

研究報告

不同耐陰性樹種苗木在林下分布的光環境區隔

郭耀綸¹、林易養¹、邱俊榕¹

摘要

可用性光資源對天然更新樹苗的存活、生長及分布有重大影響。本研究目的在瞭解臺灣低海拔不同耐陰性(依據光合作用潛力)樹種的苗木(高度15~100 cm)，主要分布的光環境，以及沿著光量梯度分布範圍的差異。然而，於晴日高光時藉配對的光量計同時測定森林內與外界瞬間光量值，計算所得林內相對光量(RL)值會低於陰天的測值。為調整此差異，本研究首先建立經驗公式，將晴天測得的林內RL值，轉換成以光量 $500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 為基準的調整後林內 RL_{adj} 值。測定結果發現，耐陰等級不同的樹種，苗木主要分布的光環境會有明顯區隔。臺灣南部5處森林，先驅樹種的苗木集中分布在 $RL_{\text{adj}} > 32\%$ 之最高光量級；陽性樹種的苗木主要分布在高光與中光環境；中等耐陰樹種則主要分布在中光與低光環境；耐陰、極耐陰兩類樹種的苗木，都是在 $RL_{\text{adj}} < 2\%$ 之最低光量級的分布比例最高。然而，蟲屎、茄苳、大頭茶、山柚主要分布的光環境，與其耐陰性並不符合。此外，大多數樹種苗木的分布並非僅侷限於狹窄的光環境。不同耐陰等級的樹種中，以中等耐陰樹種苗木主要分布的光量梯度最寬廣。結論為在光環境多樣化的森林，苗木在光量梯度上的生態分布樣式，整體上與樹種在生理上的耐陰性一致。

關鍵詞：可用性光資源、光環境分布、天然更新樹苗、相對光量、耐陰性

郭耀綸、林易養、邱俊榕。2024。不同耐陰性樹種苗木在林下分布的光環境區隔。台灣林業科學39(2):151-69。

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.

通訊作者：郭耀綸 Corresponding author, Yau-Lun Kuo, E-mail: ylkuo@mail.npust.edu.tw

2024年6月送審2024年8月通過。Received June 2024, Accepted August 2024.

Research paper

Partitioning of Understory Light Environments by Seedlings of Tree Species with Varying Shade Tolerance

Yau-Lun Kuo,¹ Yi-Yang Lin,¹ Chun-Jung Chou¹

ABSTRACT

Light availability significantly influences the survival, establishment, and distribution of naturally regenerated seedlings. This study evaluated light partitioning and range of partitioning across light gradients in tree seedlings (15-100 cm in height) of varying shade-tolerance in low elevation forests in Taiwan. Relative light intensity (RL) values, calculated by simultaneously measuring light quantum in the understory and in open field, are often used to quantify the understory light environment. However, RL values measured on high-light sunny days were lower than those measured on overcast days. To compensate for these differences, we established an empirical equation to convert RL values obtained on sunny days into a standardized understory RL_{adj} value based on a light intensity of $500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Results showed that seedlings of species of different shade-tolerance classes exhibited distinctly different patterns of light partitioning. In five forests of southern Taiwan, we found seedlings of highly shade-intolerant species were concentrated in areas with the highest light levels, with $RL_{adj} > 32\%$. Shade-intolerant species had more seedlings distributed in high- and intermediate-light environments, while seedlings of moderately shade-tolerant species tended to be distributed in intermediate- and low-light environments. However, shade-tolerant as well as very shade-tolerant species were predominately distributed in low light environments with $RL_{adj} < 2\%$. However, light partitioning patterns of a few species such as *Melanolepis multiglandulosa*, *Bischofia javanica*, *Gordonia axillaris* and *Champereia manillana* were inconsistent with their shade-tolerance classes. We also found that seedlings of most species investigated were distributed across a range of light environments. Notably, seedlings of moderately shade-tolerant species exhibited the widest range of light partitioning among all shade-tolerance classes. In conclusion, the ecological partitioning of light gradients of tree seedlings in forests with diverse light environments corresponded overall with their level of shade tolerance based on photosynthesis measurements.

Keywords: light availability, light partitioning, natural-regenerated seedlings, relative light intensity, shade tolerance

Kuo YL, Lin YY, Chou CJ. 2024. Partitioning of Understory Light Environments by Seedlings of Tree Species with Varying Shade Tolerance. *Taiwan J For Sci* 39(2):151-69.

緒言

在鬱閉的森林內，光資源是影響林木幼齡植株成活及生長最主要的因子(Chazdon et al. 1996, Chao et al. 2022)，林內可用性光資源(light availability)微幅的提高即可明顯促進樹苗的生長(Montgomery and Chazdon 2002, Kuo et al. 2007)。過去已發展出許多量化森林內光資源的方法，例如藉光量計(quantum sensors)直接測定林內不同微生育地(microsites)的光合作用有效光子量(photosynthetic photon flux density, PPFD, 400~700 nm)；或藉配對的光量計同時監測森林內微生育地，以及冠層上方的PPFD值，計算兩者的比例，該數值即為相對光量(relative light intensity, RL)，可當作比較不同微生育地光資源高低的估算值(Chazdon and Fetcher 1984, Parent and Messier 1996, Muraoka et al. 2001)；也有藉半球面樹冠層影像(hemispherical canopy photographs)，或植物樹冠分析儀(plant canopy analyzers)分析林內入射光資源(Gendron et al. 1998, Comeau 2000)。在整個天空都布滿雲層的陰天天候(overcast sky)，林內某特定微生育地白天不同時段的相對光量值都很穩定(Messier and Puttonen 1995)，因此Parent and Messier (1996)認為可在陰天任何時段測定林內瞬間光量值，計算其與林外光量的比值，即可方便的評估微生育地可用的光資源。有研究認為陰天時測定林內紅光(波長660 nm)與遠紅光(波長730 nm)光量的比值，對評估森林下層植株可用的光資源(或相對光量)相當適用，且只要一個儀器即可作業(Carpers and Chazdon 2004)。然而在鬱閉森林內，藉半球面影像評估微生育地的光資源並不適合，該系統在較疏開的林分或有孔隙的環境較適用(Chazdon and Field 1987, Tinya et al. 2009)。

由野外經驗得知，在森林下方同一地點的RL值會因天候或外界光照強度而改變，冠層上方(或森林外界)光照強度越強，林內同一地點的RL值越低，因而晴天時林內同一地點的RL值會低於陰天的測值。造成此現象的原因，是因為樹冠層上方接受到的太陽輻射為直射光(direct sun light)，直射光穿透到林床(forest floor)之前會遭樹冠層垂

直分布的葉片反射與吸收，光強度大幅減弱且光質改變(Matsuo et al. 2021)；然而，森林下層植物接受到的太陽輻射多為散射光(diffuse light)，少有直射光(斑光sun flicks)，且散射光之PPFD值甚低(Chazdon and Fetcher 1984)。陰天時林內100%的入射光都是散射光(Gendron et al. 1998)。晴天時直射光的PPFD值(RL計算式分母)較陰天時大幅度提高，但林下散射光的PPFD值(計算式分子)僅微幅提高，因此晴天時林內同一處的RL值即會大幅度低於陰天時。基於上述經驗，本研究第一項試驗，探討如何將晴天測得之林內較低的RL數值，轉換成陰天時林內同一地點標準化之後的RL值。建立此標準化模式後，測定樹冠層下方苗木可用之光資源時，就不必受限於當時的天候狀況，於晴天或陰天，或是在晴日不同時段，在森林內都可測定並計算植株微生育地的RL值，且各數據是建立在相同的光量基準上。

樹種更新(tree regeneration)會經過下列過程，包括種子生產、傳播、發芽、樹苗建立、樹苗及稚樹生長(Price et al. 2001)。樹種在更新階段的棲位分化(niche differentiation)，被認為是熱帶森林內眾多樹種共存(co-existence)的重要機制(Canham et al. 1990, Kobe 1999, Silvertown 2004)。森林內的光環境在空間及時間上多具異質性，不同微生育地的光環境呈連續性的梯度變化(Baldocchi and Collineau 1994, Wright et al. 2003)，不同耐陰性樹種的苗木可沿著光量梯度(light gradient)在不同微生育地建立(Montgomery and Chazdon 2002, Poorter and Arets 2003, Käber et al. 2021)。熱帶雨林不同耐陰性樹種的稚樹，可分布在極為類似的光環境(Oberbauer et al. 1989)，沿著光量梯度，在極低光或極高光之間的中等光量環境，會有許多不同耐陰性樹種的苗木或稚樹建立(Wright et al. 2003, Rüger et al. 2009)。南仁山森林不耐陰樹種的苗木可在高光和低光兩種環境都出現，但是中等耐陰與耐陰樹種的苗木只限於在低光環境出現(Lin 2018)。前人研究顯示，不同耐陰性樹種的苗木分布的光環境可能會重疊，不僅侷限於某一狹小範圍(Denslow 1987; Wright et al. 2003)。不同耐陰性樹種的苗木主要分布的光環境，以及沿著光

量梯度的分布範圍，是否會有明顯的區隔，這是本研究想探討的問題。

本研究第二項工作，測定臺灣原生樹種苗木生育處的相對光量，計算個別樹種苗木在不同光量級(light levels)出現的比例，獲知分布比例(proportion)最高的光量級及其分布範圍。本研究提出的問題為：(1)樹種天然更新苗木分布比例最高的光環境，會與藉由樹種光合潛力代表的生理耐陰性一致嗎？(2)不同耐陰性的樹種，在生態上苗木沿著光量梯度的分布範圍會不同嗎？(3)何類耐陰等級樹種的苗木，有較寬廣的光量梯度分布範圍？本研究提出的假說為：(1)不同耐陰性的樹種，苗木分布比例最高的光環境會有區隔，耐陰等級第I、II級的先驅性、陽性樹種主要分布在高光環境；耐陰等級第VI、V級的耐陰、極耐陰樹種主要分布在低光環境；耐陰等級第III的中等耐陰樹種則在中等光量的環境分布最多。隨著樹種的耐陰性提高，苗木主要分布的微生育地偏向較低光環境，苗木的生態分布與生理耐陰性應具一致性。(2)不同耐陰等級的苗木，沿著光量梯度的分布範圍會有重疊，但個別樹種的苗木實際分布的光量梯度幅度(light gradient spectrum)寬窄並無法預知，較可能的是耐陰等級III的中等耐陰樹種，苗木的光量梯度分布範圍最寬廣，而耐陰等級第I、第V級的樹種，往低、高兩個極端的光環境其分布比例會明顯減少。

材料與方法

標準化林內相對光量值

試驗地位於屏東科技大學校園內的人工林。該林分於1998年3月植樹節紀念活動時建立，面積約1.25 ha，種植40樹種。2001年調查此林分有1168株稚樹；2012年原本栽植的樹種存活804株，樹木高度多在8~13 m範圍，胸徑多為10~26 cm，林分上層樹冠已鬱閉，但局部冠層有大小不一的孔隙。第一項林內相對光量測定，於2013年12月11日(陰天)及15日(晴天)，分別在林分外緣空地，以及林內一處樹冠遮蔽之林床上方30 cm

位置，以光量計(Quantum sensor, LI-190SA, LICOR, Lincoln, NE, USA)配合光量記錄器(LI-250, LI-COR)，於7:00~17:00每隔30分鐘同步測定兩處的可見光之光合作用有效光子量(PPFD)，每次間隔3秒記錄一筆，共3筆，將其平均後計算同一時間林內PPFD值與外界無遮蔽處PPFD值的比例，此即為林內的相對光量(RL)數值，藉此可比較同一地點在白天不同時段，以及同一時段在不同天候狀況下，林內RL值的變化。第二項測定於2014年8月，標定該林分內樹冠遮蔽程度不同的30個測點，在5個不同天候的測定日，於9:00~9:30, 9:31~10:00, 14:00~14:30, 14:31~15:00計4個不同時段，於林床上方30 cm處，藉與第一項測定相同的儀器，分別量測各測點3筆PPFD數據，並同步記錄外界無遮蔽處的PPFD值，由此計算林內各測點各時段的原始RL值(original relative light intensity, RL_{ori})。將各測點於5個測定日，每日4個時段，共20筆的RL_{ori}值平均，獲得各測點的平均相對光量值(mean relative light intensity, RL_{mean})，將其區分為RL_{mean} < 2, 2~4, 4~8, 8~20, > 20%之五個光量級，並歸類此30個測點所屬的RL_{mean}等級。合併同一光量級所有測點的數據，分析同一光量級所有測點各時段的RL_{ori}值與其同步對應之外界PPFD值的迴歸關係，獲得各自的迴歸式，由此可計算以PPFD值500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 為基準，外界PPFD值每增加或減少100 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時，林內RL_{ori}值分別減少或增加的比例，此即為當外界PPFD值低於或高於500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時，林內各測點的RL_{ori}值需要乘上何種乘數(multiply factors)，才能將原本計算之RL_{ori}值，標準化為以林外PPFD 500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 為基準，調整後的林內相對光量數值(adjusted relative light intensity, RL_{adj}值)。

天然更新樹苗微生育地相對光量測定

本研究在臺灣南部的墾丁高位珊瑚礁森林、南仁山及香蕉灣二處生態保護區、屏東科技大學的校園與位於臺東的達仁林場，合計5處，進行天然更新樹苗微生育地相對光量的測定。除了屏科大校園是在人工林及苗圃進行之外，其他

4處都是在天然林及其林道上測定。南仁山生態保護區由管制站往南仁湖的步道，沿路有多種先驅性或陽性樹種的苗木，例如山芙蓉(*Hibiscus taiwanensis*)、構樹(*Broussonetia papyrifera*)、血桐(*Macaranga tanarius*)、山黃麻(*Trema orientalis*)、山鹽青(*Rhus javanica* var. *roxburghiana*)、稜果榕(*Ficus septica*)、咬人狗(*Dendrocnide meyeniana*)、茄冬(*Bischofia javanica*)。屏科大校園及周邊空曠地可調查到構樹、血桐、山黃麻、白匏仔(*Mallotus paniculatus*)、白栢(*Triadica cochinchinensis*)、土密樹(*Bridelia tomentosa*)；在達仁林場有白匏仔、白雞油(*Fraxinus griffithii*)；在墾丁地區調查到相思樹(*Acacia confusa*)、蟲屎(*Melanolepis multiglandulosa*)、欖仁(*Terminalia catappa*)的苗木。

本研究測定相對光量的植株，避免選取存活率低的新生幼苗(Nicota et al. 1999, Lin et al. 2017, Lin 2018)，較耐陰的樹種是選取高度在15~50 cm範圍，已超過種子萌發期(germination stage)，已在微生育地建立的苗木，而較不耐陰的樹種則選取高度30~100 cm的苗木，且都只選取外表健康者供測定。原則上同一樹種在同一處微生育地最多只測定3株樣木，藉以提高其分布的光環境異質性。測定光量時將光量計(LI-190SA, LI-COR)水平置於待測苗木的頂端及枝葉伸展範圍4個方位，記錄5處之PPFD值並平均之；另一研究人員在鄰近空曠處同步量測外界PPFD值3次並平均之，依此計算該植株微生育地的相對光量值。在上述5處測得各樹種苗木的RL_{ori}數值後，若某株苗木照到的PPFD值已經 $\geq 100 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，表示上方的樹冠並不鬱閉，該苗木已可照到直射光，不再是以散射光為主要光源，因此採用原本的RL_{ori}值，不再另行調整。若某株樹苗測到的PPFD值 $< 100 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，且測定時外界PPFD值 $\leq 1000 \text{ photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，則依呈現在結果第二段的乘數計算公式(1)，轉換成以林外PPFD值 $500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 為基準的林內RL_{adj}值；若外界PPFD值 $> 1000 \text{ photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，則依乘數計算公式(2)，將RL_{ori}值乘上對應的乘數，轉換成以林外PPFD值 $500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 為基準的林內RL_{adj}值。

若測定的苗木生長在空曠地，則採用原本的RL_{ori}值。本研究在5處森林共測得128樹種，共計3680株苗木的RL_{ori}值資料，選取其中樣本數 ≥ 20 株的47樹種計2629株，分析各樹種天然更新樹苗出現之微生育地之相對光量級的分布狀況。上述47樹種各苗木的RL_{ori}值依上述標準化程序調整為RL_{adj}值後，將光環境區分為RL_{adj} < 2 , 2~4, 4~8, 8~16, 16~32, $> 32\%$ 等6類光量級。若某苗木之光環境RL_{adj}值剛好為4.0, 8.0或16.0%之分級臨界值，則將該植株歸類在較高的光量級。計算同一樹種在不同光量級環境出現的樣本數，再將其除以總株數，可得該樹種苗木在不同光量級之光環境分布比例，得知該樹種天然更新樹苗生態上的耐陰性幅度。

結果

在陰天的天候，林內測點白天照到的瞬間光量PPFD值(Fig. 1C)，會隨著外界PPFD值(Fig. 1A)的變化而同步增減，林內、林外白天10小時的PPFD平均值分別為7.5及233 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。陰天時林內測點白天的相對光量(RL值)變化範圍只在2.9~3.8%間，日平均值為3.2%；但於9:30~10:00外界PPFD值提高時，林內測點的RL值卻小幅降低(Fig. 1C)。此RL值降低的現象在晴天時更明顯。在晴天的天候，於中午11:30~13:30外界PPFD值會超過900 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 1B)，然而林內測點的RL值在該時段明顯下降至1.0~2.0% (Fig. 1D)。本研究晴天時森林下層的日平均PPFD值比陰天時提高13% (8.7 vs 7.5 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$)，但晴天時外界日平均PPFD值卻比陰天時提高89% (440 vs 233 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$)；晴天時林內日平均RL值只比陰天時降低16% (2.7 vs 3.2%)，但在外界直射光PPFD值大幅提高的時段，林內的RL值會大幅降低(Fig. 1D)。

第二項林內微環境相對光量測定，於5個測定日計20個為期30分鐘的測定時段中，有11個時段外界為晴時多雲的天候，另9個時段為陰天天候。然而，同樣是陰天天候，各時段30次外界PPFD測值的分布範圍多有變異(Fig. 2)。例如，

於9:31~10:00時段有2次陰天天候，外界PPFD值分布在409~464及554~740 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 範圍；又如於14:00~14:30有3次陰天天候，外界

PPFD值分別為169~465、470~549、540~794 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 2)。另一方面，該試驗地森林冠層不同遮蔽程度下方的30個測點，其RL平均值

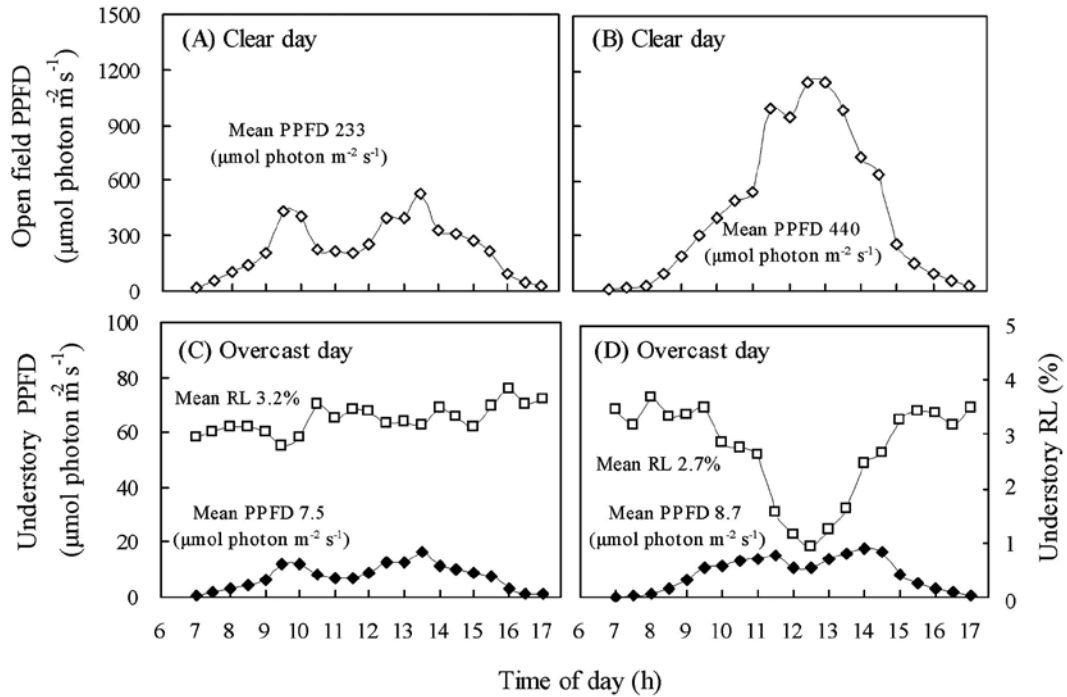


Fig. 1. Dynamics of open field light intensity (PPFD, \diamond) (A, B) and understory PPFD (\blacklozenge) measured on an overcast day (C) or a clear day (D) and the understory relative light intensity (RL, \square) measured on an overcast day (C) or a sunny day (D).

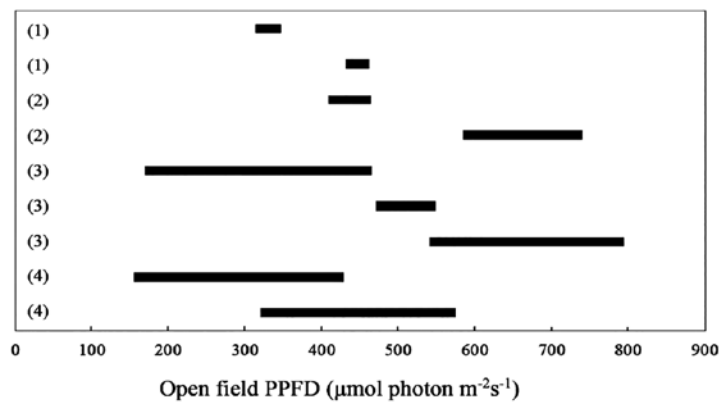


Fig. 2. Range of 30 photosynthetic photon flux density (PPFD) values measured in open field within half-hour periods: (1) 9:00~9:30, (2) 9:31~10:00, (3) 14:00~14:30, and (4) 14:31~15:00, under overcast conditions on different days.

(RL_{mean})分布在 < 2, 2~4, 4~8, 8~20, > 20%之5類光量級者分別有8, 5, 8, 4, 5個測點。以編號第14及第1測點為例，前者位於樹冠鬱閉、光量極低的微環境(RL_{mean} 1.0%)，後者位於樹冠較不鬱閉、入射光量較高的微環境(RL_{mean} 9.7%)。此2處測得的林內PPFD值都隨著外界PPFD值的提高而顯著增大(Fig. 3A, 3B)。然而，此2處在不同時段測得的林內RL值都與外界PPFD值呈相反趨勢，當外界PPFD值提高時，林內RL值即顯著下降(Fig. 3C, 3D)，且在入射光量較高的第1測點，其RL值下降的幅度大於較陰暗的第14測點(直線迴歸式斜率-0.0053 vs -0.0006)。另一方面，合併同一光量級所有測點(n = 4~8)的數據(Fig. 4)，發現各類光量級的測點在不同時段測得的林下RL值，都會隨外界PPFD值的提高而顯著降低，且在最高光量級其迴歸線斜率(-0.0167)負值較大(Fig. 4E)、下降幅度較陡。再根據林內RL值與外界PPFD值之直線迴歸式(Fig. 4)，可計算當外界PPFD值由100逐步提高到1800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時，各類光量級

林內RL值的改變情形(Table 1括號內數值)。進一步以外界PPFD值500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 為基準，可求得於外界不同PPFD數值時，各類光量級的林內RL值與該基準值的比例(Table 1沒有括號的數值)。將相同外界PPFD值時5類光量級的上述比例平均之，可獲得將原本的林內RL值(RL_{ori})調整為以外界PPFD值500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 為基準的校正乘數(Table 1粗體字數值)。當外界PPFD值在100~1000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 範圍時，該校正乘數(y)與各自對應的外界PPFD值(x)之迴歸線為線性，可藉下列公式獲得校正乘數

$$y = 0.722 + 0.0006 x \dots\dots\dots(1)$$

當外界PPFD值在100~1800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時，該校正乘數(y)與各自對應的外界PPFD值(x)之迴歸關係呈曲線關係(Fig. 5)，可藉下列公式得到校正乘數

$$y = 1.0335 - 0.0008 x + 0.000001 x^2 \dots\dots\dots(2)$$

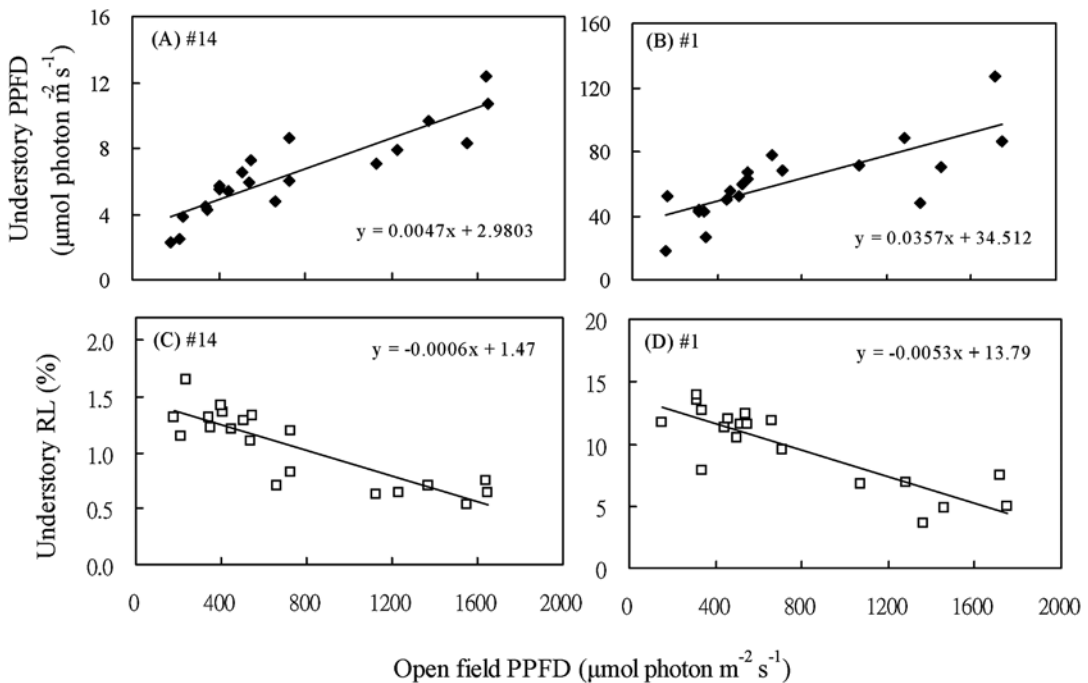


Fig. 3. Regressions of understory light intensity (PPFD) (A, B) and relative light intensity (RL) (C, D) as a function of the open field PPFD. #14 and #1 were two monitoring spots.

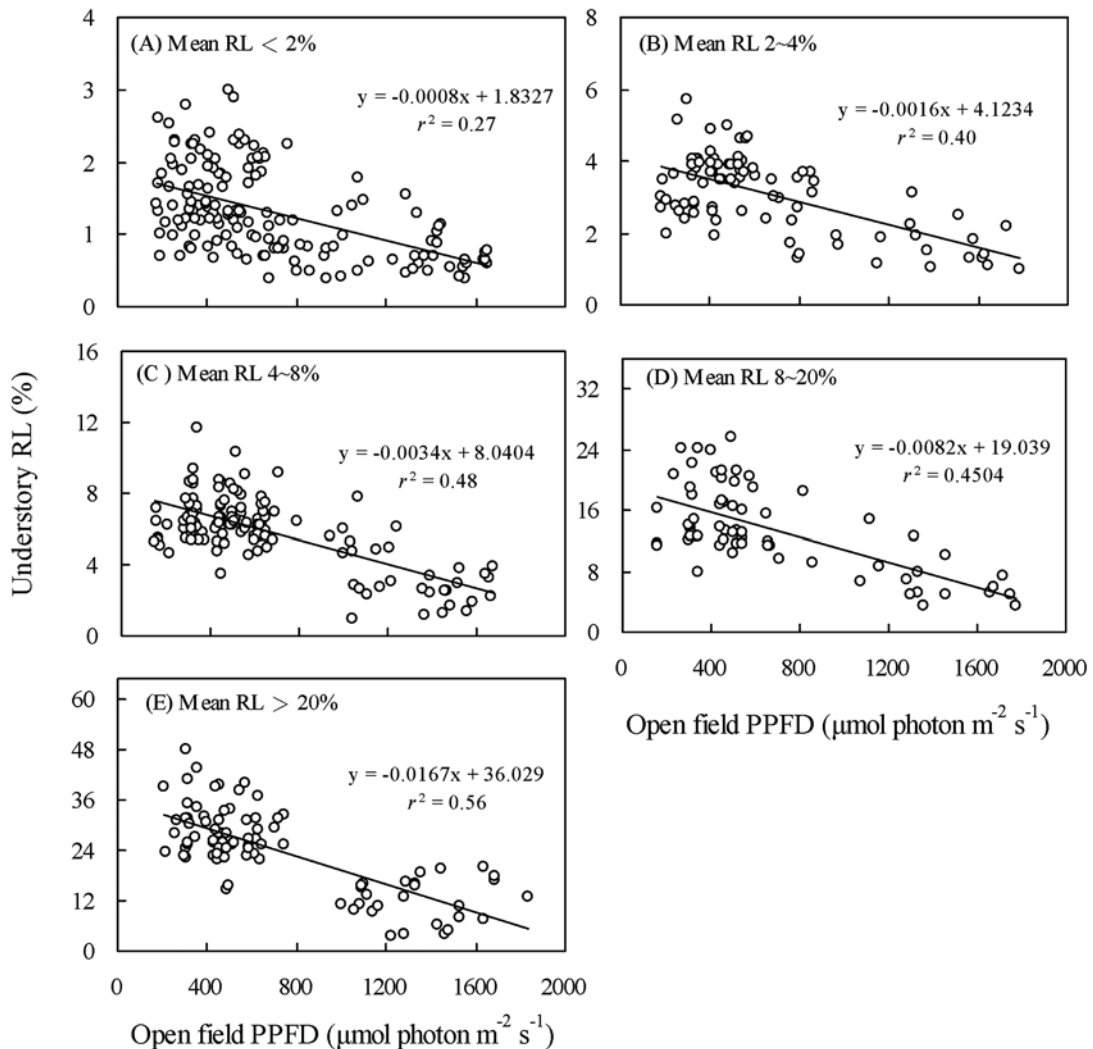


Fig. 4. Variations of the understory relative light intensity (RL) as a function of the open field light intensity (PPFD). (A), (B), (C), (D), (E) each indicated a specific range of mean RL values with various monitoring spots.

根據外界PPFD值高低，可選用公式(1)或公式(2)計算校正乘數，將原本的 RL_{ori} 值乘上對應的校正乘數，即可獲得以外界PPFD值 $500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 為基準，標準化之後的林內 RL_{adj} 值。

此外，分別在Fig. 4A, 4B, 4C, 4D計4類光量級，各選取2個 RL_{mean} 值接近的測點，比較其 RL_{ori} 值或 RL_{adj} 值隨著外界PPFD值改變的情形 (Fig. 6)。結果發現原本各測點的 RL_{ori} 值均會隨外

界PPFD值的提高而顯著降低 ($p < 0.001$, Fig. 6 A1, B1, C1, D1)，但是標準化成為 RL_{adj} 值後， RL_{adj} 值不再隨外界PPFD值提高而顯著降低 ($p > 0.05$, Fig. 6 A2, B2, C2, D2)，多已呈現近似持平狀態，顯示本研究的標準化程序可達到預定的目標。

個別樹種苗木在不同光量級的分布比例

在臺灣南部5處森林調查到樣本數 ≥ 20 株的

Table 1. Multiply factors for converting the understory relative light intensity (RL) values based on an open field light intensity (PPFD_{open}) of 500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ among different mean RL levels at various PPFD_{open} ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Numbers in brackets indicated the original RL values according to the linear regressions of the corresponding RL levels developed in figure 4

PPFD _{open}	Mean RL levels of the monitoring spots before conversion					Mean
	< 2%	2~4%	4~8%	8~20%	> 20%	
100	0.82 (1.8)	0.84 (4.0)	0.83 (7.7)	0.82 (18.2)	0.81 (34.6)	0.82
200	0.86 (1.7)	0.87 (3.8)	0.87 (7.4)	0.86 (17.4)	0.85 (32.7)	0.86
300	0.90 (1.6)	0.91 (3.6)	0.91 (7.1)	0.90 (16.6)	0.89 (31.0)	0.90
400	0.95 (1.5)	0.95 (3.5)	0.95 (6.7)	0.95 (15.8)	0.94 (29.3)	0.95
500	1.00 (1.4)	1.00 (3.3)	1.00 (6.1)	1.00 (14.9)	1.00 (27.7)	1.00
600	1.06 (1.4)	1.05 (3.2)	1.05 (6.1)	1.06 (14.1)	1.06 (26.0)	1.06
700	1.13 (1.3)	1.11 (3.0)	1.12 (5.7)	1.12 (13.3)	1.14 (24.3)	1.12
800	1.20 (1.2)	1.17 (2.8)	1.18 (5.4)	1.20 (12.8)	1.22 (22.7)	1.19
900	1.29 (1.1)	1.24 (2.7)	1.26 (5.1)	1.28 (11.7)	1.32 (21.0)	1.28
1000	1.39 (1.0)	1.31 (2.5)	1.35 (4.7)	1.38 (10.8)	1.43 (19.3)	1.37
1100	1.50 (1.0)	1.41 (2.4)	1.45 (4.4)	1.49 (10.0)	1.57 (17.7)	1.48
1200	1.64 (0.9)	1.51 (2.2)	1.57 (4.1)	1.62 (9.2)	1.73 (16.0)	1.61
1300	1.81 (0.8)	1.63 (2.0)	1.70 (3.8)	1.78 (8.4)	1.93 (14.3)	1.77
1400	2.01 (0.7)	1.76 (1.9)	1.87 (3.4)	1.98 (7.6)	2.19 (12.6)	1.96
1500	2.26 (0.6)	1.93 (1.7)	2.07 (3.1)	2.22 (6.7)	2.52 (11.0)	2.20
1600	2.59 (0.6)	2.13 (1.6)	2.32 (2.8)	2.52 (5.9)	2.97 (9.3)	2.51
1700	3.03 (0.5)	2.37 (1.4)	2.63 (2.4)	2.93 (5.1)	3.62 (7.6)	2.92
1800	3.65 (0.4)	2.67 (1.2)	3.04 (1.9)	3.49 (4.3)	4.64 (6.0)	3.50

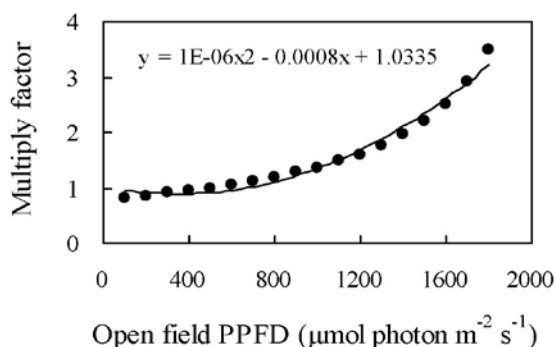


Fig. 5. Multiply factors for converting the original understory relative light intensity values as a function of the open field light intensity (PPFD).

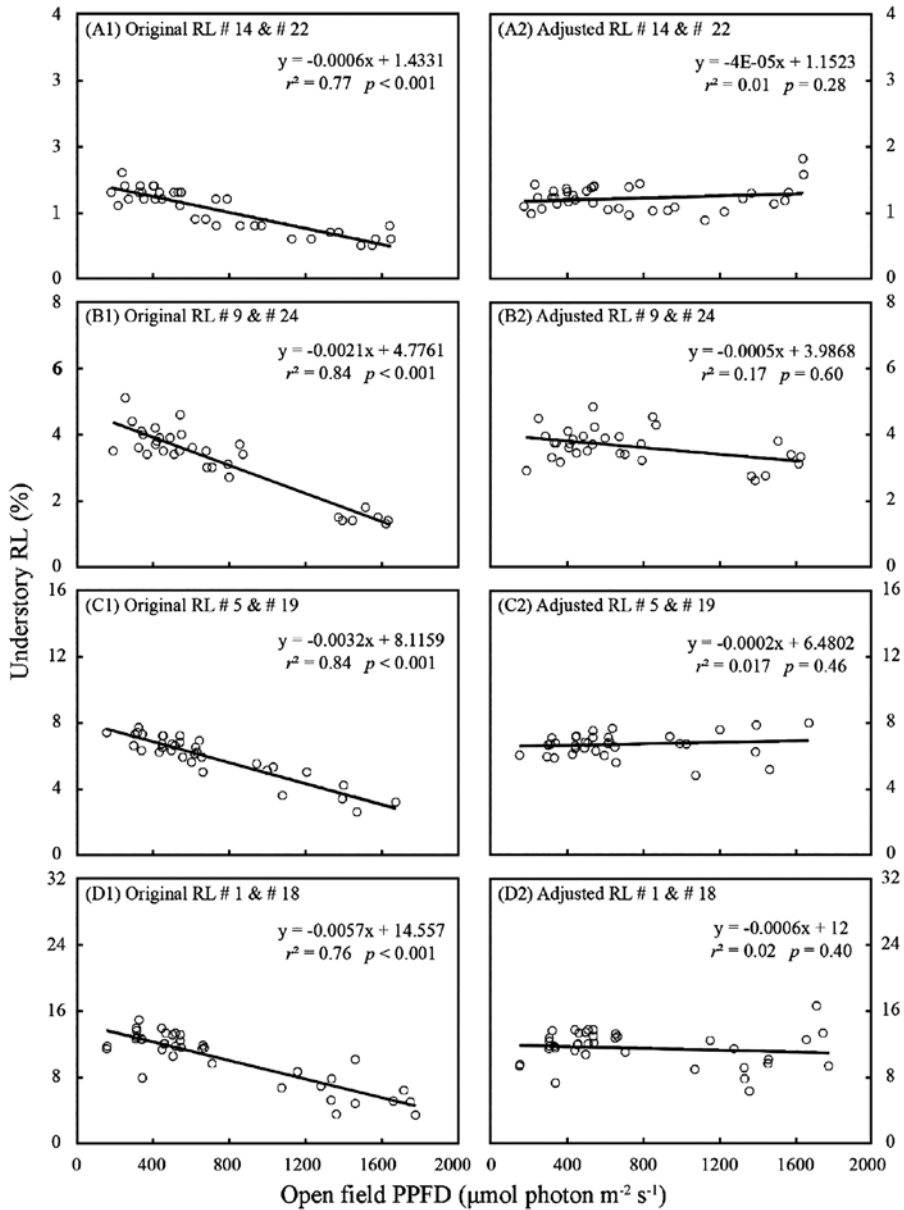


Fig. 6. Variations of the original and adjusted understory relative light intensity values (RL) of two monitoring spots as a function of the photosynthetic photon flux density (PPFD) measured in open field. (A), (B), (C), (D) each indicated a specific range of mean RL values as present in figure 4.

樹種有47種。於本研究區分的6個光量級微環境中，苗木出現在4、5、6個光量級的物種數分別有13、11、21種，合計有45種樹種的苗木可分布在 ≥ 4 個光量級(Table 2)。先驅樹種(耐陰性等級I) 9種中的山芙蓉、構樹、山黃麻、山鹽青，有高於60%的苗木分布在 $RL_{adj} > 32\%$ 之最高光量級，然而都沒有苗木出現在 $RL_{adj} < 2$ 及2~4 %之低光環境(Table 2)。血桐、相思樹、白匏仔、白柏的苗木也是在 $RL_{adj} > 32\%$ 之高光環境有最高的分布比例，但蟲屎卻是在 $RL_{adj} 4\sim 8\%$ 之光量級分布比例最高(35%) (Table 2)。本研究陽性樹種(耐陰性等級II)只調查到6種，其中土密樹在 $RL_{adj} > 32\%$ 之最高光環境分布最多(54%)，而白雞油在 $RL_{adj} 8\sim 16$ 及 $16\sim 32\%$ 二光量級有一樣高的分布比例；稜果榕及咬人狗在所有6個光量級的分布比例都不超過30%；欖仁及茄苳卻是在4~8%之光量級有最高的分布比例(分別為42、57%) (Table 2)。除了茄苳之外，其他5種陽性樹種的苗木在6個光量級都有分布(Table 2)。

在5處森林調查到的中等耐陰樹種(耐陰性等級III)有16種，其苗木大多在 $RL_{adj} < 8\%$ 之3個光量級分布較多，但大頭茶(*Gordonia axillaris*)

為例外，苗木在 $RL_{adj} > 32\%$ 之最高光量級分布最多(27%)，而水同木(*Ficus fistulosa*)、江某(*Schefflera octophylla*)則是以 $RL_{adj} 8\sim 16\%$ 之中等光量級分布最多(Table 2)；中等耐陰樹種有8種的苗木在 $RL_{adj} 4\sim 8\%$ 之光量級分布最多，例如火筒樹(*Leea guineensis*)、恆春石斑木(*Rhaphiolepis indica* var. *hiiranensis*)、樹杞(*Ardisia sieboldii*)等，而香楠(*Machilus zuihoensis*)、銀葉樹(*Heritiera littoralis*)、大葉山欖(*Palaquium formosanum*)等5種樹種則在 $RL_{adj} 2\sim 4\%$ 之光量級分布最多(Table 2)。耐陰樹種(耐陰性等級VI)調查到7種，其中只有大葉楠(*Machilus japonica*)、九節木(*Psychotria rubra*)的樹苗是在 $RL_{adj} 4\sim 8\%$ 之光量級分布最多，大葉樹蘭(*Aglaia elliptifolia*)則是在 $RL_{adj} < 2$ 及2~4%之光量級有一樣多的分布比例(36%)，其餘4種都是在 $RL_{adj} < 2\%$ 之最低光量級分布最多，但分布比例都低於60% (Table 2)。另一方面，極耐陰樹種(耐陰性等級V) 9種中，有8種的苗木是以 $RL_{adj} < 2\%$ 之最低光量級分布比例最高，其中有6種樹種的分布比例都高於60%；然而，山柚(*Champereia manillana*)是以 $RL_{adj} 4\sim 8\%$ 之光量級分布較多 (Table 2)。

Table 2. Distribution proportion (%) among various light levels for seedlings of 47 tree species in five forests located in southern Taiwan. Maximum photosynthetic rate (A_{max} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and shade-tolerance classes (STC) reported by Kuo et al. 2021. *n*: sample size. Bold numbers indicate the light level with the highest proportion

Species	A_{max}	STC	<i>n</i>	Light level (%)					
				< 2	2~4	4~8	8~16	16~32	> 32
<i>Hibiscus taiwanensis</i> (山芙蓉)	35.8	I	36	0	0	0	14	22	64
<i>Broussonetia papyrifera</i> (構樹)	34.1	I	37	0	0	5	11	19	65
<i>Macaranga tanarius</i> (血桐)	31.9	I	84	4	0	10	15	10	61
<i>Melanolepis multiglandulosa</i> (蟲屎)	31.0	I	23	17	9	35	22	4	13
<i>Acacia confusa</i> (相思樹)	30.9	I	55	2	7	5	4	2	80
<i>Mallotus paniculatus</i> (白匏仔)	29.4	I	101	0	3	9	31	14	43
<i>Trema orientalis</i> (山黃麻)	27.7	I	52	0	0	2	13	8	77
<i>Rhus javanica</i> var. <i>roxburghiana</i> (山鹽青)	26.0	I	20	0	0	10	15	15	60
<i>Triadica cochinchinensis</i> (白柏)	26.0	I	35	14	3	9	11	6	57
<i>Fraxinus griffithii</i> (白雞油)	24.6	II	66	2	8	21	27	27	15

Table 2. Continued.

Species	A _{max}	STC	n	Light level (%)					
				< 2	2~4	4~8	8~16	16~32	> 32
<i>Terminalia catappa</i> (欖仁)	23.8	II	33	6	24	42	15	9	3
<i>Ficus septica</i> (稜果榕)	23.4	II	31	6	9	23	23	13	26
<i>Dendrocnide meyeniana</i> (咬人狗)	23.0	II	79	22	11	25	20	9	13
<i>Bridelia tomentosa</i> (土密樹)	22.9	II	68	1	3	6	18	18	54
<i>Bischofia javanica</i> (茄苳)	22.7	II	28	0	18	57	21	4	0
<i>Leea guineensis</i> (火筒樹)	20.1	III	41	15	24	32	12	12	5
<i>Machilus zuihoensis</i> (香楠)	19.7	III	91	0	30	21	19	5	15
<i>Gordonia axillaris</i> (大頭茶)	19.4	III	49	4	10	20	23	16	27
<i>Ficus fistulosa</i> (水同木)	18.9	III	27	11	7	19	37	19	7
<i>Rhaphiolepis indica</i> var. <i>hiiranensis</i> (恆春石斑木)	18.1	III	21	5	24	57	14	0	0
<i>Millettia pinnata</i> (水黃皮)	18.0	III	55	20	26	27	11	9	7
<i>Heritiera littoralis</i> (銀葉樹)	17.7	III	29	21	45	21	7	3	3
<i>Palaquium formosanum</i> (大葉山欖)	17.6	III	48	17	40	33	10	0	0
<i>Planchonella obovata</i> (樹青)	17.4	III	30	34	43	20	3	0	0
<i>Schefflera octophylla</i> (江某)	17.4	III	21	0	19	28	38	10	5
<i>Murraya paniculata</i> (月橘)	17.3	III	86	23	22	30	13	7	5
<i>Hernandia nymphifolia</i> (蓮葉桐)	16.9	III	64	31	17	33	14	3	2
<i>Litsea hypophaea</i> (小梗木薑子)	16.7	III	67	16	19	30	27	8	0
<i>Barringtonia asiatica</i> (棋盤腳)	16.1	III	90	22	21	32	19	4	2
<i>Aglaia formosana</i> (紅柴)	15.7	III	118	21	41	27	7	1	3
<i>Ardisia sieboldii</i> (樹杞)	15.0	III	106	25	22	39	8	3	3
<i>Machilus japonica</i> (大葉楠)	14.9	VI	37	11	30	32	14	11	2
<i>Neolitsea parvigemma</i> (小芽新木薑子)	14.5	VI	63	50	24	18	5	3	0
<i>Castanopsis cuspidata</i> var. <i>carlesii</i> (長尾尖葉槲)	14.1	VI	20	40	15	25	20	0	0
<i>Psychotria rubra</i> (九節木)	13.8	VI	46	24	20	30	13	13	0
<i>Aglaia elliptifolia</i> (大葉樹蘭)	13.1	VI	33	36	36	22	6	0	0
<i>Diospyros eriantha</i> (軟毛柿)	12.7	VI	41	59	25	7	7	2	0
<i>Cryptocarya concinna</i> (土楠)	12.5	VI	31	55	35	10	0	0	0
<i>Champerea manillana</i> (山柚)	12.4	V	98	24	29	33	11	2	1
<i>Diospyros blancoi</i> (毛柿)	12.3	V	125	75	10	8	5	2	0
<i>Diospyros maritima</i> (黃心柿)	12.2	V	90	63	19	12	5	1	0
<i>Liodendron formosanum</i> (臺灣假黃楊)	11.5	V	110	63	29	5	1	1	1
<i>Myristica ceylanica</i> (蘭嶼肉豆蔻)	11.3	V	74	55	22	14	9	0	0
<i>Drypetes littoralis</i> (鐵色)	10.5	V	34	79	12	6	3	0	0
<i>Illicium arborescens</i> (臺灣八角)	10.3	V	60	62	18	10	10	0	0
<i>Garcinia subelliptica</i> (菲島福木)	10.2	V	46	89	2	2	7	0	0
<i>Drypetes karapinensis</i> (交力坪鐵色)	7.8	V	30	54	13	17	13	0	3

不同耐陰等級樹種苗木在不同光環境的分布比例

將5處森林歸類在同一耐陰等級樹種的數據合併，計算各等級樹種的苗木於6個光量級分布比例的平均值(Fig. 7)。先驅樹種9種，苗木分布在 $RL_{adj} > 32\%$ 之光量級的比例明顯最高(Fig. 7A)；陽性樹種6種，苗木在不同光量級的分布比例差異較小，以 RL_{adj} 4~8%之光量級分布比例較多(Fig. 7B)；中等耐陰樹種16種，苗木在 RL_{adj} 2~4%及4~8%二光量級的分布比例較高(Fig. 7C)；耐陰樹種7種及極耐陰樹種9種，苗木分布比例由低光往高光明顯遞減，在 $RL_{adj} < 2\%$ 之最低光量級的比例都明顯最高(Fig. 7D, 7E)。為方便量化比較，進一步將 $RL_{adj} < 2\%$ 與2~4%之光量級合併為低光環境； RL_{adj} 4~8%與8~16%合併為中光環境； RL_{adj} 16~32%與 $> 32\%$ 合併為高光環境。先驅樹種9種，苗木分布在低、中、高三類光環境平均分別有7、25、69%的比例，主要的分布明顯是在高光環境(Fig. 7A)；陽性樹種平均有50%的苗木分布在中光環境，在低光及高光環境的比例分別為18、32%，主要的分布樣式偏向較高光的環境(Fig. 7B)。中等耐陰樹種16種，苗木在低光及中光環境的分布比例接近，平均分別為43、46%，主要的分布樣式偏向低光與中光環境(Fig. 7C)。耐陰樹種7種平均有66%的苗木分布在低光環境，在中光為30%，耐陰樹種主要的分布偏向低光環境(Fig. 7D)。極耐陰樹種8種的苗木，分布在低光環境的比例高達80%，分布在中光者僅19%，主要的分布明顯是在低光環境(Fig. 7E)。

討論

研究人員通常是在陰天的天候測定森林內光資源的可用性(Gendron et al. 1998, Carpers and Chazdon 2004, Chao et al. 2022)。雖然森林下層同一位置於陰天天候測得的相對光量(RL)值較晴日時變動幅度小(Fig. 1)，但是在不同日期或同一日不同時段的陰天天候，外界的光照程度並非均值不變，外界PPFD值會因為雲層覆蓋厚薄的差異而改變(Fig. 2)。本研究試驗林分樹冠層遮陰程度較高的#14測點，在林外PPFD值分別為500、1600

$\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時(分別代表陰天、晴天天候)，RL值會由1.2%下降到0.5% (Fig. 3B)，而樹冠層遮陰程度較低之另一#1測點，其RL值則由11.1%大幅度降至5.3% (Fig. 3D)，該兩測點晴天高光時的RL值，分別較陰天時減低58、52%。此外，森林內樹冠層遮蔽程度相對較低，光資源相對較高的微生育地，在高光條件時林內RL值下降的程度(迴歸線斜率，負值)，會高於原本光資源相對即較低的微生育地(Fig. 3, 4)。本研究試驗林分林內日平均RL值分別為2~4、4~8、8~20%三類光量級的測點，林內RL值隨林外PPFD值變化的迴歸線斜率，分別為RL值 $< 2\%$ 樣點之斜率的2、4、10倍(Fig. 4B, 4C, 4D)。上述結果顯示，做為RL值計算式分母的外界PPFD值的變動，會大幅度影響林內微生育地RL值的計算結果，因此要避免在晴天天候測定林下樹苗可用的光資源。然而，在安排生態調查時程的實務工作上，很難預知工作日當天是否會是陰天的天候，且不同日期或不同時段的陰天天候，外界PPFD值也不是恆定而無變化。因此，本研究發展的經驗式校正程序，可將林外直射光的PPFD值標準化，由此計算的林內RL值即有相同的比較基準，且在進行林內不同微生育地RL值測定時，在工作日安排上可有較大的彈性。然而，本研究僅利用校園內一處樹林的林內30測點的光量資料計算標準化乘數，並求得轉換公式，若是在其他樹冠層結構不同(Matsuo et al. 2021)，或地被植群會遮組入射光的森林(Muraoka et al. 2001, Chao et al. 2022)，或當林分組成樹種有落葉物候時，本研究發展的經驗公式是否適用，需要另行驗證，但可參考本研究建立經驗公式的程序，計算個別森林適用的轉換公式。此外，本研究的轉換公式是以外界PPFD值500 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 為基準，此數值為本研究參考9時段的陰天天候，外界PPFD值居中的數值，若要以其他數值為基準，例如以300 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 為基準，可將Table 1外界光量(PPFD_{open})欄位300那一列的乘數設定為1.00，其他不同外界光量的乘數依比例改變，平均5類光量級的乘數，再與PPFD_{open}值進行迴歸，當外界PPFD值(x)在100~1000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 範圍時，可藉下列直線式獲得校正乘

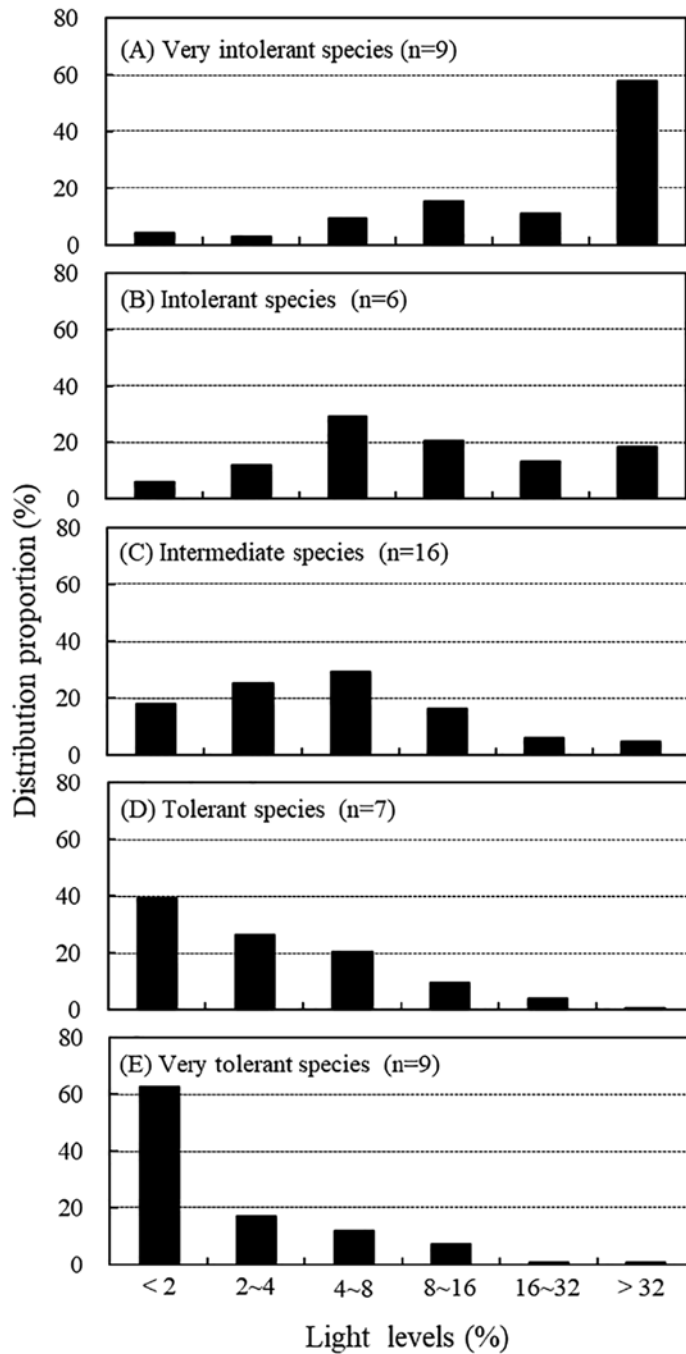


Fig. 7. Distribution proportion among light levels in seedlings of tree species with different shade-tolerance classes. Species in (A) to (E) were investigated in five forests of southern Taiwan.

數(y)

$$y = 0.798 + 0.0007 x \dots\dots\dots(3)$$

當外界PPFD值在100~1800 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 時，校正乘數可藉下列公式獲得

$$y = 1.15 - 0.0009 x + 0.000001 x^2 \dots\dots\dots(4)$$

個別樹種苗木分布的光量級與耐陰性

在高雄多那的崩塌地發現白匏仔可在次生林樹冠下層更新，而同為先驅樹種的山黃麻在林下卻極少出現更新樹苗(Chung et al. 2022)。本研究白匏仔苗木在 RL_{adj} 2~4, 4~8, 8~16%之3類光量級分別有3, 9, 31%的分布比例，但山黃麻分別只有0, 2, 13%的分布(Table 2)，顯示白匏仔的苗木在上述較低光量環境建立的能力高於山黃麻。在墾丁高位珊瑚礁森林，先驅樹種蟲屎的苗木於 RL_{ori} 2~3%低光下，經過2年仍有50%的存活率(Kuo et al. 2007)。本研究蟲屎的苗木在 RL_{adj} 4~8%之光量級有最高(35%)的分布比例，在最低光的 $RL_{adj} < 2$ 及2~4%之2類光量級分布合計也有26% (Table 2)，顯示本樹種苗木在生態上可在低光環境建立。蟲屎此特殊的生態分布現象，類似巴拿馬熱帶林的茜草科先驅樹種*Alseis blackiana* (Dalling et al. 2001)，可稱為是「能耐陰的先驅樹種」。陽性樹種茄苳、欖仁、咬人狗的苗木在 RL_{adj} 4~8%之光量級都有最高的分布比例(分別為57, 42, 25%)，且在 $RL_{adj} < 2$ 及2~4%合計之2類最低光量級分別有18, 30, 33%的分布比例(Table 2)，因此這3樹種苗木的生態分布為「能耐陰的陽性樹種」。

中等耐陰樹種大頭茶，苗木分布最多的光量級是> 32%之高光環境(Table 2)，這是較特殊的現象。過去曾在溪頭地區(Gu et al. 2005)及蓮華池森林(Chang et al. 2017)空曠的崩塌地都記錄到大頭茶苗木；在高雄多那崩塌地長期樣區外面，也發現大頭茶更新樹苗(個人觀察)。本研究在臺東縣達仁林場調查到大頭茶28株苗木，其中有13株是在小稜線東坡、空曠和緩的草地發現，植株健康，顯示大頭茶苗木可適應該處高光的微環境。大頭茶的光合潛力為 $19.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，

歸類為中等耐陰樹種(Kuo et al. 2021)，但其苗木可在高光環境出現，且比例甚高，因此大頭茶苗木的生態分布為「可耐高光的中等耐陰樹種」。另一方面，屬於耐陰等級VI的大葉楠、九節木，以及耐陰等級V的山柚，此3樹種苗木分布比例最高的光量級都是 RL_{adj} 4~8% (比例分別為32, 30, 33%)，而不是以 $RL_{adj} < 2\%$ 之最低光量級分布較多(Table 2)，苗木實際的光環境分布樣式，較類似耐陰等級III的「中等耐陰樹種」。大葉楠的光合潛力為 $14.9 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，極接近耐陰等級III的最低門檻值($15.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)，若將其耐陰等級重新歸類在第III級之「中等耐陰樹種」應屬合理，但是九節木的光合潛力為 $13.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，將其歸在第III級則與該耐陰等級光合潛力的範圍差異太大。山柚的光合潛力為 $12.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，極接近耐陰等級VI的最低門檻值($12.5 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Kuo et al. 2021)，山柚的耐陰等級若重新歸類在第VI級，應屬合理，但歸類在第III級則差異太大。今後仍需重複測定九節木及山柚的光合潛力，確定此兩樹種的生理耐陰等級。

至於個別樹種苗木在光量梯度分布的幅度，在本研究區分的6個光量級中，供測定的47樹種中有45種(96%)的樹苗可分布在 ≥ 4 個光量級，顯示絕大多數樹種的苗木，都可在幅度寬廣的光環境建立，但是同一樹種的苗木在6個光量級分布比例的差異都很大，在不同光環境的分布並非均等。

不同耐陰等級樹苗分布比例最高的光環境

過去已藉由440樹種光合潛力的表現，將臺灣原生闊葉樹種的生理耐陰性區分為5個等級(Kuo et al. 2021)。此生理耐陰性等級的區分，可當作樹種在生活史初期階段，包括種子發芽及苗木建立階段，較適宜之光環境的指標。因為樹種耐陰性的定義為：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 Valladares 2006)，耐陰能力較高的樹種，種子可在林下低光環境發芽長出更新小苗，其生長率雖然不高，但植株在形態上及生理上已具備適應低光環境的性狀(Valladares and Niinemets 2008, Kuo et al. 2021)，耐陰樹種更新苗的死亡率會顯著

低於較不耐陰的樹種。此論點在墾丁高位珊瑚礁森林(Lin et al. 2017)及南仁山森林(Lin 2018)都獲得支持。Poorter and Arets (2003)發現熱帶濕林稚樹在低光環境出現的比例，與樹種的演替階段呈負相關，較不耐陰的樹種在低光環境出現的比例較少，並發現原本歸類在「耐陰類群」的樹種(相對於不耐陰pioneers)，個別樹種間的「耐陰性」仍具有清楚的梯度分布。因為有此微細的棲位分化，在森林下層狹窄的光環境條件下，即可令為數眾多的耐陰樹種建立(Poorter and Arets 2003)。本研究根據樹種的生理表現已將耐陰性區分為5等級，並發現先驅及陽性樹種的苗木多分布在(但不限於只在)較高光的環境，中等耐陰樹種的苗木多分布在中光及低光環境，而耐陰性較高的樹種絕大多數分布在(但不限於只在)低光環境(Fig. 7)，此結果與前人的發現類似(Poorter and Arets 2003, Lin 2018, Chao et al. 2022)。此外，本研究於生育地光環境多樣化的臺灣南部森林，歸類在「耐陰」與「極耐陰」二類的樹種，其苗木在光量梯度的分布上仍可細微的區別，例如在 $RL_{adj} < 2\%$ 之最低光量級的分布比例，前者為39.3%，後者則高達62.7% (Fig. 7D, 7E)，耐陰性越高的樹種，天然更新樹苗在低光環境的分布比例越高。

本研究9種先驅樹種中有5種的樹苗沒有被觀察到分布在 $RL_{adj} < 2\%$ 之最低光量級(Table 2)，生態分布符合先驅樹種不能忍受極低光環境的生理特性；另一方面，本研究7種耐陰樹種、9種極耐陰樹種中，各有6種的樹苗沒有被觀察到分布在 $RL_{adj} > 32\%$ 之最高光量級(Table 2)，其生態分布符合耐陰樹種不能忍受極高光環境的生理特性。Lin (2018)在南仁山森林發現「不耐陰」樹種的苗木可在高光與低光環境建立，但「中等耐陰」及「耐陰」樹種的苗木，只限於在低光環境建立，認為「不耐陰樹種」之苗木分布的光環境範圍，比「耐陰樹種」更寬廣。上述研究只將樹種的耐陰性分為3個等級，而本研究將樹種的耐陰性分為5個等級；本研究苗木能在寬廣的光環境普遍建立的是耐陰等級II及III的樹種，耐陰等級I的樹種極少在低光環境建立，而耐陰等級VI及V的樹種極少在高光環境建立(Fig. 7)。本研究不同耐陰性樹

種，苗木生態上分布最多的光量級，與樹種的生理耐陰性，整體而言具有一致性，支持本研究的假說(1)。

為瞭解不同耐陰等級的樹種，在生態上苗木沿著光量梯度的微環境分布範圍寬窄是否不同(問題3)，本研究以5處森林調查到的47樹種當樣本，計算同一耐陰等級樹種，在設定的6個光量級中，苗木分布比例 $\geq 15\%$ 的光量級可有幾個。結果獲知先驅樹種分布比例 $\geq 15\%$ 涵蓋1、2、3個光量級的物種數分別為33、44、22%；陽性樹種6種分布比例 $\geq 15\%$ 者都涵蓋3個光量級；中等耐陰樹種16種中，分布比例 $\geq 15\%$ 涵蓋2、3、4個光量級的物種數分別為6、69、25%；耐陰樹種7種中，分布比例 $\geq 15\%$ 涵蓋2、3個光量級的物種數分別為43、57%；極耐陰樹種9種中，分布比例 $\geq 15\%$ 涵蓋1、2、3個光量級的物種數分別為44、44、11%。上述分析結果顯示，中等耐陰樹種中有1/4的樹種，其苗木相對均勻($\geq 15\%$)的廣泛分布在4個光量級，另有69%的樹種相對均勻的分布在3個光量級；然而，陽性樹種未見可分布在4個光量級者。因此，本研究結果顯示中等耐陰樹種在生態上，苗木沿著光量梯度的分布範圍最寬廣，陽性樹種次於前者，然而其光量梯度的分布範圍仍屬寬廣。上述結果可回答本研究的問題3，並部分支持提出的假說(2)。

結論

本研究建立經驗公式，將晴天高光時測得的林內RL值，轉換成以光量 $500 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 為基準的標準化林內RL值，在量化林內光環境或林下苗木可用光資源的實務工作上，可較具彈性的選擇調查時間。在苗木的光量梯度分布範圍方面，5類耐陰等級合計47樹種的苗木，絕大多數樹種(96%)都可分布在 ≥ 4 個光量級的微生育地，但在不同光量級的分布比例差異很大，而且各樹種苗木集中分布的光環境，會因其生理耐陰性而有明顯區隔。本研究調查到的先驅樹種，苗木絕大多數分布在高光環境；陽性樹種苗木的分布偏向高光與中光環境；中等耐陰樹種苗木的分布偏向

中光與低光環境；耐陰樹種與極耐陰樹種，苗木絕大多數分布在低光環境，但後者在 $RL_{adj} < 2\%$ 之最低光量級的分布比例高於前者。有少數樹種(例如蟲屎、茄苳、大頭茶、山柚)苗木生態上集中分布的光環境，與其生理耐陰性有差異。整體而言，在微生育地光資源多樣化的森林，苗木在光量梯度上的生態分布樣式，與樹種的生理耐陰性具一致性。

謝誌

本研究獲科技部NSC 103-2313-B-020-003補助計畫經費；初稿承蒙王相華及張勵婉兩位研究員提供寶貴意見，並獲兩位審查人的審閱指教，提高稿件正確性；王淑敏小姐及鄭琪叡先生協助繪製稿件圖表，於此同表萬分謝意。

引用文獻

- Baldocchi D, Collineau S. 1994.** The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. In: Caldwell MM, Pearcy RW, editors. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above- and Belowground*. San Diego: Academic Press. p 21-71.
- Canham CD, Denslow JS, Platt WJ, Runkle JR, Spies TA, White PS. 1990.** Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can J For Res* 20:620-31.
- Carpers RS, Chazdon RL. 2004.** Rapid assessment of understory light availability in a wet tropical forest. *Agri For Meteorol* 123:177-85.
- Chang LW, Chen YT, Hwong JL. 2017.** Damage and regeneration of trees in the Liehuachih forest dynamics plot in central Taiwan after typhoons disturbance. *Taiwan J For Sci* 32:1-14. [in Chinese with English summary].
- Chao KJ, Lin YC, Song GZM, Liao CH, Kuo YL, Hsieh CF, et al. 2022.** Understorey light environment impacts on seedling establishment and growth in a typhoon disturbed tropical forest. *Plant Ecol* 223:1007-21.
- Chazdon RL, Fetcher N. 1984.** Photosynthetic light environments in a lowland tropical rainforest in Costa Rica. *J Ecol* 72:553-64.
- Chazdon RL, Field CB. 1987.** Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecologia* 73:525-32.
- Chazdon RL, Pearcy RW, Lee DW, Fetcher N. 1996.** Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey SS, Editor. *Tropical forests plant ecophysiology*. New York: Chapman and Hall. p 5-55.
- Chung AC, Kuo YL, Chou FS, Lin WC, Chen YH. 2022.** Variations in the composition and dominance of tree species with different shade tolerances during the early phase of succession at the Duona Landslide site, southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 37:41-60. [in Chinese with English summary].
- Comeau P. 2000.** Measuring light in the forest. Victoria: B C Min For Ext Note 42. 7p.
- Dalling JW, Winter K, Nason JD, Hubbell SP, Kurawski DA, Hamrick JL. 2001.** The unusual life history of *Alseis blackiana*: a shade-persistent pioneer tree? *Ecology* 82:933-45.
- Denslow JS. 1987.** Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann Rev Ecol Syst* 18:431-52.
- Gendron F, Messier C, Comeau PG. 1998.** Comparison of various methods for

estimating the mean growing season percent photosynthetic photon flux density in forests. *Agric For Meteorol* 92:55-70.

Gu MS, Chuang ST, Chung NJ, Chung SH. 2005. Vegetation analyses of landslides in Chitou area. *Q J Chin For* 38:267-78. [in Chinese with English summary].

Käber Y, Meyer P, Stilhard J, De Lombaerde E, Zell J, Stadelmann G, et al. 2021. Tree recruitment is determined by stand structure and shade tolerance with uncertain role of climate and water relations. *Ecol Evol* 11:12182-203.

Kobe RK. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80:187-201.

Kuo YL, Yu GL, Yang YL, Wang HH. 2007. Effects of typhoon disturbances on understory light and seedling growth of six tree species in a forest at Kenting, southern Taiwan. *Taiwan J For Sci* 22:367-80. [in Chinese with English summary].

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* 36:189- 220. [in Chinese with English summary].

Lin YC. 2018. Survival limitations of seedlings in the Nanjenshan tropical rainforests, Taiwan [MS thesis]. Taichung, Taiwan: International Master Program of Agriculture, National Chung Hsing Univ. 66 p.

Lin YC, Comita LS, Johnson DJ, Chen MR, Wu SH. 2017. Biotic vs. abiotic drivers of seedling persistence in a tropical karst forest. *J Veg Sci* 28:206-17.

Matsuo T, Martinez-Ramos M, Bongers F, van der Sande MT, Poorter L. 2021. Forest

structure drive changes in light heterogeneity during tropical secondary forest succession. *J Ecol* 109:2871-84.

Messier C, Puttonen P. 1995. Spatial and temporal variation in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Can J For Res* 25:343-54.

Montgomery RA, Chazdon RL. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131:165-74.

Muraoka H, Hirota H, Matsumoto J, Nishimura S, Tang Y, Koizumi H, et al. 2001. On the convertibility of microsite light availability indices, relative illuminance and relative photon flux density. *Funct Ecol* 15:798-803.

Nicotra AB, Chazdon RL, Iriarte SVB. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80:1908-26.

Niinemets Ü, Valladares F. 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecol Monogr* 76:521-47.

Oberbauer SF, Clark DA, Clark DB, Quesada M. 1989. Comparative analysis of photosynthetic light environments within the crowns of juvenile rain forest trees. *Tree Physiol* 5:13-23.

Parent S, Messier C. 1996. A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. *Can J For Res.* 26:151-4.

Poorter L, Arets EJMM. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecol* 166:295-306.

Price DT, Zimmermann NE, van der Meer PJ, Lexer MJ, Leadley P, Jorritsma IT, et al. 2001. Regeneration in gap models: priority issues for studying forest responses to climate change. *Clim Chang* 51:475-508.

Rüger N, Huth A, Hubbell SP, Condit R. 2009. Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rain forest community. *J Ecol* 97:1360-68.

Silvertown J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trend Ecol Evol* 19:605-11.

Tinya F, Mihok B, Marialigeti S, Mag Z, Odor P. 2009. A comparison of three indirect methods for estimating understory light at different spatial scales in temperate mixed

forests. *Com Ecol* 10:81-90.

Valladares F, Niinemets Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Ann Rev Ecol Syst* 39:237-57.

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.

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.