

植物耐陰性及臺灣原生樹種耐陰性類別

◎國立屏東科技大學森林系·郭耀綸 (ylkuo@mail.npust.edu.tw)

植物各有不同的耐陰性

陽光是植物進行光合作用的能量來源，所有植物都需要陽光，但不同植物對日照程度有不同的需求及不同的忍受能力。有些樹木喜歡生長在豔陽高照的環境(陽性植物，喜光植物)，有些樹木卻喜歡有遮陰的環境(耐陰植物)，照到烈日就會遭灼傷。然而，也有些樹木既可以忍受高光照，也可以忍受低光(中等耐陰植物)。在生態學及育林學中，將植物能在低光環境下發芽、生長及生存的能力稱為耐陰性。

陽性植物只生長在陽光充足的地方，通常是受干擾的空曠地，它們能利用高光進行旺盛的光合作用，也能忍受因強光間接引起的高溫或乾旱逆境。含羞草、五節芒、血桐、相思樹都是陽性植物，但它們的種子不能在低光的環境發芽，小苗在低光環境不易存活，耐陰性較差，因此也稱為非耐陰植物。這類植物的種子可在土壤中生存數年，若有機會暴露在強光下，例如樹冠層受自然力的擾動(倒木或幹折)形成樹冠孔隙，在一天中若有直射陽光照到林地幾個小時，則陽性植物埋在土壤中的種子即可破除休眠而迅速發芽成長，佔領空間。

另一類能在森林內低光條件下發芽，長出小苗的植物，稱為耐陰植物。出現在森林內的地被植物、小苗(圖1)或稚樹，通常能忍受低光的環境，在光照較低的環境中，雖然平時沒有接受到足量的陽光，但是它們的呼吸消耗也低，在微弱的光照下也能進行少量的光合作用，製造足以維持生命的碳水化合物。

林下植物為適應低光環境在形態上也有些改變，例如會形成較大較薄的葉子，葉片水平伸展，葉綠素含量增多，這些改變都會增加捕捉微弱陽光的能力。

如何判斷不同樹種的耐陰性？

不同樹種的耐陰性可藉由野外觀察、遮陰試驗、光合作用性狀等三種方式判斷。

一、野外觀察

(一)由樹苗生長環境的光照條件判斷

依林木耐陰性的定義，凡是在樹冠鬱閉的森林下方，成功的由種子發芽長出樹苗，即是耐陰樹種，這些樹苗在光照甚低的環境中，雖然生長緩慢，但仍然可以活下來(圖1)。凡是只能在受到人為或自然擾動的空曠地、崩場地、荒廢的農地，或道路兩側較強光處長出樹苗的就是喜歡高光照的陽性樹種。



圖1 毛柿小苗可在森林下方低光環境生存許多年(郭耀綸 攝)



圖2 喜歡陽光的海欖果，枝葉較稀疏，站在樹下仰望可看到天空(郭耀綸 攝)

(二)由林木生長形態判斷

耐陰樹種的葉子因為可以忍受低光量，所以同一株樹生長在樹冠內側或底部的葉子也能生存，不像陽性樹種的葉子若被上層葉遮蔽即不能生存。陽性樹種的葉子多分布在樹冠最頂層，葉子排列避免上下重疊相互遮陰，站在樹底下往上望，常可透過樹冠看到天空(圖2)。陽性樹種樹幹中段以下的枝條都因缺少足夠的光照而死亡脫落，此現象稱為天然修枝，陽性樹種很明顯(圖3)。相反的，耐陰性高的樹種，在樹冠上、中、下層的枝條都長滿葉子，葉

片常相互重疊排列，最下層有葉子的活枝條甚至可以貼著地面延伸，天然修枝的現象很少(圖4)。站在耐陰性樹種樹木底下往上望，濃密的枝葉遮阻視線，無法看到天空(圖5)。

二、由遮陰試驗結果判斷

將各種樹苗培育在不同透光率的陰棚內，另以不遮陰的空曠地當作全光照處理。經過一段期間後比較各樹種的成活率及生長表現。陽性樹種的小苗在透光率低於5%的低光條件下不易存活，而耐陰性樹種的小苗在



圖3 陽性樹種九芎，樹幹下方的枝條會因天然修枝而脫落(郭耀綸 攝)



圖4 較耐陰的樹種如大葉楠，樹幹下方的枝條生機旺盛，常會貼著地面(郭耀綸 攝)



圖5 耐陰樹種如土肉桂，枝葉濃密，站在樹下仰望無法看到天空(郭耀綸 攝)

無遮陰的強光環境很快就會曬死。因此，由存活或死亡的狀況可以區分出極端的陽性樹種或耐陰性樹種。然而，很多耐陰性中等的樹種，它們的小苗在高光或低光條件下都能生存，因此需要進一步藉後續的生長表現來判斷它的耐陰性。遮陰處理約一年後，將試驗材料收穫，如果某樹種的植株乾重隨著培育環境透光率的提高而顯著增大，那麼此樹種會是陽性植物。如果某樹種的乾重開始時隨著照光程度的提高而增大，但在尚未到達全光(100%)條件時，植株乾重即達最大值，再提高光照程度，它的乾重也不會增大，那麼這個樹種可判斷為中等耐陰的樹種。最後一類的樹種，它的植株乾重在低於50%透光率就達到最高值，而且在較高光條件下植株乾重反而減低，這些樹種在強光下會被曬傷，是屬於不能忍受高光的耐陰樹種。

在進行遮陰試驗時，最好是將樹苗直接種在土裏，讓植株的根系能自由伸展，這樣較能表現出它遺傳上的生長潛力。種在盆子裏的樹苗，當長到某一大小，根系生長受到

容器的限制，會使地上部的生長發育也受到限制，可能會影響遮陰試驗的結果。

三、由植物的光合作用性狀判斷

不同耐陰性的植物，它們的光合作用性狀會有明顯的差異。喜歡高光的陽性植物，它們具有很高的光合作用潛力，在同樣的時間內，葉片會將較多的CO₂分子經過光合作用系統，轉變為碳水化合物(葡萄糖即為簡單的碳水化合物)，因此陽性植物的光合作用潛力比耐陰性植物高，也因此陽性植物的生長比耐陰性植物快。陽性植物的光合作用潛力範圍大約在22.0 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹以上；中等耐陰樹種約在13.0~21.9 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹；耐陰樹種大約在

5.0~12.9 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹範圍(表1)。

測定植物的光合作用潛力有許多注意事項，包括1. 測定的植株應是栽植在土壤中，避免用盆栽植株；2. 測定植株照光較多的葉片(陽葉)，避免用被遮陰的植株，或長在植株內側、下方被遮陰的葉片(陰葉)；3. 測定的時間最好是在雨季上午10時以前，最佳的微氣象條件是測定前一天下過雨，且測定日上午出太陽，這樣在測定時大氣相對濕度夠高，葉片的氣孔會充分張開；在測定日上午植物葉片有照到陽光，會使光合作用系統的酵素活化，可旺盛的進行光合作用。在上午若大氣相對濕度低於60%，氣溫高於33°C，葉片上的氣孔常會關小，測得的光合作用率會偏低。

表1 臺灣108種原生樹種藉光合作用潛力判斷的耐陰性類別

耐陰性類別	樹種
陽性先驅樹種：12種 光合潛力 > 27.0 (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	山芙蓉、苦楝、黃槿、構樹、血桐、相思樹、蟲屎、烏桕、臭娘子、山黃麻、野桐、白匏子。
陽性樹種：22種 光合潛力 22.0~26.9 (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	黃荊、九芎、白柏、臺灣樺、恆春皂莢、山鹽青、臭辣樹、山菜豆、臺灣赤楊、欖仁、稜果榕、恆春厚殼樹、水柳、流蘇、光蠟樹、黃豆樹、繖楊、茄冬、土沉香、克蘭樹、雀榕、白榕。
中等耐陰偏陽性樹種：26種 光合潛力 17.0~21.9 (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	青剛櫟、樟樹、烏皮九芎、瓊崖海棠、臺灣三角楓、海欖果、臺灣海桐、香楠、石朴、止宮樹、大頭茶、臺灣欖樹、無患子、臺灣野梨、恆春山枇杷、恆春石斑木、欖仁舅、港口木荷、水黃皮、銀葉樹、烏心石、樹青、大葉山欖、內荳子、捲斗櫟、月橘。
中等耐陰樹種：22種 光合潛力 13.0~16.9 (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	青楊梅、江某、牛樟、棋盤腳、恆春楨楠、穗花棋盤腳、杜英、紅柴、大葉楠、臺東石楠、蓮葉桐、三斗石櫟、灰莉、土樟、皮孫木、紅楠、狗骨仔、錐果櫟、小葉樟、臺灣蕘花、高士佛赤楠、猴歡喜。
耐陰樹種：26種 光合潛力 < 13.0 (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	白樹仔、狹葉櫟、土肉桂、恆春哥納香、毛柿、黃心柿、小芽新木薑子、臺灣梭羅木、山香圓、柿葉茶菜莢、小梗木薑子、小西氏石櫟、象牙樹、蘭嶼肉豆蔻、細葉蚊母樹、蘭嶼柿、武威山烏皮茶、淡綠葉衛矛、恆春山茶、細脈赤楠、臺灣赤楠、恆春紅豆樹、鐵色、臺灣假黃楊、福木、交力坪鐵色。

臺灣原生樹種的耐陰性類別

作者在屏東科技大學森林系苗圃，曾經測定過一百多種臺灣原生闊葉樹種的光合作用性狀，獲得這些樹種的光合作用潛力的量化數據。將這些樹種依光合作用潛力予以排序，再參考各樹種天然更新苗出現的生長環境(空曠地、森林邊緣或森林內部)，將這些樹種的耐陰性類別分成陽性先驅樹種、陽性樹種、中等耐陰偏陽性樹種、中等耐陰樹種、耐陰樹種共五個類別，這些樹種的光合作用潛力範圍及耐陰性類別列如表1。

依上述方法區分出的五類耐陰性樹種，各類樹種天然更新樹苗通常出現的環境，以及在苗圃育苗時較適宜的光照管理方式，分別說明如下：

一、陽性先驅樹種

不能在樹冠鬱閉的森林內長出天然更新苗，只能在有直射光照的裸露地長出小苗。尤其是當原有森林的樹冠遭受擾動破壞，或有崩塌地形成時，這些喜歡強光，種子又容易傳播的陽性先驅樹種會快速出現，形成新的森林，稱為次生林。此類樹種的光合潛力極高，生長快速，栽植的樹苗一年可長高1.5公尺以上，通常也有較高的耐旱能力。苗圃育苗時，小苗應在全日照環境培育，不必遮陰。

二、陽性樹種

不能在森林內低光環境天然更新，通常在空曠的裸露地或森林邊緣，日照較高處長出更新樹苗。這些樹種在干擾地或崩塌地的競爭能力不如陽性先驅樹種，但生長快速，

栽植的樹苗一年可長高1.2公尺或更高。苗圃育苗時小苗可在全日照環境培育，不必遮陰，但水分供應要充足。

三、中等耐陰偏陽性樹種

天然更新苗可在有部份遮陰，或沒有遮陰的裸露地出現。苗圃育苗在種子發芽階段，以及培育10公分以內幼苗時，應給予60%透光率的輕度遮陰保護；較大的樹苗可忍受高光，不必遮陰，也可以培育在半日照的環境。

四、中等耐陰樹種

在野外通常於森林內才有天然更新樹苗，高光裸露地幼苗較難生存。幼苗能忍受低光，但在中等光照環境生長較佳。光合潛力不高，生長速度中等。苗圃育苗時小苗需要遮陰保護，可在透光率50%的陰棚下育苗，較大的樹苗可培育在光量較低的半日照環境。

五、耐陰樹種

在森林內會出現許多天然更新樹苗，幼苗能忍受低光。在低光的森林內樹苗雖然生長速度緩慢，但可存活許多年，在樹冠層有破空時生長率加快。在高光裸露地幼苗無法生存。苗圃育苗時，小苗需要遮陰保護，育苗期全程都需要保護，可在透光率40%的陰棚下育苗。☀