

行政院農業委員會林務局保育研究系列 92-6 號

觀霧台灣檫樹種子庫天然更新調查(三)

Study on seed bank of *Taiwan sassafras*
and its natural regeneration

委託單位：行政院農業委員會林務局新竹林區管理處

執行單位：國立中興大學森林系

研究主持人：許博行

研究人員：楊蒼叡

2003 年 12 月



壹、前言

台灣檫樹(*Sassafras randaiense*)為台灣特有種植物，檫樹屬植物全世界僅三種，分別分佈於美國、中國與台灣，為世界珍異闊葉樹種之一，具有其特殊的學術價值。此外台灣特有種蝶類—寬尾鳳蝶(*Agehana maraho*)因分佈範圍狹小且面臨濫捕壓力，現為政府公告之瀕臨絕種之蝶類，而台灣檫樹正是其惟一寄主植物，所以台灣檫樹在生態上也具有其重要之地位。

台灣檫樹分佈在台灣海拔 900-2,200 公尺之針闊葉樹林中，常呈群狀分佈或單株散生，少見其大面積純林(余相清與林春雄，1982)。屬陽性先驅樹種，常發生皆伐、火燒跡地、初期造林地、造林不成功地或次生林整理後之林地(顧懿仁，1976)。台灣檫樹成林以後，常因演替過程中其他樹種的入侵，而逐漸被取代、消失，因此純林不易長期存留。

觀霧地區之寬尾鳳蝶野生動物重要棲息環境為台灣少數之台灣檫樹純林，保護區內台灣檫樹林分為伐木後種子萌芽更新形成，面積約 23.5 公頃。本樣區內台灣檫樹林分經多年演替後，目前林分狀態依歐辰雄等(1998)調查發現保護區中台灣檫樹分佈範圍已明顯縮小，且台灣檫樹多因林分鬱閉，生長活力差，開花結實量稀少；另依其植物族群構造分析，台灣檫樹多為上層林木，幾無幼苗分佈於林分中，顯示台灣檫樹林分未來將為其他樹種所取代，若無人為介入經營，其保護區恐將名存實亡。

觀霧地區寬尾鳳蝶野生動物重要棲息環境內台灣檫樹林分更新不良之原因，主要有二，一是樣區內台灣檫樹母樹開花結實量不足，無法提供更新所需；另一為樣區林分內環境不適於土壤內台灣檫樹種子萌發與小苗生長。依據第一年度之調查結果，顯示林分開花結實量稀少，且鬱閉之林分環境不適於種子萌發。第二年經重度疏伐後，疏伐樣區內出現台灣檫樹小苗，而對照樣區則無，顯示疏伐造成之林分環境改變可促進台灣檫樹種子萌發與小苗生長，然造成此結果之原因可能為入射光量增加與土壤溫度改變有關。本年度試驗主要分為兩部分，一為監測疏伐與對照樣區間林分環境之改變，藉以推知疏伐促進土壤內種子萌發之原因，瞭解檫樹更新之機制。二為接續前一年度之試驗，藉由偵測不同層積時間種子內 GA 與 ABA 之含量，並配合種子發芽試驗，以瞭解台灣檫樹種子休眠原因與解決辦法，作為育苗之參考。

貳、究材料與方法

一、樣區資料

本試驗樣區位於 1975 年設置之觀霧台灣檫樹保護區內，大鹿林道東線 3 公里處林道旁。樣區面積約 0.81 公頃，海拔 1,925 m，坡向 254°，坡度 28° (圖 1、2)。

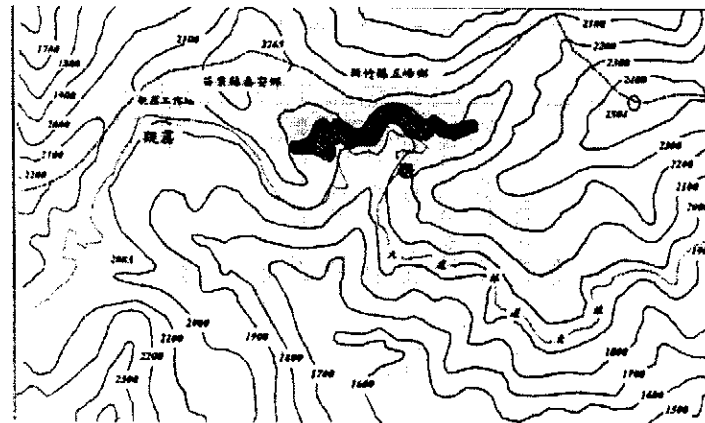


圖 1. 觀霧台灣檫樹保護區之地理位置

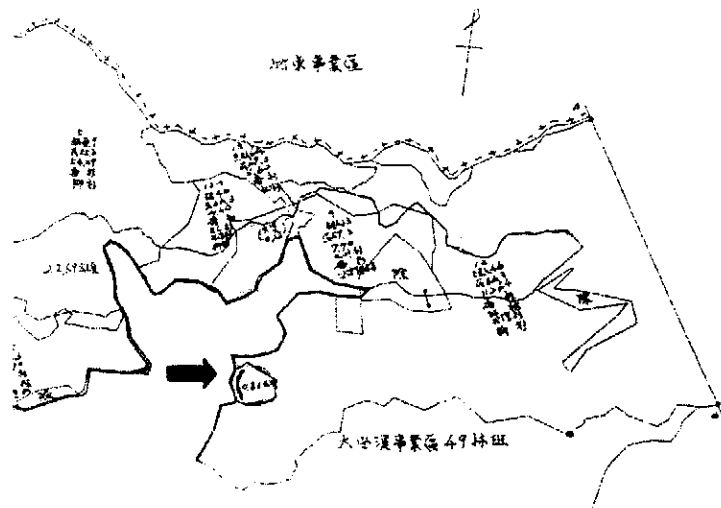


圖 2. 試驗樣區位置圖

觀霧地區年均溫 11.4°C，各月平均氣溫最低為 11-1 月，最高為 6-8 月；年平均雨量 3,152 mm，降雨量分佈不均，最少者為 10-12 月，不足 100 mm，一月以後雨量漸增，雨量集中在 4-6 月，7 月稍少，8 月降雨量最大，雨量達 450 mm 以上。然觀霧地區常有濃霧發生，因此大氣相對濕度偏高(歐辰雄等，1998)。2001-2002 年之雨量及溫度資料顯示如圖 3 與圖 4。

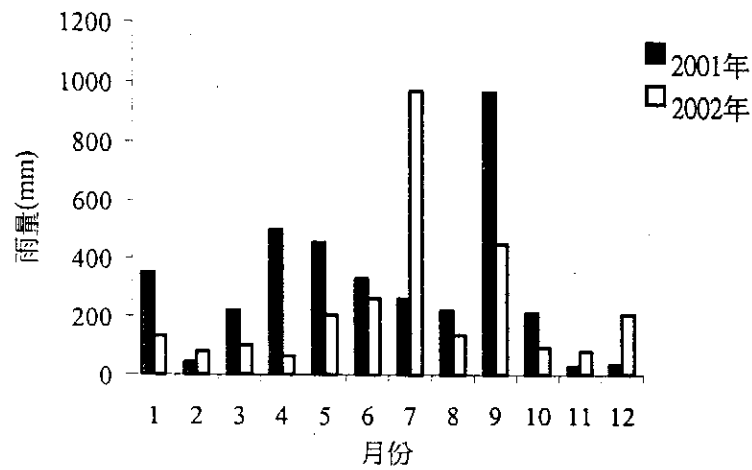


圖 3. 觀霧地區 2001-2002 年各月份平均雨量

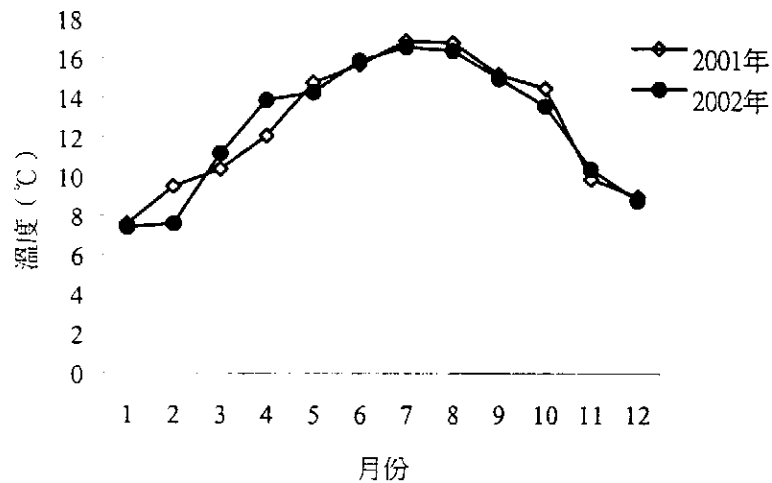


圖 4. 觀霧地區 2001-2002 年各月份平均溫度

二、試驗材料

台灣檫樹屬樟科(Lauraceae)檫樹屬，為距今 180 萬年新生代第三紀之原始植物(歐辰雄等，1998)。台灣檫樹乃台灣特有種，其型態特徵為落葉喬木，幹皮灰褐色，縱向深溝裂。葉厚紙質，菱形卵狀，長 10-15 cm，寬 3-6 cm，先端銳尖，基部寬楔形，全緣或 2-3 裂，特產台灣中央山脈(圖 5)(劉業經等，1994)。



圖 5. 台灣檫樹各部位之型態(劉業經等，1994)。

三、樣區調查

(一)檫樹生長狀態及林分狀態調查

觀察樣區內台灣檫樹生育狀況及林分狀態，並於 2002 年初疏伐進行過後，比較疏伐前後樣區中林分狀態改變及台灣檫樹生長狀態之變化。

(二)光環境調查

在疏伐樣區與未疏伐對照樣區分別設置一個光量子感測器(QS2，Delta-T，UK)，每半小時量測一次，以 data logger 記錄之，調查疏伐與對照樣區內光量之改變，監測時間自 2003 年 4 月到同年 11 月。

(三)土壤溫度調查

於疏伐後，在疏伐林分以及未疏伐之對照樣區設置量測土溫之感測器(44033，YSI，USA)，土壤溫度共分成三種深度，分別是 10、20 與 30 cm，疏伐樣區與對照樣區各選擇三個樣點，每個測點均設置三種深度之感測器，每半小時量測一次，所得之數據以 data logger 記錄之。

(四)小苗調查

分別調查疏伐樣區及未疏伐對照樣區中台灣檫樹小苗數目。調查方式

採全區普查方式，並觀察小苗生長狀況以及生長環境。所有小苗以黃色旗子標示，以便統計小苗數量以及觀察其分佈狀況。

四、種子發芽實驗

(一)種子胚培養試驗

種子層積處理共分成四個階段，分別是層積 0 個月(即新鮮種子)、3 個月、6 個月及 9 個月之種子。取層積 0 個月與 9 個月之台灣檫樹種子，分別做兩種處理：第一種處理為去除種皮與子葉之胚，另一種去除種皮後胚尚連帶一半的子葉，兩種處理的台灣檫樹種子胚分別置於木本植物培養基(WPM, woody plant medium)中培養，觀察層積前與層積後兩種處理之發芽情形。

(二)層積處理與種子內 ABA 和 GA 含量變化

取層積 0、3、6 和 9 個月的種子各 200 粒，種子去除種殼後加入 100 % Methyl alcohol(MeOH)，以 polytron 磨碎，萃取 36 小時以後留下水層並以真空離心機乾燥。將乾燥後的樣本溶於 0.1 M 磷酸緩衝溶液(pH 值 8.5)，通過 PVPP column，以乙酸乙脂萃取，保留水層，後真空離心乾燥。將乾燥之樣品溶於 0.1 M 磷酸緩衝溶液(pH 值 3.5)，通過 ODS column，將溶於 0.1 %HOAc · MeOH 之部分離心乾燥。以 30 % MeOH · 0.1 %HOAc 將樣本溶解，打入 HPLC，流出液每分鐘收集一管，其中 GA 會存在於第 10-12(GA₈)、16-18(GA₃)、19-21(GA₁)、31-33(GA₇)、25-27(GA₂₀)、34-36(GA₄) 及 37-39(GA₉)分中，而 ABA 則存在於第 22-27 分等管中，把所需的樣本離心乾燥。將樣本以 100 % MeOH 溶解後，經甲基化以及矽化等步驟，以 GC-MS 偵測其中的 GA 與 ABA 含量。

(三)層積發芽試驗

分別將層積 0、3、6 及 9 個月之種子，播種於沙床上。將播種後之沙床置於生長發芽箱中，調節照光時間 8 小時，溫度 35°C；黑暗時間 16 小時，溫度 10°C。觀察紀錄種子發芽之情形。

參、結果

一、疏伐試驗

(一)林分環境

1.疏伐前

疏伐前之林分中，台灣檫樹與柳杉及香杉混生，林分上層林冠鬱閉，樣區內台灣檫樹均僅樹冠頂端部分著生枝條及葉片，樹冠下層之側枝多枯萎掉落，枝下高以下少見側枝。部分台灣檫樹樹冠未能突出林冠者，多已枯死，或上半部枯死，僅接近根株部分，仍有少數萌蘖枝條。而生長林分外或是林緣之台灣檫樹，相較下，則具較多枝條著生葉片，且樹冠較為開闊，即具有較粗大之側枝。試區內地被層植物稀少，多為較耐陰之植物種類如紅檜、香杉與蕨類等。林分內土壤及枯枝落葉較林緣及林分外潮濕(照片 1)。

2.疏伐後

疏伐於 2002 年 2 月進行(照片 2)。疏伐後正為台灣檫樹開花與展葉的時期，疏伐樣區內台灣檫樹生長狀態，與對照樣區相比，因頓時疏開且無其他林木相伴，生長較衰弱，著葉之枝條仍集中於樹木頂端(照片 3)，惟有部分台灣檫樹主幹部分有萌蘖之枝條。2003 年 2、3 月再次進行調查，台灣檫樹較疏伐當年，生長狀況有改善，主幹萌蘖之枝條數量增加，樹冠較擴張，葉片分佈由頂稍逐漸擴展到上層樹冠(照片 4)。枯枝落葉層於疏伐後移除，林地裸露，僅冬季落葉時，有少量枯枝落葉層堆積。地被植物增加，部分為原有樹種砍伐後之根株萌蘖；部分禾本科草類由林緣入侵，散佈於伐木後空曠地上；另外有土壤種子庫中萌發之其他苗木，以山胡椒居多。



照片 1. 疏伐前之林分環境



照片 2. 疏伐後之林分環境



照片 3. 疏伐當年台灣檫樹生長情形



照片 4. 疏伐後第二年台灣檫樹生長狀態

(二) 檫樹林分開花結實量調查

疏伐後調查台灣檫樹結實情況，在編號 125 之母樹下發現掉落之果梗連帶果實，然數量稀少，其餘台灣檫樹下則無發現種子。疏伐林分中台灣檫樹開花情形，發現編號 101、125、151、155 及 157 之台灣檫樹均有開花，惟各株皆零星開花，未見有全株開花的情形。

(三) 疏伐對林分入射光量之影響

疏伐後每日不同時間平均光量之變化如圖 6，疏伐樣區光量較對照樣區高，光量最大可達 $1435.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，對照樣區每日最高光量僅 $62.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

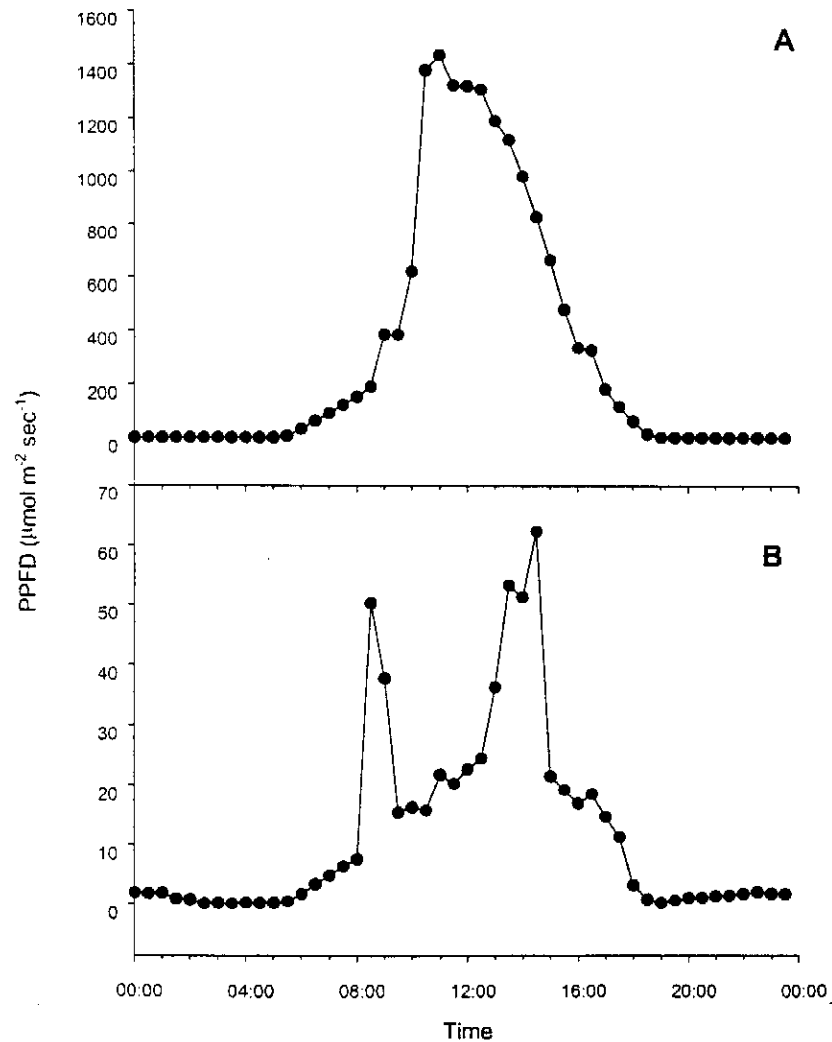


圖 6. 光量日變化，A：疏伐樣區，B：對照樣區

(四)疏伐對土壤溫度改變之影響

疏伐樣區土壤溫度較高，對照樣區土壤溫度較低。表 1 為疏伐與對照樣區土壤不同深度之均溫。疏伐樣區各土層深度之溫度均較對照樣區高，隨土壤深度增加，二樣區土壤溫度均呈逐漸下降趨勢。

表 1.疏伐與對照樣區不同深度土壤平均溫度

	對照樣區(°C)	疏伐樣區(°C)	F 值
土深 10 公分	13.80 ± 0.91	17.01 ± 2.19	54.039**
土深 20 公分	13.79 ± 0.83	16.81 ± 1.75	51.921**
土深 30 公分	13.61 ± 0.82	16.49 ± 1.52	54.586**

註：***表 p 值 <0.001 ，**表 p 值 <0.01 ，*表 p 值 <0.05 。

疏伐後每日最高最低溫差大，而對照樣區溫差小。疏伐與對照樣區的不同深度之土壤，每日最高最低溫差間，均有顯著差異，顯示疏伐會增加土壤日夜溫差的幅度(如表 2 所示)，但隨土壤深度增加，溫差逐漸減少。

表 2.疏伐與對照樣區間不同土壤深度之最高最低日夜溫差(°C)

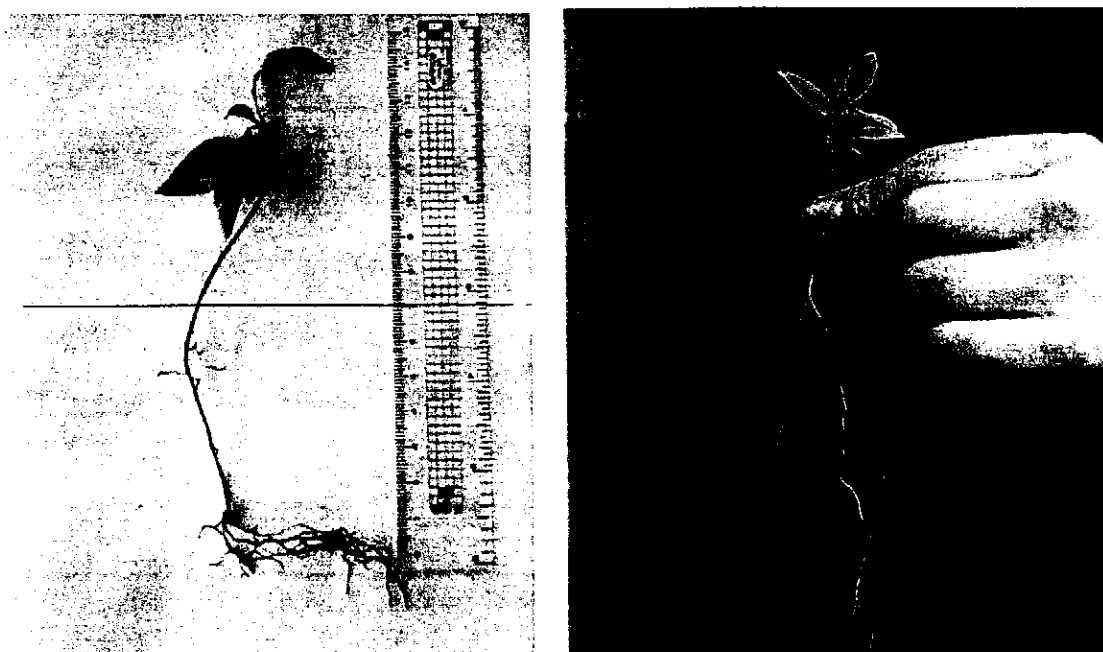
土深	對照樣區 (最高-最低值)	疏伐樣區 (最高-最低值)	F 值
10 公分	0.80 ± 0.62 (1.65-0.16)	3.33 ± 2.42 (11.16-0.37)	152.896***
20 公分	0.56 ± 0.53 (0.96-0.08)	1.91 ± 1.80 (4.86-0.29)	164.819***
30 公分	0.42 ± 0.57 (0.74-0.03)	1.04 ± 0.68 (3.25-0.19)	73.768***

註：***表 p 值 <0.001 ，**表 p 值 <0.01 ，*表 p 值 <0.05 。

(五)台灣檫樹小苗更新調查

疏伐後發現林分中有台灣檫樹幼苗出現。經挖掘觀察發現發芽深度常達 10 cm 以上，種子萌發時種殼開裂，子葉不出土，胚莖延長直到突出土表才展葉，而胚莖在土壤中延伸時，常發生不定根(照片 5)。

經全樣區調查後發現，疏伐樣區內萌發之台灣檫樹小苗數量共 97 棵。由小苗分佈情形視之，多呈現群狀分佈，苗木分佈集中地區，附近皆有台灣檫樹母樹生長(照片 6)。對照樣區經調查，並無發現台灣檫樹小苗。隔年調查發現有 18 株小苗死亡，以及新萌發之小苗 36 株。調查時亦發現，已展葉之台灣檫樹小苗，其中部分有頂芽枯萎、莖部葉片變黑掉落，呈瀕死狀態(照片 7)，且有逐漸增加的趨勢。於後續調查中發現，先前狀似罹病之台灣檫樹小苗，出現病徵之莖及葉部，全部枯萎，但是多數自根部又重新萌蘖著葉枝條，且發育良好。



照片 5. 台灣檫樹種子裸根苗及胚莖上著生之不定根



照片 6. 群狀分佈之台灣檫樹小苗



照片 7. 林分中生長狀態不良之台灣檫樹苗木

三、種子發芽與種子內 GA 及 ABA 含量

(一) 試管中之種子發芽試驗

剛採收之台灣檫樹新鮮種子，經單獨取出胚或胚附帶一片子葉者，同時置於生長發芽箱中，1 週後僅含胚者開始發芽，13 天後發芽完成，發芽率可達 82.3 % (100 %、83.3 %及 66.7 %)；附帶子葉之胚，發芽時間兩週後，全無發芽。經九個月層積後，僅含胚者，發芽率為 50 % (50 %、66.7 %及 33.3 %)，附帶子葉之胚，發芽率為 28 % (16.7 %、16.7 %及 50 %)。

(二) 層積處理對種子萌發率與種子內 GAs 和 ABA 含量之影響

不同層積月份之種子以沙床播種，置於 35-10°C 變溫環境下，發芽率均甚低。層積 0 與 3 個月種子，播種後 3 個月，無一發芽。層積 6 個月種子，播種後兩個月，發現 4 粒種子萌發之小苗，然萌發之苗木有徒長及白化現象(生長發芽箱內光度約為 $14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，紅光/遠紅光比 5 以上)，故將沙床移至苗圃之陰棚下，待苗木適應後，再移至陰棚外，即全光下。移至全光下後 15 天，沙床中又新萌發 3 株小苗(共發芽 7 株，發芽率 11.7%)。層積 9 個月之種子，播種後共萌發 8 株台灣檫樹小苗(發芽率 13.3 %)。新萌發之小苗，出土時為淡黃色，接觸光線後，莖轉變為紅色，並展葉。一段時間後，將發芽之台灣檫樹小苗移植至較大之花盆，並改以壤土為栽培介質，數週後，生長狀況近似林地健全之苗木。

經不同層積月份後，分析種子內 ABA 含量有顯著差異，ABA 含量隨

層積時間增加呈下降之趨勢。未層積前之新鮮種子中 ABA 含量高達 $3319.35 \text{ ng g}^{-1}$ ，經過 3 個月層積後，ABA 含量明顯下降至 $1658.41 \text{ ng g}^{-1}$ ，層積 6 個月台灣檫樹種子，種子內 ABA 含量已下降到 769.04 ng g^{-1} ；層積 9 個月後 ABA 含量更低，僅有 395.14 ng g^{-1} 。圖 7 為台灣檫樹種子 ABA 含量與層積時間之關係。統計分析結果顯示，層積 0、3 與 6 個月間，有顯著差異，而層積 6 個月與 9 個月間，則無顯著差異。由此視之，台灣檫樹種子內 ABA 含量隨層積時間增加而減少，顯示層積能有效減低種子內 ABA 的量。層積 6 個月後，ABA 量減低到一定水準之下，即使繼續層積三個月，ABA 水準也無顯著下降。

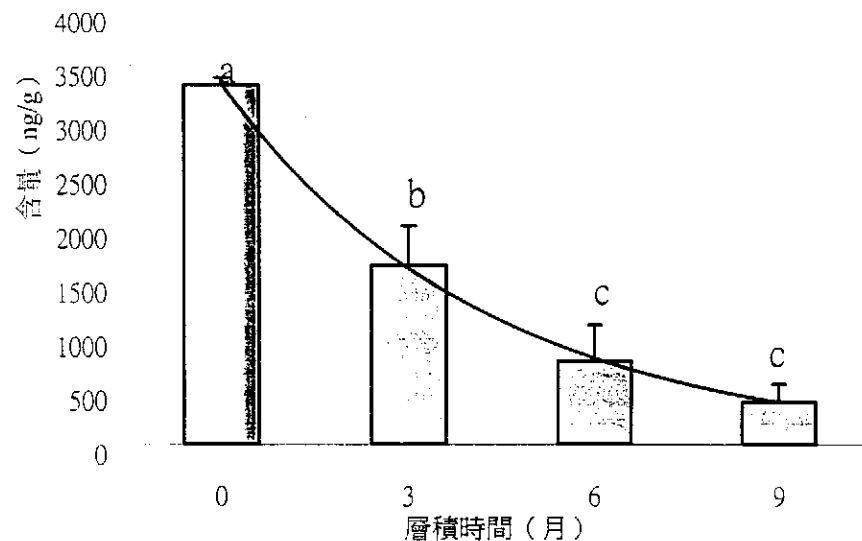


圖 7. 台灣檫樹種子於不同層積時間之 ABA 濃度變化。

GA 總量，隨層積時間不同則有顯著差異，層積 0 個月之含量為最高 (5.61 ng g^{-1})，層積 3、6 及 9 個月之 GA 總量(分別為 3.92 、 3.31 及 3.85 ng g^{-1})為相同水平，然均較層積 0 個月低如圖 8 所示。然不同層積時間與各 GAs 含量變化(表 3)，經統計分析結果並無顯著差異。GAs 中 GA_1 與 GA_3 呈現波動，層積前含量最高，分別是 0.88 及 1.65 ng g^{-1} ，層積三個月後下降至 0.57 及 0.98 ng g^{-1} ，層積六個月含量最低，其中 GA_1 降至 0.20 ng g^{-1} ，

GA₃則為 0.96 ng g⁻¹，層積 9 個月後 GA₁ 與 GA₃ 之含量又回升到 0.77 與 1.26 ng g⁻¹。GA₄ 與 GA₇ 含量變動隨層積時間增加而下降。GA₄ 層積 0 個月時，含量為所有偵測之 GAs 中最高(1.81 ng g⁻¹)，至層積 9 個月時，僅有 0.91 ng g⁻¹。GA₇ 含量層積 0 個月最高 1.26 ng g⁻¹，層積 3 個月後，下降到 0.93 ng g⁻¹，此後其含量即無太大變動，層積 6 與 9 個月之含量，分別為 0.87 及 0.90 ng g⁻¹。

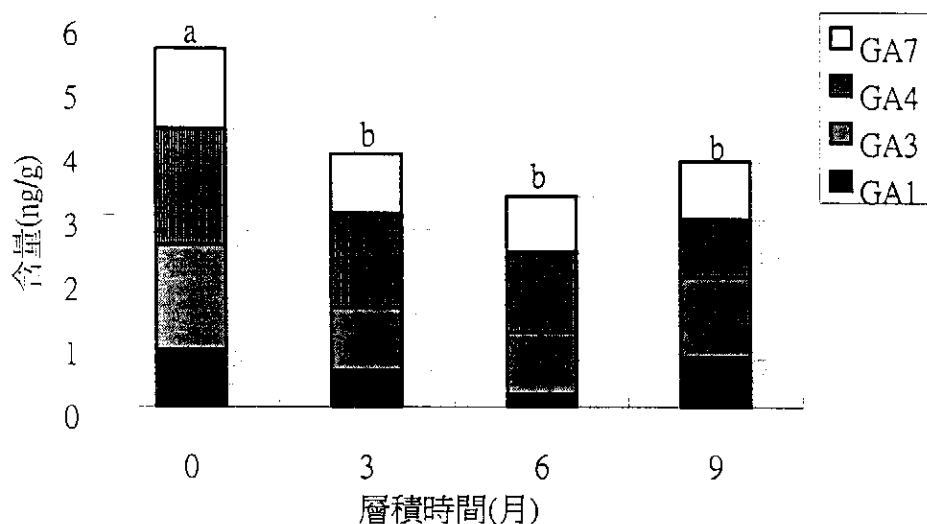


圖 8. 台灣檫樹種子於不同層積時間之 GAs 總量濃度變化。

表 3. 不同層積時間(月)，GAs 含量(ng g⁻¹)之變動

層積時間 (month)	GAs(ng g ⁻¹)			
	GA ₁	GA ₃	GA ₄	GA ₇
0	0.89	1.65	1.81	1.26
3	0.57	0.98	1.49	0.93
6	0.20	0.96	1.27	0.87
9	0.77	1.26	0.91	0.91

肆、討論

一、疏伐影響

(一)台灣檫樹林分

本林分原為鬱閉的環境(林分中相對光度為空曠地之 18.4%)，上層樹冠組成以柳杉為主，生長其中之台灣檫樹樹冠多已被其他樹種所覆蓋，對林分內有限光源之競爭，處於劣勢。由樣區中台灣檫樹生長狀態顯示，台灣檫樹生長勢衰弱，葉片僅著生頂端，且數量稀少，冠層下因受光量不足沒有側枝。反觀生長於林緣或空曠地之台灣檫樹，由於對光線之競爭不如林分內激烈，樹型一般較為開闊，除主幹外，側枝亦著生多量枝條與葉片，生長勢較為旺盛。台灣檫樹屬於先驅樹種，此類樹種生長需光量大，一旦與其他樹種共同組成林冠，常因受光量不足，生長勢逐漸衰弱，終至死亡，故於演替過程中，常為其他偏陰性或陰性樹種取代。林分疏開後，入射光量增加，為林外空曠地之 92.4%。林分光量雖增加，然第一年調查之台灣檫樹生育狀況並未明顯改善，推測原因有二：一為植物生長對環境之改變反應較慢，因此應長期觀察，方可知疏伐對林分內植株生長狀態之影響；另一乃疏伐造成林分環境之擾動，包括伐採時倒木對保留木造成損傷及搬運木材對林分土壤層之壓緊等負面影響。第二年調查台灣檫樹生育狀況，台灣檫樹生長與疏伐當年相較，主幹萌蘗之枝條數量增加，枝葉著生自集中於頂端擴張至分佈於上層林冠，此結果可能為台灣檫樹林分生長勢恢復之徵兆。

林下地被層於疏伐前，因進入此層之光量較少，地被植物較少，多為耐陰種類。疏伐後地被層植物相較豐富，由周圍林分入侵之植物、伐木後上層林木的根株萌蘗(如香杉)、原本林下植物擴張(如蕨類、火炭母草)及傳播進入(如五節芒、變葉懸鉤子)或土壤種子庫內種子萌發小苗(山胡椒)所組成。

疏伐前調查樣區內台灣檫樹開花結實量，樣區內僅少數台灣檫樹零星枝條開花(編號 116 及 125)；所設之種子收集籃，並未收集到任何台灣檫樹掉落之種子。疏伐後開花之台灣檫樹數量增加(編號 101、110、111、116、134、125、151、155 及 157)，然結實量調查，僅編號 125 之母樹下發現少

量之果實。歐辰雄等(1998)調查相同範圍樣區之台灣檫樹開花結實量，僅有編號 110、121、124、125、155、165 與 179 等 7 株台灣檫樹有開花情形，其中僅編號 125、124 及 101 開花量較多者有結實，其餘開花者並未發現結實情形。此結果與本研究調查相符，顯示本樣區內台灣檫樹開花結實量稀少。樣區內台灣檫樹開花結實量稀少，可能與其生長環境與生長勢有關。調查時於大鹿林道東線沿線分佈之大量開花台灣檫樹，其樹冠均突出於林冠層之上，且樹冠開闊，著生大量枝條與葉片。雖然目前誘導開花的生化信息為何？尚不清楚，不過一般認為開花的信息來自樹體的其他部位，尤其是葉片。一種尚未確認的植物荷爾蒙，開花素(florigen)，由其他部位，尤其葉片產生，然後傳送到芽頂而誘導開花(Taiz and Zeiger, 2002)，因此葉片量常決定開花量的多寡。除上述原因外，亦與光合作用產物的來源有關，Gerber 等(2002)研究山龍眼科植物(*Protea cv. Carnival*)之開花量與落葉之關係，指出葉片較少之植株因供源(source)不足，造成開花之同化產物可取得性(assimilate availability)降低，減少開花。此外植物光合作用產物之分配，與各部位積儲強度(sink strength)有關，生長葉子積儲強度較開花強(Attridge, 1990)。植物合成之光合產物數量充足時，提供各部位使用無虞，植物得以正常生長；如光合產物不充足，則依積儲強度之不同而分配。林分中台灣檫樹開花結實量稀少可能與受光量不足且葉量稀少，光合產物合成受限，無法均勻分配有關。

(二)林下種子萌發

樣區疏伐後，林地萌發台灣檫樹小苗與疏伐前及對照樣區林地完全不見台灣檫樹苗木恰成對比，顯示疏伐可促進台灣檫樹林下種子萌芽更新。上述實驗結果與呂福原等(1982)伐除台灣檫樹母樹周圍之雜木，可促進天然下種台灣檫樹種子萌發相同。疏伐造成林地環境之改變，包括林分內光量及紅光/遠紅光比增加、土壤平均溫度上升及溫度變動幅度增加與枯枝落葉層移除等，均可能為台灣檫樹種子萌發之促進因子。

台灣檫樹常發生於擾動後之林地，如皆伐、火燒跡地及造林不成功地等(顧懿仁, 1977b)，顯示其更新之環境常為光量充足，無上層植被覆蓋之環境。疏伐造成林分光量增加，紅光/遠紅光比提高，可能刺激土壤內台灣檫樹種子萌發。光質與光量之改變，可促進需光性種子(positively

photoblastic seed)萌發(Pons, 1986)，然台灣檫樹種子常能自土深 10 公分以下萌發。以不同光質分別代表疏伐前與疏伐後之林分，埋土深度為 10 公分模擬台灣檫樹種子於林分土壤層中萌發之狀況，不同光質處理下種子皆不萌芽。林分中台灣檫樹種子埋於土壤層 10 公分以上仍可發芽，然埋於沙床 10 公分深之種子則無法發芽，此可能因土壤質地不同所導致，試驗樣區之土壤為較鬆散之壤土，沙床則較密實，土壤鬆散程度影響其對紅光之吸收，間接影響光質，造成發芽環境不同影響萌發，又或因其種子萌發可能與光質間並無直接關係，林分中種子萌發其實由其他因子所控制。

疏伐樣區中所測得不同土壤深度之溫度日變化量平均 2.87-5.81°C，對照樣區之溫度變化不同深度間，最大僅 2.31°C，且疏伐林分中不同土壤深度土壤平均溫度 17.70-17.83°C，而對照樣區土壤平均溫度，均在 16°C 以下。疏伐後溫度提高對土壤種子庫中台灣檫樹種子萌發之促進，可能與台灣檫樹種子萌發之適溫有關，推測疏伐後土壤溫度較疏伐前適宜。疏伐後土壤溫度變動幅度提高，對土壤種子庫中台灣檫樹種子萌發之促進效果，以目前資料無法證實，惟林讚標(1992)曾就本樹種進行萌芽試驗，顯示變溫有促進發芽之效果，然其變溫幅度較大(日溫/夜溫，35/10°C)。

疏伐後枯枝落葉層移除，除改變土壤光度及溫度外，也對土壤保水能力造成影響。疏伐前與對照樣區土壤與林分下層較潮濕，疏伐後樣區明顯較為乾燥。然觀霧地區年雨量常高於 3000 mm，1-9 月雨量均高於 150 mm，僅冬季較乾旱，顯然移除枯枝落葉層造成土壤較乾燥、保水能力減低並不影響存於土壤深層的種子萌發，惟枯枝落葉存在可能造成重力傳播種子不易到達土層或阻礙土壤種子庫內種子萌發。

二、台灣檫樹生長狀態與分佈

台灣檫樹種子萌發之小苗，其分佈狀態常圍繞特定母樹呈群狀分佈，且土壤種子庫內種子數量稀少，此二者為造成土壤種子庫調查無發現種子之原因。土壤種子庫採取樣本方式為隨機採樣，並未依開花結實情形之有無，採取特定母樹下之樣本，即便鎖定特定母樹，其種子分佈之方位亦未可知，仍可能因取樣地點錯誤，低估土壤種子庫內種子之數量；且本樣區台灣檫樹成熟植株開花結實量稀少，第一年調查僅得小苗 97 株，平均每

平方公尺僅 1.2 株，兼種子分佈不均勻，除特定地點外，種子分佈每平方公尺不及一株。此結果與呂福原等(1982)調查疏開後每平方公尺 11.6 株相去甚多，顯示本林分土壤種子庫內台灣檫樹種子量稀少。種子群狀分佈，蓋因僅特定母樹結實，種子受重力落下者，常分佈於相近位置。且林分因疏伐造成大面積之裸露地，此類立地之水分、溫度等環境因子變動較有母樹林覆蓋區域劇烈，分佈母樹範圍以外之台灣檫樹小苗，可能承受較大環境逆壓，造成小苗死亡。Ibáñez 與 Schupp(2002)曾就 *Cerocarpus ledifolius* 之小苗進行試驗，發現枯枝落葉層對小苗之存活率有促進效果，此因枯枝落葉層覆蓋之環境較穩定所致。

調查樣區中台灣檫樹存活率，發現疏伐後萌發之 97 株台灣檫樹小苗，第二年展葉時，有 18 株小苗死亡，死亡苗木之休眠芽乾扁，全株乾枯。由雨量觀之，2002 年冬季僅 12 月雨量達 200 mm 以上，10、11 及翌年 1、2 月雨量均少於 100 mm，其中 2003 年 2 月之雨量僅 39 mm。降雨量少，並因林地裸露，土壤保水能力低，推測苗木死於乾旱。此外 2003 年調查時發現，部分已展葉之苗木，其頂芽枯萎，葉片變黑掉落，呈瀕死狀態，且有逐漸增加趨勢，應為罹病徵兆。台灣檫樹小苗病害曾被發現者有立枯病(顧懿仁，1977a)、碳疽病(顧懿仁，1982)與黑腐病(張東柱，1994)。本樣區之苗木，未做進一步之鑑定，無法得知所罹何病。但持續調查後發現，罹病苗木多自莖基部長出新枝條，恢復生長，僅少數死亡，顯示台灣檫樹具強烈萌蘖性，為其生長發育之優勢，此特性於成熟台灣檫樹亦多有發現。

三、層積處理發芽試驗

(一)種子胚培養

新鮮台灣檫樹種子之胚取出置於 WPM 培養基上，發芽率可達 80% 以上，而附帶子葉之胚則不發芽，顯示台灣檫樹種子之胚並不具休眠性，而是子葉內含抑制物質，抑制台灣檫樹種子萌發。王博仁等(1986)實驗證明台灣檫樹種子之種殼與子葉含高濃度之 ABA，並認為是抑制種子發芽之原因。經 9 個月層積後之種子僅含胚者，發芽率為 50% (50%、66.7%及 33.3%)，附帶子葉之胚，發芽率為 28% (16.7%、16.7%及 50%)，顯示子葉所造成之抑制，可藉由層積處理解除。楊政川與蔡錦瑩(1995)以層積後台

灣檫樹種子之胚，置於 MS 培養基上，可得 58% 發芽率，而整粒種子之發芽率僅 5%，可能因層積時間與培養基種類之不同有關。此外本試驗所採之樣本數每個重複僅 6 個，所得之數據應不足以代表全體，結果僅可供參考用。

(二)層積種子發芽

層積種子發芽率，層積 1、3 個月種子，埋於沙床中，均不發芽，層積 6、9 個月之種子播種於沙床，發芽率分別為 11.7%，與 13.3%。層積 0、3 個月種子發芽率為 0%，可能與 ABA 含量仍高有關，層積 6、9 個月後之種子，其 ABA 含量與 0、3 個月之含量比較，已顯著減少，故種子得以萌芽。林讚標(1997)指出未層積之種子萌芽率甚低(<1%)，層積處理可提高台灣檫樹種子萌芽率(10%)，與本試驗之結果相符。

(三)層積時間與種子內 GA 與 ABA 含量之改變

許多樹種種子的生理休眠現象是被其生長抑制劑與促進劑所平衡，當種子休眠開始時，生長抑制劑之累積量開始產生作用，而種子休眠被破除時，生長促進劑打破平衡而克服了抑制劑的作用。台灣檫樹種子是一生理休眠現象，且由上述試驗已知子葉存有抑制劑，因此使用層積處理可打破休眠是因為台灣檫樹種子內 ABA 含量可隨層積時間而減少的關係。而 GAs (GA_1 、 GA_3 、 GA_4 及 GA_7) 含量除未層積種子含量均為最高外，隨層積時間增加，呈現波動，並無一定趨勢。未層積種子之萌芽率亦可以 GA 促進之(王博仁等，1986)。台灣檫樹種子成熟時 ABA 含量甚高，達 $3319.35 \text{ ng g}^{-1}$ ，GAs 含量較低(總量 5.6125 ng g^{-1})，故種子發芽率低，經層積處理後，ABA 含量逐漸下降，層積 6 個月後降至 769.04 ng g^{-1} ，而 GAs 之量並無明顯改變，由此推之，台灣檫樹種子之休眠性應由 ABA 之含量所決定。

(四)種子休眠性

台灣檫樹種子經層積處理後，ABA 含量顯著下降，解除其胚休眠(embryo dormancy)，然發芽率仍低，顯示應有其他機制抑制種子萌發。Bradbeer(1988)指出種子的休眠機制可分為胚休眠(由抑制物質存在、促進生長物質缺乏或胚尚未成熟等造成)與由胚之包覆物所造成之休眠(如種殼阻礙浸潤、氣體交換或限制胚生長等造成)兩種。台灣檫樹成熟種子具大量

ABA 抑制種子萌發，層積處理使 ABA 量減少或外加對 ABA 抑制萌發具拮抗作用之 GA 可解除種子之胚休眠，若輔以破壞種皮之處理，發芽率更為提高(王博仁等，1986；林讚標，1992)，顯示台灣檫樹種子之休眠包含導因於含大量 ABA 之生理休眠與堅硬外殼造成之物理休眠。

四、台灣檫樹之更新機制

台灣檫樹種子成熟後，部分果實經由動物取食後，隨糞便排出而傳播(郭寶章，1989)；其餘果實，因重力掉落林分中。種子進入林分中，因其休眠性，進入土層當年並不萌發，經過冬季的低溫刺激，種子內含抑制物質逐漸減少，種子方可萌芽。台灣檫樹種子於林分下層之動態尚不清楚，可能之機制有二，其一為台灣檫樹種子於休眠解除後便萌發，後以小苗庫方式存在於林下，待上層林冠疏開後，小苗受光量增加，便生長成為成熟林木；另一為台灣檫樹於林分內萌發並不僅受抑制物質之影響，可能與林分之環境因子亦有關係，台灣檫樹於鬱閉環境下並不發芽，待林分環境改變後，方才萌發，此二說法仍待後續研究驗證。

伍、結論

觀霧地區台灣檫樹林分天然下種更新不良應與林分內母樹開花結實量稀少，更新種子來源缺乏及林分環境不適合種子萌發與苗木生長有關。疏伐後上層林冠疏開，地表枯枝落葉層移除，造成林分環境改變，藉以促進台灣檫樹天然下種更新。林分入射光量增加可改善母樹受壓情形，促進枝葉生長，待其生長狀態恢復，應能提高開花結實量，產生足量種子以供天然更新之用。此外疏開之林分發現大量台灣檫樹小苗，顯示疏伐對小苗出現具促進效果，此促進應與林分土壤及光環境改變有關，惟截至目前無法得知深達 10 公分以上的種子到底獲得何種信息而萌發。台灣檫樹種子傳播進入土壤之途徑，經觀察發現有重力落下與鳥類取食後傳播兩種，種子進入土壤後在林分下層究竟以種子庫或小苗庫形式存在，亦無法得知。欲瞭解台灣檫樹種子天然下種更新之完整機制，仍有待進一步的研究。

台灣檫樹種子因其休眠性新鮮種子無法萌發，經層積處理後 6 及 9 個月之種子，具萌發能力，然發芽率甚低。層積過程中種子內促進萌發之 GAs 雖無變動，然抑制萌發物質 ABA 含量明顯下降，此概為種子得以萌發之原因，惟種子萌發除受 ABA 含量抑制外，應有受其他因子限制，因完整種子發芽率較去除種殼之含胚子葉為低，顯示種殼或為抑制萌發之另一原因。台灣檫樹種子具強烈而複雜之休眠性，應與其植物特性有關，此點有待進一步之探討。

陸、參考文獻

- 王博仁、邱金春、李春祉 (1986) 台灣檫樹種子的人工催芽與育苗。中華林學季刊 19(1)：31-36。
- 余相清、林春雄 (1982) 台灣檫樹扦插工作報告。台灣林業 8(10)：20-21。
- 呂福原、歐辰雄、廖秋成 (1982) 台灣檫樹繁殖方法之研究。中華林學季刊 15(2)：73-86。
- 林讚標 (1992) 突破台灣檫樹種苗培育之瓶頸。台灣林業 18(1)：14-16。
- 張東柱 (1994) *Calonectria crotalariae* 引起台灣檫樹之黑腐病。中華林學季刊 27(1)：15-22。
- 郭寶章 (1989) 台灣育林問題評述(一)台灣檫樹之培育與價值。現代育林 5(1)：17-19。
- 楊政川、蔡錦瑩 (1995) 台灣檫樹之試管內種子發芽與微體繁殖。台灣省林業試驗所簡訊第 5 期 頁 8。
- 劉業經、呂福原、歐辰雄 (1994) 台灣樹木誌。中興大學農學院叢書 頁 1-925。
- 歐辰雄、呂福原、呂金誠 (1998) 觀霧台灣檫樹自然保護區植物相調查研究。台灣省農林廳林務局保育研究系列 87-2 號 頁 1-66。
- 顧懿仁 (1977a) 生長快速經濟價值高之台灣檫樹(一)。台灣林業 3(11)：21-25。
- 顧懿仁 (1977b) 生長快速經濟價值高之台灣檫樹(續)。台灣林業 3(12)：12-15。
- 顧懿仁 (1982) 台灣檫樹實生苗木生長比較試驗。中華林學季刊 15(2)：87-95。

- Attridge, T. H. (1990) Light and plant responses – A study of plant photophysiology and the natural environment. pp: 1-140.
- Gerber A. I., K. I. Theron and G. Jacobs (2002) Defoliation alter spring growth flush characteristics and inhibits flowering in *Protea* cv. Carnival. *Scientia Horticulture*. 92:345-350.
- Ibáñez, I. and E. W. Schupp(2002)Effects of litter, soil surface conditions, and microhabitat on *Cercocarpus ledifolius* Nutt. seedling emergence and establishment. *J. Arid Environ*. 52: 209-221.
- Pons, T. L. (1986) Response of *Plantago major* seeds to the red/far-red ratio as influenced by other environmental factors. *Physiol. Plantarum* 68: 252-258.
- Taiz, L. and E. Zeiger (2002) *Plant Physiology*(3rd Ed.) Sinauer Associates, Inc., publishers