

研究報告

臺灣原生440種木本植物的光合作用性狀及耐陰性

郭耀綸^{1,3)} 林倉億¹⁾ 楊宜穎¹⁾ 陳海琳¹⁾ 楊智凱¹⁾ 余尚鈺²⁾

摘 要

耐陰性是森林生態學及育林學的基礎概念，但卻少有樹種耐陰性的量化資訊。本研究藉光合潛力此生理功能性狀，判斷臺灣原生木本植物的耐陰等級。共測定了440種木本植物，包含434種雙子葉、1種單子葉、5種裸子植物的光合作用性狀。結果發現供試物種的光合潛力在7.8~37.2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 範圍，光合潛力 $\geq 30.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 有10種，最高者為蘭嶼鐵莧(*Acalypha caturus*)；光飽和點範圍為740~1800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ；光補償點分布於7.9~34.6 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ；暗呼吸率則在0.85~3.09 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。供試434種雙子葉類判斷為耐陰等級I(極不耐陰)、II、III、IV、V(極耐陰)者，分別有28、81、138、107、80種，顯示臺灣原生木本植物以中等耐陰之物種較多。所有物種4項光合性狀間都呈極顯著正相關，且光合潛力與光補償點兩者為接近1:1的關係。在屬的分類群，很少有同屬的不同物種全都歸類在同一個耐陰等級。在科的分類群，經計算全科物種耐陰性指標值，發現親緣關係較接近的幾個科，耐陰等級會相同或近似。此外，所有440物種只有17%為落葉性，耐陰等級I、II兩級分別有46及42%為落葉物種，而耐陰等級V者均為常綠性。本研究已完成台灣原生種喬木類63%及灌木類15%，共計43%原生木本植物的耐陰等級歸類，可供園藝景觀設計、林業種苗培育、造林樹種選擇、生態復育等實務工作參考，也可供量化林分演替階段之用。

關鍵詞：葉習性、光合潛力、親緣關係、生理功能性狀、耐陰等級。

郭耀綸、林倉億、楊宜穎、陳海琳、楊智凱、余尚鈺。2021。臺灣原生440種木本植物的光合作用性狀及耐陰性。台灣林業科學36(3):189-220。

¹⁾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.

²⁾林業試驗所森林保護組，10066 台北市中正區南海路53號 Forest Protection Division, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

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

2021年8月送審 2021年9月通過 Received August 2021, Accepted September 2021.

Research Paper

Photosynthetic Characteristics and Shade Tolerance of 440 Native Woody Species in Taiwan

Yau-Lun Kuo^{1,3)} Tsang-Yi Lin¹⁾ Yi-Ying Yang¹⁾ Hai-Lin Chen¹⁾
Chih-Kai Yang¹⁾ Shang-Yu Yu²⁾

【 Summary 】

Shade tolerance is a fundamental concept of forest ecology and silviculture, yet little quantitative information concerning the shade tolerance of many species has been documented. This study classified the shade-tolerance levels of native woody species in Taiwan by their physiological functional traits, i.e., photosynthetic capacity (A_{\max}). In total, the photosynthetic characteristics of 440 woody species, including 434 dicotyledons, 1 monocotyledon, and 5 gymnosperms, were measured. Results showed that A_{\max} values of all tested species were in the range of 7.8~37.2 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, while 10 species showed A_{\max} values of $\geq 30.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, with the highest being *Acalypha caturus*. Light saturation points of all species ranged 740~1800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; light compensation points (LCPs) ranged 7.9~34.6 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; dark respiration rates ranged 0.85~3.09 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Among the tested 434 woody dicotyledons, 28, 81, 138, 107, and 80 species were respectively classified as shade-tolerance level I (very intolerant), II, III, IV, and V (very tolerant). This indicated that most native woody species are moderate shade-tolerant species. The 4 photosynthetic characteristics of all species showed significantly positive relationships. In particular, A_{\max} and LCP were nearly 1:1 linearly related. Results showed that only a few genera had congeners classified into the same shade-tolerance level. This study also calculated the shade-tolerance index of families, and found that phylogenetically related families had the same or similar shade-tolerance levels. In addition, only 17% of the 440 tested woody species were deciduous; 46 and 42% of the species in the shade-tolerance levels I and II were deciduous; but all species in shade-tolerance level V were evergreens. This study classified shade-tolerance levels for 63% of native tree species and 15% of native shrub species, which added up to 43% of all native woody species of Taiwan. Data of this study provide practical references for horticultural landscape design, forestry nursery tending, species-site matching, and ecological restoration, as well as for quantifying successional stages of stands.

Key words: leaf habit, photosynthetic capacity, phylogeny, physiological functional traits, shade-tolerance level.

Kuo YL, Lin TY, Yang YY, Chen HL, Yang CK, Yu SY. 2021. Photosynthetic characteristics and shade tolerance of 440 native woody species in Taiwan. *Taiwan J For Sci* 36(3):189-220.

緒言

耐陰性(shade tolerance)是樹種幼齡植株在林下低光環境維持生命及持續生長的

能力(Walters and Reich 1999, Niinemets and Vallandares 2006)，此性狀受到基因調控

(Gommers et al. 2013)。耐陰性在不同樹種間可能由不同的性狀組合所決定，也會受生物與非生物環境因子共同影響(Valladares and Niinemets 2008)。早期的生態學者根據熱帶雨林樹種的生活史及生理性狀，將樹種的耐陰性只區分為先驅種(pioneer)及非先驅種(non-pioneer)兩類(Swaine and Whitmore 1988)。後續的學者認為耐陰性為連續的性狀，多數樹種的耐陰性是界於典型先驅種與極端耐陰種之間(Wright et al. 2003, Kelly et al. 2009, Avalos 2019)。

不同樹種對光的需求及對不同光環境反應的差異，是影響森林更新及群聚組成變動的重要驅動力(Lusk and Jorgensen 2013)；演替過程植群組成的改變，與樹種本身固有的耐陰能力有重要關係，因此耐陰性為植物適存度(fitness)的關鍵成分，也是現代森林演替理論的基礎(Lienard et al. 2015, Avalos 2019)。了解不同樹種在林下環境生存與生長之間的取捨關係，有助於我們了解森林群聚演替規律及物種間共存的機制(Lusk and Jorgensen 2013)。

在樹冠鬱閉的森林，耐陰樹種的幼苗及稚樹為何能在光資源甚低的林下環境生存？過去曾認為樹種的耐陰性是由增加低光下捕捉光能的能力所決定，是要在低光條件下獲得較大的淨碳收穫(Givnish 1988)。後續研究則認為樹苗在林下環境維持生存，比持續生長更為重要。也就是說，耐陰樹苗在光資源甚低的森林下層能生存，是因為它們可將碳支出降至最低，而不是要優先提高碳收穫能力(Craine and Reich 2005)。耐陰樹苗減少碳支出的方法，包括降低葉片轉換率(葉壽命較長)、降低葉片被啃食機會(化學防禦物質多)、減少葉片遭機械傷害(比葉重大或較堅韌)，以及具較低的呼吸率(Kitajima 1994, Reich et al. 2003, Poorter and Bongers 2006)。此外，森林內光資源雖極為受限，林床上方因土壤呼吸(soil respiration)釋出額外高濃度的CO₂，也可降低林下小苗的暗呼吸率(dark respiration rate, R_d)及光補償點(light compensation point, LCP)，提高淨光合作用率(Cheng and Kuo 2004)，有助於耐陰樹苗的生存。

樹種的耐陰性如何判斷？林業人員從事育林實務工作，並長期在野外觀察，對當地樹種的耐陰性會有一定的認識。Baker (1949)統整 55位林業專家的意見，提出美國東部與西部，針葉及闊葉林主要樹種五個等級的耐陰性名錄。這是由經驗主觀判斷樹種的耐陰性。Humbert et al. (2007)藉由生態專家評定北美東部森林林下常見的347種植物的耐陰等級，其中包括71種喬木及灌木。除了上述定性的判斷，藉族群統計學(demography)分析幼齡木在林下環境的密度、生長率及死亡率等量化數據，可定量評估不同樹種的耐陰性(Lorimer 1983, Kobe et al. 1995)。此外，藉由估算某樹種苗木或稚樹得以生存的最低光量程度，可資判斷樹種耐陰性；被用來顯示幼齡木最低有效光資源的指標，包括樹冠光照指標(crown illumination index) (Clark and Clark 1992, Keeling et al. 2008)，樹冠暴露程度(crown exposure scale) (Poorter and Bongers 2006)，以及全株光補償點(whole-plant light compensation point) (Givnish 1988, Lusk and Jorgensen 2013)。木材密度(wood density)也曾用來當作樹種耐陰性的指標(Falster et al. 2018)。除此之外，可藉光合作用生理性狀來區別林木的耐陰性(Bazzaz and Pickett 1980)。有研究認為光飽和點(light saturation point, LSP) (Teskey and Shrestha 1985)、光補償點(LCP) (Sendall et al. 2015)、暗呼吸率(R_d) (Crain and Reich 2005, Baltzer and Thomas 2007)可供判斷樹種的耐陰性。然而，有研發現受到個體生理可塑性的影響，同一物種LCP及R_d在不同光環境下變異很大，且不同耐陰等級樹苗間LCP或R_d不一定具顯著差異，認為此兩性狀不適宜當作判斷樹種耐陰性的生理參數(García-Núñez et al. 1995, Reich et al. 2003)。植物達LSP時的淨光合作用率，稱為光飽和光合作用率(light-saturated photosynthetic rate, A_{sat})，可藉各物種樣本葉片A_{sat}的平均最高值當做該物種的光合潛力(photosynthetic capacity, A_{max}) (Kuo and Yeh 2015)，並可由A_{max}此量化數據判斷不同物種的耐陰等級(Ellis et al. 2000, Kuo and Yeh 2015)。

光合潛力為植物在適合的環境條件下，發揮遺傳潛力所能進行的最大淨光合作用率，是植物重要的功能性狀(functional traits)之一(Reich et al. 1999)，而此性狀與植物的其它重要功能性狀具相關性，例如與生長率、葉部氮含量具顯著正相關，而與葉壽命、比葉重及演替階段(Koike 1988, Reich et al. 1999, 2003, Givnish 2002)具顯著負相關。無論在高光或低光下，較不耐陰樹種苗木的光合潛力都比較耐陰樹種高(Walters and Reich 1999, Valladares and Niinemets 2008)。因此，藉由各樹種的光合潛力數值，應可供判斷樹種的耐陰性。Kuo and Yeh (2015)認為國際學界目前尚無藉樹種的光合潛力供判斷某地區樹種耐陰性的報導，其原因並非此生理性狀不適用，較可能的原因是光合潛力較不易量測。若能在環境條件一致的共同試區(common garden)量測多種樹種的光合潛力，應可藉此性狀區分該地區樹種的耐陰性(Kuo and Yeh 2015)。

就不同演替階段的樹種而言，演替早期的樹種比演替中期或晚期的樹種有顯著較高的光合潛力，這在溫帶林(Bassow and Bazzaz 1997)、亞熱帶森林(Zhu et al. 2013)、熱帶雨林(Nogueira et al. 2004)、熱帶山地雨林(Dusenge et al. 2015)、熱帶旱林(Ellis et al. 2000)都有報導。也有研究發現較不耐陰的需光樹種(light-requiring species)之光合潛力會顯著高於較耐陰的樹種，這在熱帶森林(Poorter and Bongers 2006, Houter and Pons 2012)或溫帶森林(Hallik et al. 2009, Salgado-Luarte and Gianoli 2017)都有報導。然而，有研究發現溫帶落葉闊葉林不同耐陰等級樹種間，光合潛力並不具顯著差異(Niinemets and Valladares 2006, Janse-Ten Klooster et al. 2007)，可能是溫帶落葉林不同耐陰等級樹種的葉壽命均很短所致(Lusk 2004)。

木本植物的葉習性(leaf habit)和物種的生存策略有關，主要分為常綠性(evergreen)及落葉性(deciduous)兩類。前者植株冠層全年都有綠葉，後者植株在不利的環境條件，例如低溫或乾旱，全株會呈季節性落葉。有些常綠樹種遭遇不利環境條件時會掉落大部分葉片，但不

會全株落葉，可稱為半常綠性(semi-evergreen)的葉習性，但過去較常稱為半落葉性(semi-deciduous)。原本為常綠性的木本植物，若分布在逆境極為嚴重的生育地，在逆境期間全株落葉，但逆境過後立即重新長葉，可稱為假落葉(pseudo-deciduous)的生態現象，例如在恆春半島及澎湖普遍入侵的銀合歡(*Leucaena leucocephala*)即有假落葉現象。另外有極少數的木本植物在全株落葉後1~2週內即長出新葉，全株快速換葉，可稱為短暫落葉(brevi-deciduous)的葉習性(Cianciaruso et al. 2013)。這些不同的策略，有可能和物種的耐陰性搭配，提高物種對環境的適應能力。

Kuo and Yeh (2015)曾測得臺灣原生亞熱帶闊葉樹種180種的光合潛力，並由專家學者確認藉由光合潛力判斷樹種耐陰等級的適宜性。該研究將樹種五耐陰等級的光合潛力範圍分別設定為I: ≥ 26.0 , II: 25.9~21.0, III: 20.9~15.0, IV: 14.9~12.5, V: $< 12.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Kuo and Yeh 2015)。臺灣的原生種喬木類有588種，原生灌木類另有420種，合計有高達1008種原生木本植物(Hsieh 2003)。前項研究雖然完成了180種原生闊葉木本植物的光合潛力測定，並獲知各物種的耐陰等級，但是尚有為數眾多物種的耐陰性仍待評估。因此本研究持續增加更多物種光合性狀的測定，建立臺灣原生喬木及灌木類物種光合性狀及耐陰性的資料庫。此外，Poorter and Bongers (2006)指出同屬物種(congeners)具有類似的光合作用表現，認為親緣關係(phylogeny)對光合作用性狀有部份的決定性，但這方面很少有研究報導。本研究測定440種木本植物的光合潛力，此項資料可供比較物種耐陰性與親緣關係的連結程度。

本研究之目的為瞭解臺灣原生的440種針葉、闊葉木本植物的光合潛力、光飽和點、光補償點及暗呼吸率等四項光合性狀，並藉由光合潛力此生理性狀，歸類各雙子葉木本植物的耐陰等級。獲知眾多物種的耐陰等級後，選取測定物種數較多的科(family)，可依系統發生學知識繪製這些科別的親緣關係樹狀圖(phylogenetic tree)，並可分析這些科別全科整

體的耐陰等級特性。同一個屬(genus)的物種，彼此的親緣關係應該最為接近，本研究提出的第一個問題為：可藉同屬已測定光合潛力，獲知其耐陰等級的幾個物種，去推論其他同屬但尚未測定光合潛力物種的耐陰等級嗎？本研究提出的第二個問題為：親緣關係較接近的科別，其耐陰等級是否也較接近？此項親緣關係與耐陰等級關聯性的比較，經查詢相關文獻，在過去並未有研究探討過。此外，過去探討臺灣原生180種闊葉樹種的耐陰性時，發現落葉物種以耐陰等級I及II者居多，耐陰等級V並無落葉物種。本研究有了更多木本植物耐陰性的資料後，也將針對上述現象再行確認。

材料與方法

供試木本植物

本研究選定435種被子類木本植物及5種裸子植物，共計440種供光合作用性狀測定，其中喬木類有375種，灌木類為65種。供試物種中有180種的光合潛力已在Kuo and Yeh (2015)發表，但前述物種的光飽和點、光補償點及暗呼吸率尚未被研究。被子植物中有432種是臺灣原生種，其餘種類如潺槁樹(*Litsea glutinosa*)及烏桕(*Triadica sebifera*)雖不是原生於臺灣，但在金門有分布，而千年桐(*Vernicia montana*)則是臺灣野外常見的歸化種。裸子植物5種包括臺東蘇鐵(*Cycas taitungensis*)、竹柏(*Nageia nagi*)、蘭嶼羅漢松(*Podocarpus costalis*)、叢花百日青(*Podocarpus fasciculatus*)及桃實百日青(*Podocarpus nakaii*)。選用物種中有113種為臺灣特有種(endemic to Taiwan)，經由紅皮書名錄(Editorial Committee of the Red List of Taiwan Plants 2017)判定為受脅類別極危(critically endangered)等級有18種、瀕危(endangered)等級有21種、易受害(vulnerable)等級有41種(如Table 1記載)。供試木本植物中的385種是栽植在屏東科技大學森林系苗圃的共同試區。我們在此苗圃已栽植過400種以上的臺灣原生木本植物，其中百種以上是由林業試驗所楊正鈞研究員提供的發芽種子所育成。移植後栽培未成功者或無

幼苗者另於林業試驗所蓮華池研究中心之蓮華池試驗林(南投縣)，以及恆春研究中心之恆春熱帶植物園(屏東縣)兩處，分別測定25及20種木本植物，並在屏科大所轄達仁林場(台東縣)測定10樹種(如Table 1)。所有供試物種都是測定根系自然伸展在土壤中，非容器培養的植株。

本研究大部分物種為1~5年生的苗木或稚樹，植株高度多在40~300 cm範圍。此處撫育管理良好，供試植株生長在光、水、養分資源都不受限的環境，且是在雨季期間上午光照、氣溫、相對溼度都適合的氣象條件下進行光合作用性狀測定。在此最適(optimum)條件下測定葉部生理性狀，應可反映出該物種光合作用表現的固有潛力(inherent potential) (Poorter and Bongers 2006)。在蓮華池研究中心的櫟園，測定4種栽植的殼斗科(Fagaceae)樹種：南投石櫟(*Lithocarpus nantoensis*)、菱果石櫟(*L. synbalanos*)、灰背櫟(*Quercus hypophaea*)、毬子櫟(*Q. sessilifolia*)，而台灣山茶(*Camellia formosensis*)、垢果山茶(*C. furfuracea*)也是測定栽植的植株，其餘19種為野生植株。在恆春研究中心的熱帶植物園測定16種栽植的物種，而山椴子(*Buchonania arborescens*)、番仔林投(*Dracaena angustifolia*)、長葉芋麻(*Boehmeria wattersii*)、裏白巴豆(*Croton cascarilloides*)則是測定野生植株。在本校達仁林場測定的物種都是野生的稚樹或成樹。本研究供試木本植物中以樟科(Lauraceae) 46種、殼斗科40種較多，分別為該兩科臺灣原生種喬灌木類總數的69及91% (Table 2)；桑科(Moraceae)、大戟科(Euphorbiaceae)、芸香科(Rutaceae)分別測定了20、18及15種；薔薇科(Rosaceae)、茜草科(Rubiaceae)都測定14種；唇形科(Lamiaceae)、報春花科(Primulaceae)、桃金娘科(Myrtaceae)、錦葵科(Malvaceae)、豆科(Fabaceae)、葉下珠科(Phyllanthaceae)、茶科(Theaceae)則測定13~10種。

本研究測定物種的科別及學名是依照2017臺灣維管束植物紅皮書名錄(Editorial Committee of the Red List of Taiwan Plants 2017)所示。但是印度山芙蓉(*Hibiscus indica*)、

橢圓葉赤楠(*Syzygium acutisepalum* var. *elliptifolium*)及恆春山枇杷(*Eriobotrya deflexa* f. *koshunensis*)未列於上述書籍，是採用台灣樹木誌(Lu et al. 2017)之學名。物種的葉習性方面，部分參考台灣樹木誌(Lu et al. 2017)，部分根據個人野外觀察。

光合作用性狀測定

自2008至2020年，於每年6~10月雨季期間的上午06:30~10:30，進行供試植物光合作用性狀的測定。只在雨季期間測定，是因為在乾季期間較低的大氣相對溼度及土壤水分，會令林木的氣孔導度及淨光合作用率大幅降低(Kuo et al. 2004b)，無法獲得各物種遺傳上最高的生理表現。供測定的葉片是選取植株上方或外側的新近成熟葉片。同一物種選定1~4個健康植株，測定 ≥ 12 個樣本葉片。原則上一物種在同一日只測定4個葉片在高光條件下的光合性狀，藉分散測定日及測定時段，來獲取較適合該植株生理表現的微環境條件(光量、照光持續時間、氣溫、相對溼度等)。在野外測定時植株若較為高大，則以高枝剪剪下樹冠外測能照到直射光的一段帶葉枝條，在盛水容器中剪下枝條前端約2 cm以利吸水，再進行光合性狀測定；同一葉片測定時間若超過10 min即不用，更換新鮮枝葉後再測。在屏科大苗圃各物種測定光合性狀的樣本數大多在15~25片，在野外各物種則測定約12~18個葉片。

測定光合性狀的儀器為攜帶式光合作用系統(LI-6400XT, LI-COR, Lincoln, NE, USA)，有三套系統供測定。該系統配備有可精細控制光量的LED紅藍光光源，以及可微調至ppm等級的CO₂控制系統，且可透過加熱板及冷卻裝置調節葉箱內的溫度。測定時，葉箱的CO₂濃度控制在400 $\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$ ，葉箱加熱板溫度控制在28°C，相對溼度維持在60~80% (Kuo and Yeh 2015)。擬測定的物種若經驗上判斷為較不耐陰，則光量由1200 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 開始，待淨光合作用率穩定後逐次增加光量200 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，直到當次測值已不比上次明顯增加，即結束測定，否則光量一直增加到2000 $\mu\text{mol photon}$

$\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。經驗上判斷為耐陰性較高的物種，光量則由600 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 開始，逐步提高200 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，直到當次測值不比上次測值增加，甚或因光抑制而降低，則可結束測定。各葉片測得上述高光條件下的光合作用光反應數值後，將該組淨光合作用率數值最大者，乘以0.95，所得數值視為該葉片的光飽和光合作用率(A_{sat}) (Kuo and Yeh 2015, Guimarães et al. 2018)；各葉片淨光合作用率隨光量變化的數據可計算直線迴歸式，可求得A_{sat}對應的光量，此即為該葉片的LSP。將同一物種各植株所有葉片的A_{sat}數值排序，選取最大的4個數值平均，得該物種的光合潛力(A_{max})數值(Kuo and Yeh 2015)。上述4個數值的變異係數(coefficient of variation, CV)需 $\leq 5\%$ ，若大於5%，通常是其中的最大值偏離平均值較多，致變異係數偏高。處理方式為不計該最大數值，另選該葉片A_{sat}數據中排序第5的數值與排序2~4數值平均，若變異係數可 $\leq 5\%$ ，則此4個數據的平均值即為該樹種的A_{max}；若變異係數仍高於5%，則選取其它的葉片再重新測定光合作用光反應，直到新獲得的A_{sat}數值可將CV控制在5%以內，由此得到該樹種的A_{max}。藉由上述步驟可控管各物種A_{max}數據的品質。供試各物種LSP的計算方式為，將同一物種各植株所有葉片的LSP數值排序，為了避免過大或過小值對平均值的影響，本研究選取中位數且CV $\leq 5\%$ 的4筆數據平均，當做該物種的光合作用光飽和點。

本研究也測定所有供試物種的光合作用光補償點(LCP)及暗呼吸率(R_d)。測定的葉片及樣本數，以及葉箱之溫度、溼度、CO₂濃度設定條件與上述光合潛力的測定相同，但光照條件的設定不同。經驗上判斷供測物種若較不耐陰，則光量級設定在0、10、15、30 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ；經驗上判斷耐陰性較高者，則光量級設定在0、5、10、20 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。將此低光條件下測得之淨光合作用率與光量數值求取直線迴歸式，當光量為0時的淨光合作用率值即為R_d；當淨光合作用率為0時的光量值即為LCP (Kuo et al. 2004a)。將各物種測得的所有LCP或R_d數據排序，選取中位數且CV $\leq 5\%$ 的4筆數據，平

均後當做該物種的光合作用光補償點或暗呼吸率數值。鈍齒鼠李(*Rhamnus crenata*)及通條樹(*Stachyurus himalaicus*)之LCP與 R_d 因樣本數不足而未呈現。

物種耐陰等級的判斷

獲得各物種的光合潛力(A_{max})數值後，依據已經建立的門檻值來歸類各物種I~V的耐陰等級(Kuo and Yeh 2015)。 A_{max} 門檻值的設定如下，I: ≥ 26.0 ; II: 25.9~21.0; III: 20.9~15.0; IV: 14.9~12.5; V: $< 12.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。此五類耐陰等級的樹種(喬木類)，依序分別稱為先驅樹種、陽性樹種、中等耐陰樹種、耐陰樹種、極耐陰樹種。

全科物種的耐陰性計算方法

不同物種(species)的耐陰性，分布在極不耐陰(I)與極耐陰(V)此連續梯度的某一階段。本研究嘗試將此耐陰性梯度變化概念引伸到科層級的分類群。為了量化各科別整體性的耐陰性程度，本研究修改Lienard et al. (2015)計算林分耐陰性指標值(stand shade-tolerance index)的方法，將一個科視為一個林分，同一科各個物種當做樣本，計算各科別整體性的耐陰性指標值(family shade-tolerance index, FSTI)。本研究選擇光合性狀測定物種數 ≥ 7 的科別，先計算該科物種分別在五類耐陰等級的分布比例 α_i (介於0~100%)，再將各耐陰等級的 α_i 值乘以該耐陰等級的加權值 ρ_i ，耐陰等級I~V的 ρ_i 值分別設定為0.00, 0.25, 0.50, 0.75, 1.00，最後加總該科各耐陰等級的 $\alpha_i \times \rho_i$ 數值，求得該科全科的FSTI值。此FSTI值介於0~1之間，數值越大表示該科物種整體性的耐陰程度越高。藉由各科物種在何類耐陰等級有較高的分布比例，配合該科的FSTI數值，可供判斷全科整體性的耐陰等級(family shade-tolerance level, FSTL)。FSTI 數值若分別在 < 0.30 , 0.30~0.44, 0.45~0.59, 0.60~0.74, ≥ 0.75 五類範圍，則其FSTL分別歸類在I~V等級。

科分類群的親緣關係樹狀圖繪製

本研究挑選物種數 ≥ 7 的科別，依系統發

生學繪製科層級的親緣關係樹狀圖。供比較的科別包括樟科、桃金娘科、錦葵科、楝科(Meliaceae)、芸香科、無患子科(Sapindaceae)、殼斗科、桑科、大麻科(Cannabaceae)、薔薇科、豆科、衛矛科(Celastraceae)、大戟科、葉下珠科、茶科、報春花科、柿樹科(Ebenaceae)、木犀科(Oleaceae)、唇形科、茜草科及冬青科(Aquifoliaceae)，共計21個科。被子植物親緣關係樹狀圖是參考Angiosperm Phylogeny Group (2016)進行改繪，只保留本研究供比較的21科之分類群。

結果

光合作用性狀與耐陰性

供試440種喬木及灌木的光合性狀，包括光合潛力(A_{max})、光飽和點(LSP)、光補償點(LCP)、暗呼吸率(R_d)，列如Table 1。光合潛力最高者為大戟科的蘭嶼鐵莧(*Acalypha akoensis*)，最低者為非洲核果木科(Putranjivaceae)的校力坪鐵色(*Drypetes karapinensis*)， A_{max} 分別為37.2及7.8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Table 1)，高低相差將近5倍。 $A_{max} \geq 30.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 的物種共有10種，除了蘭嶼鐵莧外，另有山芙蓉(*Hibiscus taiwanensis*)、苦楝(*Melia azedarach*)、野桐(*Mallotus japonicus*)、黃槿(*Hibiscus tiliaceus*)、構樹(*Broussonetia papyrifera*)、血桐(*Macaranga tanarius*)、蟲屎(*Melanolepis multiglandulosa*)、相思樹(*Acacia confusa*)、食茱萸(*Zanthoxylum ailanthoides* var. *ailanthoides*)。供試物種LSP範圍在1800~740 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之間；LCP範圍在34.6~7.9 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之間； R_d 在3.09~0.85 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之間(Table 1)。上述三項光合作用性狀同樣都是以蘭嶼鐵莧最高，而LSP及 R_d 最低者同樣都是校力坪鐵色，但LCP最低者是竹柏。此440種植物的 A_{max} 以分布在13.0~13.9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 範圍的物種數最多，高達49種，其中有14種為殼斗科樹種； A_{max} 在12.0~12.9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 範圍者也高達47種； $A_{max} < 10.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 者只有12種(Table 1)。

Table 1. Photosynthetic characteristics and shade-tolerance level (STL) of 440 woody species of Taiwan. A_{\max} , photosynthetic capacity (underlined values of A_{\max} were reported by Kuo and Yeh 2015); R_d , dark respiration rate ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); LSP, light saturation point; LCP, light compensation point ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); STL, I very intolerant, II intolerant, III moderately tolerant, IV tolerant, V very tolerant; End, endemism and threatened classification, #, endemic to Taiwan, CR, critically endangered, EN, endangered, VU, vulnerable; LHb, leaf habit, E, evergreen, SE, semi-evergreen, BD, brevi-deciduous, D, deciduous; measured at ¹⁾ Lienhuachih Experimental Forest, ²⁾ Hengchun Botanical Garden, ³⁾ Darzen Experimental Forest

Family	Species	A_{\max}	LSP	LCP	R_d	STL	End	LHb
Lauraceae (樟科)	<i>Beilschmiedia erythrophloia</i> (瓊楠)	<u>13.5</u>	1170	13.8	1.19	IV		E
	<i>Beilschmiedia tsangii</i> (華河瓊楠)	<u>17.5</u>	1360	17.4	1.35	III		E
	<i>Cinnamomum kanehirae</i> (牛樟)	<u>16.2</u>	1350	16.8	1.40	III	# EN	E
	<i>C. brevipedunculatum</i> (小葉樟)	<u>13.7</u>	1230	13.9	1.22	IV	# VU	E
	<i>C. insulari-montanum</i> (臺灣肉桂)	<u>16.2</u>	1320	15.9	1.35	III	#	E
	<i>C. camphora</i> var. <i>camphora</i> (樟樹)	<u>21.4</u>	1460	21.6	1.81	II		E
	<i>Cinnamomum kotoense</i> (蘭嶼肉桂)	15.1	1320	15.3	1.31	III	# CR	E
	<i>Cinnamomum macrostemon</i> (胡氏肉桂)	14.8	1290	14.4	1.34	IV	#	E
	<i>Cinnamomum micranthum</i> (冇樟) ¹⁾	17.4	1330	17.3	1.38	III		E
	<i>Cinnamomum osmophloeum</i> (土肉桂)	<u>14.7</u>	1260	15.2	1.24	IV	#	E
	<i>Cinnamomum reticulatum</i> (土樟)	16.9	1340	16.2	1.41	III	#	E
	<i>Cinnamomum subavenium</i> (香桂)	<u>14.3</u>	1230	14.3	1.26	IV		E
	<i>Cryptocarya chinensis</i> (厚殼桂)	<u>9.8</u>	980	9.3	0.94	V		E
	<i>Cryptocarya concinna</i> (土楠)	<u>12.5</u>	1140	12.3	1.14	IV		E
	<i>Cryptocarya elliptifolia</i> (菲律賓厚殼桂)	15.0	1330	15.2	1.31	III	CR	E
	<i>Dehaasia incrassata</i> (腰果楠) ²⁾	11.7	1140	12.1	1.07	V	CR	E
	<i>Endiandra coriacea</i> (三蕊楠)	15.2	1300	15.1	1.30	III	CR	E
	<i>Lindera aggregata</i> (天台烏藥)	12.6	1130	12.6	1.19	IV		E
	<i>Lindera akoensis</i> (內荖子)	<u>17.6</u>	1370	17.1	1.38	III	#	E
	<i>Lindera communis</i> (香葉樹)	13.6	1170	13.3	1.21	IV		E
	<i>Litsea acuminata</i> (長葉木薑子) ¹⁾	11.2	1110	11.2	1.05	V		E
	<i>Litsea acutivena</i> (銳脈木薑子)	12.2	1130	12.4	1.14	V		E
	<i>L. akoensis</i> var. <i>akoensis</i> (屏東木薑子)	10.4	1040	9.8	1.01	V	#	E
	<i>L. a.</i> var. <i>chitouchiaoensis</i> (竹頭角木薑子)	13.4	1230	13.8	1.21	IV	#	E
	<i>Litsea cubeba</i> (山胡椒) ¹⁾	22.2	1500	22.4	1.87	II		D
	<i>Litsea garciae</i> (蘭嶼木薑子) ²⁾	14.2	1250	13.8	1.27	IV	CR	E
	<i>Litsea glutinosa</i> (潺槁樹)	20.0	1420	20.0	1.74	III		E
	<i>Litsea hypophaea</i> (小梗木薑子)	<u>16.7</u>	1310	16.5	1.32	III	#	E
	<i>Litsea lii</i> var. <i>lii</i> (李氏木薑子)	13.3	1150	12.3	1.21	IV	#	E
	<i>Machilus japonica</i> var. <i>japonica</i> (假長葉楠)	11.1	1030	11.0	1.11	V		E
	<i>Machilus japonica</i> var. <i>kusanoi</i> (大葉楠)	<u>14.9</u>	1270	14.9	1.29	IV	#	E

con't

Lauraceae (樟科)	<i>M. obovatifolia</i> var. <i>obovatifolia</i> (恆春槿楠)	<u>15.9</u>	1280	15.8	1.35	III	#	E	
	<i>Machilus philippinensis</i> (菲律賓槿楠)	13.4	1210	13.4	1.22	IV		E	
	<i>Machilus thunbergii</i> (紅楠)	<u>14.5</u>	1230	14.9	1.28	IV		E	
	<i>M. zuihoensis</i> var. <i>mushaensis</i> (霧社槿楠)	<u>15.1</u>	1340	14.7	1.32	III	#	E	
	<i>M. zuihoensis</i> var. <i>zuihoensis</i> (香楠)	<u>19.7</u>	1450	19.1	1.62	III	#	E	
	<i>Neolitsea buisanensis</i> (武威山新木薑子) ³⁾	11.6	1040	11.2	1.15	V		E	
	<i>N. b. f. sutsuoensis</i> (石厝新木薑子)	<u>15.4</u>	1340	15.9	1.32	III	#	E	
	<i>N. aciculata</i> var. <i>aciculata</i> (銳葉新木薑子)	13.6	1180	14.2	1.22	IV		E	
	<i>N. a. var. variabilissima</i> (變葉新木薑子)	10.6	1070	10.6	1.03	V	#	E	
	<i>Neolitsea konishii</i> (五掌楠) ¹⁾	13.0	1140	13.0	1.27	IV		E	
	<i>Neolitsea parvigemma</i> (小芽新木薑子)	<u>14.5</u>	1280	13.9	1.32	IV	#	E	
	<i>Neolitsea sericea</i> var. <i>aurata</i> (金新木薑子)	17.7	1360	18.3	1.47	III	EN	E	
	<i>Neolitsea sericea</i> var. <i>sericea</i> (白新木薑子)	12.2	1120	12.0	1.15	V		E	
	<i>Neolitsea villosa</i> (蘭嶼新木薑子)	14.0	1230	13.9	1.21	IV	CR	E	
	<i>Phoebe formosana</i> (臺灣雅楠)	<u>16.3</u>	1340	16.1	1.34	III		E	
	Fagaceae (殼斗科)	<i>Castanopsis chinensis</i> (桂林栲)	11.1	1020	11.3	1.07	V	VU	E
		<i>C. cuspidata</i> var. <i>carlesii</i> (長尾尖葉槲)	<u>14.1</u>	1260	14.2	1.25	IV		E
		<i>Castanopsis fabri</i> (星刺栲)	13.5	1270	13.3	1.23	IV		E
		<i>Castanopsis fargesii</i> (火燒柯)	15.1	1340	15.1	1.32	III		E
		<i>Castanopsis formosana</i> (臺灣苦槲)	<u>13.3</u>	1120	13.3	1.22	IV		E
<i>Castanopsis indica</i> (印度苦槲)		14.2	1200	14.1	1.25	IV		E	
<i>Castanopsis kawakamii</i> (大葉苦槲)		<u>14.9</u>	1200	14.8	1.24	IV		E	
<i>Castanopsis uraiana</i> (烏來柯) ³⁾		12.9	1140	12.7	1.22	IV		E	
<i>Lithocarpus amygdalifolius</i> (杏葉石櫟) ³⁾		13.4	1170	13.8	1.25	IV		E	
<i>L. chiaratuangensis</i> (大武石櫟)		13.5	1210	13.6	1.22	IV	EN	E	
<i>Lithocarpus corneus</i> (后大埔石櫟)		12.4	1150	12.6	1.15	V		E	
<i>Lithocarpus dodonaeifolius</i> (柳葉石櫟)		15.3	1330	15.6	1.35	III	# VU	E	
<i>Lithocarpus formosanus</i> (臺灣石櫟)		13.4	1200	13.4	1.20	IV	# CR	E	
<i>Lithocarpus glaber</i> (子彈石櫟)		13.1	1170	12.8	1.21	IV		E	
<i>Lithocarpus hancei</i> (三斗石櫟)		<u>15.1</u>	1330	15.2	1.34	III		E	
<i>Lithocarpus harlandii</i> (短尾葉石櫟)		13.3	1130	13.0	1.22	IV		E	
<i>Lithocarpus kawakamii</i> (大葉石櫟)		13.4	1230	13.1	1.24	IV	#	E	
<i>Lithocarpus konishii</i> (小西氏石櫟)		12.7	1120	12.8	1.21	IV	#	E	
<i>Lithocarpus lepidocarpus</i> (兔石櫟)		13.2	1150	13.0	1.23	IV	#	E	
<i>Lithocarpus nantoensis</i> (南投石櫟) ¹⁾		11.1	1110	10.7	1.06	V	# VU	E	
<i>Lithocarpus shinsuiensis</i> (浸水營石櫟)	12.9	1130	12.9	1.23	IV	# EN	E		
<i>Lithocarpus synbalanos</i> (菱果石櫟) ¹⁾	16.0	1280	15.6	1.36	III		E		

con't

Fagaceae (殼斗科)	<i>Quercus aliena</i> (槲櫟)	<u>21.4</u>	1480	21.3	1.80	II	CR	D
	<i>Quercus championii</i> (嶺南青剛櫟) ³⁾	19.2	1340	19.1	1.70	III		E
	<i>Quercus dentata</i> (槲樹)	<u>21.0</u>	1450	20.5	1.80	II		D
	<i>Quercus gilva</i> (赤皮)	<u>17.3</u>	1380	17.4	1.39	III		E
	<i>Q. glandulifera</i> var. <i>brevipetiolata</i> (思茅櫟)	<u>17.8</u>	1370	18.1	1.42	III	EN	D
	<i>Quercus glauca</i> var. <i>glauca</i> (青剛櫟)	<u>21.7</u>	1510	21.4	1.74	II		E
	<i>Quercus globosa</i> (圓果青剛櫟)	15.3	1290	15.2	1.37	III		E
	<i>Quercus hypophaea</i> (灰背櫟) ¹⁾	12.5	1110	13.2	1.18	IV	#	E
	<i>Quercus longinux</i> var. <i>longinux</i> (錐果櫟)	<u>13.9</u>	1180	14.3	1.22	IV	#	E
	<i>Quercus morii</i> (森氏櫟)	13.1	1240	13.3	1.21	IV	#	E
	<i>Quercus pachyloma</i> (捲斗櫟)	<u>17.4</u>	1390	16.9	1.38	III		E
	<i>Quercus repandifolia</i> (波葉櫟) ³⁾	12.6	1140	12.6	1.16	IV	# VU	E
	<i>Quercus sessilifolia</i> (榧子櫟) ¹⁾	15.3	1310	15.2	1.33	III		E
	<i>Quercus spinosa</i> (高山櫟)	13.0	1150	13.1	1.25	IV		E
	<i>Quercus stenophylloides</i> (狹葉櫟)	<u>13.0</u>	1110	13.6	1.23	IV	#	E
	<i>Quercus tarokoensis</i> (太魯閣櫟)	14.3	1290	14.3	1.27	IV	#	E
	<i>Quercus tatakaensis</i> (銳葉高山櫟)	13.7	1230	14.1	1.21	IV	#	E
	<i>Quercus variabilis</i> (栓皮櫟)	<u>21.4</u>	1510	21.7	1.81	II		D
	Actinidiaceae	<i>Saurauia tristyla</i> var. <i>oldhamii</i> (水冬瓜)	13.8	1140	14.0	1.26	IV	
Adoxaceae	<i>Sambucus chinensis</i> (冇骨消)	21.6	1440	21.1	1.77	II		E
(五福木科)	<i>Viburnum formosanum</i> (紅子莢迷)	16.0	1260	15.7	1.35	III		D
	<i>Viburnum luzonicum</i> (呂宋莢迷)	14.9	1300	14.6	1.24	IV		D
	<i>Viburnum odoratissimum</i> (珊瑚樹)	<u>16.8</u>	1390	16.7	1.39	III		E
	<i>Viburnum taitoense</i> (臺東莢迷)	<u>17.9</u>	1390	17.7	1.43	III	#	E
Akaniaceae	<i>Bretschneidera sinensis</i> (鐘萼木)	<u>19.2</u>	1410	18.4	1.59	III		D
Altingiaceae	<i>Liquidambar formosana</i> (楓香)	<u>18.6</u>	1360	18.2	1.48	III		D
Anacardiaceae (漆樹科)	<i>Buchanania arborescens</i> (山欖子) ²⁾	17.9	1310	17.4	1.55	III		E
	<i>Pistacia chinensis</i> (黃連木)	<u>28.1</u>	1550	27.2	2.49	I		D
	<i>Rhus javanica</i> var. <i>roxburghiana</i> (山鹽青)	<u>26.0</u>	1540	25.0	2.24	I		D
	<i>R. succedanea</i> var. <i>succedanea</i> (木蠟樹)	21.7	1480	21.8	1.86	II		D
	<i>Semecarpus cuneiformis</i> (鈍葉大果漆)	17.9	1370	17.0	1.60	III	EN	E
Annonaceae (番荔枝科)	<i>Goniothalamus amuyon</i> (恆春哥納香)	<u>12.6</u>	1110	12.5	1.13	IV	CR	E
	<i>Polyalthia liukiensis</i> (琉球暗羅)	10.3	1050	10.2	1.03	V	CR	E
Apocynaceae (夾竹桃科)	<i>Cerbera manghas</i> (海欖果)	<u>20.3</u>	1450	20.7	1.75	III		E
	<i>Tabernaemontana pandacaqui</i> (南洋馬蹄花)	17.5	1340	18.0	1.41	III		E
	<i>T. subglobosa</i> (蘭嶼馬蹄花)	<u>16.1</u>	1320	16.5	1.32	III		E
Aquifoliaceae (冬青科)	<i>Ilex asprella</i> (燈稱花)	12.6	1120	12.9	1.15	IV		D
	<i>Ilex cochinchinensis</i> (革葉冬青)	10.8	1040	10.9	1.06	V		E
	<i>Ilex ficoidea</i> (臺灣糊樗)	10.1	970	10.2	1.01	V		E
	<i>Ilex formosana</i> (糊樗)	11.1	1090	11.0	1.08	V		E

con't

Aquifoliaceae (冬青科)	<i>Ilex goshiensis</i> (圓葉冬青) ¹⁾	10.1	940	9.5	0.98	V		E
	<i>Ilex maximowicziana</i> (倒卵葉冬青)	13.5	1210	13.2	1.21	IV		E
	<i>Ilex rotunda</i> (鐵冬青)	<u>17.4</u>	1350	16.9	1.35	III		E
	<i>Ilex uraiensis</i> (烏來冬青)	11.8	1140	12.2	1.14	V		E
Araliaceae (五加科)	<i>Aralia bipinnata</i> (裏白櫨木)	21.6	1450	21.7	1.78	II		D
	<i>Dendropanax trifidus</i> (三菱果樹參) ²⁾	13.8	1250	13.5	1.24	IV	EN	E
	<i>Osmoxylon pectinatum</i> (蘭嶼八角金盤)	13.2	1160	13.4	1.24	IV		E
	<i>Schefflera octophylla</i> (江某)	<u>17.4</u>	1370	17.4	1.41	III		E
	<i>Tetrapanax papyriferus</i> (通脫木)	22.9	1510	22.3	1.82	II		E
Asparagaceae	<i>Dracaena angustifolia</i> (番仔林投) ²⁾	10.2	1050	9.5	1.04	-	VU	E
Betulaceae (樺木科)	<i>Alnus formosana</i> (臺灣赤楊)	<u>24.6</u>	1570	23.8	2.11	II		D
Bignoniaceae	<i>Radermachera sinica</i> (山菜豆)	24.7	1570	23.8	2.04	II		E
Calophyllaceae (胡桐科)	<i>Calophyllum blancoi</i> (蘭嶼胡桐)	<u>11.3</u>	1090	11.5	1.10	V	EN	E
	<i>Calophyllum inophyllum</i> (瓊崖海棠)	<u>20.4</u>	1500	20.3	1.74	III		E
Cannabaceae (大麻科)	<i>Aphananthe aspera</i> (糙葉樹)	21.1	1480	21.2	1.73	II		D
	<i>Celtis biondii</i> (沙楠子樹)	16.7	1320	16.6	1.42	III		D
	<i>Celtis formosana</i> (石朴)	<u>19.6</u>	1350	19.5	1.56	III	#	D
	<i>Celtis nervosa</i> (小葉朴)	17.7	1400	17.4	1.46	III	#	D
	<i>Celtis philippensis</i> (菲律賓朴樹) ²⁾	16.3	1320	16.4	1.35	III	VU	E
	<i>Celtis sinensis</i> (朴樹)	24.5	1510	24.2	2.09	II		D
	<i>Trema cannabina</i> (銳葉山黃麻)	23.0	1490	22.2	1.97	II		D
	<i>Trema orientalis</i> (山黃麻)	<u>27.7</u>	1580	27.4	2.17	I		D
Capparaceae (山柑科)	<i>Capparis floribunda</i> (多花山柑)	13.7	1260	13.4	1.23	IV	VU	E
	<i>Capparis lanceolaris</i> (蘭嶼山柑) ²⁾	13.9	1260	13.9	1.28	IV	CR	E
	<i>C. sikkimensis</i> subsp. <i>formosana</i> (山柑)	12.3	1170	12.8	1.15	V		E
	<i>Crateva adansonii</i> subsp. <i>formosensis</i> (魚木)	<u>15.5</u>	1250	15.9	1.37	III	#	D
Cardiopteridaceae	<i>Gonocaryum calleryanum</i> (柿葉茶茱萸)	<u>11.8</u>	1120	11.9	1.10	V	EN	E
Celastraceae (衛矛科)	<i>Euonymus cochinchinensis</i> (交趾衛矛)	10.9	1040	10.2	1.04	V		E
	<i>Euonymus japonicus</i> (日本衛矛)	12.7	1160	13.1	1.20	IV	CR	E
	<i>Euonymus laxiflorus</i> (大丁黃)	11.1	1110	11.1	1.06	V		E
	<i>Euonymus pallidifolia</i> (淡綠葉衛矛) ²⁾	<u>11.1</u>	1110	11.6	1.04	V	# EN	E
	<i>Euonymus spraguei</i> (刺果衛矛)	9.6	980	9.6	0.93	V	#	E
	<i>Euonymus tashiroi</i> (菱葉衛矛)	10.4	1030	10.4	1.02	V		E
	<i>Microtropis japonica</i> (日本賽衛矛)	8.7	850	9.2	0.91	V		E
Clusiaceae (藤黃科)	<i>Garcinia linii</i> (蘭嶼福木) ²⁾	12.8	1120	12.1	1.20	IV	#	E
	<i>Garcinia multiflora</i> (恆春福木)	<u>10.5</u>	1030	11.1	1.01	V		E
	<i>Garcinia subelliptica</i> (菲島福木)	<u>10.2</u>	950	9.7	0.91	V	EN	E
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i> (欖仁)	<u>23.8</u>	1440	23.4	1.89	II		D
Cornaceae (山茱萸科)	<i>Alangium chinense</i> (華八角楓)	22.5	1440	21.2	1.81	II		D
	<i>Benthamedia japonica</i> var. <i>chinensis</i> (四照花)	12.8	1120	13.1	1.20	IV		D
Daphniphyllaceae (虎皮楠科)	<i>Daphniphyllum glaucescens</i> subsp. <i>oldhamii</i> (奧氏虎皮楠)	<u>14.5</u>	1280	15.1	1.27	IV		E

con't

Ebenaceae (柿樹科)	<i>Diospyros blancoi</i> (毛柿)	<u>12.3</u>	1050	12.9	1.15	V		E
	<i>Diospyros eriantha</i> (軟毛柿)	<u>12.7</u>	1130	13.2	1.17	IV		E
	<i>Diospyros ferrea</i> (象牙樹)	<u>12.0</u>	1070	12.1	1.14	V	VU	E
	<i>Diospyros japonica</i> (山柿)	<u>23.2</u>	1530	22.0	1.87	II		D
	<i>Diospyros kotoensis</i> (蘭嶼柿)	<u>12.2</u>	1060	13.0	1.11	V	# EN	E
	<i>Diospyros maritima</i> (黃心柿)	<u>12.2</u>	1040	12.5	1.15	V		E
	<i>Diospyros morrisiana</i> (山紅柿)	<u>14.4</u>	1280	14.1	1.25	IV		D
	<i>Diospyros oldhamii</i> (俄氏柿)	<u>21.4</u>	1440	21.3	1.75	II		D
Ehretiaceae (厚殼樹科)	<i>Ehretia acuminata</i> (厚殼樹)	27.6	1560	27.1	2.33	I		E
	<i>Ehretia dicksonii</i> (破布烏)	<u>20.6</u>	1490	20.3	1.68	III		D
	<i>Ehretia resinosa</i> (恆春厚殼樹)	<u>23.3</u>	1510	23.9	1.97	II		D
Elaeagnaceae (胡頹子科)	<i>Elaeagnus formosana</i> (臺灣胡頹子)	16.2	1320	16.3	1.34	III	#	E
	<i>Elaeagnus oldhamii</i> (植栢)	<u>20.3</u>	1460	19.7	1.71	III		E
	<i>Elaeagnus thunbergii</i> (鄧氏胡頹子)	13.0	1140	13.1	1.21	IV	#	E
Elaeocarpaceae (杜英科)	<i>Elaeocarpus japonicus</i> (薯豆)	<u>14.0</u>	1230	14.4	1.24	IV		E
	<i>Elaeocarpus multiflorus</i> (繁花薯豆)	14.5	1280	14.6	1.29	IV	VU	E
	<i>E. sphaericus</i> var. <i>hayatae</i> (球果杜英) ²⁾	18.1	1330	18.1	1.52	III	#	E
	<i>Elaeocarpus sylvestris</i> (杜英)	<u>15.6</u>	1340	15.8	1.33	III		E
	<i>Sloanea formosana</i> (猴歡喜)	<u>13.3</u>	1170	13.7	1.19	IV	#	E
Euphorbiaceae (大戟科)	<i>Acalypha akoensis</i> (屏東鐵莧)	28.4	1620	28.3	2.51	I	#	E
	<i>Acalypha caturus</i> (蘭嶼鐵莧)	37.2	1800	34.6	3.09	I		E
	<i>Alchornea trewioides</i> var. <i>formosae</i> (臺灣山麻桿)	27.4	1570	27.7	2.44	I	# VU	SE
	<i>Croton cascarilloides</i> (裏白巴豆) ²⁾	12.5	1140	12.5	1.15	IV		E
	<i>Excoecaria agallocha</i> (土沉香)	<u>22.6</u>	1460	23.4	1.80	II	VU	E
	<i>Gelonium aequoreum</i> (白樹仔)	<u>13.6</u>	1200	13.7	1.21	IV	# VU	E
	<i>Homalanthus fastuosus</i> (圓葉血桐)	18.0	1380	17.9	1.59	III		E
	<i>Macaranga sinensis</i> (紅肉橙蘭)	22.0	1470	21.3	1.83	II		E
	<i>Macaranga tanarius</i> (血桐)	<u>31.9</u>	1650	26.9	2.51	I		E
	<i>Mallotus japonicus</i> (野桐)	<u>34.4</u>	1700	28.8	3.09	I		E
	<i>M. paniculatus</i> var. <i>paniculatus</i> (白匏子)	<u>29.4</u>	1650	28.9	2.33	I		E
	<i>M. p.</i> var. <i>formosanus</i> (臺灣白匏子)	24.9	1590	23.9	2.20	II	#	E
	<i>Mallotus philippensis</i> (粗糠柴)	14.3	1300	14.1	1.24	IV		E
	<i>Mallotus tiliifolius</i> (椴葉野桐) ²⁾	22.4	1480	21.8	1.84	II	VU	E
	<i>Melanolepis multiglandulosa</i> (蟲屎)	<u>31.0</u>	1640	31.0	2.80	I		D
	<i>Triadica cochinchinensis</i> (白栢)	<u>26.0</u>	1600	25.2	2.22	I		D
<i>Triadica sebifera</i> (烏栢)	28.5	1650	25.9	2.60	I		D	
<i>Vernicia montana</i> (千年桐)	22.0	1510	21.7	1.81	II		D	
Fabaceae (豆科)	<i>Acacia confusa</i> (相思樹)	<u>30.9</u>	1750	30.1	2.57	I		E
	<i>Albizia procera</i> (黃豆樹)	<u>23.0</u>	1480	22.8	1.75	II		D
	<i>Archidendron lucidum</i> (頷垂豆)	<u>16.1</u>	1330	16.4	1.34	III		E
	<i>Dendrolobium umbellatum</i> (白木蘇花)	22.8	1540	22.4	1.83	II		E
	<i>Erythrina variegata</i> (刺桐)	25.4	1590	25.4	2.20	II		D

con't

Fabaceae (豆科)	<i>Gleditsia rolfei</i> (恆春皂莢)	<u>25.1</u>	1550	23.4	2.13	II	VU	D
	<i>Millettia pinnata</i> (水黃皮)	<u>18.0</u>	1360	18.7	1.56	III		E
	<i>M. pulchra</i> var. <i>microphylla</i> (小葉魚藤)	17.1	1310	16.9	1.44	III	# CR	E
	<i>Ormosia formosana</i> (臺灣紅豆樹)	<u>11.4</u>	1090	11.3	1.09	V	# VU	E
	<i>Ormosia hengchuniana</i> (恆春紅豆樹)	<u>10.7</u>	1040	10.7	1.05	V	#	E
	<i>Sophora tomentosa</i> (毛苦參)	18.9	1410	18.2	1.67	III		E
Gentianaceae	<i>Fagraea ceilanica</i> (灰莉)	<u>15.5</u>	1250	16.2	1.36	III	VU	E
Goodeniaceae	<i>Scaevola taccada</i> (草海桐)	24.1	1520	23.7	2.20	II		E
Hamamelidaceae	<i>Distyliopsis dunnii</i> (尖葉水絲梨)	12.4	1150	12.3	1.14	V	EN	E
(金縷梅科)	<i>Distylium gracile</i> (細葉蚊母樹)	12.6	1150	13.0	1.16	IV	# VU	E
	<i>Distylium racemosum</i> (蚊母樹)	<u>12.1</u>	1080	13.0	1.14	V		E
	<i>Eustigma oblongifolium</i> (秀柱花) ¹⁾	14.0	1250	13.7	1.22	IV		E
Heliotropiaceae	<i>Heliotropium foertherianum</i> (白水木)	<u>28.7</u>	1650	32.0	2.62	I		E
Hernandiaceae	<i>Hernandia nymphifolia</i> (蓮葉桐)	<u>16.9</u>	1300	16.6	1.38	III	VU	E
Hydrangeaceae	<i>Deutzia pulchra</i> (大葉溲疏)	<u>21.8</u>	1500	21.6	1.80	II		D
(八仙花科)	<i>Hydrangea chinensis</i> (華八仙)	10.0	1020	10.3	1.03	V		E
Icacinaceae	<i>Nothapodytes nimmoniana</i> (青脆枝)	16.1	1310	16.2	1.32	III		E
Iteaceae	<i>Itea oldhamii</i> (鼠刺)	10.2	980	10.5	0.96	V		E
(鼠刺科)	<i>Itea parviflora</i> (小花鼠刺)	12.9	1170	12.1	1.11	IV	#	E
Juglandaceae	<i>Engelhardia roxburghiana</i> (黃杞)	<u>14.7</u>	1260	14.8	1.25	IV		SE
(胡桃科)	<i>Juglans cathayensis</i> (野核桃)	<u>24.0</u>	1520	23.8	2.34	II		D
Lamiaceae (唇形科)	<i>Callicarpa formosana</i> (杜虹花)	24.5	1460	22.4	2.11	II		E
	<i>C. f. var. glabrata</i> (六龜粗糠樹)	19.3	1400	18.7	1.67	III	#	E
	<i>C. hypoleucophylla</i> (灰背葉紫珠)	12.4	1040	12.5	1.18	V	# VU	E
	<i>C. japonica</i> var. <i>luxurians</i> (朝鮮紫珠)	21.1	1450	21.6	1.82	II		E
	<i>Callicarpa kochiana</i> (鬼紫珠)	17.7	1380	18.2	1.44	III		E
	<i>Callicarpa pilosissima</i> (細葉紫珠)	25.0	1540	24.9	2.04	II	#	E
	<i>Callicarpa remotiserrulata</i> (疏齒紫珠)	15.6	1270	15.8	1.35	III	#	E
	<i>Clerodendrum cyrtophyllum</i> (大青)	22.7	1540	21.4	1.77	II		E
	<i>Clerodendrum inerme</i> (苦林盤)	23.3	1460	23.5	1.88	II		E
	<i>Premna serratifolia</i> (臭娘子)	<u>27.7</u>	1630	26.5	2.22	I		E
	<i>Vitex negundo</i> (黃荊)	<u>26.3</u>	1590	25.0	2.24	I		SE
	<i>Vitex quinata</i> (山埔姜)	21.1	1480	21.0	1.78	II		E
	<i>Vitex rotundifolia</i> (海埔姜)	24.7	1590	23.4	2.11	II		SE
Lecythidaceae	<i>Barringtonia asiatica</i> (棋盤腳)	<u>16.1</u>	1300	16.7	1.39	III	VU	E
	(玉蕊科)	<i>Barringtonia racemosa</i> (穗花棋盤腳)	<u>15.8</u>	1320	16.4	1.36	III	VU
Lythraceae	<i>Lagerstroemia subcostata</i> (九芎)	<u>25.7</u>	1550	24.3	2.12	II		D
Magnoliaceae	<i>Michelia compressa</i> var. <i>formosana</i>	<u>17.5</u>	1360	17.2	1.42	III	#	E
	(木蘭科)	(烏心石)						
	<i>M. c. var. lanyuensis</i> (蘭嶼烏心石)	<u>16.8</u>	1320	16.2	1.39	III	#	E
Malvaceae (錦葵科)	<i>Berrya ammonilla</i> (六翅木)	21.2	1460	22.4	1.80	II	EN	E
	<i>Firmiana simplex</i> (梧桐)	<u>27.4</u>	1600	25.0	2.47	I		D
	<i>Heritiera littoralis</i> (銀葉樹)	<u>17.7</u>	1380	17.2	1.46	III	EN	E
	<i>Hibiscus indicus</i> (印度山芙蓉)	27.2	1590	27.0	2.53	I		SE

con't

Malvaceae (錦葵科)	<i>Hibiscus makinoi</i> (牧野氏山芙蓉)	29.2	1670	28.8	2.58	I		D
	<i>Hibiscus taiwanensis</i> (山芙蓉)	<u>35.8</u>	1760	29.1	3.02	I	#	SE
	<i>Hibiscus tiliaceus</i> (黃槿)	<u>34.2</u>	1760	27.5	2.73	I		E
	<i>Kleinhovia hospita</i> (克蘭樹)	<u>22.6</u>	1500	21.7	1.77	II		D
	<i>Pterospermum niveum</i> (翅子樹)	17.1	1330	17.6	1.41	III	VU	E
	<i>Reevesia formosana</i> (臺灣梭欏樹)	<u>13.2</u>	1190	13.4	1.19	IV	#	E
	<i>Sterculia ceramica</i> (蘭嶼蘋婆)	18.7	1370	18.6	1.60	III		E
	<i>Thespesia populnea</i> (緞楊)	<u>24.6</u>	1450	23.3	2.08	II	EN	E
Melastomataceae (野牡丹科)	<i>Astronia formosana</i> (鏽葉野牡丹) ³⁾	16.6	1310	16.8	1.43	III	#	E
	<i>Blastus cochinchinensis</i> (柏拉木) ¹⁾	9.5	990	9.3	0.98	V		E
	<i>Medinilla formosana</i> (臺灣野牡丹藤)	12.3	1130	12.3	1.14	V	# VU	E
	<i>Melastoma candidum</i> (野牡丹)	24.6	1530	22.7	2.04	II		E
Meliaceae (楝科)	<i>Aglaia chittagonga</i> (蘭嶼樹蘭)	12.0	1110	12.5	1.15	V	VU	E
	<i>Aglaia elliptifolia</i> (大葉樹蘭)	<u>13.1</u>	1160	12.9	1.19	IV		E
	<i>Aglaia formosana</i> (紅柴)	<u>15.7</u>	1270	15.7	1.33	III		E
	<i>Aphanamixis polystachya</i> (穗花樹蘭)	17.5	1390	17.7	1.49	III	VU	E
	<i>Dysoxylum arborescens</i> (小葉欖木)	12.5	1120	12.2	1.12	IV	VU	E
	<i>Dysoxylum hongkongense</i> (紅果欖木)	11.8	1140	11.5	1.11	V		E
	<i>Melia azedarach</i> (苦楝)	<u>34.6</u>	1730	30.1	2.45	I		D
Moraceae (桑科)	<i>Artocarpus xanthocarpus</i> (蘭嶼麵包樹) ²⁾	12.5	1120	12.3	1.15	IV	VU	E
	<i>Broussonetia papyrifera</i> (構樹)	<u>34.1</u>	1700	30.3	2.47	I		SE
	<i>Ficus ampelos</i> (菲律賓榕)	20.8	1480	20.7	1.74	III		E
	<i>Ficus benjamina</i> (白榕)	<u>22.0</u>	1510	21.9	1.75	II		E
	<i>Ficus caulocarpa</i> (大葉雀榕)	20.6	1460	20.4	1.75	III		BD
	<i>Ficus erecta</i> var. <i>beeheyana</i> (牛奶榕)	21.2	1440	21.9	1.83	II		D
	<i>Ficus esquiroliana</i> (黃毛榕)	23.4	1480	23.4	1.98	II	VU	SE
	<i>Ficus fistulosa</i> (水同木)	<u>18.9</u>	1390	18.3	1.59	III		E
	<i>Ficus formosana</i> (天仙果)	16.1	1290	15.3	1.35	III		E
	<i>Ficus irisana</i> (澀葉榕) ²⁾	16.7	1310	15.9	1.44	III		E
	<i>F. microcarpa</i> var. <i>crassifolia</i> (厚葉榕)	21.6	1440	21.9	1.88	II		E
	<i>F. microcarpa</i> var. <i>microcarpa</i> (榕樹)	<u>23.9</u>	1530	24.4	2.05	II		E
	<i>Ficus nervosa</i> (九丁榕) ²⁾	18.2	1390	18.1	1.57	III		E
	<i>F. ruficaulis</i> var. <i>antaoensis</i> (蘭嶼落葉榕)	25.4	1520	24.1	2.30	II	#	D
	<i>Ficus septica</i> (稜果榕)	<u>23.4</u>	1470	24.4	1.85	II		E
	<i>Ficus superba</i> var. <i>japonica</i> (雀榕)	<u>22.2</u>	1470	22.2	1.82	II		SD
	<i>Ficus tinctoria</i> (山豬朥)	23.0	1510	22.4	1.90	II		E
	<i>Ficus variegata</i> var. <i>garciae</i> (幹花榕) ²⁾	21.5	1480	21.5	1.81	II		E
	<i>Ficus virgata</i> (白肉榕)	22.0	1490	22.9	1.75	II		E
	<i>Morus australis</i> (小葉桑)	24.4	1540	24.3	2.22	II		E
Myricaceae (楊梅科)	<i>Myrica adenophora</i> (青楊梅)	<u>16.7</u>	1330	16.4	1.42	III	EN	E
	<i>Myrica rubra</i> (楊梅)	14.2	1250	14.0	1.32	IV		E
Myristicaceae (肉豆蔻科)	<i>Myristica elliptica</i> var. <i>simiarum</i> (紅頭肉豆蔻)	13.9	1280	13.3	1.29	IV	EN	E

con't								
Myristicaceae (肉豆蔻科)	<i>M. ceylanica</i> var. <i>cagayanensis</i> (蘭嶼肉豆蔻)	<u>11.3</u>	1110	11.4	1.12	V	VU	E
Myrtaceae (桃金娘科)	<i>Decaspermum gracilentum</i> (十子木)	<u>18.5</u>	1390	18.1	1.45	III		E
	<i>Rhodomyrtus tomentosa</i> (桃金娘)	18.4	1380	18.0	1.60	III		E
	<i>Syzygium acuminatissimum</i> (賽赤楠)	11.5	1070	11.2	1.13	V		E
	<i>S. acutisepalum</i> var. <i>elliptifolium</i> (橢圓葉赤楠) ¹⁾	13.3	1130	12.9	1.23	IV	#	E
	<i>S. densinervium</i> var. <i>insulare</i> (密脈赤楠)	10.1	1040	10.1	1.04	V	#	E
	<i>Syzygium euphlebiun</i> (細脈赤楠)	<u>10.9</u>	1070	10.7	1.04	V	#	E
	<i>Syzygium formosanum</i> (臺灣赤楠)	<u>10.9</u>	1080	10.9	1.06	V	#	E
	<i>Syzygium kusukusense</i> (高士佛赤楠)	<u>13.3</u>	1140	13.5	1.19	IV	#	E
	<i>Syzygium paucivenium</i> (疏脈赤楠)	<u>14.7</u>	1250	14.1	1.23	IV	VU	E
	<i>Syzygium simile</i> (蘭嶼赤楠)	15.7	1320	16.1	1.31	III		E
	<i>Syzygium taiwanicum</i> (臺灣棒花蒲桃) ²⁾	14.5	1290	14.1	1.30	IV	VU	E
	<i>Syzygium tripinnatum</i> (大花赤楠)	14.1	1220	14.3	1.28	IV		E
Nyctaginaceae	<i>Pisonia umbellifera</i> (皮孫木)	<u>14.7</u>	1260	14.5	1.24	IV		E
Oleaceae (木犀科)	<i>Chionanthus ramiflorus</i> (紅頭李欖)	16.2	1340	15.8	1.41	III		E
	<i>Chionanthus retusus</i> (流蘇)	<u>23.2</u>	1500	23.1	1.91	II	EN	D
	<i>Fraxinus griffithii</i> (白雞油)	<u>24.6</u>	1580	22.4	2.10	II		D
	<i>Fraxinus insularis</i> (臺灣欒)	22.0	1460	22.0	1.87	II		D
	<i>Ligustrum liukuense</i> (日本女貞)	19.7	1380	19.5	1.67	III		E
	<i>Osmanthus marginatus</i> (小葉木犀)	<u>12.6</u>	1130	13.2	1.17	IV		E
	<i>Osmanthus matsumuranus</i> (大葉木犀)	12.1	1050	13.1	1.16	V		E
Opiliaceae (山柚科)	<i>Champereia manillana</i> (山柚)	12.4	1140	12.7	1.18	V		E
Pentaphylacaceae (五列木科)	<i>Eurya hayatae</i> (早田氏柃木) ³⁾	8.7	960	9.2	1.01	V		E
	<i>Eurya loquaiana</i> (細枝柃木) ¹⁾	10.3	1040	10.7	1.02	V		E
	<i>Eurya septata</i> (臺灣格柃) ³⁾	12.0	1120	12.3	1.13	V	#	E
	<i>Ternstroemia gymnanthera</i> (厚皮香)	<u>13.2</u>	1150	13.1	1.18	IV		E
Phyllanthaceae (葉下珠科)	<i>Antidesma hiiranense</i> (南仁五月茶)	10.0	990	10.0	0.98	V	#	E
	<i>A. pentandrum</i> var. <i>barbatum</i> (枯里珍)	14.1	1290	15.0	1.24	IV		E
	<i>Bischofia javanica</i> (茄苳)	<u>22.7</u>	1520	22.8	1.83	II		E
	<i>Bridelia balansae</i> (刺杜密)	15.4	1300	16.0	1.34	III		E
	<i>Bridelia tomentosa</i> (土密樹)	<u>22.9</u>	1510	22.6	1.80	II		SE
	<i>Glochidion acuminatum</i> (裏白饅頭果)	22.1	1490	22.3	1.74	II		E
	<i>Glochidion philippicum</i> (菲律賓饅頭果)	21.5	1450	21.9	1.77	II		E
	<i>Glochidion rubrum</i> (細葉饅頭果)	<u>22.3</u>	1450	22.0	1.79	II		E
	<i>G. zeylanicum</i> var. <i>lanceolatum</i> (披針葉饅頭果)頭	<u>22.3</u>	1430	22.2	1.82	II		E
	<i>Margaritaria indica</i> (紫黃)	<u>19.6</u>	1350	19.1	1.55	III	VU	D
	<i>Phyllanthus multiflorus</i> (多花油柑)	25.7	1510	25.1	2.09	II		E
Pittosporaceae	<i>Pittosporum pentandrum</i> (臺灣海桐)	<u>20.2</u>	1460	20.5	1.71	III		E
Primulaceae (報春花科)	<i>Ardisia elliptica</i> (蘭嶼紫金牛)	<u>14.7</u>	1270	14.9	1.25	IV		E
	<i>A. cornudentata</i> subsp. <i>cornudentata</i> (雨傘仔)	15.2	1320	15.3	1.30	III	#	E
	<i>A. c.</i> subsp. <i>morrisonensis</i> (玉山紫金牛) ¹⁾	12.4	1140	12.3	1.14	V	#	E

con't								
Primulaceae (報春花科)	<i>A. c.</i> subsp. <i>m.</i> var. <i>stenosepala</i>	9.5	970	8.9	1.02	V	#	E
	(阿里山紫金牛)							
	<i>Ardisia kusukusensis</i> (高士佛紫金牛)	10.1	980	10.3	1.01	V	#VU	E
	<i>Ardisia quinquegona</i> (小葉樹杞)	12.3	1100	12.1	1.11	V		E
	<i>Ardisia sieboldii</i> (樹杞)	<u>15.0</u>	1270	15.0	1.30	III		E
	<i>Ardisia villosa</i> (雪下紅)	8.7	960	8.3	0.97	V	VU	E
	<i>Maesa japonica</i> (山桂花)	10.3	1050	10.2	1.04	V		E
	<i>Maesa lanyuensis</i> (蘭嶼山桂花)	15.1	1300	14.8	1.32	III	#	E
	<i>M. perlaria</i> var. <i>formosana</i>	<u>17.6</u>	1360	17.0	1.42	III		E
	(臺灣山桂花)							
<i>Maesa perlaria</i> var. <i>perlaria</i> (鯽魚膽)	14.1	1280	14.4	1.32	IV		E	
<i>Myrsine seguinii</i> (大明橋)	<u>12.9</u>	1110	13.2	1.17	IV		E	
Proteaceae (山龍眼科)	<i>Helicia cochinchinensis</i> (紅葉樹)	14.7	1240	14.3	1.23	IV		E
	<i>Helicia formosana</i> (山龍眼) ¹⁾	8.6	950	9.3	0.93	V		E
	<i>Helicia rengetiensis</i> (蓮華池山龍眼) ¹⁾	10.1	940	10.7	0.98	V	#	E
Putranjivaceae (非洲核果木科)	<i>Drypetes karapinensis</i> (交力坪鐵色)	7.8	740	8.8	0.85	V	#	E
	<i>Drypetes littoralis</i> (鐵色)	<u>10.5</u>	1020	10.1	1.01	V	VU	E
	<i>Liodendron formosanum</i> (臺灣假黃楊)	<u>11.5</u>	1070	11.8	1.12	V	#	E
Rhamnaceae (鼠李科)	<i>Colubrina asiatica</i> (亞洲濱棗)	23.0	1480	22.9	1.83	II	EN	E
	<i>Rhamnus crenata</i> (鈍齒鼠李)	16.6	1330	-	-	III		E
	<i>Rhamnus nakaharae</i> (中原氏鼠李)	<u>18.7</u>	1370	18.1	1.51	III	#	D
Rosaceae (薔薇科)	<i>Eriobotrya deflexa</i> (山枇杷)	16.6	1340	17.1	1.34	III	#	E
	<i>E. deflexa</i> f. <i>koshunensis</i> (恆春山枇杷)	<u>18.4</u>	1330	18.7	1.63	III	#	E
	<i>Malus doumeri</i> (臺灣蘋果)	18.0	1320	18.4	1.54	III		D
	<i>Photinia lucida</i> (臺灣石楠)	<u>16.0</u>	1310	16.8	1.36	III	#	D
	<i>P. serratifolia</i> var. <i>ardisiifolia</i>	15.0	1320	15.6	1.34	III	#	E
	(臺東石楠)							
	<i>P. serratifolia</i> var. <i>serratifolia</i> (石楠)	12.6	1140	12.5	1.16	IV		E
	<i>Prunus campanulata</i> (山櫻花)	<u>17.6</u>	1400	17.4	1.47	III		D
	<i>P. phaeosticta</i> var. <i>phaeosticta</i>	<u>17.2</u>	1330	17.2	1.35	III		E
	(墨點櫻桃)							
<i>Prunus transarisanensis</i> (阿里山櫻花)	16.8	1300	16.3	1.43	III	#	D	
<i>Prunus zippeliana</i> (大葉櫻)	14.3	1280	14.6	1.31	IV		E	
<i>Pyrus taiwanensis</i> (臺灣野梨)	<u>18.8</u>	1350	17.8	1.64	III	#CR	D	
<i>Rhaphiolepis indica</i> var. <i>hiiranensis</i>	<u>18.1</u>	1370	17.7	1.52	III	#	E	
(恆春石斑木)								
<i>R. indica</i> var. <i>tashiroi</i> (田代氏石斑木)	17.2	1380	16.7	1.44	III	#	E	
<i>R. indica</i> var. <i>umbellata</i> (厚葉石斑木)	<u>19.7</u>	1410	19.2	1.64	III		E	
Rubiaceae (茜草科)	<i>Cephalanthus tetrandrus</i> (風箱樹)	21.7	1440	21.1	1.76	II	CR	D
	<i>Gardenia jasminoides</i> (山黃梔)	<u>16.5</u>	1360	16.1	1.37	III		E
	<i>Guettarda speciosa</i> (葛塔德木)	<u>22.1</u>	1450	21.9	1.76	II		E
	<i>Morinda citrifolia</i> (檄樹)	<u>21.0</u>	1460	21.5	1.71	II		E
	<i>Neonauclea reticulata</i> (欖仁舅)	<u>18.1</u>	1380	17.2	1.55	III		E
	<i>Psychotria cephalophosa</i> (蘭嶼九節木)	12.8	1137	12.2	1.19	IV		E

con't

Rubiaceae (茜草科)	<i>Psychotria manillensis</i> (琉球九節木)	13.4	1270	12.6	1.24	IV		E
	<i>Psychotria rubra</i> (九節木)	13.8	1180	14.1	1.20	IV		E
	<i>Randia cochinchinensis</i> (茜草樹) ¹⁾	11.1	1090	10.5	1.07	V		E
	<i>Randia spinosa</i> (對面花)	12.5	1110	12.5	1.17	IV		D
	<i>Tarenna gracilipes</i> (薄葉玉心花)	10.7	1060	10.6	1.04	V	#	E
	<i>Tricalysia dubia</i> (狗骨仔)	<u>14.2</u>	1270	14.9	1.24	IV		E
	<i>Wendlandia formosana</i> (水金京) ³⁾	11.2	1110	11.2	1.08	V		E
	<i>Wendlandia uvariifolia</i> (水錦樹)	<u>19.8</u>	1410	18.9	1.58	III		E
Rutaceae (芸香科)	<i>Citrus aurantium</i> (來母) ²⁾	15.7	1330	16.7	1.33	III	VU	E
	<i>Citrus depressa</i> (臺灣香檬)	16.6	1350	16.5	1.35	III	VU	E
	<i>Citrus taiwanica</i> (南庄橙)	16.0	1320	16.2	1.40	III	#	E
	<i>Clausena excavata</i> (過山香)	16.5	1360	16.1	1.38	III		SE
	<i>Glycosmis citrifolia</i> (石苓舅)	10.7	1080	10.7	1.06	V		E
	<i>G. parviflora</i> var. <i>parviflora</i> (山桔)	14.2	1280	13.9	1.29	IV		E
	<i>Melicope pteleifolia</i> (三腳鬚) ¹⁾	10.0	1020	10.0	0.97	V		E
	<i>Melicope semecarpifolia</i> (山刈葉)	<u>16.3</u>	1350	16.1	1.39	III		E
	<i>Melicope triphylla</i> (假三腳鬚)	<u>16.4</u>	1310	16.5	1.39	III		E
	<i>Murraya euchrestifolia</i> (山黃皮)	13.0	1150	13.4	1.26	IV	#	E
	<i>Murraya exotica</i> (月橘)	<u>17.3</u>	1340	17.0	1.35	III		E
	<i>M. paniculata</i> var. <i>omphalocarpa</i> (長果月橘)	13.9	1220	14.1	1.29	IV	#	E
	<i>Severinia buxifolia</i> (烏柑仔)	12.9	1080	13.0	1.20	IV		E
	<i>Tetradium glabrifolium</i> (賊仔樹)	<u>24.5</u>	1580	23.5	2.17	II		SE
<i>Zanthoxylum ailanthoides</i> (食茱萸)	31.0	1630	28.7	2.46	I		D	
Sabiaceae	<i>Meliosma squamulata</i> (綠樟) ¹⁾	9.5	900	8.4	0.95	V		E
Salicaceae (楊柳科)	<i>Casearia membranacea</i> (薄葉嘉賜木) ¹⁾	13.6	1200	13.6	1.24	IV		E
	<i>Homalium cochinchinensis</i> (天料木)	19.6	1400	19.4	1.66	III		D
	<i>Idesia polycarpa</i> (山桐子)	<u>21.5</u>	1450	22.0	1.75	II		D
	<i>Salix kusanoi</i> (水社柳)	24.7	1480	23.9	2.22	II	# EN	D
	<i>Salix warburgii</i> (水柳)	<u>26.7</u>	1610	24.9	2.45	I	#	D
	<i>Scolopia oldhamii</i> (魯花樹)	17.2	1330	17.2	1.43	III		E

將供試物種依先前已設定的 A_{max} 門檻值歸類到五類耐陰等級，但5種裸子植物及單子葉植物番仔林投不列入。結果總計434種被子植物歸類到耐陰等級I, II, III, IV, V級的物種分別有28、81、138、107、80種(Table 2)，以耐陰等級III的物種數最多(32%)，耐陰等級I的物種數最少(6%)。供試物種中為臺灣特有種，且受脅類別屬極危等級(#CR)者計有7種，其中蘭嶼肉桂(*Cinnamomum kotoense*)、小葉魚藤(*Millettia pulchra* var. *microphylla*)、臺灣野梨(*Pyrus taiwanensis*)、臺灣三角楓(*Acer buergerianum*

var. *formosanum*)屬於耐陰等級III；臺灣石櫟(*Lithocarpus formosanus*)屬耐陰等級IV；武威山烏皮茶(*Pyrenaria buisanensis*)為耐陰等級V的樹種，而臺東蘇鐵不是被子植物，尚未歸類耐陰等級(Table 1)。檢視各類耐陰等級物種的光合性狀分布範圍，發現某耐陰等級物種的LSP、LCP、Rd之最大或最小數值，分別都與耐陰等級前、後一級者有小範圍重疊(Table 2)。例如耐陰等級III物種的LSP (單位 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$)分布在1500~1250，其最大值1500與耐陰等級II物種LSP之最小值1440有部份重

con't								
Sapindaceae (無患子科)	<i>Acer albopurpurascens</i> (樟葉槭)	13.7	1180	14.4	1.26	IV	#	E
	<i>Acer buergerianum</i> var. <i>formosanum</i> (臺灣三角楓)	<u>20.4</u>	1430	19.7	1.70	III	# CR	D
	<i>Acer serrulatum</i> (青楓)	<u>16.5</u>	1300	16.7	1.33	III	#	D
	<i>Allophylus timorensis</i> (止宮樹)	<u>19.5</u>	1420	18.9	1.68	III		E
	<i>Dodonaea viscosa</i> (車桑子)	<u>22.2</u>	1510	21.1	1.82	II		SE
	<i>Koelreuteria henryi</i> (臺灣欒樹)	<u>19.1</u>	1350	18.9	1.57	III	#	D
Sapotaceae (山欖科)	<i>Sapindus mukorossii</i> (無患子)	<u>19.4</u>	1430	20.0	1.57	III		D
	<i>Palaquium formosanum</i> (大葉山欖)	<u>17.6</u>	1340	17.3	1.38	III		E
Schisandraceae	<i>Planchonella obovata</i> (樹青)	<u>17.4</u>	1330	17.9	1.38	III		E
Scrophulariaceae	<i>Illicium arborescens</i> (臺灣八角)	<u>10.3</u>	1010	10.5	1.06	V	#	E
Simaroubaceae	<i>Myoporum bontioides</i> (苦藍盤)	28.7	1620	28.2	2.36	I	EN	E
(苦木科)	<i>Ailanthus altissima</i> var. <i>tanakai</i> (臭椿)	27.3	1580	24.3	2.14	I	#	D
	<i>Picrasma quassioides</i> (苦樹)	23.1	1450	22.9	2.09	II	VU	D
Stachyuraceae	<i>Stachyurus himalaicus</i> (通條樹)	14.5	1240	-	-	IV		SE
Staphyleaceae (省沽油科)	<i>Euscaphis japonica</i> (野鴨椿)	<u>20.4</u>	1480	19.7	1.71	III		D
	<i>Turpinia formosana</i> (山香圓)	<u>12.2</u>	1120	12.2	1.17	V	#	E
	<i>Turpinia ternata</i> (三葉山香圓)	<u>12.9</u>	1170	12.8	1.20	IV		E
Stemonuraceae	<i>Gomphandra luzoniensis</i> (呂宋毛蕊木)	12.3	1060	12.2	1.15	V	VU	E
Styracaceae (安息香科)	<i>Alniphyllum pterospermum</i> (假赤楊)	16.3	1320	16.3	1.36	III		D
	<i>Styrax suberifolius</i> (紅皮)	13.3	1180	13.7	1.23	IV		E
	<i>S. formosana</i> var. <i>formosanus</i> (烏皮九芎)	<u>23.3</u>	1440	23.9	1.89	II	#	D
Symplocaceae (灰木科)	<i>Symplocos acuminata</i> (大里力灰木) ³⁾	10.6	1040	11.0	1.06	V		E
	<i>Symplocos theophrastifolia</i> (山豬肝) ¹⁾	12.8	1110	12.6	1.16	IV		E
Theaceae (茶科)	<i>Camellia brevistyla</i> (短柱山茶)	<u>14.4</u>	1260	14.9	1.24	IV		E
	<i>Camellia caudata</i> (尾葉山茶)	11.1	1060	10.7	1.05	V		E
	<i>Camellia formosensis</i> (臺灣山茶) ¹⁾	13.7	1240	13.3	1.25	IV	#	E
	<i>Camellia furfuracea</i> (垢果山茶) ¹⁾	13.1	1120	13.5	1.15	IV	VU	E
	<i>Camellia hengchunensis</i> (恆春山茶)	<u>10.9</u>	1040	11.4	1.05	V	# VU	E
	<i>Gordonia axillaris</i> (大頭茶)	<u>19.4</u>	1410	18.7	1.55	III		E
	<i>Pyrenaria buisanensis</i> (武威山烏皮茶)	12.0	1170	12.5	1.17	V	# CR	E
	<i>Pyrenaria shinkoensis</i> (烏皮茶) ¹⁾	12.1	1120	12.3	1.15	V	#	E
	<i>Schima superba</i> var. <i>superba</i> (木荷) ¹⁾	15.2	1310	14.5	1.33	III		E
<i>S. superba</i> var. <i>kankaoensis</i> (港口木荷)	<u>18.0</u>	1340	17.4	1.43	III	#	E	
Thymelaceae (瑞香科)	<i>Wikstroemia lanceolata</i> (披針葉薔花)	18.9	1410	17.9	1.58	III		E
	<i>Wikstroemia retusa</i> (倒卵葉薔花)	20.3	1460	20.4	1.72	III		E
	<i>Wikstroemia taiwanensis</i> (臺灣薔花)	13.7	1150	14.3	1.28	IV	#	E
Ulmaceae (榆科)	<i>Ulmus uyematsui</i> (阿里山榆)	18.7	1320	18.2	1.56	III	#	D
	<i>Zelkova serrata</i> (欒)	<u>25.4</u>	1500	24.4	2.15	II		D
Urticaceae (蕁麻科)	<i>Boehmeria densiflora</i> (密花芋麻)	19.1	1350	18.9	1.63	III		E
	<i>Boehmeria wattersii</i> (長葉芋麻) ²⁾	16.3	1360	16.4	1.42	III		E
	<i>Debregeasia orientalis</i> (水麻)	22.3	1430	21.3	1.87	II		E
	<i>Dendrocide meyeniana</i> (咬人狗)	<u>23.0</u>	1500	22.3	1.87	II		E
	<i>Leucosyke quadrinervia</i> (四脈麻)	16.5	1340	16.6	1.36	III		E

con't

Urticaceae (蕁麻科)	<i>Oreocnide pedunculata</i> (長梗紫麻)	18.6	1380	18.7	1.55	III		E
	<i>Poikilospermum acuminata</i> (錐頭麻) ²⁾	21.6	1440	21.5	1.79	II	EN	E
	<i>Pouzolzia elegans</i> (水雞油)	23.2	1630	23.1	1.90	II		E
Vitaceae (葡萄科)	<i>Leea guineensis</i> (火筒樹)	20.1	1480	19.2	1.73	III		E
	<i>Leea philippinensis</i> (菲律賓火筒樹)	18.2	1330	17.9	1.61	III		E
Cycadaceae	<i>Cycas taitungensis</i> (臺東蘇鐵)	13.8	1500	20.1	1.39	-	# CR	E
Podocarpaceae	<i>Nageia nagi</i> (竹柏)	8.3	840	7.9	1.17	-	EN	E
(羅漢松科)	<i>Podocarpus costalis</i> (蘭嶼羅漢松)	11.4	1070	10.8	1.07	-	CR	E
	<i>Podocarpus fasciculatus</i> (叢花百日青)	9.3	920	8.9	1.12	-	# VU	E
	<i>Podocarpus nakaii</i> (桃實百日青)	10.2	950	9.3	1.04	-	# EN	E

疊，而耐陰等級III物種LSP的最小值1250，又與耐陰等級IV物種的LSP最大值1300也有小幅重疊(Table 2)。

分析供試所有物種 A_{max} 、LSP、LCP、 R_d 計4個光合性狀的相關性，發現此4個性狀彼此間6個關係都具極顯著正相關(Fig. 1)。 A_{max} 與LCP呈線性正相關，決定係數(r^2)高達0.9785(Fig. 1B)；LSP與 A_{max} 、LCP的相關性都呈二次曲線關係(Fig. 1A, D)； R_d 與 A_{max} 、LSP、LCP的相關性都呈對數關係(Fig. 1C, E, F)。

同屬物種耐陰等級的一致性

在屬的分類群，本研究同屬測定物種數 ≥ 4 者計有24個屬。這些屬內之不同物種分布在1、2、3、4類耐陰等級者，分別有2、8、13、1個屬(Table 3)，同屬物種以分布在3類耐陰等級者比例最高。樟科的樟屬(*Cinnamomum*)、楨楠屬(*Machilus*)、新木薑子屬(*Neolitsea*)各7~10種都分布在3類耐陰等級，而木薑子屬(*Litsea*)之9樹種則廣布在4類耐陰等級(Table 3)。殼斗科的栲屬(*Castanopsis*)、石櫟屬(*Lithocarpus*)、櫟屬(*Quercus*)各8~18種也都分布在3類耐陰等級，但石櫟屬14樹種中高達9種都分布在耐陰等級IV。桑科榕屬(*Ficus*)的17種只分布在第II、III兩類耐陰等級，分別有11及6種。然而，錦葵科的木槿屬(*Hibiscus*)4種都集中在耐陰等級I，而葉下珠科的饅頭果屬(*Glochidion*)4種，都是集中在耐陰等級II(Table 3)。上述結果顯示，台灣原生生木本植物同屬的物種，其耐陰等級普遍分布在2~3類，同屬不同物種極少歸類在同一類耐陰等級。

科分類群的耐陰性指標值及全科耐陰等級

所選擇的21科，各科物種分布在五類耐陰等級的比例、全科整體的耐陰性指標值(FSTI)，以及全科整體性的耐陰等級(FSTL)如Table 4所示。結果發現大戟科及錦葵科的物種以分布在耐陰等級I的比例最多，FSTI分別為0.21及0.25，其FSTL皆可歸類在第I級。唇形科、桑科、葉下珠科的物種都是以分布在耐陰等級II的比例最多，FSTI都在0.33~0.41之間，FSTL均可歸類在第II級；大麻科分布在耐陰等級II的物種比例雖不是最多，但該科的FSTI為0.35，與上述4科接近，大麻科的FSTL同樣也可歸類在第II級。豆科、無患子科、薔薇科、芸香科的物種以分布在耐陰等級III的比例最多，FSTI分別為0.45、0.50、0.54、0.58；木犀科的物種分布在耐陰等級III的比例雖不是最多，但全科的FSTI為0.51，與上述3科的FSTL皆同樣可歸類在第III級。茜草科、棟科、殼斗科及樟科的物種都是以分布在耐陰等級IV的比例最多，FSTI集中在0.64~0.69之間，FSTL皆可歸類在第IV級。柿樹科、茶科、報春花科、冬青科、衛矛科之物種均以分布在耐陰等級V的比例最多，桃金娘科的物種分布在耐陰等級IV的比例最多，但全科的FSTI為0.77，與上述4科的FSTI在0.75~0.96之間，FSTL均可歸類在第V級(Table 4)。

科分類群的親緣關係與耐陰性

將上述21個科別依系統發生學繪製親緣關係樹狀圖，獲知親緣關係越接近的科，全科

Table 2. Ranges of the photosynthetic capacity (A_{max}), dark respiration rate (R_d), light saturation point (LSP), and light compensation point (LCP) in each of the 5 shade-tolerance levels

Shade-tolerance level	A_{max}	R_d	LSP	LCP
	($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)		($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	
I Very intolerant ($n = 28$)	≥ 26.0	3.09~2.17	1800~1540	34.6~24.3
II Intolerant ($n = 81$)	25.9~21.0	2.34~1.71	1630~1440	25.4~20.5
III Mid-tolerant ($n = 138$)	20.9~15.0	1.75~1.30	1500~1250	20.7~14.5
IV Tolerant ($n = 107$)	14.9~12.5	1.34~1.12	1300~1080	15.2~12.2
V Very tolerant ($n = 80$)	< 12.5	1.18~0.85	1170~740	13.1~8.8

之整體性耐陰等級(FSTL)會越接近(Fig. 2)。例如，分類群同樣是無患子目(Sapindales)的棟科、芸香科、無患子科之FSTL分別為IV, III, III級；薔薇目(Rosales)的桑科、大麻科、薔薇科之FSTL分別為II, II, III級；黃耨花目(Malpighiales)的大戟科、葉下珠科之FSTL分別為第I, II級；杜鵑花目(Ericales)的茶科、報春花科、柿樹科的FSTL都同屬第V級；唇形目(Lamiales)的唇形科、木犀科之FSTL只相差一級，分別為第II, III級(Fig.2)。

葉習性

供試440種木本植物葉習性以常綠者(E)居多，計有350種(80%)；具典型落葉習性者(D)計有75種(17%)；雖為全年常綠，但環境不利時植株會掉落多數葉片，可歸為半常綠者(SE)有13種(3%)，包括山芙蓉、構樹、車桑子(*Dodonaea viscosa*)等(Table 1)。大葉雀榕(*Ficus caulocarpa*)與雀榕(*F. superba* var. *japonica*)葉習性較特殊，在落葉前葉芽已成熟，一旦落葉即快速換葉，為短暫落葉(BD)的葉習性(Table 1)。進一步分析此75種具典型落葉習性物種分布的耐陰等級，發現歸類在耐陰等級I, II, III, IV者，分別有13、34、23、5種，分別佔各耐陰等級總物種數的46、42、17、5%。本研究歸類在極耐陰等級(V)的80種被子類木本植物的葉習性都是常綠性，無落葉習性者。

討論

供試物種的光合潛力及耐陰等級

本研究已完成435種被子類與5種裸子類植

物，共440種木本植物的光合作用性狀測定，並藉由光合潛力(A_{max})歸類434種雙子葉木本植物的耐陰等級。五類耐陰等級中以第III級138種最多(31.8%)，耐陰等級I, II, IV, V的物種比例分別為6.5, 18.7, 24.7, 18.4%。過去發表180種台灣原生闊葉樹種的耐陰性(Kuo and Yeh 2015)，也是以耐陰等級III的物種數最多(38.9%)，但當時歸類為耐陰等級IV及V的物種比例合計僅為30.5%，而本研究這兩等級物種合計則提高到43.1%。台灣中、低海拔地區受自然力或人為擾動程度較低的森林，大多已達演替中、後期階段，推測這些森林的喬、灌木也會以耐陰等級IV及V的物種居多。

過去發表的180種臺灣原生闊葉樹種的 A_{max} (Table 1, A_{max} 數據畫底線者)，經後續測定有19種的數值已提高，其中18種的耐陰等級並未改變，只有三葉山香圓(*Turpinia ternata*) A_{max} 由12.3提高到12.9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，其耐陰等級由第V移至第IV。上述18種包括耐陰等級II的白雞油(*Fraxinus griffithii*)、土密樹(*Bridelia tomentosa*)、細葉饅頭果(*Glochidion rubrum*)；耐陰等級III的破布烏(*Ehretia dicksonii*)；耐陰等級IV的土肉桂(*Cinnamomum osmophloeum*)、小芽新木薑子(*Neolitsea parvigemma*)、大葉苦槠(*Castanopsis kawakamii*)；耐陰等級V有11種 A_{max} 數值提高，包括厚殼桂(*Cryptocarya chinensis*)、蘭嶼胡桐(*Calophyllum blancoi*)、恆春福木(*Garcinia multiflora*)、菲島福木(*G. subelliptica*)、鐵色(*Drypetes littoralis*)、恆春山茶(*Camellia hengchunensis*)、臺灣紅豆樹(*Ormosia formosana*)、恆

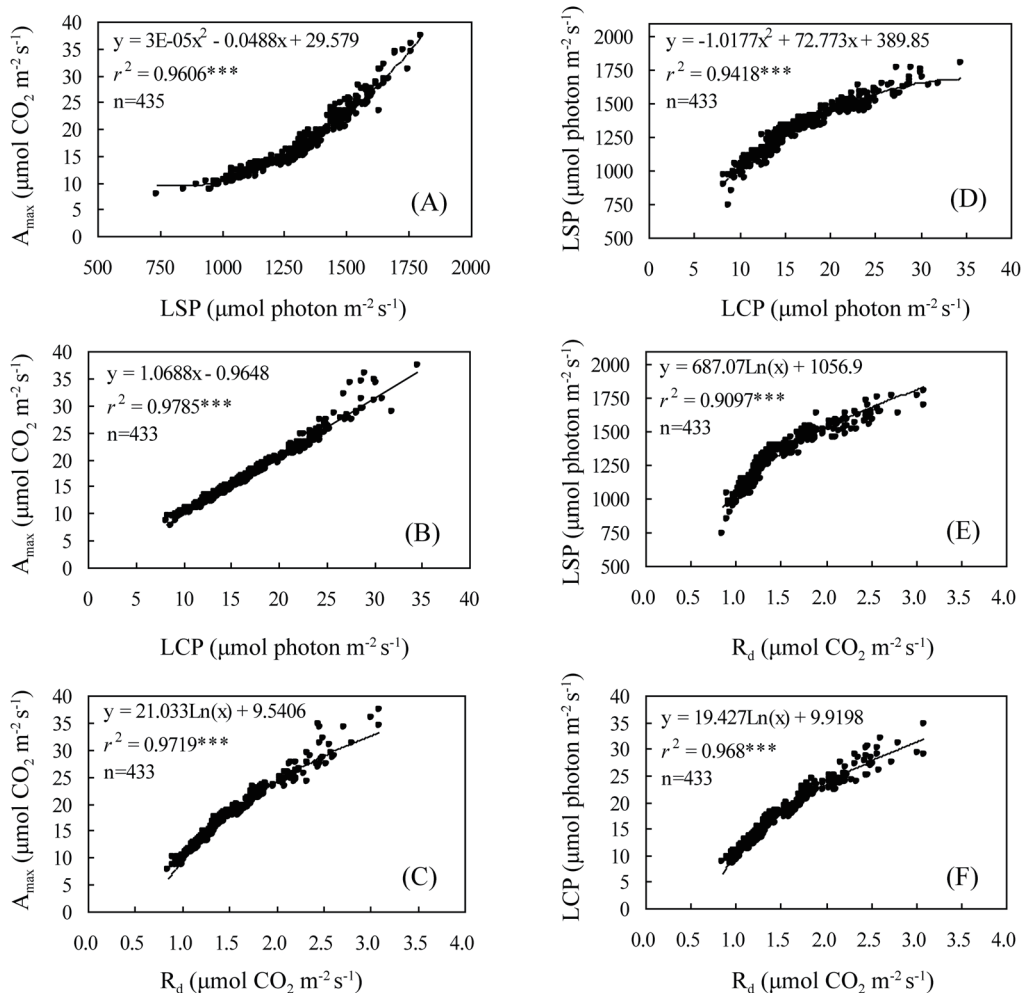


Fig. 1. Relationships between the photosynthetic capacity (A_{max}), light saturation point (LSP), light compensation point (LCP), and dark respiration rate (R_d). * $p < 0.001$.**

春紅豆樹 (*O. hengchuniana*)、臺灣八角 (*Illicium arborescens*)、細脈赤楠 (*Syzygium euphlebiun*)、臺灣赤楠 (*S. formosanum*)。

臺東蘇鐵、竹柏、蘭嶼羅漢松、叢花百日青、桃實百日青等5種裸子植物的耐陰等級本研究並未予以歸類，因為具假導管(tracheids)構造的裸子植物，輸導水分的效率低於具導管(vessels)的被子植物(Sperry et al. 2006)，氣孔傳導率也較低，致裸子植物的 A_{max} 通常低於被子類木本植物(Hallik et al. 2009, Palma et al. 2020)。本研究認為不宜藉歸類被子植物耐陰等級的 A_{max} 門檻值，去歸類裸子植物的耐陰等

級。臺東蘇鐵被認為是陽性物種(Yeh and Fan 1997)，但其 A_{max} 僅 $13.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，低於耐陰等級II的陽性被子類木本植物(Table 2)；然而臺東蘇鐵的 A_{max} 高於其他4種不是生長在高光環境的裸子植物，應屬合理(Table 1)。此外，臺東蘇鐵的LSP達 $1500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，具有耐陰等級II陽性物種的表現(Table 2)。Marler and Willis (1997)曾測定16種蘇鐵類植物的 A_{max} ，數值在 $4.9\sim 10.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 間；Zhang et al. (2015)報導33種蘇鐵類的 A_{max} 範圍在 $3.3\sim 14.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，以*Zamia furfuracea*及攀枝花蘇鐵(*Cycas panzhihuaensi*)較高， A_{max} 分別

Table 3. Number of woody species tested for photosynthetic characteristics of the same genus and their shade-tolerance levels. *n*, sample size (species)

Family	Genera	<i>n</i>	Shade-tolerance level				
			I	II	III	IV	V
Lauraceae	<i>Cinnamomum</i>	10	0	1	5	4	0
	<i>Litsea</i>	9	0	1	2	3	3
	<i>Machilus</i>	7	0	0	3	3	1
	<i>Neolitsea</i>	9	0	0	2	4	3
Fagaceae	<i>Castanopsis</i>	8	0	0	1	6	1
	<i>Lithocarpus</i>	14	0	0	3	9	2
	<i>Quercus</i>	18	0	4	6	8	0
Adoxaceae	<i>Viburnum</i>	4	0	0	3	1	0
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i>	8	0	0	1	2	5
Cannabaceae	<i>Celtis</i>	5	0	1	4	0	0
Celastraceae	<i>Euonymus</i>	6	0	0	0	1	5
Ebenaceae	<i>Diospyros</i>	8	0	2	0	2	4
Elaeagnaceae	<i>Elaeagnus</i>	4	0	0	3	1	0
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus</i>	4	0	0	2	2	0
Euphorbiaceae	<i>Mallotus</i>	5	2	2	0	1	0
Lamiaceae	<i>Callicarpa</i>	7	0	3	3	0	1
Malvaceae	<i>Hibiscus</i>	4	4	0	0	0	0
Moraceae	<i>Ficus</i>	17	0	11	6	0	0
Myrtaceae	<i>Syzygium</i>	10	0	0	1	5	4
Phyllanthaceae	<i>Glochidion</i>	4	0	4	0	0	0
Primulaceae	<i>Ardisia</i>	8	0	0	2	1	5
	<i>Maesa</i>	4	0	0	2	1	1
Rosaceae	<i>Prunus</i>	4	0	0	3	1	0
Theaceae	<i>Camellia</i>	5	0	0	0	3	2

14.1、13.4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。本研究臺東蘇鐵的 A_{max} 與上述2種蘇鐵類似。Palma et al. (2020)報導中美洲的羅漢松科(Podocarpaceae)樹種*Podocarpus guatemalensis*苗木的 A_{max} 為7.6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，而本研究4種羅漢松科樹種的 A_{max} 稍高，在8.3~11.4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之間(Table 1)。此外，本研究區分雙子葉木本植物耐陰等級的 A_{max} 門檻值，是否也適用於單子葉木本植物，目前並無法確定，故單子葉植物番仔林頭的耐陰等級未予以歸類。我們曾測過蕨類植物桫欏科(Cyatheaceae)植物的筆筒樹(*Cyathea lepifera*)、臺灣桫欏(*C. spinulosa*)、鬼桫欏(*C. podophylla*)，其 A_{max} 分別為11.5、8.3、6.3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，三者具顯著差異，筆筒樹相對較不

耐陰，鬼桫欏相對耐陰(Chiu et al. 2015)。

發育階段的影響

本研究測定的木本植物大多是較幼齡的苗木或稚樹，只有18種樹種因尚未培育幼齡植株，而是在野外測定年齡較大的成樹，例如有樟(*Cinnamomum micranthum*)、五掌楠(*Neolitsea konishii*)、嶺南青剛櫟(*Quercus championii*)等。那麼物種的光合潛力會因植株發育階段(ontogeny)而改變嗎？這會因物種而異，在不同物種間有不同的表現。就同一樹種苗木與稚樹兩發育階段比較，有些樹種兩者的光合潛力無顯著差異(Koike 1988, Vieira et al. 2015)，有些樹種苗木階段的光合潛力高於稚樹

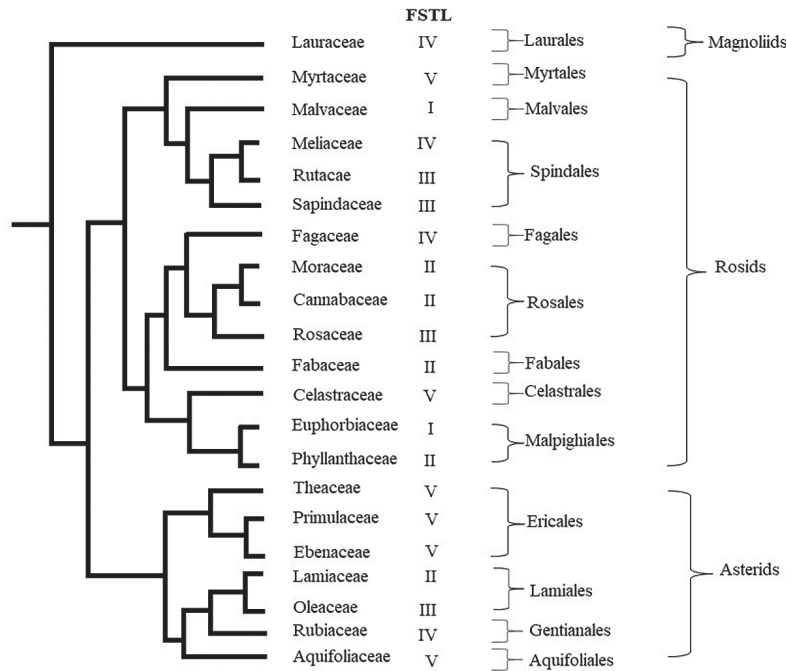


Fig. 2. A partial phylogenetic tree of plants showing families with shade-tolerance level (FSTL) relationships. (modified from Angiosperm Phylogeny Group, 2016).

(Frederickson et al. 1996)，也有部分樹種稚樹高於苗木(Ishida et al. 2005, Sendall et al. 2015)。若比較樹種間在不同發育階段光合潛力排序的差異，發現不同耐陰性樹種間幼齡木(juveniles)與成樹兩階段的光合潛力排序具有一致性，光合潛力數值雖會因發育階段而稍有改變，但樹種間此性狀的排序並不會因發育階段而明顯改變(Bassow and Bazzaz 1997, Houter and Pons 2012)。耐陰性通常被視為是樹種固定不變的性狀(Sendall et al. 2015)，同一樹種在小苗、稚樹及成樹等不同發育階段之耐陰性通常具有一致性，不同樹種間因發育階段而改變耐陰性的排序是很罕見的(Reich et al. 2003, Valladares and Niinemets 2008)。因此，本研究雖有少數物種不是測定幼齡植株，但我們推測其光合潛力不會因發育階段而有大幅度的改變，不至於影響其耐陰等級的判斷。

可塑性的影響

植物的形態或生理性狀對光環境常具某

程度的可塑性(plasticity)，耐陰性也是如此(Avalos 2019)。Dalling et al. (2001)報導巴拿馬熱帶旱林有一種不尋常的先驅樹種(*Alseis blackiana*)，其幼齡植株可長期在林下生存，薄且不重疊的葉片可有效獲取林下有限的光資源，且苗木相對生長率或光合潛力對光量的可塑性高，在高光下的生長或生理表現無異於其他先驅樹種。根據作者個人觀察，生長在臺灣低海拔的先驅樹種蟲屎也有類似的表現，在森林內蟲屎苗木或稚樹於莖部上方僅留存幾片薄且不重疊的葉片，但植株可在林下環境生存；樟樹(*Cinnamomum camphora* var. *camphora*)為陽性樹種(Table 1)，但幼苗在部分遮陰或無遮陰處都可建立，表現出相對高程度的可塑性。我們在南仁山迎風坡森林，發現耐陰等級III及V之樹苗間的LCP或R_d差異都很小，且無論耐陰或不耐陰樹種的苗木，當植株生育地的光量提高，同種苗木之LCP及R_d均隨之增大(Kuo and Lai 2008)。上述研究顯示，同一物種的光合性狀具有可塑性，會隨著生長環境光量的高低而

Table 4. Percentages (%) of woody species of the same family at various shade-tolerance levels. SP, the number of woody species in the family tested for photosynthetic characteristics; Σ SP, the total woody species native to Taiwan of the family; R, the ratio of species tested over the total species of the same family in Taiwan; FSTI, family shade-tolerance index; FSTL, family shade-tolerance level

Family	(SP/ Σ SP)	R (%)	Shade-tolerance level					FSTI	FSTL
			I	II	III	IV	V		
Euphorbiaceae	(18/43)	42	50	27	6	17	0	0.21	I
Malvaceae	(12/21)	57	42	25	25	8	0	0.25	I
Lamiaceae	(13/29)	45	15	54	23	0	8	0.33	II
Moraceae	(20/46)	43	5	60	30	5	0	0.34	II
Cannabaceae	(8/9)	89	12	38	50	0	0	0.35	II
Phyllanthaceae	(11/30)	37	0	64	18	9	9	0.41	II
Fabaceae	(11/33)	33	9	36	36	0	18	0.45	III
Sapindaceae	(7/12)	58	0	14	72	14	0	0.50	III
Oleaceae	(7/15)	47	0	43	29	14	14	0.51	III
Rosaceae	(14/32)	44	0	0	86	14	0	0.54	III
Rutaceae	(15/33)	45	7	7	47	26	13	0.58	III
Rubiaceae	(14/53)	26	0	21	21	36	21	0.64	IV
Meliaceae	(7/12)	58	13	0	29	29	29	0.65	IV
Fagaceae	(40/44)	91	0	10	25	58	7	0.66	IV
Lauraceae	(46/67)	69	0	4	37	37	22	0.69	IV
Ebenaceae	(8/10)	80	0	25	0	25	50	0.75	V
Myrtaceae	(12/12)	100	0	0	25	42	33	0.77	V
Theaceae	(10/18)	56	0	0	30	30	40	0.78	V
Primulaceae	(13/25)	52	0	0	31	23	46	0.79	V
Aquifoliaceae	(8/25)	32	0	0	12	25	63	0.88	V
Celastraceae	(7/14)	50	0	0	0	14	86	0.96	V

有馴化表現(acclimation)。例如同一樹種的陽葉，其 A_{max} 、LSP、LCP、 R_d 數值即會高於陰葉(Kuo et al. 2004a, Lin and Kuo 2007)。如果要比較的物種都是測定陽葉的光合性狀，則應可區別不同物種遺傳本質上的生理或耐陰性差異；如果測定的都是陰葉，則各項光合性狀都受抑制，即難以顯現應有的差異。

親緣關係與耐陰性

藉光合潛力可判斷物種的耐陰性(Table 2)，而親緣關係對物種的光合性狀有部份的決定性(Poorter and Bongers 2006)。同一物種與其變種，或同種兩個變種間的親緣關係極為接近，其耐陰等級會一樣嗎？本研究434物種

中有12組這樣的案例(Table 1)，其中有7組的耐陰等級一樣，包括耐陰等級都是III的霧社槿楠(*Machilus zuihoensis* var. *mushaensis*)與香楠(*M. z.* var. *zuihoensis*)；烏心石(*Michelia compressa* var. *formosana*)與蘭嶼烏心石(*M. c.* var. *lanyuensis*)；山枇杷(*Eriobotrya deflexa*)與恆春山枇杷；恆春石斑木(*Rhaphiolepis indica* var. *hiiranensis*)、田代氏石斑木(*R. i.* var. *tashiroi*)、厚葉石斑木(*R. i.* var. *umbellata*)；木荷(*Schima superba* var. *superba*)與港口木荷(*S. s.* var. *kankaoensis*)。此外，厚葉榕(*Ficus microcarpa* var. *crassifolia*)、榕樹(*F. m.* var. *microcarpa*)兩個變種都屬耐陰等級II。玉山紫金牛(*Ardisia cornudentata* subsp.

morrisonensis)與阿里山紫金牛(*A. c.* subsp. *m.* var. *stenosepala*)耐陰等級都是V，但雨傘仔(*A. c.* subsp. *cornudentata*)與玉山紫金牛之耐陰等級相差兩級(III vs. V)。兩變種間耐陰等級相差一級者有3組，例如白匏子(*Mallotus paniculatus* var. *paniculatus*)與臺灣白匏子(*M. p.* var. *formosanus*) (I vs. II)；金新木薑子(*Neolitsea sericea* var. *aurata*)與白新木薑子(*N. s.* var. *sericea*)則相差兩級(III vs. V)。上述現象顯示，種與其變種或更低層級的分類群，大致上有相同的耐陰性，但是親緣關係如此接近的物種間，仍有耐陰等級不一致的物種。

在屬的分類群，同屬物種具有接近的親緣關係，那麼可藉同屬已測定 A_{max} ，獲知耐陰等級的幾個物種，去推論其他同屬但尚未測定 A_{max} 物種的耐陰等級嗎？檢視同屬測定過 ≥ 4 個物種的24個屬，只有錦葵科的木槿屬與葉下珠科的饅頭果屬各4種都是分布在同一類耐陰等級，其他21個屬的同屬物種是分布在2~3類耐陰等級，樟科的木薑子屬9種更是散布在4類耐陰等級(Table 3)。由上述結果可知，藉已知耐陰等級的物種去推論同屬其他物種的耐陰等級，原則上並不適宜。雖然如此，有一項特例與落葉習性有關，亦即該屬落葉物種通常會比同屬常綠物種偏向較為陽性的耐陰等級。例如樟科唯一的落葉性樹種山胡椒(*Litsea cubeba*)，為木薑子屬唯一歸類在耐陰等級II者；殼斗科的櫟屬有18種，歸類在耐陰等級II的4樹種中，槲櫟(*Quercus aliena*)、槲櫟(*Q. dentata*)、栓皮櫟(*Q. variabilis*)皆為落葉性，只有青剛櫟(*Q. glauca*)為常綠性。柿樹科的柿樹屬(*Diospyros*)有8種，多為耐陰等級IV~V者，而歸類在耐陰等級II的兩樹種：山柿(*Diospyros japonica*)、俄氏柿(*D. oldhamii*)即為落葉性；然而山紅柿(*D. morrisiana*)雖為落葉性，但其耐陰等級卻是IV，十分特殊。基於以上論述，若有必要藉同屬已知耐陰等級的幾個物種，去推論同屬其他物種的耐陰等級，可先排除不同葉習性的物種，將相同葉習性物種的 A_{max} 數據平均，再推論其耐陰等級，可提高推論的正確性。

在科層級的分類群，本研究依據APG IV的

系統發生學所繪成的樹狀圖(Fig. 2)，顯示親緣關係較接近的科別間，全科之整體性耐陰等級(FSTL)會越接近，尤其是杜鵑花目的茶科、報春花科、柿樹科的FSTL皆為第V級；又如無患子目或薔薇目，其下3科各科的FSTL都只差一級(Fig. 2)。相對的，與無患子目親緣關係稍遠的錦葵目(Malvales)錦葵科，其FSTL與無患子目三個科的FSTL差距較大(I vs. II~IV)。另一個例為與黃耨花目(Celastrales)親緣關係稍遠的衛矛目(Celastrales)衛矛科，其FSTL與黃耨花目的大戟科及葉下珠科的FSTL差距也較大(V vs. I~II)。上述結果顯示，臺灣被子類木本植物親緣關係較接近的科，其耐陰等級也較接近，隨著親緣關係的疏遠，耐陰等級也有差異較大的趨勢。

樹種 A_{max} 測定方法的比較

如何比較不同樹種 A_{max} 的差異？研究人員常沿用兩種方法，一為繪製光合作用光反應曲線(photosynthetic light response curve)，計算 A_{max} 及其他光合作用參數(Ellis et al. 2000, Kelly et al. 2009, Guimarães et al. 2018)。光反應曲線法測定時要設定光強度不等約10個光量梯度，優點為在控制條件下可獲得該樹種本質上的 A_{max} ，缺點為費時。Ellis et al. (2000)藉由光反應曲線法，測得巴拿馬熱帶旱林21樹種中*Cecropia insignis*, *Miconia argentea*, *Ochroma pyramidale*, *Trema micrantha*等4種的 A_{max} 高於 $30 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，並認為這麼高的光合潛力並不常見，需要在野外密集的測定才會記錄到。本研究也採用此方法測定440種臺灣的木本植物，發現 $A_{max} \geq 30 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 者高達10種，例如苦楝、黃槿、構樹、血桐、蟲屎、相思樹等，這些先驅樹種 A_{max} 如此高，在生態復育造林或碳吸存方面應有重要用途。比較不同樹種 A_{max} 差異的第二種方法：快速測定法，是將受測葉片照以某一固定強度的飽和光量，例如樹冠上層葉片照以1300~1800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之間的某固定光量，樹冠下層植株葉片則照光600~1000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，所測得的光飽和光合作用率(A_{sat})即視為 A_{max} (Poorter

and Bongers 2006, Zhu et al. 2013, Kenzo et al. 2015)。此測定法假設所給予的光能都可滿足供試物種光合作用所需，可表現出最大淨光合作用率。此法可在短期間內獲得較多物種的 A_{sat} 數據，但潛在的缺點為不同物種的光飽和點(LSP)不會一樣。本研究發現縱使是同一耐陰等級的物種，其LSP的差異可達 $200 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，而不同耐陰等級的物種間，LSP的差異就更大(Table 2)。因此只用某一固定光量測定眾多物種的淨光合作用率，可預期部分物種仍未達其LSP，低估其 A_{max} ；相對的，會有部分物種施予的光強度已超過其LSP，生理活動可能會遭高光抑制，也會低估其 A_{max} 。Kenzo et al. (2015)藉此方法測定婆羅洲熱帶雨林57樹種的 A_{max} ，所得數值都低於 $20 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。近期有研究以 $1800 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的極高光量測定廣東亞熱帶森林不同耐陰性57樹種的 A_{max} ，其數值在 $4.3\sim 18.7 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之間，以桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)最高(He et al. 2019, Appendix)。上述研究有16物種在臺灣有分布且本研究已測得 A_{max} 數值。本研究桃金娘的 A_{max} 為 $18.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，與上述研究很接近，但該研究有許多物種的 A_{max} 數值比本研究低很多，例如白匏仔、黃毛榕(*Ficus esquiroliana*)、山胡椒、水同木(*Ficus fistulosa*)、江某(*Schefflera octophylla*)、山紅柿、九節木(*Psychotria rubra*)、小葉樹杞(*Ardisia kusukusensis*)，在該研究 A_{max} 數值(前)與本研究(後)比較，分別為 $16.5/29.4$ 、 $7.3/23.4$ 、 $13.8/22.2$ 、 $12.3/18.9$ 、 $8.8/17.4$ 、 $7.5/14.4$ 、 $5.9/13.8$ 、 $7.8/11.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。此外，本研究選取同一物種12~25筆 A_{sat} 中CV值 $\leq 5\%$ 的最高4筆數值平均當該物種的 A_{max} ，因此會比各物種藉所有樣本平均值計算的 A_{max} 數值高。Matsumoto et al. (1999)在日本測定41樹種的 A_{sat} ，當時的儀器無法控制光量或溫度，但該研究每一樹種選取十數筆數據中最高的3筆平均當 A_{max} ，並將其換算成 CO_2 濃度 $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (與本研究相同)時的 A_{max} ，結果所有樹種的 A_{max} 在 $9\sim 24 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之間，以麻櫟(*Quercus acutissima*)最高，其次為樟樹(*Cinnamomum*

camphora)，該研究與本研究樟樹的 A_{max} 很接近，分別為 20.0 、 $21.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

光合潛力測定實務技術

不同種類的木本植物各有其最高的光合作用能力(光合潛力)(Table 1)，這是各物種遺傳本質的表現。然而，影響同一物種淨光合作用率的因子眾多(Lambers et al. 2008)，除了光量、溫度、水分、養分、 CO_2 濃度等環境因子直接或間接(對氣孔活動的影響)的作用外，葉片發育階段(葉齡)也具影響(Kuo et al. 2013)。因此，需考量供試植株所處的生育地條件，選用生理活動旺盛的葉片，在適宜的時間及微氣象條件下進行測定，才能獲得該植物遺傳上應有的光合潛力表現。在植株生育地條件方面，於鬱閉森林下層大多數物種的葉片已適應或馴化低光，呈現陰葉(shade-adapted leaves)的結構及生理性狀，光合作用表現會較同種的陽葉(sun-adapted leaves)低(Davies 1998, Kuo and Lai 2008)，因此要避免在低光環境測定植株的光合潛力。本研究供試物種大多栽植在苗圃的共同試區，經驗上判斷為較耐陰的物種，藉透光率50%的針織網予以遮陰，但此環境之光量仍充足，應不至於形成陰葉；較不耐陰的物種則在高光條件下培育，可形成陽葉。此外，在野外測定時避免選用生長在鬱閉林下的植株，例如在蓮華池測定柏拉木(*Blastus cochinchinensis*)或玉山紫金牛時，是選用生長在林道旁的植株，葉片接受的光資源相對會較高。在葉片選取方面，研究人員常選用最年輕但已充分伸展的葉片(Poorter and Bongers 2006)，亦即「新近成熟的葉片」供測定。實務上我們會選用枝條較前端，已長到應有形體大小、質地硬挺的陽葉，將儀器葉箱設定某固定光量後，先用快速測定法於短時間內測定幾個樣本葉片的淨光合作用率，選取生理表現較高的葉片，再進行實際光合作用光反應的測定程序，如此可有效率的獲得具代表性的 A_{max} 數據。有研究發現同一植株不同葉片間 A_{max} 的變異程度，大於同種不同的植株，建議取樣時可測定少數植株，但每株測定較多的樣本葉片(Bassow and Bazzaz

1997)。在適宜的微氣象條件方面，臺灣南部6~10月雨季期間常有午後雷陣雨，下過雨後隔日上午若為晴天，由清晨07:00~10:00為測定 A_{max} 及LSP最適宜的時間；上午10時後氣溫常 $>31^{\circ}\text{C}$ 且相對濕度 $<60\%$ ，致葉片氣孔導度顯著降低，淨光合作用率也隨之降低。此外，供測葉片在清晨需要照到高光一段時間，光合作用生化系統才會啟動；其機制為一直處於黑暗或低光條件下，光合作用酵素Rubisco需要有光照才能活化(light activation)，此過程約需10 min，而氣孔需照高光30~60 min後才會充分張開(Way and Pearcy 2012)。此機制可說明為何在陰天或遮陰處測得的 A_{max} 數值都較低，然而，在清晨或陰天時可測定低光條件下(0~30 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$)的光合作用光反應，獲得LCP及 R_d 數據。

判斷樹種耐陰性的光合作用性狀

藉光合作用光反應曲線計算的4個參數： A_{max} 、LSP、LCP、 R_d ，彼此間都具極顯著正相關(Fig. 1)，意味著除了 A_{max} ，另三項光合性狀也可供區別木本植物耐陰等級的生理指標。本研究只採用光合潛力此性狀，理由是光合潛力是該物種最大的光合作用能力，採用的是最佳(高)表現，具有明確的判斷依據，且此性狀已被學界認定是重要的高階功能性性狀(Reich et al. 1999, 2003)；然而，在自然條件下LSP、LCP、 R_d 並不適用此最佳(高)的原則，實際測定時無法確定是否已獲得遺傳本質上應有的表現。本研究採用中位數的概念，計算各物種接近中位數4個樣本之平均值的LSP、LCP、 R_d 。結果發現各物種計算所得LSP、LCP、 R_d 分別都與光合潛力具極顯著正相關，且決定係數(r^2)都高達0.96~0.98 (Fig. 1)，表示此4項光合作用性狀在遺傳上是受到協同性的調控。因為 A_{max} 與LCP具有接近1:1的關係(Fig. 1B)，我們測定某物種 A_{max} 前會先測定該物種多筆LCP數據，得知其中位數大致範圍，後續測定該物種 A_{max} 時就有判斷所得數據是否合理的參考依據。將來或許可建立一套標準作業流程，藉測定較簡易的光補償點來判斷木本植物的耐陰等級。

葉習性

臺灣原生木本植物的葉習性，目前尚無系統性的調查與彙整。本研究在列舉各木本植物的葉習性時(如Table 1所示)，發現部分物種文獻缺乏葉習性記載，或不同文獻的記載相異。臺灣地區中、高海拔溫帶地區的闊葉樹種，在冬季低溫期落葉的習性較為明確，但這些落葉樹種若分布或栽植在溫度較高的低海拔地區，冬季期間可能不會全株落葉。此外，台灣中西部及西南部在冬、春季有幾個月的乾旱期，此期間有些木本植物呈現乾旱落葉(drought-deciduous)的葉習性，例如苦楝、欖仁(*Terminalia catappa*)、克蘭樹(*Kleinhovia hospita*)。雀榕及大葉雀榕具有短暫落葉的葉習性，前者一年中可能換葉2次以上。在台灣南部栽植的大葉桃花心木(*Swietenia macrophylla*)也具短暫落葉的葉習性，每年3月中旬全株落葉，至下旬則新葉滿樹(個人觀察)。澳洲紅樹林物種*Bruguiera parviflora*雖不是落葉樹種，但在春季生長季開始時也呈現全株落葉、迅速換葉的物候現象(Cheeseman et al. 1991)。過去探討臺灣原生180種闊葉樹種的耐陰性時，發現落葉樹種以耐陰等級I及II者居多，耐陰等級V並無落葉樹種(Kuo and Yeh 2015)。本研究440種臺灣原生木本植物中，歸類在耐陰等級I、II的物種分別有46、42%具落葉性，而耐陰等級III、IV者則分別只有17、5%為落葉性，耐陰等級V者則全無落葉性者，越耐陰的物種越趨向常綠的葉習性。Givnish (2002)指出同一地區具落葉習性者常是陽性樹種，具常綠習性者多為耐陰樹種。本研究耐陰等級IV的物種中具落葉習性者只有呂宋莢迷(*Viburnum luzonicum*)、山紅柿、四照花(*Benthameidia japonica* var. *chinensis*)、燈檉花(*Ilex asprella*)、對面花(*Randia spinosa*)等5種，前兩物種的 A_{max} 數值14.9、14.4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 已接近耐陰等級III的下限，而後3種的 A_{max} 數值較低，分別為12.8、12.6、12.5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，已接近耐陰等級IV的下限。亞熱帶森林耐陰等級IV的木本植物若為落葉性，是較特殊的葉習性。有可能上述物種的光合潛力被低估，或許應是耐陰等級III的物種；也有可能

上述物種的葉習性並非全株落葉長達數月之久的典型落葉性，而是半常綠或短暫落葉的葉習性，這有待後續物候觀察驗證。

光合作用性狀及耐陰性的應用

臺灣原生的喬木類樹種有588種，灌木類植物則有420種(Hsieh 2003)，本研究已完成373種喬木類及61種灌木類的耐陰等級歸類，完成比例分別為63、15%。獲得臺灣原生喬木、灌木類植物的光合性作用狀及耐陰性知識後，可提供種苗培育時光環境管理之用，例如各物種的光飽和點可當作幼齡植株照光上限的依據，耐陰等級IV, V的苗木應以透光率40~50%的遮光網保護；相反的，耐陰等級I, II的苗木則不宜遮光。在造林樹種選擇方面，耐陰性為樹種的基礎生態生理性狀，亦即是育林學指導原則「適地適木」中「適木」的重要性狀，要根據生育地光環境狀況，選擇耐陰性適合的造林樹種。在崩塌地或瘠劣地生態復育方面，本研究提供眾多不同耐陰等級原生木本植物的名錄，復育初期於高光空曠環境可選用耐陰等級I的先驅性物種，待樹冠逐漸形成，提供部分遮陰後，可依序引入耐陰等級II, III, IV的物種。此外，森林植群調查時常會計算林分或樣區各組成樹種的重要值指數(importance value index, IVI)，若得知這些樹種的耐陰等級，即可依據Lienard et al. (2015)提出的方法，以各組成樹種的IVI及其耐陰等級加權值(ρ_i)，計算林分耐陰性指標值(SSTI)，得知該林分有量化依據的演替階段(successional stage)。因此，獲得臺灣原生種喬木、灌木類植物耐陰性的資訊，也有助於判斷林分演替序列處於何種階段。

結論

在2008~2020的12年期間，測定了440物種的光合作用性狀，獲得臺灣原生種喬木類63%，灌木類15%，合計43%臺灣原生木本植物的光合潛力、光飽和點、光補償點、暗呼吸率數據。藉由光合潛力此生理功能性狀將434種雙子葉木本植物歸類到五類耐陰等級，建立

了臺灣原生種喬木、灌木的耐陰性名錄，並發現臺灣原生木本植物以中等耐陰物種較多。供試物種的光補償點與光合潛力間具有相關性很高的線性關係，將來可發展藉測定較簡易的光補償點來判斷物種的耐陰性。本研究發現大戟科及錦葵科全科物種整體的耐陰等級為第I級，唇形科、桑科、大麻科、葉下珠科全科耐陰等級為第II級，無患子科、薔薇科、芸香科為第III級，棟科、殼斗科及樟科為第IV級，柿樹科、桃金娘科、茶科、報春花科、冬青科、衛矛科全科耐陰等級為第V級。本研究也發現親緣關係較接近的科別，其整體性耐陰等級也會較接近。此外，耐陰等級I、II的木本植物有40%以上具落葉習性，相對的，較耐陰的物種則偏向常綠性。

謝誌

本研究曾獲得農委會林務局3年的經費補助，以及科技部專題研究計畫(108-2313-B-020-014)經費補助，謹此致謝。林業試驗所楊正鈞研究員及蓮華池、六龜、恆春研究中心提供許多臺灣原生種喬木、灌木苗木，並提供調查所需的行政支援，特別感謝。本系王志強教授、陳柏豪系友也提供多樣的種苗，對本研究極有助益。學生彭世賢、楊雅萍、江雅惠、林易養、許子淳、李典濤協助光合作用測定工作，獲得重要數據。初稿承蒙王相華、張勵婉、趙國容三位博士提供修改意見，也一併致謝。

引用文獻

- Angiosperm Phylogeny Group 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot J Linn Soc* 181(1):1-20.
- Avalos G. 2019. Shade tolerance within the context of the successional process in tropical rain forests. *Rev Biol Trop* 67(2):S53-77.
- Baker FS. 1949. A revised tolerance table. *J For* 47:178-81.

- Baltzer JL, Thomas SC. 2007.** Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings. *J Ecol* 95:1208-21.
- Bassow SL, Bazzaz FA. 1997.** Intra- and interspecific variation in canopy photosynthesis in a mixed deciduous forest. *Oecologia* 109:507-15.
- Bazzaz FA, Pickett STA. 1980.** Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann Rev Ecol Syst* 11:287-310.
- Cheeseman JM, Clough BF, Carter DR, Lovelock CE, Eong OJ, Sim RG. 1991.** The analysis of photosynthetic performance of leaves under field condition--a case study using *Bruguiera* mangroves. *Photosyn Res* 29:11-22.
- Cheng CT, Kuo YL. 2004.** Forest CO₂ gradient and its effects on photosynthetic characteristics of understory seedlings in the Nanjenshan forest. *Taiwan J For Sci* 19:143-52. [in Chinese with English summary].
- Chiu TY, Wang HH, Kuo YL, Tomonori K, Chiou WL, Huang YM. 2015.** Ecophysiological characteristics of three *Cyathea* species in north-eastern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 30:147-55.
- Cienciaruso MV, Silva IA, Manica LT, Souza JP. 2013.** Leaf habit does not predict leaf functional traits in cerrado woody species. *Basic Appl Ecol* 14:404-12.
- Clark DA, Clark DB. 1992.** Life history of canopy and emergent trees in a Neotropical rain forest. *Ecol Monogr* 62:315-44.
- Craine JM, Reich PB. 2005.** Leaf-level light compensation point in shade-tolerant woody seedlings. *New Phytol* 166:710-3.
- Dalling JW, Winter K, Nason JD, Hubbell SP, Murawski DA, Hamrick JL. 2001.** The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82(4):933-45.
- Davies SJ. 1998.** Photosynthetic characteristics of nine early successional *Macaranga* species from Borneo in relation to life-history traits. *Ecology* 79:2292-308.
- Dusenge ME, Wallin G, Gårdesten J, Niyonzima F, Adolfsson L, Nasbimana D, et al. 2015.** Photosynthetic capacity of tropical montane tree species in relation to leaf nutrients, successional strategy and growth temperature. *Oecologia* 177:1183-94.
- Editorial Committee, the Red List of Vascular Plants of Taiwan. 2017.** The red list of vascular plants of Taiwan, 2017. Jiji, Nantou, Taiwan: Endemic Species Research Institute, Forestry Bureau, Council of Agriculture, Executive Yuan and Taiwan Society of Plant Systematics. 187 p.
- Ellis AR, Hubbell SP, Potrin C. 2000.** In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional group hypothesis. *Can J Bot* 78:1336-47.
- Falster DS, Duursma RA, Fitzjohn RG. 2018.** How functional traits influence plant growth and shade tolerance across the life cycle. *PNAS* 115:E6789-98.
- Frederickson TS, Steiner KC, Skelly JM, Joyce BJ, Kolb TE, Kouterick KB, et al. 1996.** Diel and seasonal patterns of leaf gas exchange and xylem water potentials of different-sized *Prunus serotina* Ehrh. trees. *For Sci* 42:359-65.
- García-Núñez C, Azócar A, Rada F. 1995.** Photosynthetic acclimation to light in juvenile of two cloud forest tree species. *Trees* 10:114-24.
- Givnish TJ. 1988.** Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Aust J Plant Physiol* 15:63-92.
- Givnish TJ. 2002.** Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fenn* 36:703-43.
- Gommers CMM, Visser EJ, St Onge KR, Voisenek LA, Pierik R. 2013.** Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends Plant Sci* 18:65-71.
- Guimarães ZTM, Santos VAHF, Nogueira**

- WLP, Martins NOA, Ferreira MJ. 2018.** Leaf traits explaining the growth of tree species planted in a Central Amazonian disturbed area. For Ecol Manage 430:618-28.
- Hallik L, Niinemets Ü, Wright IJ. 2009.** Are species shade and drought tolerance reflected in leaf-level structural and functional differentiation in Northern Hemisphere temperate woody flora? New Phytol 184:257-74.
- He PC, Wright IJ, Zhu SD, Onoda Y, Liu H, Li RH, et al. 2019.** Leaf mechanical strength and photosynthetic capacity vary independently across 57 subtropical forest species with contrasting light requirements. New Phytol 223:607-18.
- Houter NC, Pons TL. 2012.** Ontogenic changes in leaf traits of tropical rainforest trees differing in juvenile light requirement. Oecologia 169:33-45.
- Hsieh CF. 2003.** Flora of Taiwan: composition, endemism and phytogeographical affinities. In: Editorial Committee of the Flora of Taiwan, 2nd Ed. Flora of Taiwan, 2nd Edition, Vol Six. Taipei, Taiwan: Department of Botany, National Taiwan Univ. p 1-14.
- Humbert L, Gagnon D, Kneeshaw D, Messier C. 2007.** A shade tolerance index for common understory species for northeastern America. Ecol Indicator 7:195-207.
- Ishida A, Yazaki K, Hoe AL. 2005.** Ontogenetic transition of leaf physiology and anatomy from seedlings to mature trees of a rain forest pioneer tree, *Macaranga gigantea*. Tree Physiol 25:513-22.
- Janse-ten Klooster SH, Thomas EJP, Sterck FJ. 2007.** Explaining interspecific differences in sapling growth and shade tolerance in temperate forests. J Ecol 95:1250-60.
- Keeling HC, Baker TR, Martinez RV, Monteagudo A, Phillips OL. 2008.** Contrasting patterns of diameter and biomass increment across tree functional groups in Amazonia forests. Oecologia 158:521-34.
- Kelly J, Jose S, Nichols JD, Bristow M. 2009.** Growth and physiological response of six Australian rainforest tree species to a light gradient. For Ecol Manage 257:287-93.
- Kenzo T, Inoue Y, Yoshimura M, Yamashita M, Tanaka-Oda A, Ichie T. 2015.** Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. Oecologia 177:191-202.
- Kitajima K. 1994.** Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia 98:419-28.
- Kobe RK, Pacala SW, Silander JA, Canham CD. 1995.** Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecol Appl 5:517-32.
- Koike T. 1988.** Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. Plant Species Biol 3:77-87.
- Kuo YL, Chen TJ, Cheng CT. 2004a.** Growth and photosynthetic responses to light in rooted cuttings of *Cinnamomum kanehirae*. Taiwan J For Sci 19:215-24. [in Chinese with English summary].
- Kuo YL, Fan KS, Hwang CW, Lee YP, Wu HL, Tsay RF. 2004b.** Gas exchange potential in sun-exposed leaves of 30 broadleaf tree species in Taiwan. Taiwan J For Sci 19:375-86. [in Chinese with English summary].
- Kuo YL, Huang MK, Yang YL. 2013.** Dynamic variations of photosynthetic capacity in a leaf's lifetime for tree species at different successional stages. Taiwan J For Sci 28:17-28.
- Kuo YL, Lai LS. 2008.** Photosynthetic characteristics and plasticity to light in tree seedlings with different shade tolerant ability in Nanjenshan forest. Bull Natl Park 18:11-21. [in Chinese with English summary].
- Kuo YL, Yeh CL. 2015.** Photosynthetic capacity and shade tolerance of 180 native

broadleaf tree species in Taiwan. *Taiwan J For Sci* 30:229-43.

Lambers H, Chapin III FS, Pons TL. 2008. *Plant physiological ecology*. 2nd Ed. New York: Springer. 604 p.

Lienard J, Florescu I, Strigul N. 2015. An appraisal of the classic forest succession paradigm with the shade tolerance index. *PLOS ONE* 10(2):e0117138.

Lin WC, Kuo YL. 2007. Growth and physiological responses to light environment in seedlings of *Litsea cubeba*, *Eurya nitida* var. *nitida*, and *Cyclobalanopsis longinix*. *Crop Environ Bioinform* 4:297-306. [in Chinese with English summary].

Lorimer CG 1983. A test of the accuracy of shade-tolerance classifications based on physiological and reproductive traits. *Can J Bot* 61:1595-8.

Lu FY, Ou CH, Tseng YH, Wang CM. 2017. *Trees of Taiwan*. Taichung, Taiwan: Chinese Yi-Chin Plant Research Association. 1271 p. [in Chinese].

Lusk CK. 2004. Leaf area and growth of juvenile temperate evergreen I low light: species of contrasting shade tolerance change rank during ontogeny. *Funct Ecol* 18:820-8.

Lusk CH, Jorgensen MA. 2013. The whole-plant compensation point as a measure of juvenile tree light requirements. *Funct Ecol* 27:1286-94.

Marler TE, Willis LE. 1997. Leaf gas-exchange characteristics of sixteen cycad species. *J Am Soc Hort Sci* 122:38-42.

Matsumoto Y, Tanaka T, Kosuge T, Tanbara T, Uemura A, Shigenaga H, et al. 1999. Maximum gas exchange rates in current sun leaves of 41 broad-leaved tree species in Japan. *Jpn J For Environ* 41:113-21.

Niinemets Ü, Valladares F. 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecol*

Monogr 76:521-47.

Nogueira A, Martinez CA, Ferreira LL, Prado CHBA. 2004. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. *Photosynthetica* 42:351-6.

Palma A, Winter K, Aranda J, Dalling JW, Cheeseman AW, Turner BL, et al. 2020. Why are tropical conifers disadvantaged in fertile soils? Comparison of *Podocarpus guatemalensis* with an angiosperm pioneer, *Ficus insipida*. *Tree Physiol* 40:810-21.

Poorter L, Bongers F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87:1733-43.

Reich PB, Ellsworth DS, Walter MB, Gresham C, Volin JC, Bowman WD. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80:1955-69.

Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, et al. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int J Plant Sci* 164:S143-64.

Salgado-Luarte C, Gianoli E. 2017. Shade tolerance and herbivory are associated with RGR of tree species via different functional traits. *Plant Biol* 19:413-9.

Sendall K, Lusk CH, Reich PB. 2015. Becoming less tolerant with age: sugar maple, shade, and ontogeny. *Oecologia* 179:1011-21.

Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J. 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *Am J Bot* 93:1490-500.

Swaine MD, Whitmore TC. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-6.

Teskey RO, Shrestha RB. 1985. A relationship between carbon dioxide, photosynthetic efficiency and shade tolerance. *Physiol Plant* 63:126-32.

Valladares F, Niinemets Ü. 2008. Shade toler-

ance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Ann Rev Ecol Syst* 39:237-57.

Vieira TO, Degli-Esposti MSO, Souza GM, Rabelo GR, Cunha MD, Vitoria AP. 2015. Photoacclimation capacity in seedling and sapling of *Siparuna guianensis* (Siparunaceae): response to irradiance gradient in tropical forest. *Photosynthetica* 53:11-22.

Walters MB, Reich PB. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: Do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytol* 143:143-54.

Way DA, Pearcy RW. 2012. Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiol* 32:1066-81.

Wright SJ, Muller-Landau HC, Condit R, Hubbell SP. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84:3174-85.

Yeh CL, Fan KC. 1997. Study on the vegetation ecology of coastal mountains *Cycas taiwaniana* natural reserve. *J Expt For NCHU* 19(2):25-45. [in Chinese with English summary].

Zhang YJ, Cao KF, Sack L, Li N, Wei XM, Goldstein G. 2015. Extending the generality of leaf economic design principles in the cycads, an ancient lineage. *New Phytol* 206:817-29.

Zhu SD, Song JJ, Li RH, Yeh Q. 2013. Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests. *Plant Cell Environ* 36:879-91.