

研究報告

台灣東北部三種相鄰林分林下光照環境之比較¹林文雄² 林登秋³ 陳毓禎² 紀正良²

【摘要】本研究在東北部福山地區的天然闊葉林以及鄰近的人工柳杉林與被闊葉樹入侵之人工柳杉林等三種林分，利用半球面影像技術分析林下光照環境，以評估人工柳杉林在放棄經營後其林下光照變化的情形及其對林下植物生長的影響。研究結果顯示，林下直射光與散射光立地係數皆以天然闊葉林最高，人工針葉林次之，被闊葉樹入侵之人工針葉林最低。林下直射光與散射光兩者之立地係數變動範圍亦以天然闊葉林最大，被闊葉樹入侵之人工針葉林最小。此可能係因人工柳杉林造林密度高，而空間配置具明顯規律，故光照穿透林冠的比率低且變動範圍小。而人工柳杉林放棄經營被闊葉樹入侵後，林冠更爲鬱閉，光照穿透進一步受阻，故變動的範圍亦向下壓縮。然而即使在被入侵之柳杉林所估測得之光照穿透林冠比率仍皆在 4 % 以上，且半數以上的微棲地更高達 10 % 以上，高於多數苗木的光合作用補償點，故應不致因其光照較低而降低林下植物的多樣性。此外研究亦發現林下直射光立地係數在同一林分不同坡向間的分布有顯著差異，以南向坡最高，且其差異高於不同林分間的差異，故在比較不同林分間的光照環境時，應特別注意取樣的空間分布。

【關鍵字】半球面影像、林下光照、直射光立地係數、散射光立地係數

Research paper

A Comparison of Understory Light Environment Among Three Adjacent Forest Stands in Northeastern Taiwan¹Weng-Xiong Lin² Teng-Chiu Lin³ Yi-Zhen Chen² Zheng-liang Ji²

【Abstract】 We examined understory light environment among adjacent natural hardwood forest, and *Cryptomeria japonica* plantations with and without invasion of hardwood species in the Fushan area to evaluate the consequence of the abandonment of plantation on understory light environment and the growth of understory plants. The result indicates that both direct and indirect site factors (DSF and ISF) and their variation were highest in natural hardwood forest and lowest in the *Cryptomeria* plantation invaded by hardwood species. The low light environment and its low variation in *Cryptomeria* plantation is

1. 本研究爲行政院國科會補助之研究計劃 (NSC-90-2815-C-018-006-B)

This study was sponsored by the National Science Council, R.O.C. (NSC-90-2815-C-018-006-B)

2. 國立彰化師範大學地理學系學生

Student, Department of Geography, NCU of Education.

3. 國立彰化師範大學地理學系教授 (通信作者)

Professor, Department of Geography, NCU of Education. (Corresponding author)

likely related to its high stand density and regular arrangement in space. The invasion of hardwood species further compacted the canopy and decreased the level and range of understory light. Even in the forest stand with the lowest understory light environment, the rate of light penetration through canopy is greater than 4%, and more than 50% of understory microsites having light levels greater than 10% of that in the open. The light level is greater than the compensation point of most trees species as such light should not be a limiting factor for understory biodiversity. We also found that the understory DSF differed significantly among transects of different aspects within a stand and the within stand difference was greater than the among stand difference. Therefore, comparisons of light environment among forests should take into spatial variation account.

【Key words】 hemispherical photography, understory light environment, direct site factor (DSF), indirect site factor (ISF).

一、緒言

傳統林業的經營方式，為提高經濟效益多採大面積皆伐與建造純林。台灣森林面積佔全島 58.5%，其中人工造林地佔森林地面積 20.1%。在人工林中針葉林（包含柳杉、松類及杉木等）佔了 51%（林務局，1995），可見針葉林在台灣造林中扮演著重要的角色。目前部分人工針葉林的更新已出現問題，研究發現人工杉木林過於蔭蔽，可能是杉木幼苗不易在林下存活，致使人工林針葉林的天然更新受到限制的原因之一（游漢明，2001）。這些問題或可藉由人為改變，如適度的疏伐以增加林下光照來提高幼苗的存活率。但疏伐後會出現闊葉樹種入侵的情形，使得更新的途徑發生改變，而形成針闊葉混合林，並隨著演替，此一針闊葉混合林將可能漸由闊葉林的優勢冠層樹種所取代（游漢明，2000；劉業經等，1988），惟因時間不夠久故尚未見人工針葉林回復為闊葉林的情形。

在台灣東北部福山天然闊葉林附近之雙連埤，三十年前曾有大規模之柳杉造林，後來或因不符經濟效益，現已見放棄經營任由自然演替進行之林地。許多地方已可見被闊葉樹入侵之人工柳杉林，惟部分人工柳杉造林尚見細心的經營，而能保持相當好的柳杉純林林相。因此在很小的範圍內即可見到人工柳杉林、被闊

葉樹種入侵之柳杉林及天然闊葉林相鄰的分布。此一地景系統提供研究自然的演替過程是否能使放棄經營之人工林回復為與鄰近天然林相似之植物社會的良好機會。

人工林內的闊葉樹種主要來源，一是原地保留下來的前生樹的種子萌芽，另一途徑則是來自人工林外循不同傳播途徑擴散進來。福山地區的研究指出，苗木的生長和林下光照有密切的關係（洪富文等，1994）。光照環境與幼苗的存活及生長、孔隙閉合等均有密切關係，故為影響森林結構的重要因子。（Monteith, 1972; Kellomaki and Oker-Blom, 1983; Chazdon and Percy, 1986; Denslow, 1987; Whitmore, 1991; Lin *et al.*, 1992; Clark *et al.*, 1993），因此要評估放棄經營之人工林是否能回復為闊葉林，從探討林下光照環境的特性著手為一值得嘗試的方向。本研究針對福山地區相鄰的人工柳杉林、被闊葉樹入侵之人工柳杉林及天然闊葉林林下光照環境進行比較，並評估放棄經營之人工柳杉林林下的光照環境，是否足以支持闊葉樹種的小苗生長，以及被闊葉樹入侵之柳杉林林下光照環境是否有向天然闊葉林演替的趨勢。

二、研究地區環境概況

本研究研究區位在台灣東北部福山地區

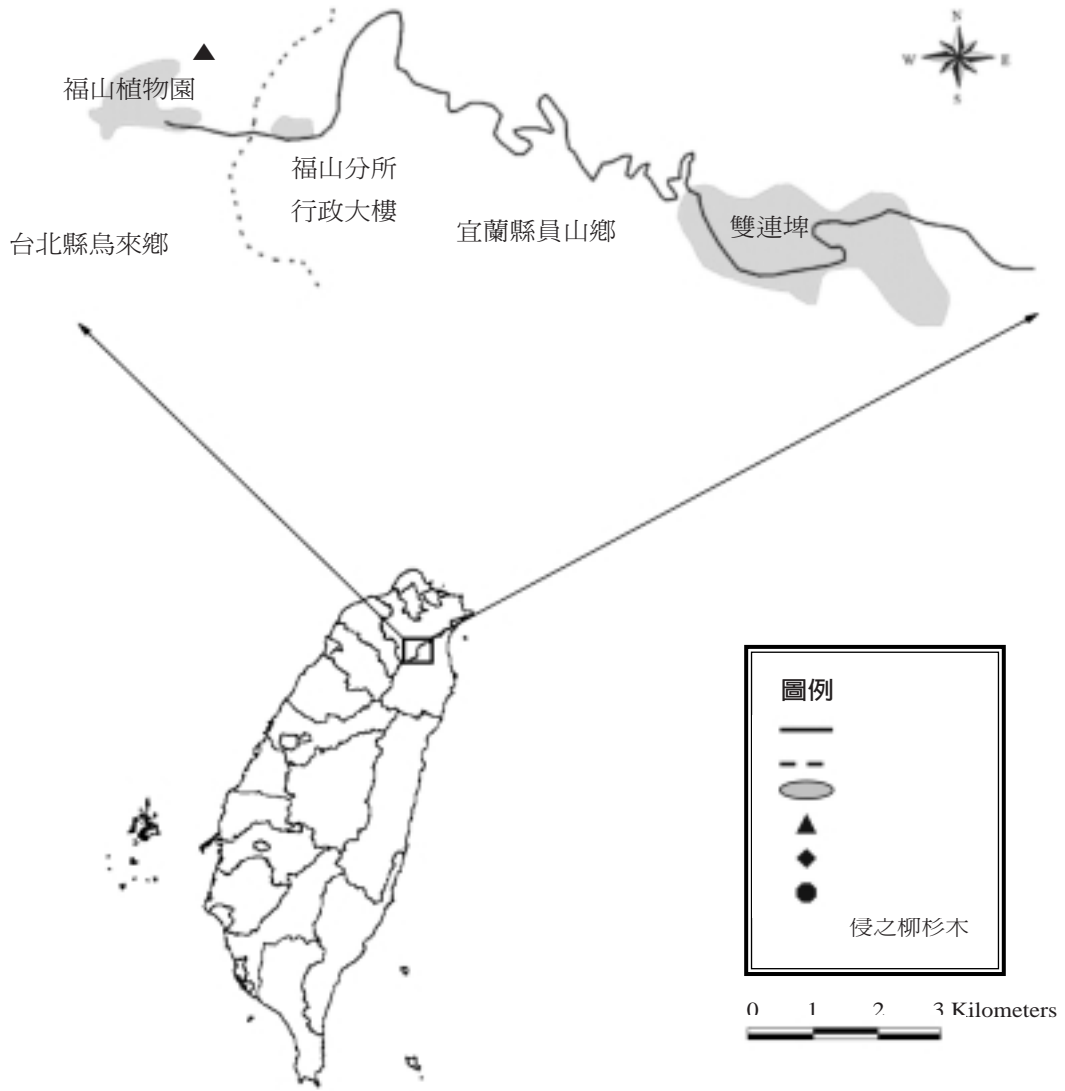


圖 1. 試驗地位置圖

Fig. 1. Location of study site.

(圖 1)，海拔高度約 500~1,400 公尺之間，地形上屬於雪山山脈北段主、支稜所環抱的盆地。氣候夏季炎熱潮濕，冬季陰濕多雨，各月相對溼度皆在 94 % 以上；年平均溫度 18.2 °C；年降雨量 3,995 mm (夏禹九, 2000)，全年有雨，夏、秋較多，除因夏季熱雷雨外，每年夏秋之際來襲的颱風，亦為雨

量極為豐富的原因之一。

(一) 天然闊葉林區

天然林試區位於台北縣烏來鄉福山村與宜蘭縣員山鄉湖西村之交界處，屬農委會林業試驗所福山分所，樣區海拔高度約為 650 公尺，縣界以西屬南勢溪上游的哈盆溪流域，兩縣縣界以東屬蘭陽溪上游的粗坑溪流

域。試驗林內大部分為陡峻之地形，惟小面積之山頂、稜線、鞍部、山間台地及河床地較為平坦，故除少數造林地外，大部分為天然闊葉林，植生覆蓋以樟科（*Lauraceae*）、殼斗科（*Fagaceae*）植物為主的闊葉林，2公尺以下為灌木層，以上為喬木層。林冠2~8公尺之主要樹種為山龍眼（*Helicia formosana* Hemsl.）、鋸葉長尾栲（*Castanopsis carlesii* (Hemsl.) Hay. var. *sessilis* Nakai）、黃杞（*Engelhardtia roxburghiana* Wall.）、豬腳楠（*Machilus thunbergii* Sieb. & Zucc.）、綠樟（*Meliosma squamulata* Hance）及長葉木薑子（*Litsea acuminata* (Bl.) Kurata）（林則桐未發表資料）。

(二) 人工柳杉林區與針闊葉混合林區

人工柳杉林位於宜蘭員山鄉湖西村雙連埤，該地為群山環繞之平坦溼地，有兩個相鄰的埤塘而得名，海拔高度約500公尺。根據地方耆老口述，雙連埤之開發為至今約100年前，初來時先砍伐當地天然林，廣植甘藷，後來日本人發給米糧，招民開闢水田數十甲，山坡地主要仍為甘藷種植。民國前，日本人已在雙連埤引進柳杉造林，造林面積廣大，遠至今阿玉山一帶。日人所植之柳杉多為中央政府來台後砍伐，其餘由林務局接管。雙連埤開發初期，所有土地屬於1個地主，至實施三七五減租等一連串土地改革政策，居民始逐漸取得土地所有權。除埤塘附近平坦地面為水田及蔬菜外，坡地因試種果樹成效不佳後，遂逐漸大面積栽種柳杉林。林農對柳杉林的經營方式為栽種6年內，每年刈草3、4次，往後3年，每年除藤1次，之後則放任其生長，對森林土壤並未進行任何施肥或改善土質的處理（陳毓禎，2001）。被闊葉樹種入侵之柳杉林試區，緊鄰人工柳杉林試區。此區早期的土地利用與人工天然林相似，中央政府來台後，為林務局接管，所栽植之柳杉經砍伐再植，現存之柳杉林已

有三十多年，因為缺乏經營處處可見闊葉樹入侵。

在研究林下光照之初我們對三種林分的樹高及胸高直徑等基本資料進行調查，結果發現林分密度（每公頃中樹高大於1.3公尺的株數）在天然闊葉林、人工柳杉林及被闊葉樹入侵之人工柳杉林分別為5,630、6,730及8,260 tree/ha；胸高斷面積則分別為40.7、52.9及57.4 m²/ha。

三、研究方法及步驟

本研究以半球面照相分析技術，對相鄰天然闊葉林、人工柳杉林及被闊葉樹入侵之人工柳杉林的林下光照環境進行估測。每種林分各設置3條長100公尺的樣線（表1）。在樣線上，每隔5公尺釘樁作為固定拍攝半球面影像之地點，因為若取樣點過於接近，則所得之資料易有空間自我相關，而非獨立樣點（Becker and Smith, 1996）。所有半球面影像皆以Nikon FM2機身配上Sigma 8 mm半球面鏡頭，裝置柯達ASA400彩色底片在離地1.5公尺處向上拍攝。相機架在一個自動水平架上以保持鏡頭的水平；為避免被矮灌層植物直接擋在鏡頭上，在鏡頭上方1公尺以內的枝葉均予以清除；所有影像均在日出之前或日落之後天黑前拍攝，以確保天空之均質，及最大之林冠與孔隙對比（Rich, 1990）。

林內半球面影像是以180度之廣角鏡頭，在林內向上拍攝，所得之影像分析經數位化之後，再利用影像分析系統HEMIVIEW計算穿透林冠之直射光立地係數（direct site factor, DSF）與散射光立地係數（indirect site factor, DSF）（林登秋、江智民，2002）。直射光立地係數為林內相對於林外空曠地（完全無遮蔽）所接受到直射光之比率；散射光立地指數表示林內相對於林外空曠地（完全無遮蔽）所接受到散射光之比率，直射光與散

表 1. 試驗樣線之坡度及坡向

Table 1. Aspect and slope of sampling transects.

	坡向	坡度
天然闊葉林	N30° E	36
	S20° W	44
	S60° W	40
人工柳杉林	N70° W	24
	S	27
	W	24
闊葉樹入侵之柳杉林	N10° W	41
	S20° W	32
	W10° S	30

射光立地係數之值介於 0~1，0 表示完全遮蔽、1 表示無遮蔽。影像拍攝及分析之方法與應注意事項請參考 Rich (1990) 之論述。本研究以 Anderson-Darling 檢定來檢驗各林分樣線之資料是否符合常態分布，若不符合則資料分析均以無母數統計 (Nonparametric) Kruskal-Wallis 檢定來比較不同林分及坡向之林下直射光與散射光立地係數的分布。

四、結果與討論

(一) 林下光立地係數分布

直射光立地係數在三種林分林下的分布均顯著偏離常態分布 (表 2)，其頻率分布圖的尾巴明顯向右延長，亦即多數的林下微棲地光照相對較低，越往高光照方向微棲地的數量越少 (圖 2)。無論直射光或散射光其中位數均低於其平均數 (表 2)，顯示部分微棲地有偏高的林下直射光與散射光立地係數使得平均數明顯高於中位數，此或係因樹倒造成林冠孔隙或者林冠枝葉被颱風等干擾破壞所致。由於林下光照立地係數分布嚴重偏離常態分布，因此在進行資料的統計分析時，若採用有母數的統計分析法，容易因為未能

符合基本的假設而影響結果的可信度，因此無母數統計應是較合適的分析方法，文獻中相關的研究亦多採用無母數統計來比較不同處理或地點的林下光照 (Clark *et al.*, 1996)。惟若研究中欲探討影響光照的變因不只一個時，無母數統計不若有母數統計般可以用二因子或三因子變異數分析 (two-way and three-way analysis of variance)，因而會降低假說檢定的能力 (power)。

(二) 不同林分之林下光照環境

無母數統計 Kruskal-Wallis 分析結果顯示無論直射光或散射光立地係數在三種林分內的分布皆有顯著的差異 ($P < 0.01$) (圖 2)。以天然闊葉林的分布最往高光度方向偏、柳杉林次之、混合林最向左偏。值得注意的是 3 種林分的林下直射光立地係數變動範圍也是以天然林最大、混合林最小 (表 2)。此差異可能與人工柳杉林的栽植經營方式有關。一般來說，天然闊葉林中的植物組成，立木的水平分布較不規則；垂直結構分布上，天然闊葉林冠層分布較為連續，層次較難分辨，使整體林分結構之歧異度較大，直接穿透林隙進入林下的直射光變動的範圍也較大

表 2. 三個試驗林分林下直射光與散射光立地係數之基本統計量

Table 2. Basic statistics of understory direct and indirect site factor in the three stands.

Stands	Minimum	Q1	Median	Mean	Q3	Maximum	Anderson-Darling 常態分布檢定 p
直射光立地係數(DSF)							
天然闊葉林	0.0510	0.1165	0.1730	0.1926	0.2660	0.4130	0.041
人工柳杉林	0.0560	0.1155	0.1650	0.1732	0.2102	0.3850	0.037
闊葉樹入侵之柳杉林	0.0420	0.0872	0.1290	0.1364	0.1737	0.3040	0.008
散射光立地係數(ISF)							
天然闊葉林	0.0670	0.1280	0.1680	0.1703	0.2160	0.2790	0.126
人工柳杉林	0.0520	0.0812	0.1115	0.1181	0.1560	0.2260	0.301
闊葉樹入侵之柳杉林	0.0590	0.1072	0.1270	0.1337	0.1582	0.2540	0.010

1. 直射光與散射光立地係數 (DSF, ISF) 表示林內相對於空曠地所接受到直射光與散射光之比率

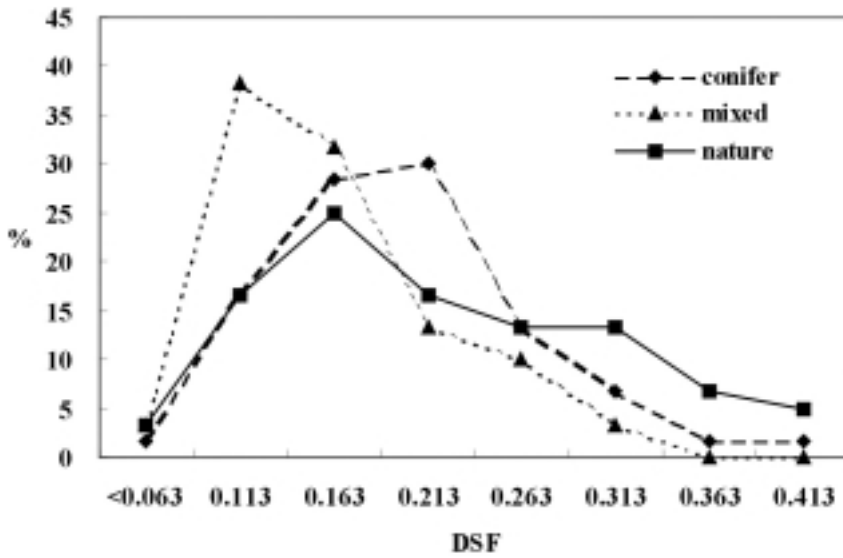
2. DSF 與 ISF 在 三種林分之分布經無母數統計 Kruskal-Wallis 檢定, 其 p 值均 < 0.05

(陳毓禎, 2001)。反之, 人工林一般均為同一時間大面積栽植, 立木在水平空間分布上較均勻且較密, 使得林內的光照度較低而且較為均質。而在闊葉樹種入侵後, 林冠更為鬱閉, 光照更為降低, 而使得變動範圍進一步壓縮。亦即從本研究中並看不出被闊葉樹入侵後, 林下光照有向天然闊葉林接近的趨勢。不過在野外觀察中發現, 被闊葉樹入侵的柳杉林中, 柳杉死亡的情形較在柳杉林中普遍, 因此在闊葉樹進一步入侵及生長後是否會發生族群演替, 從而徹底改變其林下光照, 值得進一步觀察研究。

植物對光照有不同的適應性, 因此較為均質的林下光照環境可能會降低林下植物的多樣性。然而一項在福山試驗林對林下光照與林下植物多樣性的研究卻發現, 直射光與散射光立地係數較低的人工柳杉林林下的植物多樣性較天然闊葉林林下為高, 並認為這可能是因為較低的林下光照使得能利用高光照快速生長的優勢植物的生長受到限制, 其優勢降低, 使得較多的物種得以在林下共存 (陳毓禎,

2001)。在美國西北部花旗松 (Douglas fir) 森林的研究亦顯示, 較高的林下光照可能使強勢的「光競爭者」(light competitor) 占據大面積的林下棲地, 而降低林下植物的歧異度 (Harmon and Franklin, 1989; Kennedy, 2001)。但此一假說的先決條件為人工柳杉林林下光照不得低於多數林下植物生長所需的最低門檻值, 否則這些植物將無法在此分布。從我們的結果來看即使在直射光與散射光立地係數最低的被闊葉樹種入侵之柳杉林, 其直射光與散射光立地係數的中位數均 > 0.10, 亦即 50 % 以上的微棲地其林下光照仍在林外光照的 10 % 以上。而且無論何種林分所估測得之直射光及散光之最低值均在林外光照的 4 % 以上。這與許多成熟熱帶雨林及溫帶森林, 林下平均光照普遍不到林外光照的 5 %, 甚至多在 2 % 以下相比明顯高出許多 (Chazdon and Fetcher, 1984; Canham *et al.*, 1990; Turton, 1992; Smith *et al.*, 1992; Clark *et al.*, 1996)。一項研究指出當光照達到林外光照的 5 % 以上時, 即足以維持光補償點相當高的花旗松樹苗 (Douglas fir) 的生

(A) 直射光立地係數



(B) 散射光立地係數

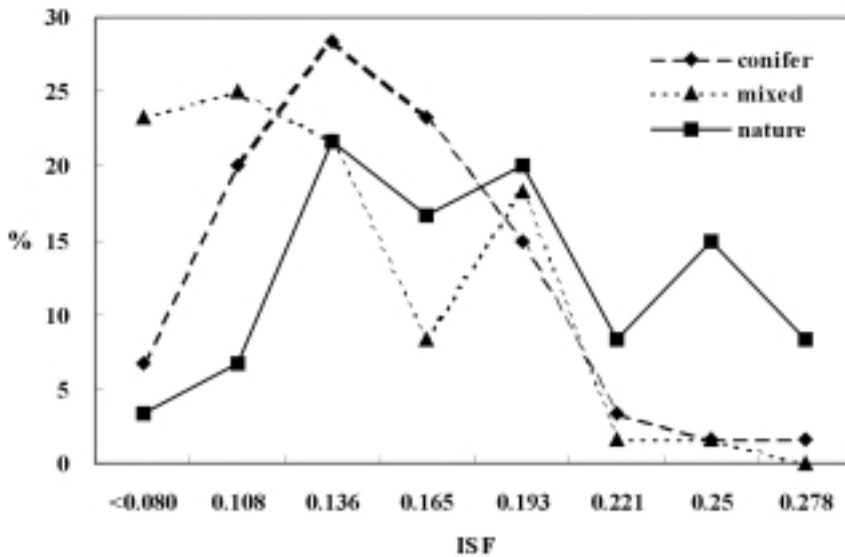


圖 2. 三個試驗林分之林下光照立地係數

Fig. 2. Understory light indices among three forest stands.

1. conifer 為人工柳杉林、mixed 為被闊葉樹入侵之柳杉林、nature 為天然闊葉林
2. 三個林分林下直射光立地係數有顯著差異 (Kruskal-Wallis 分析 $p < 0.01$)

長到 3 m (Williams *et al.*, 1999)。另一項研究指出當林下光照達到林外的 20 % 時，橡樹樹苗的光合作用即可達到飽和點 (Gardiner *et al.*, 2001)，故本研究所估測得之被闊葉樹種入侵之柳杉林，林下光照應能滿足許多林下植物生存的基本需求。

(三) 林下光照與坡向

直射光立地係數在不同坡向間有明顯差異，在 3 種林分內均以北向坡的直射光立地係數分布最向低光方向偏移 (表 3)；散射光立地係數在不同坡向之間的差異較小，且在 3 種林分間的差異亦較無規律性 (表 3)。在林內的散射光，是由太陽輻射在大氣中散射後，經林冠孔隙所射入，故散射光立地係數主要取決於孔隙的大小與多寡而與相對於太陽運行的軌跡之關係並不明顯；反之，直射光直接受到太陽運動軌跡的影響，若太陽運行軌跡上有地形或枝葉的遮蔽，則即使整個林分的孔隙比率很高，直射光進入的量也可能很低。一般而言，在北半球南向山坡所吸

收之輻射比北向山坡吸收者為多 (劉棠瑞、蘇鴻傑, 1978)。此外，同一地點之輻射量亦會因時間而異，早上東向山坡所獲輻射量較多，下午西向山坡獲輻射量較多。由直射光立地係數來看，人工林及混合林南向坡的樣線所估測得的直射光立地係數，高出其它坡向許多，在天然闊葉林亦較北向坡高出甚多 (表 3)，顯示地形對福山地區林下直射光有顯著影響。值得注意的是，不同坡向間光照的差異更甚於不同林分間的差異，這表示局部地形對林下光照的影響可能超過林分不同所造成的影響。因此在比較不同林分的光照環境時，需特別注意取樣的空間分布。

另外值得一提的是林下光照除了有空間上的差異之外，在時間上亦會有明顯的變動，例如在颱風侵襲過後，由於林冠受到破壞光照透過林冠進入林下的比率會大幅上升 (Lin *et al.*, 2002)，本研究調查的時間在 2001 年 8 月，該年度 8 月前只有桃芝颱風對福山地區有雨的影響，並無任對林冠有重大破壞

表 3. 三種林分內不同坡向樣線林下光立地係數之比較 (Kruskal-Wallis無母數統計 $n = 20$)

Table 3. Comparisons of understory direct and indirect site factors (DSF and ISF) among transects of different aspects within each of the three stands. (Nonparametric Kruskal-Wallis test $n = 20$)

Stands	樣線方位			
	N	S	W	p
直射光立地係數(DSF)				
天然闊葉林	0.129 (0.078)	0.208 (0.083)	0.241 (0.089)	**
人工柳杉林	0.126 (0.057)	0.205 (0.062)	0.189 (0.057)	**
闊葉樹入侵之柳杉林	0.103 (0.035)	0.183 (0.065)	0.124 (0.049)	**
散射光立地係數(ISF)				
天然闊葉林	0.174 (0.054)	0.160 (0.062)	0.178 (0.052)	ns
人工柳杉林	0.116 (0.037)	0.147 (0.044)	0.139 (0.032)	**
闊葉樹入侵之柳杉林	0.128 (0.049)	0.132 (0.041)	0.094 (0.030)	*

1. 直射光與射散光立地係數 (DSF, ISF) 表示林內相對於空曠地所接受到直射光與散射光之比率

2. 括號內為標準差

3. * $0.05 > p > 0.01$, ** $p < 0.01$, ns : not significant.

的颱風侵襲（夏禹九未發表資料）。因為颱風對林冠的破壞會增加林下光照，故本研究所測得之林下光立地係數應較有颱風侵襲林冠的年份為低。

五、結論

在天然闊葉林、人工柳杉林及被闊葉樹種入侵之柳杉林，林下直射光與散射光立地係數的分布皆明顯偏離常態分布，其中以天然闊葉林的直射光與散射光立地係數最向高值方向分布，柳杉林次之，混合林最低，且無論直射光或散射光立地係數，在 3 種林分間之皆有顯著差異 ($p < 0.01$)。但無論何種林分內，直射光與散射光照皆在林外光照的 4 % 以上，且過半微棲地的光照更在林外光照的 10 % 以上，此應可滿足多數林下樹苗存活的需求。直射光立地係數與坡向有顯著的相關，以南向坡光立地係數最高，此與位在北半球南向山坡吸收較高太陽輻射的現象相符。散射光立地係數主要取決於孔隙大小與數量而與孔隙相對於太陽運行的軌行無關，故在不同坡向間的差異較不明顯。研究亦發現柳杉林被闊葉樹入侵後因林冠更為鬱閉，光照變得更低而無向天然闊葉林光照環境接近的趨勢。

六、引用文獻

林登秋、江智民（2002）半球面影像在森林生態研究的應用。台灣林業科學（已被接受）。

林務局（1995）第三次台灣森林資源及土地利用調查 258 頁。

夏禹九（2000）<http://wagner.zo.ntu.edu.tw/fushan/chinese/線上資料/氣候資料.htm>。

洪富文、程煒兒、游漢明、馬復京（1994）光度與養分對於福山次生樟櫛林苗木生長的影響。林業試驗所研究報告季刊 9(3): 257-265。

陳毓禎（2001）天然闊葉林與人工柳杉林林下

植物生物量、多樣性、枯枝落葉層生物量及土壤之比較。國立彰化師範大學地理系碩士論文。

游漢明（2000）竹東林區天然闊葉林與人工疏伐林份更新之研究。國立中興大學森林學系博士論文。

游漢明（2001）人工林下的樹種多樣性及育林啓示。林業研究專訊 8(1): 4-6。

劉棠瑞、蘇鴻傑（1978）大甲溪上游台灣二葉松天然林之群落組成及相關環境因子之研究。台大實驗林研究報告 121: 207-239。

劉業經、林文鎮、歐辰雄、呂金誠（1988）惠蓀林場闊葉樹次生林林相改良報告(1)—採伐三十年後之植生組成及初步整理。中華林學季刊 19(3): 1-11。

Becker, P. F. and Smith, A. P. (1996) Spatial autocorrelation of solar radiation in a tropical moist understory *Agricultural and Forest Meteorology* 52: 373-379.

Canham, C. D., Denslow, J. S., Platt, W. J., Runkle, J. R. Spies, T. A., and White, P. S. (1990) Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 620-631.

Chazdon, R. L. and Fetcher, N. (1984) Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecologia* 72: 553-564.

Chazdon, R. L. and Pearcy, R. W. (1986) Photosynthetic responses to light variation in rainforest species I. Introduction under constant and fluctuating conditions. *Oecologia* 69: 517-523.

Clark, D. B., Clark, D. A., and Rich, P. M. (1993) Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica* 25:

- 397-407.
- Clark, D. B., Clark, D. A., Rich, P. M., Weiss, S. B. and Oberbauer, S. F. (1996) Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 747-757.
- Denslow, J. S. (1987) Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.
- Gardiner, E. S., Schweitzer, C. J. and Stanturf, J. A. (2001) Photosynthesis of Nuttall oak (*Quercus nuttallii* Palm.) seedlings interplanted beneath an eastern cottonwood (*Populus deltoids* Batter. Ex Marsh.) nurse crop. *Forest Ecology and Management* 149: 283-294.
- Harmon, M. E., and Franklin, J. F. (1989) Tree seedlings on logs in Pieca-tsga forests of Oregon and Washington. *Ecology* 70(1): 48-59.
- Kellomaki, S. and Oker-Blom, P. (1983) Canopy structure and light climate in a young Scots pine stand. *Silva Fennica* 17: 1-21.
- Kennedy, P. G. and Quinn, T. (2001) Understory plant establishment on old-growth stumps and the forest floor in western Washington. *Forest Ecology and Management* 154: 193-200.
- Lin, T. C., Rich, P. M., Heisler, D. A., and Barnes, F. J. (1992) Influences of canopy geometry on nearground solar radiation and water balances of pinyon-juniper and ponderosa pine woodlands. *American Society for Photogrammetry and Remote Sensing 1992 Annual Meeting*. Albuquerque, NM. pp. 285-294.
- Monteith, J. L. (1972) Solar radiation and productivity of tropical ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 9: 747-766.
- Rich, P. M. (1990) Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Review* 5(1): 13-29.
- Smith, A. P., Hogan, K. P. and Idol, J. R. (1992) Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica* 24: 503-511.
- Turton, S. M. (1992) Understory light environments in a northeast Australian rain forest before and after a tropical cyclone. *Journal of Tropical Ecology* 8: 241-252.
- Williams, H., Messier, C. and Kneeshaw, D. (1999) Effects of light availability and sapling size on the growth and crown morphology and understory Douglas-fir and lodgepole pine. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 222-231.
- Whitmore, T. C. (1992) *An Introduction to Tropical Rainforests*. Clarendon Press. Oxford, England.