดลงของปริมาณน้ำฝนร้อยละ 50 (T1) และแปลงควบคุม (T2) โดยทดสอบด้วย Independent Sample t-test

5. ผลการศึกษาและอภิปรายผล

การศึกษาครั้งนี้มุ่งเน้นประเมินผลกระทบของการลดปริมาณน้ำฝนร้อยละ 50 (T1) เทียบกับแปลงควบคุม (T2) ต่อการตอบสนองทางสรีรวิทยาและการเติบโตของพันธุ์ไม้ในป่าเต็งรัง โดยพิจารณาจากตัวแปรสำคัญ 3 ด้าน ได้แก่ ประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง พลวัตรากฝอย และเศษซากชีวมวล ซึ่งทั้งสามด้านสะท้อนการตอบสนองของระบบนิเวศทั้งเหนือพื้นดินและใต้พื้นดินภายใต้สภาวะความเครียดจากภัยแล้งที่เพิ่มขึ้น

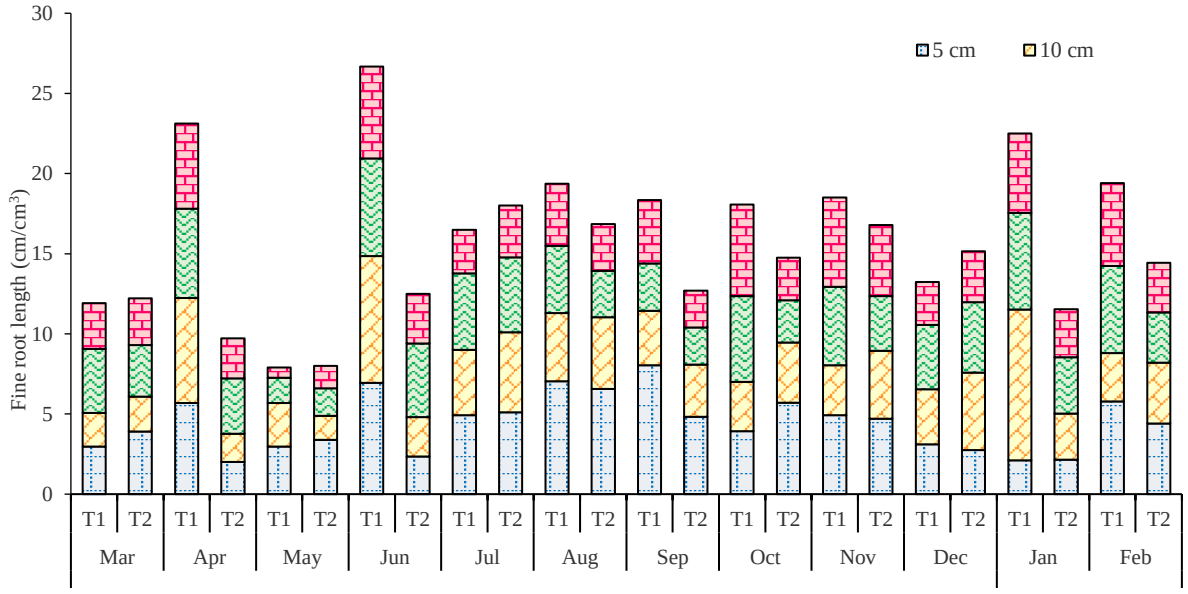
ผลการวัดค่า Fv/Fm ซึ่งเป็นดัชนีชี้วัดประสิทธิภาพสูงสุดของ Photosystem II (PSII) พบว่าภายใต้แปลง T1 มีค่าเฉลี่ยเท่ากับ 0.663 ± 0.013 ค่า Fv/Fm มีแนวโน้มต่ำกว่า T2 มีค่าเฉลี่ย เท่ากับ 0.729 ± 0.005 และมีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติในช่วงฤดูร้อน ($P < 0.001$) แต่ไม่มีความแตกต่างอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติในฤดูฝน (รูปที่ 2 ก) โดยพันธุ์ไม้แต่ละชนิดแสดงการตอบสนองที่แตกต่างกันอย่างชัดเจน อ้อยช้าง (*Lannea coromandelica*) และคำรอก (*Ellipanthus tomentosus*) แสดงค่า Fv/Fm ลดลงอย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ในขณะที่รัง (*Pentacme siamensis*) เต็ง (*Shorea obtusa*) และเหียง (*Dipterocarpus obtusifolius*) ซึ่งเป็นพันธุ์ไม้เด่นในป่าเต็งรัง มีค่า Fv/Fm ค่อนข้างคงที่ระหว่างสองแปลงทดลองการที่ค่า Fv/Fm ลดลงในอ้อยช้างและคำรอกสะท้อนถึงการเกิด photoinhibition หรือการปิดการทำงานชั่วคราวของ PSII เมื่อพืชเผชิญกับสภาวะขาดน้ำร่วมกับความเข้มของแสงสูง ความแตกต่างนี้น่าจะเป็นผลมาจากกลไกการทนแล้งเชิงวิวัฒนาการที่พันธุ์ไม้เด่นได้พัฒนามาเพื่อรับมือกับสภาพภูมิอากาศแบบมรสุมที่มีฤดูแล้งยาวนานของภูมิภาค [16] ทั้งนี้ค่า Fv/Fm ปกติของพืชในช่วง 0.75–0.85 และเมื่อค่าลดลงต่ำกว่าเกณฑ์นี้บ่งชี้ถึงความเสียหายหรือการยับยั้งการทำงานของ PSII [3][4]กระบวนการดังกล่าวเกี่ยวข้อง

กับการเพิ่มขึ้นของ non-photochemical quenching (NPQ) ซึ่งเป็นกลไกระบายพลังงานส่วนเกินออกในรูปความร้อนเพื่อป้องกันความเสียหายต่อเยื่อหุ้มไทลาคอยด์ [7][8]ในทางตรงกันข้าม การที่รัง เต็ง และเหียง รักษาค่า Fv/Fm ได้อย่างคงที่ภายใต้สภาวะขาดน้ำ แสดงให้เห็นถึงกลไกการปรับตัวทางสรีรวิทยาที่มีประสิทธิภาพ สอดคล้องกับลักษณะทางนิเวศวิทยาของป่าเต็งรังที่วิวัฒนาการมาในสภาพแวดล้อมที่มีฤดูแล้งยาวนานและรุนแรง [16] โดยกลไกการปิดปากใบ (stomatal closure) และการสะสมสารออสโมติก (osmotic adjustment) มีบทบาทสำคัญในการรักษาสมดุลของน้ำในเซลล์ใบและป้องกันความเสียหายต่อระบบสังเคราะห์ด้วยแสง [17] สำหรับดัชนีประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง (Performance Index; PI) พบว่าเต็ง (*Shorea obtusa*) มีค่า PI ลดลงภายใต้แปลง T1 อย่างมีนัยสำคัญ ($P < 0.5$) ขณะที่ชนิดอื่นมีค่า PI ลดลงเล็กน้อยแต่ไม่แตกต่างกันทางสถิติ (รูปที่ 2 ข) ผลดังกล่าวมีนัยสำคัญเชิงวินิจฉัย เนื่องจาก PI สะท้อนประสิทธิภาพของห่วงโซ่การถ่ายทอดอิเล็กตรอนทั้งระบบตั้งแต่การดูดกลืนแสงจนถึงการรีดักชัน PSI ได้ครอบคลุมกว่า Fv/Fm เพียงอย่างเดียว [11] ดังนั้นแม้เต็งจะรักษาค่า Fv/Fm ได้ในระดับหนึ่ง แต่ผลของ PI บ่งชี้ว่าประสิทธิภาพรวมของกระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงยังคงได้รับผลกระทบจากภาวะขาดน้ำ ซึ่งสะท้อนให้เห็นว่าการใช้ตัวชี้วัดทั้งสองร่วมกัน มีความสำคัญในการประเมินสถานะความเครียดของพืชได้อย่างครอบคลุมยิ่งขึ้น



รูปที่ 2 ค่า Fv/Fm (ก) และดัชนีประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง (Pi) (ข)ภายใต้สภาวะลดปริมาณน้ำฝน 50% (T1) และสภาวะควบคุม (T2) ของพันธุ์ไม้เด่นในป่าเต็งรังทุติยภูมิ ระหว่างเดือนมีนาคม พ.ศ. 2567 ถึงเดือนกุมภาพันธ์ พ.ศ. 2568

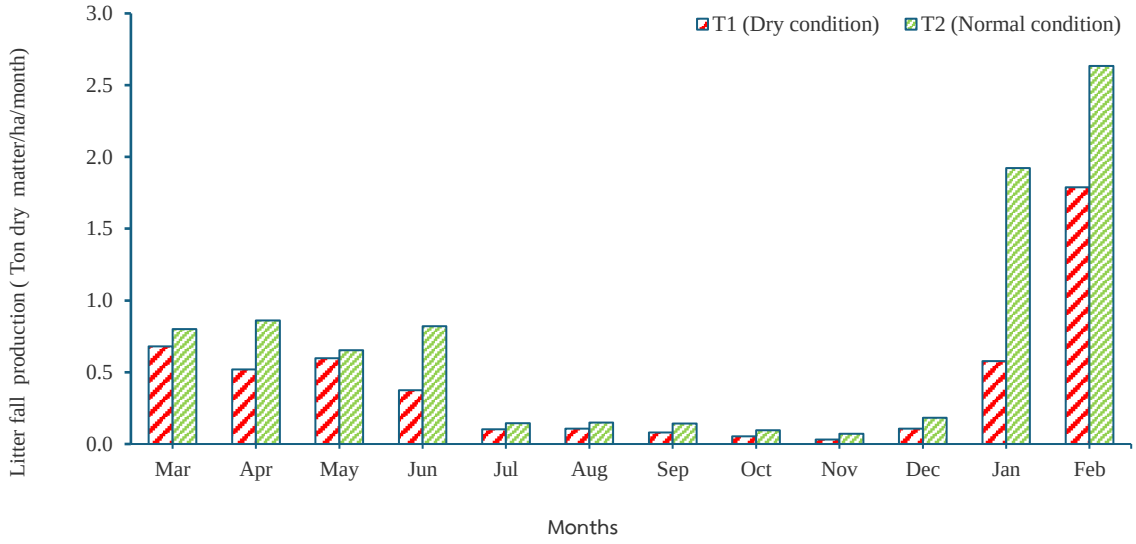
ขณะที่ประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสงเหนือพื้นดินลดลง ระบบรากกลับแสดงการตอบสนองในทิศทางตรงกันข้าม โดยความยาวรากฝอยรวมภายใต้แปลง T1 สูงกว่าแปลง T2 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.001$) (รูปที่ 3) โดยมีค่าเฉลี่ย เท่ากับ 17.98 ± 4.88 และ 13.53 ± 2.88 เซนติเมตรต่อลูกบาศก์เซนติเมตร ตามลำดับ สำหรับการแปรผลตามฤดูกาล พบว่าความยาวรากฝอยสูงสุดเกิดขึ้นในเดือนมิถุนายน ซึ่งตรงกับช่วงต้นฤดูฝนที่ฝนเริ่มตกครั้งแรกหลังจากผ่านช่วงแล้งยาวนาน เพื่อชดเชยการสูญเสียน้ำ สะท้อนถึงกลยุทธ์การปรับตัวที่ซับซ้อนของพันธุ์ไม้ในป่าเต็งรังภายใต้สภาวะความเครียดจากภัยแล้งในด้านประสิทธิภาพการสังเคราะห์ด้วยแสง ในขณะที่ช่วงฤดูแล้งความยาวรากฝอยมีแนวโน้มลดลงเล็กน้อยแต่ไม่แตกต่างกันทางสถิติระหว่างสองแปลงความยาวรากฝอยที่สูงขึ้นภายใต้แปลง T1 สะท้อนถึงกลไกการชดเชยใต้พื้นดิน (belowground compensatory mechanism) ที่พืชเพิ่มการสร้างรากฝอยเพื่อขยายพื้นที่ดูดน้ำและธาตุอาหารเมื่อเผชิญกับสภาวะน้ำจำกัด ผลการศึกษานี้สอดคล้องกับแนวคิดการปรับตัว ระบุว่าพืชจะเพิ่มสัดส่วนคาร์บอนที่จัดสรรลงสู่รากเมื่อทรัพยากรในดินมีจำกัด [9][18]รูปแบบการตอบสนองนี้สะท้อนให้เห็นการแลกเปลี่ยนที่ชัดเจน กล่าวคือ เมื่อการสังเคราะห์ด้วยแสงและผลิตภาพเหนือพื้นดินถูกจำกัดลง พืชจึงปรับเปลี่ยนทิศทางการจัดสรรคาร์บอนมาสู่ระบบรากเพื่อรักษาสมดุลของน้ำความยาวรากฝอยที่สูงสุดในเดือนมิถุนายนสามารถอธิบายได้ด้วยปรากฏการณ์ "root flush" ซึ่งเป็นการแตกแขนงของรากฝอยอย่างรวดเร็วภายหลังเหตุการณ์ฝนตกครั้งแรกของฤดูฝน สอดคล้องกับการศึกษาในป่าเขตร้อนแล้งที่พบว่ารากฝอยมีพลวัตสูงและตอบสนองอย่างรวดเร็วต่อการเพิ่มขึ้นของความชื้นในดิน [19] นอกจากนี้ การเปลี่ยนแปลงคุณลักษณะเชิงหน้าที่ของราก เช่น Specific Root Length (SRL) ที่สูงขึ้นภายใต้สภาวะน้ำจำกัด ยังเป็นกลยุทธ์ที่ช่วยเพิ่มประสิทธิภาพการดูดน้ำต่อหน่วยคาร์บอนที่ลงทุนในราก อันเป็นลักษณะเชิงหน้าที่ที่สัมพันธ์กับการปรับตัวในสภาพแวดล้อมที่น้ำจำกัด [10]



รูปที่ 3 พลวัตรากฝอยในชั้นดิน 4 ระดับ ภายใต้การลดปริมาณน้ำฝนร้อยละ 50 (DC) เปรียบเทียบกับแปลงควบคุมที่ได้รับปริมาณน้ำฝนตามธรรมชาติ (NC) ในป่าเต็งรังทุติยภูมิ ระหว่างเดือนมีนาคม พ.ศ. 2567 ถึงเดือนกุมภาพันธ์ พ.ศ. 2568

ในด้านผลิตภาพเหนือพื้นดิน พบว่าชีวมวลเศษซากพืชเฉลี่ยภายใต้แปลง T1 ต่ำกว่าแปลง T2 อย่างมีนัยสำคัญทางสถิติ ($P < 0.001$) 0.418 ± 0.143 ตัน/เฮกตาร์ /เดือน และ 0.706 ± 0.234 ตัน/เฮกตาร์ /เดือน ตามลำดับ (รูปที่ 4) โดยรูปแบบตามฤดูกาลแสดงให้เห็นว่าปริมาณเศษซากพืชสูงสุดในเดือนกุมภาพันธ์ ซึ่งตรงกับช่วงปลายฤดูแล้งที่ไม้เต็งรังเข้าสู่ช่วงผลัดใบ จากนั้นลดลงในช่วงฤดูฝนและค่อย ๆ เพิ่มขึ้นอีกครั้งเมื่อเข้าสู่ฤดูแล้งชีวมวลเศษซากพืชที่ต่ำกว่าในแปลง T1 บ่งชี้อย่างชัดเจนว่าการขาด

น้ำมีผลจำกัดผลิตภาพเหนือพื้นดินโดยตรง เมื่อน้ำเป็นปัจจัยจำกัดหลัก กระบวนการสังเคราะห์ด้วยแสงและการเติบโตของใบถูกยับยั้ง ส่งผลให้ผลผลิตใบรวมและปริมาณเศษซากชีวมวลที่ร่วงหล่นลดลงตามไปด้วย [20] ผลนี้เชื่อมโยงสอดคล้องกับค่า Fv/Fm และ PI ที่ลดลงในบางชนิด ยืนยันว่าความเครียดจากภัยแล้งส่งผลกระทบเป็นลูกโซ่ตั้งแต่ระดับสรีรวิทยาของเซลล์ไปจนถึงผลิตภาพระดับระบบนิเวศ รูปแบบเศษซากชีวมวลสูงสุดในเดือนกุมภาพันธ์สอดคล้องกับพฤติกรรมการผลัดใบของไม้ในป่าเต็งรัง ซึ่งเป็นกลยุทธ์การปรับตัวเพื่อลดการสูญเสียน้ำผ่านปากใบในช่วงที่ความเครียดจากภัยแล้งรุนแรงที่สุด [21] อย่างไรก็ตาม ผลกระทบที่น่ากังวลในระยะยาวคือการลดลงของปริมาณเศษซากชีวมวลอย่างต่อเนื่องภายใต้สภาวะแล้งที่รุนแรงขึ้นจะส่งผลต่อการหมุนเวียนธาตุอาหาร (nutrient cycling) และการสะสมอินทรียวัตถุในดิน ซึ่งอาจนำไปสู่การเสื่อมถอยของความอุดมสมบูรณ์ของดินในระยะยาว [5] และอาจส่งผลย้อนกลับมาจำกัดการเติบโตและความสามารถในการฟื้นตัวของป่าในระยะต่อไป



รูปที่ 4 ปริมาณเศษซากชีวมวลรายเดือนภายใต้การลดลงปริมาณน้ำฝนร้อยละ 50 (T1) เปรียบเทียบกับแปลงควบคุมที่ได้รับปริมาณน้ำฝนตามธรรมชาติ (T2) ในป่าเต็งรังทุติยภูมิ ระหว่างเดือนมีนาคม พ.ศ. 2567 ถึงเดือนกุมภาพันธ์ พ.ศ. 2568

6. สรุปผลการศึกษา

งานวิจัยนี้ศึกษาเกี่ยวกับการตอบสนองของระบบนิเวศป่าเต็งรังทุติยภูมิต่อสภาวะความเครียดจากภัยแล้งจากการลดปริมาณน้ำฝน ร้อยละ 50 พบว่าส่งผลกระทบต่อดัชนีการสังเคราะห์ด้วยแสงและผลผลิตเศษซากชีวมวลมีความแปรผันตามฤดูกาลและภัยแล้งอย่างชัดเจน โดยพันธุ์ไม้แต่ละชนิดแสดงความสามารถปรับตัวต่อความแห้งแล้งที่แตกต่างกัน พันธุ์ไม้เด่นอย่างรัง เต็ง และเหียง สามารถรักษาประสิทธิภาพการสังเคราะห์แสงได้ดีกว่า ในขณะที่ผลผลิตเศษซากชีวมวลโดยรวมลดลงอย่างมีนัยสำคัญ สะท้อนให้เห็นว่าภาวะขาดน้ำมีผลจำกัดในการผลิตของภาคเหนือพื้นดินอย่างชัดเจน อย่างไรก็ตาม ในขณะที่ผลิตภาคเหนือพื้นดินลดลง ระบบรากกลับแสดงการตอบสนองในทิศทางตรงกันข้าม โดยความยาวรากฝอยในแปลงที่มีการลดปริมาณน้ำฝนมีค่าสูงกว่าแปลงควบคุม สะท้อนถึงกลยุทธ์การจัดสรรทรัพยากรของพืชที่เพิ่มการลงทุนในระบบรากเพื่อขยายพื้นที่ดูดน้ำและธาตุอาหารทดแทนการสูญเสียจากภาวะขาดน้ำ รูปแบบการตอบสนองแบบแลกเปลี่ยนระหว่างเหนือพื้นดินและใต้พื้นดิน การตอบสนองที่ต่างกันเหล่านี้เน้นย้ำถึงกลยุทธ์ของพืชที่ซับซ้อนในการเน้นย้ำว่าให้เห็นว่าระบบนิเวศป่าเต็งรังไม่ได้ตอบสนองและปรับตัวต่อสภาวะภัยแล้งในรูปแบบเดียว แต่มีการปรับกลยุทธ์ทั้งในระดับชนิดพันธุ์และสรีรวิทยาอย่างละเอียดอ่อน ดังนั้นในการศึกษานี้จึงเป็นองค์ความรู้สำคัญที่จะช่วยอธิบายกลไกการอยู่รอดของป่าเต็งรังทุติยภูมิภายใต้สภาวะการเปลี่ยนแปลงภูมิอากาศที่รุนแรงขึ้นใน

สภาวะที่ไม่แน่นอนของสภาพภูมิอากาศในอนาคตและชี้ให้เห็นถึงความจำเป็นในการติดตามและประเมินสรีรวิทยาของพืชในระดับชนิดพันธุ์อย่างต่อเนื่อง เพื่อให้สามารถคาดการณ์ความสามารถในการฟื้นตัวของป่าเต็งรังได้อย่างแม่นยำภายใต้สถานการณ์การเปลี่ยนแปลงภูมิอากาศที่รูปแบบฝนมีความแปรปรวนมากขึ้นในอนาคต ความรู้ที่ได้จากการศึกษานี้ยังมีความสำคัญต่อการวางแผนการจัดการและอนุรักษ์ป่าเต็งรังในระดับภูมิภาค โดยเฉพาะในการคัดเลือกพันธุ์ไม้ที่มีศักยภาพสูงในการทนทานต่อภัยแล้งสำหรับโครงการปลูกป่าฟื้นฟู

เอกสารอ้างอิง

[1] Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., ... & Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, *259*(4), 660–684.

[2] Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., ... & Zanne, A. E. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, *491*(7426), 752–755.

[3] Baker, N. R. (2008). Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, *59*, 89–113.

[4] Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence: A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, *51*(345), 659–668.

[5] Brando, P. M., Nepstad, D. C., Davidson, E. A., Trumbore, S. E., Ray, D., & Camargo, P. (2008). Drought effects on litterfall in an Amazon forest: Integration of field data with a simple model. *Global Change Biology*, *14*(10), 2401–2412.

[6] Sayer, E. J. (2006). Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of tropical forest ecosystems. *Biological Reviews*, *81*(1), 1–31.

[7] Demmig-Adams, B., & Adams, W. W., III. (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, *43*, 599–626.

[8] Powles, S. B. (1984). Photoinhibition of photosynthesis in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, *35*, 15–44.

[9] McCormack, M. L., Dickie, I. A., Eissenstat, D. M., Fahey, T. J., Fernandez, C. W., Guo, D., ... & Zadworny, M. (2015). Redefining fine roots improves understanding of belowground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, *207*(3), 505–518.

[10] Ostonen, I., Püttsepp, Ü., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M. R., Lõhmus, K., ... & Brunner, I. (2007). Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant and Soil*, *300*(1–2), 69–83.

[11] Strasser, R. J., Tsimilli-Michael, M., & Srivastava, A. (2004). Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient OJIP: Phenomenological and structural models. In G. C. Papageorgiou & Govindjee (Eds.), *Chlorophyll a fluorescence: A signature of photosynthesis* (pp. 321–362). Springer.

[12] Kaewthongrach, R., Vitasse, Y., Lamjiak, T., et al. (2019). Impact of severe drought during the strong 2015/2016 El Nino on the phenology and survival of secondary dry dipterocarp species in Western Thailand. Forests, 10(9), 801.

[13] Kaewthongrach, R., Chidthaisong, A., et al. (2020). Impacts of a strong El Niño event on leaf phenology and carbon dioxide exchange in a secondary dry dipterocarp forest. Agricultural and Forest Meteorology, 284, 107893.

[14] วิตตานันท์ ธรรมดิษฐ์. (2563). *การประเมินผลผลิตคาร์บอนสุทธิในป่าเต็งรังปฐมภูมิ จังหวัดนครราชสีมา และป่าเต็งรังทุติยภูมิ จังหวัดราชบุรี ประเทศไทย* [ปริญญานิพนธ์ วท.บ. เทคโนโลยีสิ่งแวดล้อมและการจัดการทรัพยากร]. มหาวิทยาลัยศรีนครินทรวิโรฒ.

[15] Hanpattanakit, P., Leclerc, M. Y., Mcmillan, A. M. S., & Limtong, P. (2015). Multiple timescale variations and controls of soil respiration in a tropical dry dipterocarp forest, western Thailand. *Plant and Soil*, *390*, 167–181.

[16] Stott, P. (1990). Stability and stress in the savanna forests of mainland South-East Asia. *Journal of Biogeography*, *17*(4–5), 373–383.

[17] Chaves, M. M., Pereira, J. S., Maroco, J., Rodrigues, M. L., Ricardo, C. P. P., Osório, M. L., ... & Pinheiro, C. (2002). How plants cope with water stress in the field: Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, *89*(7), 907–916.

[18] Brunner, I., Herzog, C., Dawes, M. A., Arend, M., & Sperisen, C. (2015). How tree roots respond to drought. *Frontiers in Plant Science*, *6*, 547.

[19] Eissenstat, D. M., & Yanai, R. D. (1997). The ecology of root lifespan. *Advances in Ecological Research*, *27*, 1–60.

[20] Zhang, D., Hui, D., Luo, Y., & Zhou, G. (2014). Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: Global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology*, *1*(2), 85–93.

[21] Eamus, D. (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology & Evolution*, *14*(1), 11–16.