

墾丁高位珊瑚礁森林樹冠疏開對二十種 樹木種子發芽的影響

王相華^{1,3)} 郭耀綸²⁾ 潘順勇¹⁾

摘 要

本研究探討墾丁高位珊瑚礁森林二十種主要組成樹種的種子發芽性狀及其與森林鬱閉度的關係。試驗方法為將種子播種在裝土的籃內，分別置於鬱閉林下、人為孔隙中央、孔隙邊界及苗圃空曠處，觀察各區各樹種種子的發芽率及發芽期間，並調查各區的光量。在夏季及秋季，林下、孔隙邊界及孔隙中央的平均光量分別為苗圃空地的0.5% - 0.8%、5% - 8%及12%-16%；冬季時因落葉量較多，該三處的相對光量會提高。在20個試驗樹種中，茄苳、紅柴、無患子、土楠、台灣赤楠、山柚、象牙樹、大葉楠、鐵色及樹青等10種在各區發芽率差異不顯著；黃心柿種子的發芽率以孔隙邊界最高，苗圃空曠地最低；其餘9種的發芽率均以林下最低，其中鐵冬青、血桐、蟲屎、欖仁、石朴及火筒樹等6個樹種在鬱閉林下種子無法發芽，後二種在孔隙邊界也無法發芽，但此6樹種在林下的種子移至苗圃空曠處後即可發芽，具機能性休眠特性。供試二十種林木中鐵冬青及石朴種子顯現內生性休眠特性，具有延遲發芽及發芽完成所需時間延長現象；其餘18個樹種除土楠外，種子發芽在5週內完成且發芽整齊。本研究發現林內孔隙及空曠地對陽性樹種種子的發芽有促進作用，各樹種種子發芽時對光環境的需求可能影響其在不同森林微環境的適應及更新狀況。

關鍵詞：孔隙更新、種子、發芽、休眠、墾丁。

王相華、郭耀綸、潘順勇 1997 墾丁高位珊瑚礁森林樹冠疏開對二十種樹木種子發芽的影響。台灣林業科學 12(3) : 299-307。

Effects of Canopy Opening on Seed Germination among Twenty Species of Uplifted Coral-Reef Forest Trees at Kenting, Taiwan

Hsiang-Hua Wang,^{1,3)} Yau-Lun Kuo²⁾ and Shun-Yung Pan¹⁾

[Summary]

Seeds of 23 species native to the uplifted coral-reef forest of Kenting in southern Taiwan were planted in trays with forest soils. The trays were then placed at 4 locations with different light conditions : forest understory, gap center, gap edge, and nursery opening. Germination ratio and duration as well as light intensity were monitored at each of the 4

1) 台灣省林業試驗所恆春分所，屏東縣恆春鎮墾丁里公園路 203 號 Heng-chun Branch, Taiwan Forestry Research Institute, 203 Park Rd., Kenting, Hengchung, Pingtung Taiwan, ROC.

2) 國立屏東科技大學森林資源技術系，屏東縣內埔鄉學府路一號 Department of Forest Resource Management and Technology, National Pingtung University of Science and Technology, 1 Hsuehfu Rd., Neipu, Pingtung, Taiwan, ROC.

3) 通訊作者 Corresponding author

1996 年 11 月送審 1997 年 4 月通過 Received November 1997, Accepted April 1997.

locations. During summer and autumn seasons, the light intensity measured at the forest understory, gap edge, and gap center were, respectively, 0.5%-0.8%, 5%-8%, and 12%-16%, relative to the light intensity measured at nursery opening. In winter, relative light intensity rose as the amount of fallen leaves increased. The germination ratios of 10 species, *Bischofia javanica*, *Aglaiia formosana*, *Sapindus mukorossi*, *Cryptocarya concinna*, *Syzygium formosanum*, *Champerea manillana*, *Diospyros ferrea*, *Machilus japonica*, *Drypetes littoralis*, and *Pouteria obovata*, showed no significant differences among the 4 locations. Seeds of *Diospyros maritima* had the highest germination ratio in gap edge and the lowest in the nursery opening. The other 9 species had the lowest germination ratio in the forest understory. We further observed that seeds of 6 species, *Ilex rotunda*, *Macaranga tanarius*, *Celtis formosana*, *Melanolepis multiglandulosa*, *Terminalia catappa*, and *Leea guineensis*, did not germinate while placed in the forest understory but began rapidly germination when moved to the nursery opening. Apparently, these trees showed canopy-induced facultative dormancy of seeds. Seeds of most species germinated quickly and completed their germination duration within 5 wk except for those of *C. formosana* and *I. rotunda*, which showed endogenous seed dormancy. Results indicate that natural treefall gaps and nursery openings do not inhibit the germination of most species, but allow pioneer species to germinate and, therefore, promoting regeneration. Germination requirements might play an important role in controlling the species composition of regeneration in forest understory, gaps, and open fields.

Key words: gap regeneration, seeds, germination, dormancy, Kenting.

Wang, H. H., Y. L. Kuo, and S. Y. Pan. 1997. Effects of canopy opening on seed germination among twenty species of uplifted coral-reef forest trees at Kenting, Taiwan. *Taiwan J. For. Sci.* 12(3): 299-307.

一、緒言

熱帶雨林植物種子的生態壽命(ecological longevity)較其它植物社會短(Foster, 1986; Garwood, 1989)。對熱帶雨林或潮濕森林而言,種質(germplasm)保存在林地土壤以渡過乾旱或其他不良環境,並不如溫帶及熱帶乾旱地區等季節變化較明顯的森林迫切。事實上,大多數熱帶雨林植物的成熟種子富含水分,代謝作用旺盛,掉落後可迅速發芽(Tompsett, 1985; Foster, 1986; Garwood and Lighton, 1990; Vazquez-Yanes and Orozco-Segovia, 1990; Forget, 1992)。但因代謝作用需花費能量,再加上高溫及潮濕環境下種子易遭掠食者(predator)及病菌(parasite)危害,種子保存不易,故未能在短期內發芽的種子,大多無法在土壤或枯枝落葉層內存活(Foster, 1986)。但並非每種熱帶潮濕森林的種子在林地內均迅速發芽或易遭掠食者及病菌的危害,Ng(1980)調查Malaysia 熱帶雨林種子發芽的報告指出,在330種種子中有65%能迅速發芽,其餘則有延遲發芽或無法發芽的情形,此現象在其它地區熱帶潮濕森林也普遍存在(Garwood, 1983; Martinez-Ramos and Soto-Castro, 1993)。熱帶林木種子休眠現象與種子的物理特性及生理特性有關,部份種子具有硬壁且不透水的種皮(Fenner, 1980; Aminuddin and Ng, 1982;

Vazquez-Yanes and Orozco Segovia, 1984),部份種子則因為種胚尚未發育完全以致無法發芽,亦有種胚雖已完全發育,但種子新陳代謝受環境因子(如光量、水分、溫度)的限制(Whitmore, 1983),仍處於靜止狀態,此現象稱為機能性休眠(facultative dormancy)(Vazquez-Yanes and Orozco Segovia, 1984)。樹木傾倒產生孔隙(gap)使林地形成塊集(patch)狀,孔隙內的地表光量增高,亦間接改變了溫度及濕度。不同大小的孔隙及冠層結構提供了不同生態特性植物的更新生境(regeneration niches)(Denslow, 1980; Pickett, 1983),可維持森林物種的歧異度。台灣過去對林木種子的研究大多在實驗室及苗圃進行,並無在天然生育地內進行種子發芽試驗的相關研究。本文調查台灣南部墾丁高位珊瑚礁熱帶森林主要組成樹種在鬱閉林下、孔隙地及苗圃空曠地的發芽情形,期望能瞭解本省熱帶樹種在鬱閉及受干擾環境下的發芽特性,由此可進一步探討其對林木組成及更新的影響。

二、試驗地概述

試驗地位於東經120° 48',北緯21° 58',海拔高度180—250 m,為林業試驗所恆春分所管轄的龜仔角

試驗林地，與恆春熱帶植物園及墾丁高位珊瑚礁自然保留區為鄰。依據中央氣象局恆春測候站1980-1990年的氣候資料，本地區年均溫25.6℃，年平均雨量2200 mm，降雨集中在五月至十月，約占全年降雨量的90%，十一月至翌年四月東北季風盛行時期降雨較少，僅為全年降雨的10%，季風期間陣風每秒可達10-17 m，俗稱落山風。本地區在地質上為板塊擠壓效應下隆起的高位珊瑚礁岩塊，土壤因石灰質含量高而呈鹼性，森林內主要組成樹種為桑科的榕屬植物，大戟科的茄苳，以及毛柿、黃心柿等柿樹科植物。本研究分別在三個地點進行：(1)樹冠鬱閉良好的林下 (forest understory, FU)；(2)林業試驗所恆春分所水源地苗圃的空曠地(模擬皆伐跡地)(nursery opening, N)；(3)長14 m，寬10 m的橢圓形人工孔隙地，孔隙地範圍內伐除所有的地上物。孔隙地區分為孔隙中央 (gap center, GC)及孔隙邊界(gap edge, GE)兩種微環境。種子發芽試驗在上述四處微生育地進行。

三、材料與方法

四個微生育地以光量計(LI-190SA, LI-COR, USA)配合資料儲存器(LI-1000, LI-COR, USA)測定光量。苗圃空曠地擺設2個光量計，孔隙中央、孔隙邊界及鬱閉林下各擺設6個光量計，以資料儲存器記錄白天每10分鐘的平均光量值，並以Microsoft Excel試算表求取早上6:00至下午6:00的光量平均值，測定工作於1994年10月、1995年3月、1995年7月各進行一次，每次測定2-3天的光量資料。本研究調查的樹種為本區主要的組成樹種共20種，包括鐵冬青(*Ilex rotunda* Thunb.)、欖仁(*Terminalia catappa* L.)、毛柿(*Diospyros discolor* Willd.)、象牙樹(*Diospyros ferrea* (Willd.) Bakhuizen)、黃心柿(*Diospyros maritima* Blume)、茄苳(*Bischofia javanica* Blume)、鐵色(*Drypetes littoralis* (C.B.Rob.) Merr.)、血桐(*Macaranga tanarius* (L.) Muell.-Arg.)、蟲屎(*Melanolepis multiglandulosa* (Reinw.) Reich. f. & Zoll.)、土楠(*Cryptocarya concinna* Hance)、大葉楠(*Machilus japonica* Sieb. & Zucc. var. *kusanoi* (Hayata) Liao)、火筒樹(*Leea guineensis* G. Don)、紅柴(*Aglaiia formosana* (Hayata) Hayata)、台灣柘樹(*Cudrania cochinchinensis* (Lour.) Kudo & Masam. var. *gerontogea* (S. & Z.) Kudo & Masam.)、台灣赤楠(*Syzygium formosanum* (Hayata) Mori)、山柚

(*Champereia manillana* (Blume) Merr.)、無患子(*Sapindus mukorossii* Gaertn.)、大葉山欖(*Palaquium formosanum* Hayata)、樹青(*Pouteria obovata* (R. Br.) Baehni)及石朴(*Celtis formosana* Hatata)。依據邱(1991)於墾丁高位珊瑚礁自然保留區的植群調查報告結果和邱、王及潘(1995)未發表的物候學調查結果，在各樹種果實成熟期至現場採集果實。採集的果實以水洗方式除去果皮並淘汰浮出水面的種子(欖仁除外，因欖仁種皮含大量纖維質，故先以機械破壞方式檢視種胚的成熟度，再以目視選取成熟的種子)。種子經去皮及篩選後置於陰涼通風處陰乾24小時，立即攤至各試驗地，播種在長30 cm、寬20 cm、深8 cm的塑膠發芽盆內，介質成份為現場表層土壤與泥炭土以3:1混合；每盆播種20-50粒，依種子採集量及種子大小而定，種子上方覆蓋約5 mm厚的泥炭土。共計有苗圃空曠地、人工孔隙中央、人工孔隙邊界及鬱閉林下4個處理，每個處理每個樹種重複5盆，各試驗地的盆子放置位置每2週變動1次，以確保各盆種子受光量平均。受各樹種結實豐欠年的影響，本試驗分二年進行，開始於1994年10月，結束於1996年6月。上述各地點以塑膠管連接水源至現場，每天澆水1次。每週調查種子發芽情形1次，已開始發芽的盆子若連續6週未再有發芽記錄，即視為發芽結束。調查發芽之時盆內的枯枝落葉也予以清除。在林下及孔隙邊界試驗的種子若其發芽率在結束時仍低於5%，則將該處理5盆中的2個發芽盆移至苗圃空曠處繼續觀察，藉以了解該樹種種子是處於休眠狀態或已死亡。各樹種種子在各地點的發芽率經角度轉換(arcsine transform)後以變異數分析(ANOVA)及鄧肯氏多變域檢定(Duncan's multiple range test)等統計方法比較各處理間種子的發芽情形是否有顯著差異。

四、結果

(一) 不同處理地點的光量

孔隙中央10月份的相對光量介於13%-15%間，至隔年3月升至17%-25%，7月份又降至11%-16%間；孔隙邊界10月份的相對光量介於5%-6%間，隔年3月升至7%-13%間，7月份又降至5%-8%間；林下10月份的相對光量在0.7-0.8%之間，隔年3月回升至1.3-1.5%間，7月份又降至0.5-0.7%間(Table 1)。因為初秋時期(10月份)樹木枝葉繁茂，孔隙地及林下的相對光量較

低，經過冬日乾旱期及落山風的吹襲部份枝葉枯落，隔年開春時期(3月份)孔隙地及林下相對光量明顯高於10月份；春夏期間樹冠層枝葉快速生長，孔隙地及林下的相對光量急速下降，孔隙內的相對光量值受天候的影響而改變，一般而言，陰天(1995年3月9-10日及1995年7月24-25日)的相對光量較高，晴天(1994年10月4-6日，1995年3月8日及1995年7月23日)的相對光量較低(Table 1)。

(二) 發芽率、發芽開始時間及發芽期

在試驗的20個樹種中，茄苳、紅柴、無患子、土楠、台灣赤楠、山柚、象牙樹、大葉楠、鐵色及樹青等10個樹種在各處理間的發芽率並無顯著差異；大葉山欖、鐵冬青、血桐、毛柿、石朴、蟲屎、欖仁、台灣柘樹及火筒樹等9個樹種的發芽率以鬱閉林下最低，其中鐵冬青、血桐、蟲屎、欖仁、石朴及火筒樹種子在鬱閉林下完全不發芽；石朴及火筒樹種子在孔隙邊界也不能發芽，需要在鬱閉疏開的環境才能發芽

(Table 2)。黃心柿種子的發芽情形與上述19個樹種不同，發芽率以孔隙邊界最高，林下及孔隙中央次之，苗圃空曠地最低(Table 2)，表示黃心柿種子在鬱閉適度疏開的環境下發芽率較佳。二十個試驗樹種中，茄苳、大葉山欖、無患子、黃心柿、血桐、毛柿、象牙樹、鐵色、樹青、蟲屎、欖仁、台灣柘樹及火筒樹等13個樹種為子葉出土型；紅柴、土楠、鐵冬青、台灣赤楠、山柚、大葉楠、石朴等7種為子葉不出土型(Table 2)。各樹種種子在試驗地發芽開始所需時間不同，象牙樹在孔隙中央1週即開始發芽，而鐵冬青需時11週，然而大多數樹種在3 - 5週即開始發芽。各樹種完成發芽所需期間除鐵冬青及石朴外均在8週以內。除鐵冬青、血桐、石朴、蟲屎、欖仁及火筒樹這6種在孔隙邊界及鬱閉林下無法發芽外，完成發芽所需時間受發芽地點環境的影響亦不大(Table 3)。上述結果顯示試驗樹種大都能在短時間內開始發芽，並發芽整齊。

Table 1. Light intensity ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) in the nursery opening(N), gap center(GC), gap edge(GE), and forest understory(FU)

Date	Site			
	N	GC	GE	FU
4 Oct 1994 (sunny)	1046.4	139.4 (13.8%) ¹⁾	62.6 (6.0%)	7.4 (0.7%)
5 Oct 1994 (sunny)	1148.6	152.6 (13.8%)	55.2 (5.0%)	7.6 (0.7%)
6 Oct 1994 (sunny)	1104.0	154.8 (14.5%)	55.7 (5.2%)	8.7 (0.8%)
8 Mar 1995 (sunny)	1468.2	252.8 (17.9%)	110.6 (7.9%)	16.9 (1.3%)
9 Mar 1995 (cloudy)	724.6	177.4 (25.2%)	92.0 (13.1%)	10.5 (1.5%)
10 Mar 1995 (cloudy)	587.0	105.5 (17.4%)	68.7 (11.4%)	7.6 (1.3%)
23 July 1995 (sunny)	1046.3	131.9 (11.9%)	59.8 (5.4%)	5.9 (0.5%)
24 July 1995 (cloudy)	528.3	84.3 (15.2%)	40.5 (7.3%)	2.7 (0.5%)
25 July 1995 (cloudy)	415.6	68.4 (15.7%)	35.7 (8.1%)	3.0 (0.7%)

¹⁾ Relative light intensity(relative to light intensity measured at nursery opening).

Table 2. Seed germination in nursery opening(N), gap center(GC), gap edge(GE) and forest understory(FU) sites for the 20 species

Species	Germination(%)				Epigeal(E) or Hypogeal(H)	Regeneration strategy ²⁾
	N	GC	GE	FU		
<i>Bischofia javanica</i>	75 ^a ¹⁾	71 ^a	60 ^a	59 ^a	E	Long-lived pioneer
<i>Agliaia formosana</i>	71 ^a	56 ^a	69 ^a	59 ^a	H	Primary
<i>Palaquium formosanum</i>	86 ^a	58 ^{ab}	67 ^{ab}	57 ^b	E	Primary
<i>Sapindus mukorossi</i>	94 ^a	93 ^a	89 ^a	85 ^a	E	Long-lived pioneer
<i>Cryptocarya concinna</i>	58 ^a	79 ^a	64 ^a	56 ^a	H	Primary
<i>Ilex rotunda</i>	8 ^a	16 ^a	6 ^a	0 ^b	H	Long-lived pioneer
<i>Syzygium formosanum</i>	75 ^a	88 ^a	81 ^a	87 ^a	H	Primary
<i>Champereia manillana</i>	73 ^a	69 ^a	64 ^a	64 ^a	H	Primary
<i>Diospyros maritima</i>	17 ^c	41 ^b	57 ^a	44 ^b	E	Primary
<i>Macaranga tanarius</i>	15 ^a	17 ^a	8 ^b	0 ^c	E	Short-lived pioneer
<i>Diospyros discolor</i>	88 ^a	89 ^a	93 ^a	75 ^b	E	Primary
<i>Diospyros ferrea</i>	45 ^a	41 ^a	42 ^a	42 ^a	E	Primary
<i>Machilus japonica</i>	83 ^a	78 ^a	88 ^a	86 ^a	H	Primary
<i>Celtis formosana</i>	12 ^a	3 ^b	0 ^c	0 ^c	H	Long-lived pioneer
<i>Drypetes littoralis</i>	17 ^a	25 ^a	16 ^a	19 ^a	E	Primary
<i>Pouteria obovata</i>	79 ^a	77 ^a	75 ^a	67 ^a	E	Primary
<i>Melanolepis multiglandulosa</i>	79 ^a	43 ^b	6 ^c	0 ^d	E	Short-lived pioneer
<i>Terminalia catappa</i>	65 ^a	57 ^a	32 ^b	0 ^c	E	Long-lived pioneer
<i>Cudrania cochinchinensis</i>	76 ^a	56 ^a	57 ^a	9 ^b	E	Primary
<i>Leea guineensis</i>	53 ^a	12 ^b	0 ^c	0 ^c	E	Short-lived pioneer

¹⁾ Values with the same letter in a given row are not statistically different ($P \leq 0.05$) by Duncan's multiple range test.

²⁾ Classification method followed Garwood(1989).

(三) 種子的休眠

鐵冬青、血桐、石朴、蟲屎、欖仁、火筒樹等6樹種在鬱閉林下或孔隙邊界無法發芽的種子，取5個重複中的2個發芽盆移至苗圃空曠處後，能迅速發芽並表現良好的發芽率(Fig. 1)，顯示種子在陰暗的環境下能暫時保持休眠狀態，並未死亡，而繼續放置在鬱閉林下或孔隙邊界的種子，除鐵冬青外，仍未見發芽。鐵冬青及石朴種子的發芽盆從鬱閉林下移至苗圃空曠地後，種子的發芽曲線呈折線狀上升，且繼續留在苗圃空曠地及孔隙的種子亦有緩慢發芽的情形(Fig. 1)，顯示此兩樹種種子有延緩發芽及暫時休眠的現象。上述延遲發芽現象在試驗初期並未加以注意，因本實驗進行時種子若連續6週不再發芽即視為發芽

結束，故一直到交換環境(將發芽盆由林下及孔隙邊界移至苗圃空曠處)處理時才發現此一現象。鐵冬青及石朴有可能在30週後仍持續發芽，故Table 2及Fig. 1中鐵冬青及石朴的發芽率可能有低估情形。交換環境處理後，鐵冬青及石朴在2週後開始陸續發芽，較原先發芽開始所需時間(鐵冬青11週，石朴4週)短，顯示鐵冬青及石朴的種子放置在鬱閉林下的發芽盆內可能產生層積作用，促使種子在交換環境處理後能發芽迅速且發芽較為整齊。此現象是否表示鐵冬青及石朴種子的發芽除了需要鬱閉疏開的環境外，尚須經歷後熟階段，此仍有待証實。相反的，蟲屎及欖仁在交換環境處理後其開始發芽所需時間為4週，較直接置

Table 3. Influence of sites on timing and duration of germination

Species	Time of 1st germination(wk)				Duration of germination(wk)			
	N ¹⁾	GC ²⁾	GE ³⁾	FU ⁴⁾	N	GC	GE	FU
<i>Bischofia javanica</i>	2	3	3	3	4	2	3	2
<i>Aglaia formosana</i>	3	4	3	5	4	3	4	5
<i>Palaquium formosanum</i>	4	4	4	5	3	3	2	3
<i>Sapindus mukorossi</i>	2	3	3	3	4	2	2	3
<i>Cryptocarya concinna</i>	8	8	8	11	7	8	8	5
<i>Ilex rotunda</i>	11	11	11	* ⁵⁾	18	13	18	*
<i>Syzygium formosanum</i>	7	6	7	7	5	6	5	5
<i>Champereia manillana</i>	5	5	5	5	3	3	3	3
<i>Diospyros maritima</i>	4	4	4	4	1	1	1	1
<i>Macaranga tanarius</i>	5	7	7	*	3	2	2	*
<i>Diospyros discolor</i>	2	2	2	2	3	5	5	5
<i>Diospyros ferrea</i>	2	1	2	2	4	4	3	3
<i>Machilus japonica</i>	3	4	3	3	5	4	5	5
<i>Celtis formosana</i>	4	4	*	*	20	22	*	*
<i>Drypetes littoralis</i>	3	3	3	3	2	2	2	3
<i>Pouteria obovata</i>	3	3	2	3	2	2	3	2
<i>Melanolepis multiglandulosa</i>	2	2	4	*	4	4	3	*
<i>Terminalia catappa</i>	2	2	2	*	3	2	2	*
<i>Cudrania cochinchinensis</i>	3	5	6	6	4	3	4	2
<i>Leea guineensis</i>	2	3	*	*	4	2	*	*

¹⁾ N = nursery opening;

²⁾ GC = gap center;

³⁾ GE = gap edge;

⁴⁾ GU = forest understory;

⁵⁾ * : seeds not germinating;

於苗圃發芽所需時間長，上述結果顯示，熱帶樹種種子的休眠是一個複雜的現象，不同種類間差異極大。血桐、蟲屎、欖仁及火筒樹的發芽曲線在短期內迅速上升，數週後即呈現平緩狀態，表示在交換環境處理後，種子能在短時間內迅速且整齊的發芽(Fig. 1)。

五、討論

Swaine and Whitmore(1988)指出，熱帶樹種可分為先驅種(pioneer)及非先驅種(non-pioneer)兩類，此兩類植物在種子發芽及幼苗建立上對環境有不同的需求。先驅種的種子具有下列特點：(1)種子能在樹冠疏開的林地上發芽；(2)種子小但結實量大，且或多或少有連續結實的現象；(3)結實的年齡較早；(4)種子常為正儲型(orthodox)，具有休眠現象，能形成土壤種子庫(soil seed bank) (Whitmore, 1983)。非先驅種的種子則能在鬱閉林下及樹冠疏開環境下發芽，種子常為異儲型(recalcitrant) (Whitmore, 1983)。本研究的結果

亦發現本區許多先驅植物無法在林下發芽，試驗中無法在鬱閉林下發芽的樹種，如鐵冬青、血桐、石朴、蟲屎、欖仁及火筒樹均為先驅種，種子移至苗圃空曠地則可迅速發芽，此一類型的休眠，稱為機能性休眠，這現象至少與種子的兩種生理作用有關 (Vazquez-Yanes and Orozco-Segovia, 1984)：(1)種子所含的光敏素(phytochrome)成份隨紅光/紅外光入射到林地的比率而改變，當鬱閉疏開時，林地紅光/紅外光的比率增加，導致先驅種種子發芽，若紅光比例較低則種子休眠，形成土壤種子庫；(2)鬱閉疏開使林地溫度變化增大，打破硬質種皮造成的休眠，促進種子發芽。本實驗中具有機能性休眠特性的種子，是受上述何種因素控制，仍有待進一步的生理試驗證實。茄苳、紅柴、無患子、土楠、台灣赤楠、山柚、象牙樹、大葉楠、鐵色及樹青等10個樹種在各微生育地間發芽率差異並不顯著，顯示上述樹種種子發芽對林地微環境並沒有選擇性。依據筆者長期於現場的觀察，

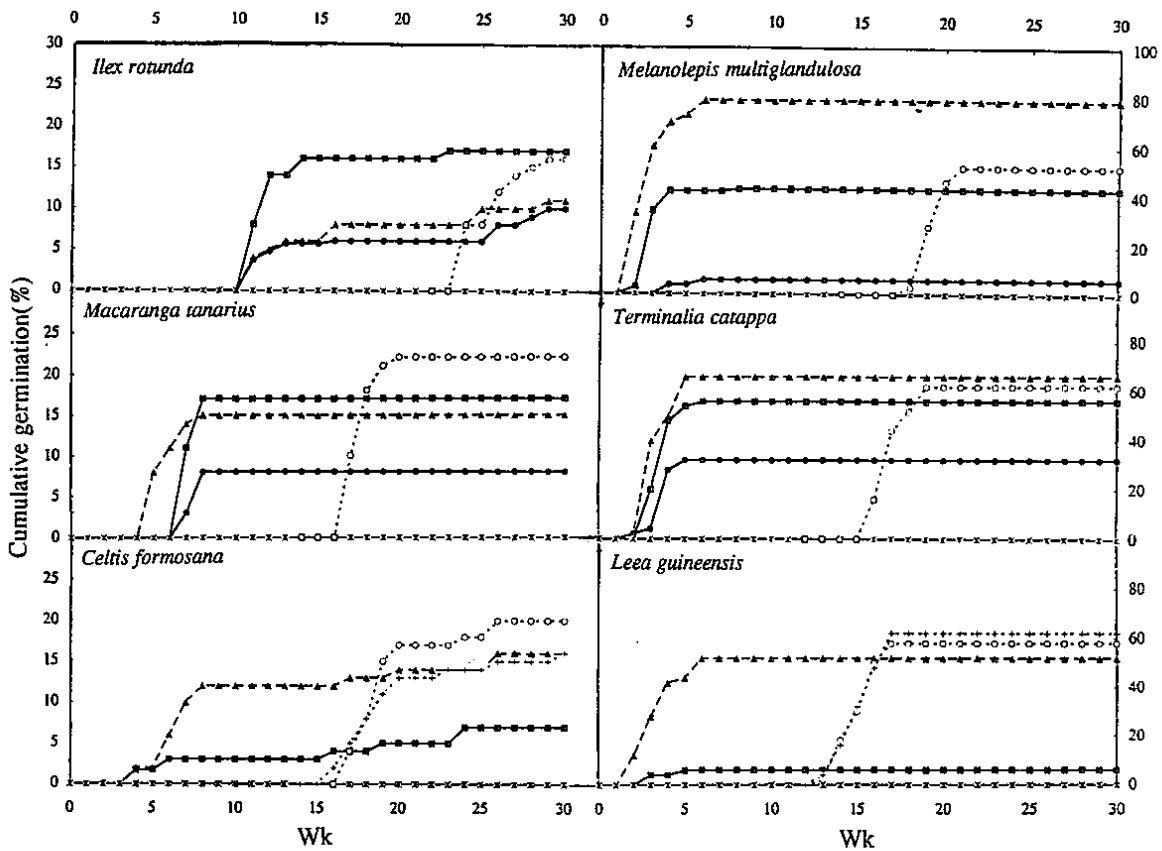


Fig. 1. Cumulative germination over time for *Ilex rotunda*, *Macaranga tanarius*, *Celtis formosana*, *Melanolepis multiglandulosa*, *Terminalia catappa*, *Leea guineensis* in the nursery opening (▲-), center of gap (■-), edge of gap (●-), and forest understory (*-). Two basins of seeds were moved from the forest understory into the nursery opening (○-) for the 6 species. Two basins of seeds of *Celtis formosana* were moved from the gap edge into nursery opening (+-).

除茄苳及無患子外，這些樹種大多屬於演替後期的主要組成種類(primary species)，經常在林下陰暗的環境下發現其天然更新的小苗；王和郭(1995)調查指出，茄苳種子可在鬱閉林下發芽，但其幼苗必須生長在疏開的林冠下；無患子的種子雖能在鬱閉林下發芽，但幼苗有明顯徒長現象，其生存期間樹冠層若未遭干擾使樹冠疏開，則無患子幼苗恐無法長期存活。某些先驅樹種是以形成土壤種子庫的方式等待樹冠鬱閉疏開，亦有少部份先驅樹種以幼苗庫(seedling bank)的方式等待樹冠疏開，茄苳及無患子可能屬於後者。大葉山欖、毛柿及台灣柘樹種子的發芽率均以林下最差，其餘各處理間差異不顯著，但大葉山欖及毛柿在林下仍能維持50%以上的發芽率，表示此二樹種在林下亦能更新良好；台灣柘樹在林下發芽率僅9%，表示其在林下更新不良。Raich and Gong(1990)將馬來西亞龍腦香森林(dipterocarp forest)43種種子分別置於鬱閉林內、人工孔隙及皆伐跡地進行試驗，其中僅有7個樹

種均能在上述3種微環境下有好的發芽率，許多冠層優勢樹種能在人工孔隙及林下發芽良好，但在皆伐跡地無法發芽。本試驗茄苳、紅柴、大葉山欖、土楠、台灣赤楠、毛柿、大葉楠等冠層優勢樹種的種子，在苗圃空曠地高光量的環境卻有很高的發芽率，此結果與龍腦香森林的情況並不一致。Raich and Gong(1990)亦發現部份第倫桃屬(*Dillenia* spp.)、麵包樹屬(*Artocarpus* spp.)、血桐屬(*Macaranga* spp.)及山黃麻屬(*Trema* spp.)等陽性植物無法在鬱閉林下發芽，但將上述未發芽種子移植至人工孔隙中則發芽良好，此結果與本試驗進行交換環境處理後鐵冬青、血桐、石朴、蟲屎、欖仁、火筒樹等6種的發芽結果相吻合。Raich and Gong(1990)於馬來西亞熱帶雨林進行的試驗亦發現，*Caryota mitis*的種子需經過29週才開始發芽，且花了14.5週發芽才完全結束，Martinez-Ramos and Soto-Castro(1993)則發現*Astrocaryum mexicanum*種子播種後32週才開始發芽。延遲發芽現象部份原因

為種子內生性休眠(endogenous dormancy)。內生性休眠導因於種胚發育不完全或生長激素不平衡，例如離層酸太多或缺乏激勃素(Bewley and Black, 1985)。雖然熱帶樹種種子內生性休眠的原因至今仍未完全清楚，但許多研究發現激勃素及冷藏能加速具內生性休眠種子發芽的速度(Perez-Nasser and Vazquez-Yanes, 1986)，至於是何種原因造成鐵冬青及石朴種子延遲發芽及發芽不整齊的現象，仍有待進一步的種子生理實驗探討。依據Ng(1978; 1980)於馬來西亞針對330種木本植物種子發芽的研究結果，65%的木本植物的存活種子能在12週內完全發芽完畢，發芽迅速且整齊，其餘35%的種子需要12週以上的時間才能完全發芽，亦有約7%種子在12週後才陸續開始發芽。本研究中僅土楠、鐵冬青及石朴在播種12週後才陸續開始發芽，其餘樹種均在12週內完成發芽，具有發芽快速且整齊的特性。Ng(1978)指出，子葉出土型樹種的種子發芽迅速、整齊且幼苗早期生長迅速，因子葉出土型植物在發芽後能迅速進行光合作用，提高植株初期生長及競爭力。相對而言，子葉不出土型的種子常有延遲發芽的現象(Duke, 1969)，但亦有例外者。本研究發芽較快且整齊的樹種，如茄苳、無患子、毛柿、象牙樹、蟲屎、欖仁、火筒樹均屬子葉出土型，而發芽較慢或不整齊的有土楠、鐵冬青、台灣赤楠及石朴，均屬子葉不出土型樹種，但子葉出土型植物的發芽速率並不見得均比子葉不出土型來的快(Table 2)。樹木傾倒產生的孔隙地及強光環境對陽性樹種種子的發芽有促進作用，而各樹種種子發芽時對環境的需求，可能影響其在不同森林微環境的適應及更新。

引用文獻

- 王相華、郭耀綸 1995 墾丁高位珊瑚礁原始林下茄苳新生幼苗的族群動態。林業試驗所研究報告季刊 10(4): 383-389。
- 邱文良 1991 恆春自然保護區植群的研究。林業試驗所研究報告季刊 6(3): 203-217。
- Aminuddin, M., and F. S. P. Ng. 1982. Influence of light on germination of *Pinus caribaea*, *Gmelina arborea*, *Sapium baccatum*, and *Vitex Pinnata*. Malay. For. 45: 62-68.
- Bewley, J. D., and M. Black. 1985. Seed physiology of development and germination. Plenums, New York, USA.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. Biotropica 12: Suppl. 47-55.
- Duke, J. A. 1969. On tropical seedlings. 1. Seeds, seedlings, systems and systematics. Ann. Missouri Bot. Gard. 56: 125-161.
- Fenner, M. 1980. Germination tests of thirty-two East African weed species. Weed Res. 20: 135-138.
- Forget, P. M. 1992. Regeneration ecology of *Eperua grandiflora* (Caesalpiniaceae), a large-seeded tree in French Guiana. Biotropica 24: 146-156.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. Bot. Rev. 52: 260-299.
- Garwood, N. C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. Ecol. Monogr. 53: 159-181.
- Garwood, N. C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. Pages 149-209 in M. A. Leck, V. T. Parker, and R. L. Simpson, eds. Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego.
- Garwood, N. C., and J. R. B. Lighton. 1990. Physiological ecology of seed respiration in some tropical species. New Phytol. 115: 549-558.
- Martinez-Ramos, M., and A. Soto-Castro. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rainforest. Vegetatio 107: 299-318.
- Ng, F. S. P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. Pages 129-162 in P. B. Tomlinson, and M. H. Zimmermann, eds. Tropical trees as living systems, Cambridge Univ. Press.
- Ng, F. S. P. 1980. Germination ecology of Malaysian woody plants. Malay. For. 43: 406-437.
- Perez-Nasser, N., and C. Vazquez-Yanes. 1986. Longevity of buried seeds from some tropical rain forest trees and shrubs of Veracruz, Mexico. Malay. For. 94: 352-356.
- Pickett, S. T. A. 1983. Differential adaptation of tropical species to canopy gaps and its role in community dynamics. Trop. Ecol. 24: 68-84.

- Raich, J. W., and W. K. Gong.** 1990. Effects of canopy openings on tree seed germination in a Malaysian dipterocarp forest. *J. Trop. Ecol.* 6: 203-217.
- Swaine, M. D., and T. C. Whitmore.** 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Tompsett, P. B.** 1985. The influence of moisture content and storage temperature on the viability of *Shorea roxburghii* seed. *Can. J. For. Res.* 15: 1074-1079.
- Vazquez-Yanes, C., and A. Orozco-Segovia.** 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world : a review. Pages 37-50 in E. Medina, H. A. Mooney, and Vazquez-Yanes, eds. *Physiological ecology of plants of the wet tropics.* Junk, The Hague.
- Vazquez-Yanes, C., and A. Orozco-Segovia.** 1990. Seed dormancy in the tropical rain forest. Pages 247-590 in K. S. Bawa, and M. H. Carnforth, eds. *Reproductive ecology of tropical forest plants.* Man and the Biosphere, series 7, UK : UNESCO-Parthenon.
- Whitmore, T. C.** 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forests. *Forestry Abstracts* 44: 767-779.