

研究報告

台灣穗花杉扦插、高壓及種子繁殖與苗木生長

鍾振德^{1,5)} 簡慶德¹⁾ 陳建帆²⁾ 陳正豐³⁾ 林則桐⁴⁾

摘 要

台灣穗花杉(*Amentotaxus formosana* Li)僅分布於台灣南部，由於族群稀少，被列為積極保育之本土樹種。台灣穗花杉有性生殖能力薄弱，種子產量少，原生地多行萌芽更新，成為族群拓展最大的限制因子。本研究探討台灣穗花杉扦插與高壓繁殖方法，並利用環狀剝皮誘導開花結種子，培育實生苗，最後比較扦插、高壓與實生苗的生長，以作為後續復育之基石。台灣穗花杉最適扦插時間是在10~11月芽休眠時期，發根時間需5~6個月，61株母樹間枝條扦插發根率13~100%。從11株台灣穗花杉13年生扦插林木進行高壓處理，發根率以3月後樹液流動芽綻放時較佳，於7月達到最高89~100%。扦插或高壓處理之發根率，不同母樹間有很大的差異。台灣穗花杉扦插育苗2年後之成苗率低於10%，而高壓育苗4.5年後之成苗率82%，種子育苗1.6年後之成苗率57.9%。台灣穗花杉於6月中旬，利用高壓環剝處理容易誘導花芽分化，開花比率約40%，每株雄毬花數量1.5~5.0個，雌毬花數量1.0~10.8個，且不同營養系間雌雄花數量沒有顯著差異。經高壓環剝之發根枝條栽種後經人工輔助授粉，平均每株最多僅2.7個飽滿種子。台灣穗花杉小苗栽種初期生長緩慢，扦插苗年生長高度小於5 cm，實生苗年生長高度7.3 cm，然高壓苗木年生長高度大於10 cm，顯示高壓苗成長幅度優於實生苗和扦插苗，原因是實生苗與扦插苗培育初期每年僅抽芽1次，但高壓苗則每年抽芽2次，芽體的萌發次數影響其生長速度。

關鍵詞：台灣穗花杉、開花、生長、高壓、種子苗、扦插。

鍾振德、簡慶德、陳建帆、陳正豐、林則桐。2019。台灣穗花杉扦插、高壓及種子繁殖與苗木生長。

台灣林業科學34(3):155-68。

¹⁾ 林業試驗所育林組，10066台北市南海路53號 Division of Silviculture, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

²⁾ 林業試驗所植物園組，10066台北市南海路53號 Division of Botanical Garden, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

³⁾ 林業試驗所太麻里研究中心，96341台東縣太麻里鄉大王村橋頭6號 Taimali Research Center, Taiwan Forestry Research Institute, 6 Chiaotou, Dawang Village, Taimali, Taitung 96341, Taiwan.

⁴⁾ 林業試驗所福山研究中心，26445宜蘭縣員山鄉湖西村雙埤路福山1號 Fushan Research Center, Taiwan Forestry Research Institute, 1 Fushan, Shuangpi Rd., Huxi Village, Yuanshan Township, Yilan 26445, Taiwan.

⁵⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail:chung@tfri.gov.tw

2018年9月送審 2019年4月通過 Received September 2018, Accepted April 2019.

Research paper

Propagation and Growth of *Amentotaxus formosana* by Stem Cutting, Air-Layering, and Seeds

Jeng-Der Chung,^{1,5)} Ching-Te Chien,¹⁾ Chien-Fan Chen,²⁾
Cheng-Fong Chen,³⁾ Tzer-Tong Lin⁴⁾

【 Summary 】

Amentotaxus formosana Li is endemic to southern Taiwan. Due to a small limited population, this species had been conserved and protected. Seeds of *A. formosana* in its natural habitat are very few, and natural generation by sprouting from basal stems was investigated. In this paper, stem cutting and air layering techniques were used for vegetative propagation, and the growth of rooted cuttings and air-layered twigs was measured. Further, seeds collected from air-layered plants were germinated, and seedling growth was measured. A suitable time for stem cutting of *A. formosana* was in October and November when bud dormancy began, and rooting percentages from 61 mother trees were 13~100% within 6 mo. In 11 trees selected from 13-yr-old stem-cut trees and used for air-layering treatment, rooting percentages increased in late March when tree sap began to flow and further increased to high percentages of 89~100% in mid-July. There were great differences in rooting percentages among mother trees treated with stem cutting and air-layering. Rooted cuttings did not grow well, and > 90% died after 2 yr of cultivation in a nursery, but rooted small trees from air-layering grew well, and the survival percentage was 82% after 4.5 yr of cultivation, while the survival percentage of seedlings from seeds was 57.9% after 1.6 yr of cultivation. Air-layered rooted twigs of *A. formosana* were planted in pods, and bud differentiation was induced in June; the flowering percentage in all the planted trees was about 40%. However, the number of male flowers per tree ranged 1.5~5.0 and that of female flowers was 1.0~10.8. Further, by hand pollination, the maximum number of filled seeds per tree was 2.7 seeds. Rooted cuttings grew slowly, and the annual average height was < 5 cm, while the annual average height of seedlings from seeds was 7.3 cm. However, the annual average height of rooted air-layer trees exceeded 10 cm due to budding twice a year: vegetative buds first followed by reproductive buds.

Key words: *Amentotaxus formosana* Li, flowering, growth, air-layering, seedling, stem cutting.

Chung JD, Chien CT, Chen CF, Chen CF, Lin TT. 2019. Propagation and growth of *Amentotaxus formosana* by stem cutting, air-layering, and seeds. *Taiwan J For Sci* 34(3):155-68.

緒言

台灣穗花杉(*Amentotaxus formosana* Li.)為紅豆杉科(Taxaceae)穗花杉屬，為台灣特有種，由於族群稀少且分布狹隘，行政院農業委員會於1996年依照IUCN物種保育等級列為瀕臨滅

絕之樹種。穗花杉屬有3種，其中華西穗花杉(*A. argotaenia*)與雲南穗花杉(*A. yunnanensis*)族群散布於中國與越南北部，中國植物紅皮書列為瀕危種(Kramer and Green 1990, Hsieh et al.

1994)。穗花杉屬內三種皆被列為瀕危樹種，顯見其稀少與保育之重要性。穗花杉屬與紅豆杉科榧屬(*Torreya*)親緣關係最接近(Chaw et al. 1995)，其開花結種子物候與種子發育亦極為相近(Huang 2001)。台灣沒有榧屬樹種，而三尖杉科(*Cephalotaxaceae*)粗榧屬之威氏粗榧(*Cephalotaxus wilsoniana* Hay.)與台灣穗花杉親緣關係較遠(Chaw et al. 1995)。台灣穗花杉主要分佈於台灣南部地區，最早由金平亮三於1924年在台東大里力山海拔915 m處採得標本，目前族群可分成五個區域，分別為大里力山區、浸水營、大武山台灣穗花杉保留區、茶茶牙賴山與里龍山(Chang 1992, Yang 1996, Yeh 2004)。

台灣穗花杉喜陰濕林下生育地環境，生長緩慢(Yang et al. 2008)，調查台灣穗花杉平均每年直徑生長 0.32 ± 0.11 cm，在台灣闊葉林下生長極慢，生育地最大的干擾來自颱風(Lin et al. 2007)。2013年調查屏東大梅溪台灣穗花杉族群，發現一株胸徑52 cm，約150年生，但樹高僅6 m(鍾振德未發表資料)。台灣穗花杉族群遺傳研究，Wang et al. (1996)以isozyme與random amplified polymorphic DNA (RAPD)分子標記分析，呈現極低的遺傳變異。Wu (1992)亦指出台灣穗花杉族群內的遺傳變異低，遺傳變異10.76%。Ge et al. (2005)利用ISSR指紋分析穗花杉屬3種穗花杉，亦呈現相同的低遺傳歧異度。台灣穗花杉族群遺傳變異低，緣自族群侷限狹隘的生育地，近親交配造成基因交流低。基因交流為決定遺傳結構的重要因子(Schaal 1980, Loveless and Hamrick 1984)，而基因交流需靠花粉與種子傳播，順暢與否將影響族群間的分化程度(Krauss 1994)。

台灣穗花杉天然族群多行無性繁殖，小苗常藉由萌蘖更新，有性繁殖能力薄弱，僅極少數成株能夠結種子，而且萌蘖苗雖可維持族群，卻無法快速地擴張族群，此遺傳歧異度低影響演化潛能，降低環境變動的適應能力(Yang et al. 2008)。萌蘖更新為熱帶森林遭逢災害時的優勢更新方式(Salk and McMahon 2011)，台灣穗花杉生育地，處於較濕的鬱閉森林中，潮濕環境有利於萌蘖更新，但也使花粉的流動受

到限制，雖然台灣穗花杉花粉研究顯示，花粉發育正常(Hsu 2008)，但潮濕環境不利花粉順利飛抵雌毬珠孔。在全球大氣溫度升高效應日益嚴重下，台灣自然生態將出現重大的變化，林木首先可能遭殃的將是台灣穗花杉。

台灣穗花杉為第三紀的孑遺植物，種子成熟時，胚小尚未發育完全，且種子發芽時間需要16個月以上，有形態生理的休眠(簡慶德和鍾振德未發表資料)。台灣穗花杉種子不容易取得，尋求實生苗復育有其困難度，因此考慮先行無性繁殖，再藉由開花誘導以進入有性生殖。為獲得台灣穗花杉種子，曾以威氏粗榧為砧木嫁接台灣穗花杉，但未能成功(Chung et al. 2016)。因此，本研究採用扦插與高壓兩者為其無性繁殖的主要方法。Chen (2006)於1月中旬採集華西穗花杉枝條，以ABT1生根粉(內含30%吲哚乙酸(indoleacetic acid, IAA)與20%萘乙酸(naphthaleneacetic acid, NAA) 200 ppm浸泡2 h，扦插於砂床，7個月後平均發根率87.1%。林務局委託台大實驗林扦插繁殖台灣穗花杉，於6月採集樹幹下層枝條，插穗處理60 ppm吲哚丁酸(indole-3-butyric acid, IBA)加40 ppm NAA，扦插於介質為泥炭土：蛭石：珍珠石=2：1：1，40天後平均發根率為46.7% (TFB 2004)。Wu (1992)台灣穗花杉插穗處理發根劑IBA與否，皆可以發根。本研究先驅試驗發現，穗條處理發根劑並沒有顯著促進作用，反而各別母樹扦插發根率有很大的差異。高壓繁殖亦是很好的選擇，高壓苗因承襲母樹的生理年齡，能提早開花結種子，因此本研究除台灣穗花杉高壓繁殖培育苗木外，亦調查高壓苗誘導開花結實。

台灣穗花杉復育之最終目標在於能利用種子順利繁衍，本研究目的在於探討扦插與高壓無性繁殖方法，以此方法複製原生地母樹，再經由開花誘導處理與控制授粉，讓母樹能順利以種子繁衍下一代。

材料與方法

一、試驗母樹

台灣穗花杉試驗母樹來自大漢山、大武、

大梅溪與茶茶牙賴等地，其中扦插母樹來自大漢山23株，大梅溪13株，大武26株；試驗枝條高壓之營養系為1999年建立於福山植物園之台灣穗花杉扦插苗，其中取自大武營養系B132、152、173、213、240、UN等6株，取自茶茶牙賴B136、154、155、171、D076等5株。

二、扦插試驗

(一) 試驗材料與方法

試驗材料：芽休眠時之穗條，採集自大漢山與大梅溪兩地母樹基部萌芽枝，合計36株，而芽綻放時採集自大武26株母樹基部萌芽枝。由於試驗母樹基部萌芽枝數量不等，在秋末時36株母樹來自大漢山500支插穗，大梅溪760支插穗，總計1260支插穗，平均每株母樹獲取 35 ± 23.1 ($\bar{x} \pm SD$, 平均值 \pm 標準偏差)支穗條，春初時26株母樹272支插穗，平均每株母樹取得 10.5 ± 3.7 支穗條。

試驗方法：剪取10~15 cm長扦插穗條，但保留針葉不修剪，切口處沾發根粉劑100 ppm IBA，處理後枝條扦插於泥炭土：蛭石：珍珠石(體積比1:1:1)介質中，置於台北植物園溫室，定時噴水誘導發根。根據中央氣象局2012年台北3月的平均溫度為 18.7°C ，10月的平均溫度為 24.1°C ，2013年11月 21.2°C ，台北3月扦插時溫度低，之後逐漸的回升，而10月開始溫度逐漸下降。

(二) 扦插時間與發根調查

台灣穗花杉營養芽的分化與生長時序，3月中下旬芽綻放，而10月則芽分化完成即將進入休眠期。本試驗於2012年3月中旬和10月初與2013年11月分段扦插，本試驗插穗長出1 cm根時判定發根，以各母樹發根數量除以其插穗數量，為該母樹扦插發根率。試驗設計採完全隨機設計，發根率百分比經過角度值轉換後，探討比較芽綻放和休眠穗條發根情形，以SAS軟體進行相關資料統計分析，使用一般線性模式(general linear model, GLM)程式計算最小均方平均值(least-squares means), one-way analysis

of variance (ANOVA)分析進行比較，結果具顯著差異($p < 0.05$)，以最小顯著差異性測驗(least significant difference (LSD) test)，檢定處理平均值差異。

三、高壓(air-layering)試驗

為增加福山植物園裸子植物種類，於1998年採集茶茶牙賴與大武兩地台灣穗花杉枝條，進行扦插繁殖，1999年將扦插發根苗木栽植於福山植物園，栽植株行距 1×1 m(林則桐未發表資料)。2012年取此13年生扦插苗11個母樹之營養系，樹高約1~2 m，枝條直徑 1.2 ± 0.4 cm，進行高壓苗繁殖試驗，比較不同時間與不同母樹高壓處理誘導發根之差異。從2012年3月28日開始，以間隔2個星期高壓處理一次，到7月18日止，共計處理9次。由於營養系株數不等，每個營養系取3~8個枝條高壓處理，總共處理321個枝條。試驗設計採完全隨機設計，由各處理時間與不同母樹之高壓枝條發根率，經過角度值轉換後，以SAS軟體進行相關資料統計分析，使用一般線性模式(GLM)程式計算最小均方平均值，two-way ANOVA分析進行比較，探討不同時間與營養系之間是否達顯著交互作用，結果具顯著差異($p < 0.05$)，以最小顯著差異性測驗(LSD test)，檢定處理平均值差異。

高壓處理方法，選取未木質化之枝條環剝處理，處理方法先以超級小刀環狀切取0.8 cm寬大小樹皮，再以水草包裹環剝後之傷口，水草處理前先經泡水處理，再經脫水使水草呈現微濕不滴水狀態，水草包裹後用 35×32 cm黑色塑膠袋包覆水草，並以尼龍束繩綁紮。高壓處理枝條在包裹的水草內發根後，拆掉塑膠袋，剪斷發根枝條，種植在塑膠軟鉢，內裝填泥炭土：蛭石：珍珠石(體積比1:1:1)介質，讓根系得以生長更好。

四、高壓處理之開花植株的葉芽與雌雄花芽數量調查

台灣穗花杉為雌雄異株，福山植物園1999年栽植的扦插苗尚未能開花結實，本研究高壓繁殖處理，經環狀剝皮處理再包水草誘導發

根，也因環狀剝皮處理可以誘導花芽分化，而於隔年高壓發根苗觀察到植株開花；其中雄毬花(male cone)於福山植物園2月初綻放，但葉芽需至2月中下旬綻放，雄毬花綻放早於葉芽並未伴隨葉芽分化，但雌毬花(female cone)則於3月中旬伴隨葉芽綻放而分化，雄毬花粉成熟飛散則凋落，雌毬則隨著新芽生長發育成長(鍾振德未發表資料)，調查扦插苗與高壓苗開花植株之葉芽與雌雄花芽數量，採完全逢機試驗設計，以SAS軟體進行相關資料統計分析，使用一般線性模式(GLM)程式計算最小均方平均值，one-way ANOVA分析進行比較，比較葉芽與雌雄花芽數量，若結果具顯著差異($p < 0.05$)，再以最小顯著差異性測驗(LSD test)，檢定處理平均值差異。

五、扦插、高壓與種子苗生長比較

高壓處理枝條發根之苗木，當年栽種後於隔年因環狀剝皮處理而誘導出雌雄毬花分化，相較於雌毬，雄毬分化提早1個月，收集雄株花粉於4°C 儲藏1個月後，於3月下旬至4月上旬，當雌毬花珠孔分泌授粉滴時，以毛筆沾取花粉撒到授粉滴上，每朵雌毬於連續2天內清晨重複授粉2~3次，直至不再分泌授粉滴即完成人工授粉。種子於隔年4~6月肉質假種皮轉變成紅色時採收，去除紅色假種皮，種子再經暖溫層積處理6個月和5°C 低溫層積處理3個月(參考Chien et al. 1995, 1998)，取出後於25與15°C 各12小時變溫生長箱內播種陸續發芽，並培育苗木。調查扦插苗、高壓苗與種子苗之樹高與樹幹基部直徑。

結果

一、扦插繁殖

在芽休眠時10月初扦插，枝條發根是在隔年3~5月間。Figure 1A顯示，大漢山23株母樹，其中H5、H6及H21母樹發根率達到100%，其它的母樹都有不等的發根率，最低H12母樹插穗23支，扦插發根率也有13.0%，23株母樹共扦插500支插穗，平均扦插發根率

60.7±27.6% ($\bar{x} \pm SD$ ，平均值±標準偏差)。大梅溪採集的13株母樹，其中D6母樹插穗47支發根率100%，而大梅溪13株母樹共扦插760支插穗，平均扦插發根率60.6±20.6% (Fig. 1A)。比較大漢山與大梅溪兩地芽休眠時扦插發根率，兩者沒有顯著差異($p = 0.86$)，但兩者各母樹間的發根率，從13到100%卻有很大差異。

Figure 1B顯示，在芽綻放期間，於3月中旬採集大武26株母樹枝條扦插，至當年8~9月間發根，發根時間與芽休眠時扦插一樣，需5~6個月左右，發根率最高為大武no. 15母樹插穗8支，扦插發根率75%，其它母樹都有不等的發根率，其中有3株母樹發根率0%，芽綻放時的共扦插272支插穗，扦插發根率平均為37.6±21.7%。

比較芽休眠與綻放兩個時間，芽休眠平均發根率60.6±25.0%，芽綻放平均發根率37.6±21.7%，兩者呈現極顯著差異($p < 0.0001$)，即芽10月初休眠期採集，扦插發根率顯著高於芽綻放期3月中旬採集。兩個時間點扦插，發根所需的時間一樣要5~6個月，其扦插發根之不定根來自癒傷組織，意即穗條切口先長癒傷組織，後再由癒傷組織長出不定根。

二、高壓繁殖

(一) 不同時間高壓處理誘導發根與開花

從3月底開始，以間隔每2個星期高壓處理一次，共計處理9次，結果高壓處理誘導發根，所需時間除了4月11日最長172.8±84.9天外，其他發根平均所需天數為116.9±27.8天(Fig. 2A)。7月初與中旬高壓處理枝條之平均發根率可達88.9與100%，極顯著($P < 0.01$)高於其它處理時間。高壓處理枝條最低發根率亦有30%，本試驗高壓平均發根率為71.3% (Fig. 2B)。高壓處理枝條發根後待根系生長良好，於冬季12月下旬，剪下已長根下方枝條，移植到口徑30 cm高31 cm之塑膠盆鉢，隔年成活率達88.9%。

不同時間處理的高壓苗，皆於隔年誘導出不等比率的花芽，具有花芽的高壓苗，比率最

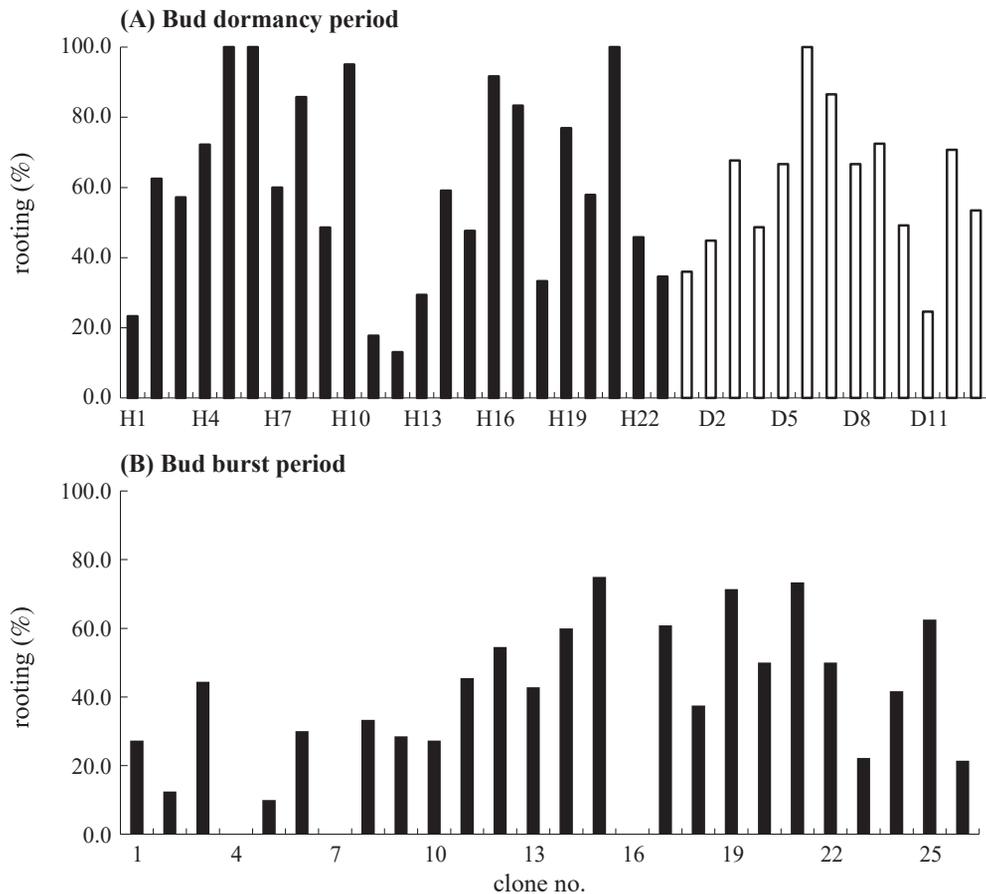


Fig. 1. Rooting percentages of *Amentotaxus formosana* by cutting during (A) bud dormancy ■: Dahan Mt. 23 clones, □: Damei River 13 clones, (B) bud burst ■: Dawu 26 clones.

高為6月19日處理者52.6%，其次為3月底與6月初之40%，6月中旬過後的高壓苗已沒有花芽分化發生(Fig. 2C)。

(二) 不同營養系高壓處理誘導發根與開花

高壓處理誘導發根所需時間，在不同營養系間沒有顯著的差異($p = 0.13$)，發根天數為83~184.3天，但高壓處理發根天數在相同營養系內差異則非常大。例如，編號B171營養系平均發根天數為 184.3 ± 117.8 天，變異係數63.9%，其發根天數最短95天，最長達352天(Fig. 3A)。不同營養系間高壓處理枝條之發根率，彼此沒有顯著的差異($p = 0.11$)，但在相同營養系內差異很大。例如，最高發根率為編號

B240營養系，平均發根率為 $75.0 \pm 31.9\%$ ，變異係數42.5%，其中發根率最高為100%，最低為33.3% (Fig. 3B)。每個營養系都可以藉由高壓處理獲得發根苗木，但這些苗木在隔年，並不一定都可以誘導開花，在處理的11個營養系中，有6個營養系誘導出花芽，因此可以分辨出雌雄性別，即雄株為B136與B213，雌株為B152、B154、B173與B240，而營養系B152開花率最高66.7% (Fig. 3C)。

(三) 開花植株之葉芽、雌雄花與種子之數量

雄株B136與B213葉芽的數量分別為 6.8 ± 7.2 與 7.5 ± 3.5 個，雄穗的數量則為 5.0 ± 4.6 與 1.5 ± 0.7 個，雄株在葉芽與雄穗花

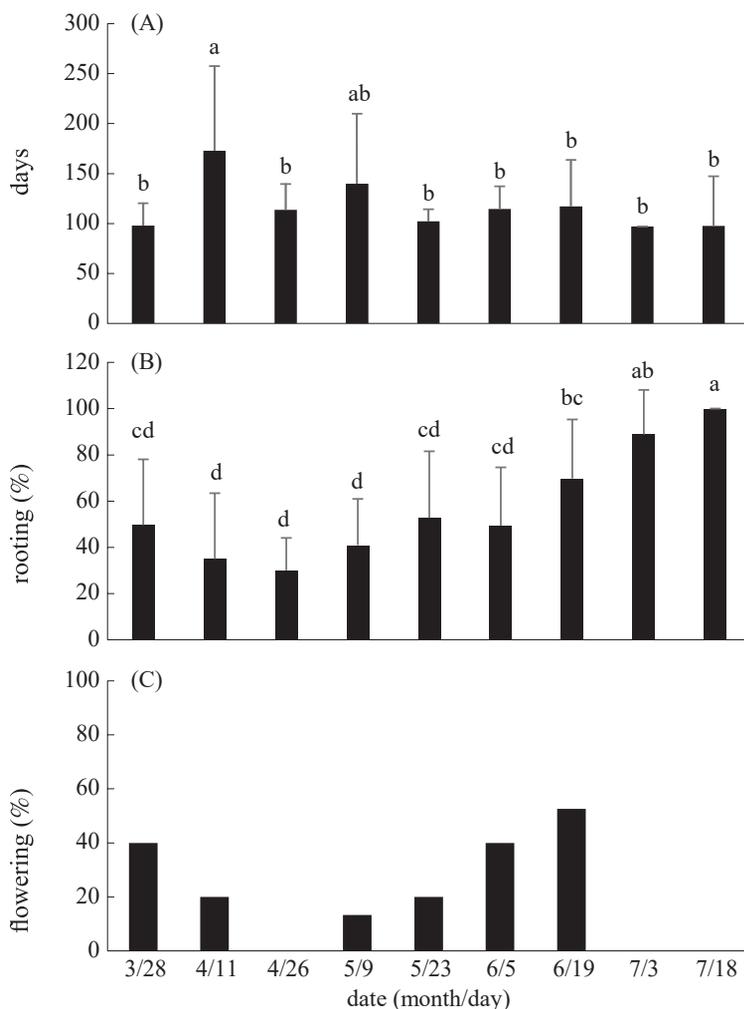


Fig. 2. Time of air-layering on rooting parameters of *Amentotaxus formosana*. (A) Days of root initiation, (B) rooting percentage, and (C) flowering percentage. Columns labeled with the same letter do not significantly differ at $p < 0.05$. Vertical bars represent 1 standard deviation.

的數量，營養系間彼此沒有顯著的差異(Table 1)。雌株B152、B154、B173與B240葉芽的數量11.2~20.4個，雌穗的數量則為1.0~10.8個，雌株在葉芽與雌穗花的數量，營養系間彼此亦沒有顯著的差異(Table 1)。台灣穗花杉葉芽綻放後，雌穗花伴隨葉芽基部萌發，每個葉芽內有1~10個雌穗花，每個葉芽內具有雌穗的數量，最高為B152之 4.3 ± 2.0 個，最少為B173

之 3.5 ± 0.7 個，營養系彼此之間沒有顯著差異 (Table 1)，合計4個營養系的雌花芽數量為504個。經由人工輔助授粉，4個營養系於6月初調查有65.7%結種子，但至十月初則僅剩17.7%結種子，最後種子收穫僅為雌花芽數量的6.7%，雌株之飽滿種子數量低，營養系彼此之間沒有顯著差異，B240每株高壓苗平均獲得 2.7 ± 3.2 個，而B173則沒有任何飽滿種子(Table 1)。

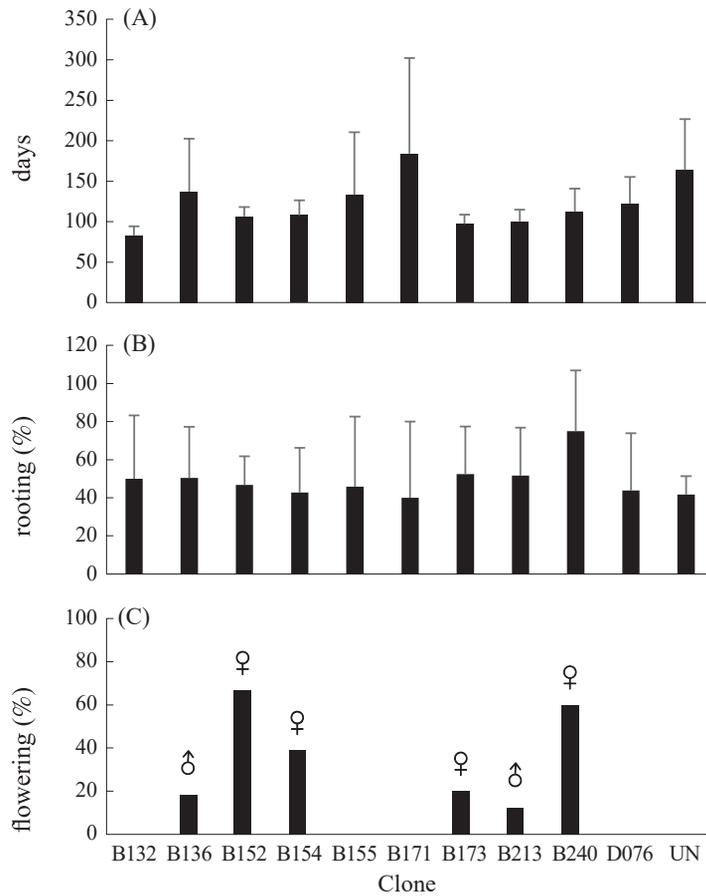


Fig. 3. Rooting parameters of 11 clones of *Amentotaxus formosana* by air-layering. (A) Days of root initiation, (B) rooting percentage and flowering response, and (C) flowering percentage and sex determination. Vertical bars represent 1 standard deviation.

Table 1. Numbers of vegetative buds, male cone buds, female cone buds, and filled seeds per air-layered tree of *Amentotaxus formosana*

Clone no.	No. of buds per tree ¹⁾			No. of female cones per bud ²⁾	No. of filled seeds ³⁾	N ⁴⁾
	Vegetative buds ($\bar{x} \pm \text{SD}$) ⁴⁾	Male cone buds ($\bar{x} \pm \text{SD}$)	Female cone buds ($\bar{x} \pm \text{SD}$)			
♂ B136	6.8 ± 7.2	5.0 ± 4.6				4
♂ B213	7.5 ± 3.5	1.5 ± 0.7				2
♀ B152	11.2 ± 5.7		10.8 ± 8.3	4.3 ± 2.0	2.2 ± 2.5	6
♀ B154	20.4 ± 10.6		4.9 ± 3.2	3.8 ± 1.5	0.9 ± 1.2	7
♀ B173	14.0 ± 1.4		1.0 ± 0	3.5 ± 0.7	0	2
♀ B240	16.8 ± 5.6		3.5 ± 2.5	4.2 ± 2.4	2.7 ± 3.2	6

^{1,2,3)} values within each column do not significantly differ at $p < 0.05$.

⁴⁾ $\bar{x} \pm \text{SD}$, mean \pm standard deviation of the mean; N, sample number.

三、扦插、高壓與種子苗之淨生長比較

調查扦插苗、高壓苗與種子苗的淨生長，結果顯示3.3年生扦插苗高淨生長 14.7 ± 5.5 cm，基部直徑淨生長 0.17 ± 0.06 cm，但3.5年生高壓苗高淨生長為 43.0 ± 19.8 cm，基部直徑淨生長 0.61 ± 0.54 cm (Table 2)，高壓苗的淨生長比扦插苗多3倍。扦插苗木扦插時的枝條長度約10 cm，2.2年生時苗高僅成長 5.3 ± 3.8 cm，亦即從扦插發根，每年僅成長2.4 cm，到3.3年生時，才開始有明顯的成長，淨生長 14.7 ± 5.5 cm (Table 2)。高壓處理之枝條的起始長度約25~30 cm，高壓苗木生長從3.5年生到4.5年生時，苗高增長至 75.7 ± 19.6 cm，1年長了32.7 cm，成長高度為原高度的76%以上(Table 2)，以增長的幅度高壓苗確實優於扦插苗。種子從發芽播種0.8年生時苗高 8.9 ± 1.1 cm，至1.6年生時，苗高 11.7 ± 2.5 cm，8個月苗高生長不到3 cm，初期生長得非常緩慢。

扦插苗發根後培育2.2年，苗木高度淨生長僅5 cm左右，幾乎沒有什麼成長，且成苗率也偏低，即扦插苗發根後移植換盆，成苗率僅65.5%，再經過2年的培育，最後的成苗率低於10%。高壓發根苗木移植的成活率為88.9%，經過4.5年的培育，成活率尚維持在82%，僅下降6~7%。種子發芽後栽植的成活率83.3%，經過1.6年的培育，成活率下降至57.9%。比較三種苗木之最後成苗率，高壓苗優於扦插苗與種子苗。

討論

一、台灣穗花杉扦插與高壓繁殖法之比較

(一) 處理時機與發根時間

台灣穗花杉扦插繁殖，在芽休眠與綻放兩個不同時期，發根時間都需要5~6個月，Chen (2006)扦插華西穗花杉(*A. argotaenia*)枝條，發根時間亦需6~7個月，可見穗花杉屬枝條扦插發根所需時間長達半年。台灣穗花杉高壓處理，誘導發根平均需 116.9 ± 27.8 天(Fig. 2A)，約4個月左右，高壓發根比扦插快一些。台灣穗花杉枝條高壓與扦插，切口都先產生癒傷組織，再從癒傷組織長出不定根。Chuang (2008)以台灣紅豆杉(*Taxus sumatrana*)扦插6個月發根，插穗基部亦先長癒傷組織再長根。先產生癒傷組織再長根是許多木本植物的模式(Hamann 1998, Schwarz et al. 1999)，尤其針葉樹發根時間較長，先產生癒傷組織可以在發根過程減低感染風險。觀察台灣紅豆杉(*T. sumatrana*)組織培養，發根過程亦先長癒傷組織再發根(Chang et al. 1998)。

台灣穗花杉於芽休眠期扦插，重複試驗兩個年度枝條發根率平均為 60.7 ± 27.6 與 60.6 ± 20.6 % (Fig. 1A)，兩個年度的發根率沒有顯著差異，但極顯著高於芽綻放時期的平均發根率 37.6 ± 21.7 % (Fig. 1B)。台灣穗花杉扦插發根耗時長，芽綻放後扦插，插穗的養分與碳水化合物消耗可能影響發根(Blazich 1988,

Table 2. Net growth of air-layering, cuttings, and seedlings of *Amentotaxus formosana*

	Age (yr)	Height (cm) ($\bar{x} \pm SD$) ¹⁾	Basal diameter (cm) ($\bar{x} \pm SD$)	N ¹⁾
Cutting	3.3	14.7 ± 5.5	0.17 ± 0.06	3
	2.2	5.3 ± 3.8	0.08 ± 0.03	3
Air-layering	4.5	75.7 ± 19.6	1.37 ± 0.77	18
	3.5	43.0 ± 19.8	0.61 ± 0.54	36
Seedling	0.8	8.9 ± 1.1		8
	1.6	11.7 ± 2.5		3

¹⁾ $\bar{x} \pm SD$, mean \pm standard deviation of the mean; N, sample number.

Veierskov 1988)。林務局曾委託台大實驗林研究台灣穗花杉扦插繁殖，6月取枝條扦插，發根率最佳為46.7% (TFB 2004)。Chen (2006)在芽休眠期1月時扦插華西穗花杉，最佳發根率為87.1%。因此，台灣穗花杉最適扦插時間應在10月後芽休眠時期。

枝條高壓處理一般選擇在樹液流動之後 (Rahman et al. 2014)，除了便於剝除樹皮之外，養分的流動易於誘導發根，因此台灣穗花杉高壓處理建議在芽綻放之後，高壓發根平均為 $49.9 \pm 28.7\%$ (Fig. 3B)，雖然比芽休眠期扦插發根率低10%左右，但高於芽綻放時期的發根率12%以上 (Fig. 1A, B)。

(二) 不同母樹與營養系之間

有關穗花杉扦插，過去都沒有針對各別母樹進行探討。Shepherd et al. (2005)以濕地松與加勒比松雜交種 (*Pinus elliottii* x *P. caribaea*) 不同家系進行扦插試驗，發現不同家系間發根率呈極顯著差異，認為此是遺傳所控制。Chuang (2008)在台灣紅豆杉 (*T. sumatrana*) 亦發現營養系間的扦插發根有顯著的差異。本試驗台灣穗花杉芽綻放時，母樹扦插發根率最高75%，最低發根率0%；芽休眠時，母樹扦插發根率最高100%，最低發根率13.0%，母樹間枝條扦插發根率差異很大 (Fig. 1A, B)。台灣穗花杉族群遺傳變異低 (Wang et al. 1996, Ge et al. 2005)，母樹間的扦插發根率有很大的差異，應該非遺傳所控制。母樹年齡是否影響插穗發根？由於台灣穗花杉原生母樹大都行萌芽更新，不易由目前的樹高與胸徑大小推估其年齡，因此母樹年齡是否影響扦插發根率，需要進一步去釐清。

本試驗高壓處理都是在芽綻放之後，營養系都可以經由高壓枝條發根，發根率最高 $75 \pm 31.9\%$ ，最低亦有40%，營養系高壓發根最高發根率低於扦插之100%，但所有營養系都可以經由高壓枝條培育成苗 (Fig. 3B)。

(三) 成苗率

扦插苗發根後栽植盆鉢，經2年培育，最後成苗率低於10%；高壓發根栽植盆鉢，經

4.5年培育，成苗率尚維持在82%；種子發芽後栽植盆鉢，經1.6年培育，成苗率58%。台灣穗花杉扦插發根率高，最後的成苗率為何會低於10%？台灣穗花杉扦插苗發根後，生長緩慢現象特別明顯，扦插苗根系旺盛，但葉子少光合作用低，無法提供足夠光合同化產物 (photoassimilates) 以支持其持續生長，而高壓苗葉子多植株大，因此生長快速而死亡率低。

一般台灣穗花杉芽綻放始於3~4月，之後成長至當年7~8月後，開始綻放第二次芽，而花芽是在第二次芽分化出來，幾乎所有的扦插苗沒有第二次的芽綻放，因此生長極為緩慢，在苗木管理上需要非常的注意。另外，扦插枝條大都取其側枝，扦插苗初期有明顯的惰性，因此芽朝側邊生長，影響其後續的高生長。

高壓處理台灣穗花杉之枝條直徑 1.2 ± 0.4 cm，長約25~30 cm，此枝條可以採到的扦插用插穗約20支，以發根率與成苗率計算20個插穗最後的成苗數量約1.2株，扦插苗與高壓苗最後獲得的苗木數量沒有很大的差異，但高壓苗木則有誘導開花的效果。

二、高壓環剝處理誘導花芽形成

(一) 六月初到中旬高壓環剝處理最易誘導花芽分化

莖部環剝處理或荷爾蒙激勃素處理，常用在針葉樹促進開花結種子 (Bonnet-Masimbert 1987, Owens 1991, Bonnet-Masimbert and Webber 1995, Philipson 1996)，特別是莖部環剝配合莖部注射激勃素，對促進針葉樹開花的效果很好 (Hogberg and Eriksson 1994)。本試驗高壓環剝處理的枝條，發根種植盆鉢後於隔年誘導出不等比率的花芽分化，花芽分化比率從5月初的13.3%，開始逐步上升至最高6月19日52.6%，6月中旬過後的高壓處理枝條未見開花 (Fig. 2C)。5~6月中旬可能為台灣穗花杉花芽初始分化期。Chung and Kuo (2002)以激勃素 GA_3 處理台灣肖楠不同營養系，發現以花芽初始分化期為誘導花芽分化最佳時刻。因此，在花芽初始分化階段，為誘導花芽分化最適處理時機。

Pharis et al. (1987)將促進花旗松開花的處理時間，分成芽體膨大之前、營養芽開始膨大到芽綻放初期，及芽綻放初期到稍延伸完全停止等三個時期。在此三個時期分別注射 $GA_{4/7}$ 進入莖部，觀察對花芽分化與莖的生長效應，結果顯示在芽體膨大之前，最大的促進效果為莖稍的生長，而促進開花的效果較小；在後兩個時期，最大的效果是增加花芽的數量，對於莖稍伸長的效果比較小。本試驗高壓環剝處理，選擇在樹液流動芽綻放之後，都落在上述後兩個時期，也確實可以誘導開花。誘導開花的株數占所有發根苗木數36.25%，亦即高壓環剝處理以誘導開花效果不到40%。

(二) 高壓環剝法辨認營養系雌雄株

試驗的11個營養系都可以藉由高壓環剝處理獲取發根苗木，但並不一定都可誘導開花，只有6個營養系誘導出花芽分化，開花比率最高為營養系no. B152母株66.7% (Fig. 3B)。針葉樹促進開花結實的方法有激勃素處理，莖部環狀剝皮(stem girdling)、施肥處理等處理者(Bonnet-Masimbert 1987, Owens 1991, Smith and Greenwood 1995)，不同植株對於促進開花結實處理的反應不同(Eysteinnsson and Greenwood 1990)。台灣穗花杉為雌雄異株，本試驗之初並不知道這些營養系之性別，當使用高壓誘導出花芽後才分辨出雌雄性別。

(三) 輔助授粉後結實率仍低

人工輔助授粉後至6月初尚有65.7%結實，但為何至10月初下降至17.7%？福山植物園台灣穗花杉雄株開花時間比雌株早一個月，雖然雌雄株花綻放時間部份重疊，為確保每個雌毬花都有授粉，藉由人工輔助授粉，以增加受精率。台灣穗花杉從授粉到受精需2~3個月，即受精期在6月底(鍾振德未發表資料)，因此6月初調查小種子有65.7%，但至10月初長大的種子僅剩17.7%，受精是否有問題，或是其他問題？Chung and Kuo (2005)研究台灣肖楠生殖週期，發現毬果受精後會大幅的成長，此時需要足夠的養分供給。McDowell et al. (2000)認為

花旗松(*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*)雌雄毬花之碳與氮分配，主要來自於鄰近營養組織所提供。台灣穗花杉高壓苗栽種後還不到1年就開花結種子，原高壓枝條的枝葉，可能無法提供足夠的養分給受精後毬果的生長。台灣南部原生地之台灣穗花杉花粉發育正常(Hsu 2008)，但原生地很難採到飽滿種子，與生育地之潮濕環境不利花粉順利飛抵雌毬珠孔有關。高壓苗每株最多僅2.7個飽滿種子，僅為雌花芽數量的6.7%，如何提高結實率，需深入研究探討。

三、種子苗、扦插苗及高壓苗木之生長非常緩慢

台灣穗花杉生長緩慢，Lin et al. (2007)調查台灣穗花杉原生母樹，每年直徑生長僅 0.32 ± 0.11 cm。本研究發芽種子栽種0.8年時苗高 8.9 ± 1.1 cm，至1.6年生時，苗高 11.7 ± 2.5 cm (Table 1)，苗高8個月成長不到3 cm，生長非常緩慢，比較台灣穗花杉原生地的實生苗3~4年生也僅約15~22 cm左右。林試所曾於2011年培育雲南穗花杉(*A. yunnanensis*)種子苗，5.8年生苗高 22.7 ± 5.2 cm，苗木基部直徑 0.37 ± 0.41 cm (鍾振德與簡慶德未發表資料)，平均每年生長約3.9 cm。台灣穗花杉與雲南穗花杉種子小苗每年營養芽僅萌發1次，然台灣穗花杉原生地母樹每年有2次抽芽，這可能是小苗在初期生長較慢的原因之一。值得提起是台灣許多針葉樹種每年會有2次抽芽，如台灣肖楠(Chung and Kuo 2005)、台灣紅豆杉(Lin 2011)、台灣杉(Liu and Su 1983)與台灣油杉(Wang 1987)。

扦插苗木3.3年生後才有比較明顯的生長，而高壓苗在3.5年生時苗高已增長 43.0 ± 19.8 cm，顯示高壓苗生長快速(Table 2)。扦插苗培育初期發現芽體萌發次數一年只有1次，即營養芽，但高壓苗培育初期有不等比率的花芽分化，即生殖芽(Fig. 2C)，代表著高壓苗木培育初期就會有2次的抽芽，也因此其初期生長遠比種子苗與扦插苗迅速。一般針葉樹種每年2次抽芽，第1次抽芽都是營養芽，第2次抽芽則會有營養芽或生殖芽(Chung and Kuo 2005, Lin 2011)。

不管是種子苗或是無性繁殖的扦插苗與高壓苗，芽體的萌發次數影響其生長速度，當苗木進入每年2次芽體萌發時，以每次芽體的萌發長度約在3~5 cm左右，其高生長每年就有約10 cm的速度生長。

結論

台灣穗花杉最適合扦插時間在芽休眠時期，扦插繁殖發根時間需5~6個月，而枝條高壓，選擇在樹液流動芽綻放之後，枝條高壓發根需4個月。不同母樹間枝條扦插與高壓，發根率有很大的差異。台灣穗花杉扦插苗發根後培育2年成苗率低於10%；高壓發根後培育4.5年成苗率82%；種子實生苗培育1.6年成苗率僅58%。

台灣穗花杉5月下旬至6月中旬前後，為花芽初始分化期，以高壓環剝處理最容易誘導花芽分化，誘導開花比率約40%。台灣穗花杉雌雄異株，枝條高壓環剝處理誘導花芽分化，可因此分辨雌雄性別。

台灣穗花杉高壓苗木的生長較種子苗和扦插苗快一些，因為，實生苗與扦插苗培育初期每年僅抽芽1次，但高壓苗則每年抽芽2次，芽體的萌發次數影響其生長速度。

謝誌

本研究補助經費(行政院科技部補助研究計畫102-2313-B-054-002)。研究過程感謝育林組林世鴻、吳濟琛與魏濟响協助樣品採集與處理，李玉珍、葉翠華等協助試驗處理與調查。

引用文獻

Blazich FA. 1988. Mineral nutrition and adventitious rooting. In: Davis TD, Haissig BE, Sankhla N, editors. Adventitious root formation in cuttings. advances in plant sciences series. Vol. 2, Portland, OR: Dioscorides Press. p 61-9.

Bonnet-Masimbert M. 1987. Floral induction in conifers: a review of available techniques. For Ecol Manage 19:135-46.

Bonnet-Masimbert M, Webber JE. 1995. From flower induction to seed production in forest tree orchards. Tree Physiol 15:419-26.

Chang MC. 1992. Study on the vegetation and population ecology in the main habitat of *Amentotaxus formosana* [dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 55 p. [in Chinese with English abstract].

Chang SH, Ho CK, Tsai JY. 1998. Micro-propagation of *Taxus mairei* seedlings at different ages and recoverability of their plagiotropic shoots. Taiwan J For Sci 13(1):29-39.

Chaw SM, Sung HM, Long H, Zharkikh A, Li WH. 1995. The phylogenetic positions of the conifer genera *Amentotaxus*, *Phyllocladus*, and *Nageia* inferred from 18S rRNA sequences. J Mol Evol 41:224-30.

Chen ZF. 2006. Application of rooting powder of ABT no. 1 in *Amentotaxus argotaenia* cutting rooting experiment. J Fujian For Sci Tech 33(1):228-31.

Chien CT, Kuo-Huang LL, Lin TP. 1998. Changes in ultrastructure and abscisic acid level, and response to applied gibberellins in *Taxus mairei* seeds treated with warm and cold stratification. Ann Bot 81:41-7.

Chien CT, Yang JJ, Chung YL, Lin TP. 1995. Germination promotion of *Taxus mairei* seed by combination of warm and cold stratification. Bull Taiwan For Res Inst New Series 10(3):331-6.

Chuang YH. 2008. Studies on the root regenerate ability of *Taxus sumatrana* (Miq.) de Lab superior clones by cutting [dissertation]. Ilan, Taiwan: National Ilan Univ. 82 p. [in Chinese with English abstract].

Chung JD, Kuo SR. 2002. Effect of gibberellin A₃ treatment on flowering response in different clones of *Calocedrus formosana* grafts. Taiwan J For Sci 17(4):451-61.

- Chung JD, Kuo SR. 2005.** Reproductive cycles of *Calocedrus formosana*. *Taiwan J For Sci* 20(4):315-29. [in Chinese with English abstract].
- Chung JD, Chien CT, Yeh TH, Li YJ, Chen CF, Chen CF. 2016.** The restoration methods of *Amentotaxus formosana*. *For Res Newslett* 23(3):28-31. [in Chinese].
- Eysteinson T, Greenwood MS. 1990.** Promotion of flowering in young *Larix laricina* grafts by gibberellin A_{4/7} and root pruning. *Can J For Res* 20:1448-52.
- Ge XJ, Zhou XL, Li ZC, Hsu TW, Schaal BA, Chiang TY. 2005.** Low genetic diversity and significant population structuring in the relict *Amentotaxus argotaenia* complex (Taxaceae) based on ISSR fingerprinting. *J Plant Res* 118:415-22.
- Hamann A. 1998.** Adventitious root formation in cuttings of loblolly pine (*Pinus taeda* L.): developmental sequence and effects of maturation. *Trees* 12:175-80.
- Hogberg KA, Eriksson U. 1994.** Effects of root pruning and stem injections with gibberellin A_{4/7} on flowering and cone harvest in three *Picea abies* seed orchards. *Scand J For Res* 9:323-8.
- Hsieh CF, Huang TC, Keng H, Shieh WC, Tsai JL, Hu JM, et al. 1994.** Flora of Taiwan, 2nd ed. Vol. 3.12. In: Editorial Committee of the Flora of Taiwan, editor. Taipei, Taiwan: Department of Botany, National Taiwan Univ. 1084 p.
- Hsu CM. 2008.** The study of microsporogenesis and pollen development in *Amentotaxus formosana* Li (Amentotaxaceae) [dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 157 p. [in Chinese with English abstract].
- Huang PC. 2001.** *Torreya* Arn. In: State Forestry Administration, editor. Seeds of woody plants in China. Beijing: China Forestry Publishing House. p 135-7.
- Kramer KU, Green PS. 1990.** I. Pterido-phytes and gymnosperms. In: Kubitzki K, editor. The families and genera of vascular plants. Heidelberg, Germany: Springer-Verlag. 404 p.
- Krauss SL. 1994.** Restricted gene flow within the morphologically complex species *Persea mollis* (Proteaceae): contrasting evidence from the mating system and pollen dispersal. *Heredity* 73:142-54.
- Lin C, Chan MH, Chen FS, Wang YN. 2007.** Age structure and growth pattern of an endangered species, *Amentotaxus formosana* Li. *J Integr Plant Biol* 49(2):157-67.
- Lin YY. 2011.** Seed phenology of Taiwanese yew (*Taxus sumatrana* (Miq.) de Laub.) [dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 75 p. [in Chinese with English abstract].
- Liu TS, Su HJ. 1983.** Biosystematic studies on *Taiwania* and numerical evaluations on the systematics of Taxodiaceae. Taipei, Taiwan: Taiwan Museum Special Publication Series no. 2. 133 p.
- Loveless MD, Hamrick JL. 1984.** Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annu Rev Ecol Syst* 15:65-95.
- McDowell SCL, McDowell NG, Marshall JD, Hultine K. 2000.** Carbon and nitrogen allocation to male and female reproduction in Rocky Mountain Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*, Pinaceae). *Am J Bot* 87(4):539-46.
- Owens JN. 1991.** Flowering and seed set. In: Raghavendra AS, editor. Physiology of trees. New York: J Wiley. p 247-71.
- Pharis RP, Webber JE, Ross SD. 1987.** The promotion of flowering in forest trees by gibberellin A_{4/7} and cultural treatments: a review of the possible mechanisms. *For Ecol Manage* 19:65-84.
- Philipson JJ. 1996.** Effects of girdling and gibberellin A_{4/7} on flowering of European and Japanese larch in an outdoor clone bank. *Can J For Res* 26:355-9.
- Rahman MM, Das AC, Rob MM, Dehnath**

- B, Islam MS. 2014.** Effects of time and rooting media on success of air layering in guava. *J Sylhet Agril Univ.* 1(1):23-7.
- Salk C, McMahon S. 2011.** Ecological and environmental factors constrain sprouting ability in tropical trees. *Oecologia* 166(2):485-92.
- Schaal BA. 1980.** Measurement gene flow in *Lupinus texensis*. *Nature* 284:450-1.
- Schwarz JL, Glocke PL, Sedgley M. 1999.** Adventitious root formation in *Acacia baileyana* F. Muell. *J Hort Sci Biothec* 74:561-5.
- Shepherd M, Mellick R, Toon P, Dale G, Dieters M. 2005.** Genetic control of adventitious rooting on stem cuttings in two *Pinus elliottii* × *P. caribaea* hybrid families. *Ann For Sci* 62: 403-12.
- Smith R, Greenwood M. 1995.** Effects of gibberellin A_{4/7}, root pruning and cytokinins on seed and pollen cone production in black spruce (*Picea mariana*). *Tree Physiol* 15:457-65.
- Taiwan Forest Bureau (TFB). 2004.** Preliminary study of stand structure and propagation of *Amentotaxus formosana* Li. Taipei, Taiwan: Taiwan Forest Bureau Research Serial no. 93-05. 53 p.
- Veierskov B. 1988.** Relations between carbohydrates and adventitious root formation In: Davis TD, Haissig BE, Sankhla N, editors. Adventitious root formation in cuttings. Advances in Plant Sciences Series Vol. 2. Portland, OR: Dioscorides Press. p 70-8.
- Wang CT, Wang WY, Chiang CH, Wang YN, Lin TP. 1996.** Low genetic variation in *Amentotaxus formosana* Li revealed by isozyme analysis and random amplified polymorphic DNA markers. *Heredity* 77:388-95.
- Wang YN. 1987.** Reproductive cycle and some anatomical studies on *Keteleeria formosana* Hay. [dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 98 p. [in Chinese with English summary].
- Wu DY. 1992.** Studies on the population structure in *Amentotaxus formosana* Li [dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 112 p. [in Chinese with English abstract].
- Yang SZ. 1996.** Study of vegetation ecology of *Amentotaxus formosana* Li (Taxaceae) [dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 140 p. [in Chinese with English abstract].
- Yang SZ, Wu JC, Chen CF, Chen JJ. 2008.** Analysis of the structure and composition of *Amentotaxus formosana* Li (Amentotaxaceae) populations in southern Taiwan. *Q J Chin For* 41(3):295-308. [in Chinese with English abstract].
- Yeh QW. 2004.** Study on vegetation diversity of Lilung Mountain [dissertation]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 95 p. [in Chinese with English abstract].