

研究報告

台灣油杉種子的儲藏性質

楊正釗^{1,4)} 林讚標²⁾ 郭幸榮³⁾

摘要

本研究旨在探討台灣油杉種子的儲藏性質。台灣油杉種子經1~6個月的4°C層積後以30/20°C(8 h光照)變溫發芽，結果顯示較新鮮種子直播者顯著地提高了發芽速率且稍能提高發芽能力。經4°C層積處理3個月後的台灣油杉種子平均發芽日數可從熟採種子的40日降低到15~20日。而當層積時間達4~5個月後即會有部分種子開始在此黑暗環境中自行發芽，若再延長層積時間至11個月後則種子會全部自行發芽。新鮮的台灣油杉種子當被乾燥到15.4、10.5與7.0%之種子含水率(鮮重)後，分別會有36、70與98%的種子會喪失活力，將上述三種含水率種子儲藏在15、4與-20°C時，於12個月內種子就會完全衰敗死亡。當台灣油杉種子被乾燥到含水率10~12%時大部分個體無法存活，且在低溫及冰凍儲藏時活力喪失快速，此結果證明台灣油杉種子的儲藏行為應屬異儲型。

關鍵詞：台灣油杉、種子含水量、異儲型種子、層積、發芽。

楊正釗、林讚標、郭幸榮。2006。台灣油杉種子的儲藏性質。台灣林業科學21(2):179-89。

Research paper

Seed Storage Behavior of Taiwan Cow-tail Fir (*Keteleeria davidiana* (Franchet) Beissner var. *formosana* Hayata)

Jeng-Chuann Yang,^{1,4)} Tsan-Piao Lin,²⁾ Shing-Rong Kuo³⁾

【 Summary 】

The storage behavior of seeds of Taiwan cow-tail fir (*Keteleeria davidiana* (Franchet) Beissner var. *formosana* Hayata) was investigated in the present study. A significant increase in the germination rate and a small but insignificant increase in seed germinability were obtained after chilling at 4°C for 1~6 mo and incubating under alternating temperatures of 30/20°C with 8 h of light. The mean germination times were reduced from 40 d for freshly collected mature seeds to 15~20

¹⁾ 行政院農業委員會林業試驗所育林組，10066台北市南海路53號 Division of Silviculture, Taiwan Forestry Research Institute, 53 Nanhai Rd., Taipei 10066, Taiwan.

²⁾ 國立台灣大學植物科學研究所，10617台北市羅斯福路四段1號 Graduate Institute of Plant Science, National Taiwan University, 1 Roosevelt Rd., Sec. 4, Taipei 10617, Taiwan.

³⁾ 國立台灣大學森林環境暨資源學系，10617台北市羅斯福路四段1號 Department of Forestry and Resource Conservation, National Taiwan University, 1 Roosevelt Rd., Sec. 4, Taipei 10617, Taiwan.

⁴⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail:yjc@tfri.gov.tw

2005年9月送審 2006年1月通過 Received September 2005, Accepted January 2006.

* 本研究承行政院農業委員會90農科-1.3.1-森-G1(02)與91農科-2.1.2-森G1(02)等計畫經費補助，特予致謝。

d after 3 mo of stratification. With stratification times longer than 4~5 mo, forced seed germination under chilling conditions, and complete seed germination could be achieved when the chilling period was extended to 11 mo. Freshly mature seeds lost 36, 70, and 98% of their viability after being dehydrated to 15.4, 10.5 and 7.0% moisture contents (on a fresh-weight basis), respectively. Seed viability was completely lost after 12-mo storage at 15, 4, and -20°C with 7.0~15.4% moisture contents. Most Taiwan cow-tail fir seeds could not survive desiccation to a 10~12% moisture content, and viability was rapidly lost during subsequent hermetic storage at low and freezing temperatures. These results confirm that Taiwan cow-tail fir seeds exhibit recalcitrant seed storage behavior.

Key words: Taiwan cow-tail fir (*Keteleeria davidiana* var. *formosana*), seed moisture content, recalcitrant seed, stratification, germination.

Yang JC, Lin TP, Kuo SR. 2006. Seed storage behavior of Taiwan cow-tail fir (*Keteleeria davidiana* (Franchet) Beissner var. *formosana* Hayata). *Taiwan J For Sci* 21(2):179-89.

緒言

英國Reading大學教授Roberts在1973年首先以成熟種子對乾燥的忍耐程度將種子儲藏行為(seed storage behavior)區分為正儲型(orthodox, 或譯為乾儲型)與異儲型(recalcitrant, 或譯為濕儲型)兩類。正儲型種子能耐乾燥, 種子含水率低於5% (鮮重, 本文以下的含水率均以鮮重表示之)時仍具有活力, 且隨著儲藏溫度與種子內水分含量的降低使其儲藏壽命隨之延長, 這個關係是可經由數學模式推導預測的(Roberts 1973)。相對的, 異儲型種子非常不耐乾燥, 若其含水率降到12~31%以下時, 種子活力會隨著脫水程度的增加而持續下降(Roberts 1973)。很多種熱帶異儲型的種子不僅非常不耐旱, 甚至對溫度也很敏感, 當所處環境溫度低於10~15°C時就容易衰敗死亡(Bonner 1990)。除了上述兩類種子之外, Ellis et al. (1990a)發現當阿拉伯咖啡(Arabica coffee, *Coffea arabica* L.)的種子含水率可被乾燥到5~10%而活力不失, 但當其被儲藏在10°C以下時則活力快速下降, 他們首先將這種不似正儲型具有高度耐旱性, 且易受低溫傷害的種子命名為中間型(intermediate)。爾後, 又陸續發現油椰子(oil palm, *Elaeis guineensis* Jacq.)與一些柑橘屬(*Citrus* spp.)的種子有相似的儲藏行為(Ellis et al. 1991, Hong and Ellis 1995), 更加確定此類型種子的存在。Hong and Ellis (1996)謂大多

數的中間型種子當其含水率被乾燥到10~12%後, 大部分種子仍可存活, 但當含水率再繼續下降時, 種子活力就隨之降低。至於中間型種子的最佳儲藏溫度則是有些能耐零下低溫, 有些則否, 此主要受產地的生態環境所影響。

台灣油杉(*Keteleeria davidiana* (Franchet) Beissner var. *formosana* Hayata)為台灣特有變種, 在本島僅分佈於北部的台北縣坪林鄉與南部的台東縣大武鄉海拔300~900 m之開闊地(Li and Hsuan 1994)。本種因分佈區域狹隘、族群被嚴重隔離, 且此二族群數量均在300株以下(Wang 1995, Yeh and Fan 1997, Lo and Lin 1999), 故成為我國文化資產保存法法定保育類稀有植物, 其保育等級也被農委會評定為嚴重瀕臨絕滅等級(Lu 1996)。過去多次的採種記錄顯示台灣油杉種子的實粒率均<1% (Ho and Yang 1995, Ho et al. 2000), 故研究方向主要針對其授粉與胚胎發育之研究, 發現其甚低的花粉發芽率(Wang 1987)與受精胚的敗育(Ho et al. 2000)可能是具高空粒率種子的原因。控制授粉能有效提高台灣油杉飽滿種子比率及種子發芽率(Hung et al. 2004)。過去因無法獲得大量品質優良的台灣油杉種子以進行研究, 故對其發芽條件與儲藏性質之瞭解甚少, 僅知本種種子不耐儲藏, 宜以5°C濕藏至翌年春播種(Chung and Chang 1990)。依此觀點, 台灣油杉種子可能屬

於中間型或異儲型，如此它將成為針葉樹毬果類非屬乾儲型種子之少見例子之一。

本研究目的期可明確定義出台灣油杉種子是否屬於可以長期儲藏的正儲型，抑或其是短壽命的異儲型或中間型種子，依此作為是否可以儲藏種子方式來進行本種區外保育之評估依據，並明瞭其發芽條件與特性，以提供本種在復育上之實用基本資料。

材料與方法

一、果實採集與處理

進行本研究的二批台灣油杉種子(Fig. 1)均採於2001年，第1批種子於10月下旬採自台北縣坪林鄉茶園旁散生的幾株成熟母樹，第2批種子於11月上旬採自林務局羅東林管處出水溪苗圃(宜蘭縣大同鄉)的2株約30年生栽植木。種實採收時毬果已呈接近成熟之黃綠色，果實採回



Fig. 1. Seeds of *Keteleeria davidiana* (Franchet) Beissner var. *formosana* Hayata.

後置於室內陰乾以利毬果開裂，並以網篩純化種子。因台灣油杉種子具有很高的空粒率，故用風選汰除空粒，第1、2批種子分別約有82與75%的空粒率，最終純化所得的去翅實粒種子分別有252 g (約5,020粒)與207 g (約4,090粒)。各批種子的採集與發芽基本資料見Table 1。

二、種子含水率測定方法

每處理之含水率測定均作4重複，每重複逢機取5粒飽滿去翅種子，每粒種子均切成4 mm以下小塊後進行103°C、17 h之烘乾，以鮮重與乾重差計算種子含水率(moisture content，下均以mc表示)，並以鮮重表示之(International Seed Testing Association 1999)。

三、發芽方法

以剪細之水苔為介質，將種子與水草在PE封口塑膠袋內(5號袋: 14×10 cm、厚度0.04 mm)均勻混合，袋內仍留有約2/3的剩餘空間以提供種子呼吸作用所需的氧氣。各不同處理的發芽試驗均作3重複，每重複之種子數為第1批種子30粒、第2批種子25粒，以一般林木種子採用的30/20°C變溫、8 h光照(50~80 $\mu\text{E s}^{-1}\text{m}^{-2}$)條件下進行。以胚根突出5 mm視為發芽，發芽期為16 wk，期間每週記錄一次發芽數，並在發芽袋內補充適量水份與進行換氣。乾藏種子於發芽前需先置於盛有純水之密閉壓克力箱內吸濕一日，且以握乾之水苔為發芽介質，如此使乾燥種子緩慢吸水，目的在避免種子發芽時可能造成之浸潤傷害(imbibition damage) (Ellis et al. 1990b)。

Table 1. Information about the origin, collection, locality, seed characteristics, and initial germination of the 2 seedlots studied

Seedlot no.	Provenance (latitude, longitude; elevation)	Collection date	Description	Moisture content (%, wet basis)	Number of seeds / L	TSW ²⁾ (g)	Initial germination (%) (mean germination time)
Seedlot 1	Pinglin, 坪林 (24°52'N, 121°44'E; 650 m)	Oct. 2001	collected from several wild individuals ¹⁾	23.4±0.3	7380±260	50.3±1.2	70.0±12.5 (40.1±3.9 d)
Seedlot 2	Chushueishi, 出水溪 (24°37'N, 121°41'E; 500 m)	Nov. 2001	collected from 2 cultivated individuals	28.0±1.1	8110±77	50.6±1.2	94.7±3.8 (38.2±1.9 d)

¹⁾ These individuals were all from the same population.

²⁾ TSW (thousand-seed-weight) was estimated at the moisture content shown.

四、低溫層積(濕藏)處理

將種子混以洗淨握乾之水苔，水苔與水比值約100/390 (w/w)，以封口塑膠袋(5號袋)分別包裝後置於4°C儲藏(Lin and Chen 1993)，袋內仍保留有約2/3的剩餘空間以提供種子呼吸作用所需之氧氣，且於儲藏期間每隔1 mo進行補充適量水份並更換袋內空氣一次。在為期24個月的低溫層積期間，分別於儲藏1、2、3、6、9、12、18及24 mo時進行發芽試驗，以探討低溫層積時間長短對解除種子休眠的效應，並意圖瞭解低溫濕藏對本種種子之儲藏效果。二批種子濕藏後的每次發芽試驗都是進行3重複，每重複的種子數量為30粒(第一批)與25粒(第二批)，這些種子均是在試驗起始時就計數取樣並完成分裝。

五、乾藏種子之含水率控制與試驗設計

第1與2批新鮮種子含水率分別是23.4與28.0%，將此二批種子分別在20°C環境下，以內置分子篩(molecular sieve)的風扇式壓克力箱來乾燥種子，目的在獲得5~15%間呈不同等級含水率的次種子組(sub-seedlot)。在控制各級種子含水率期間，當某一次種子組種子達到預估值時，需將之先以鋁箔袋密封，置於4°C平衡3~5 d後再進行含水率測定。第1批種子組所控制成三種等級之含水率分別是：7.0±0.6% (乾燥44 d)、10.5±0.7% (乾燥30 d)與15.4±0.4% (乾燥18 d)。第2批種子組所控制成二級含水率分別是：7.2±0.3% (乾燥48 d)與12.7±0.8% (乾燥25 d)。在確定各「次種子組」含水率符合期望值後，立刻以雙層鋁箔袋分裝密封，以維持於24 mo儲藏期間其含水率均能恆定不變。分裝完成的種子分別儲藏於-20、4及15°C三種溫度，分別儲藏3、6、12、18、24 mo後進行發芽試驗，以檢定種子生活力(viability)。上述試驗設計在明瞭不同種子含水率與儲藏溫度對台灣油杉種子儲藏行為的效應。

六、發芽速度之計算

以平均發芽日數探討種子的發芽速度，每一批種子之發芽所需日數平均值即平均發芽日數，其公式為(Lee 1990)：

$$\text{平均發芽日數} = \Sigma(f \cdot v) / N$$

f: 每日所獲發芽粒數；

v: 播種後起算至發芽之日數；及

N: 發芽總粒數。

七、統計分析

將經不同處理(儲藏溫度、種子含水率與儲藏時間之組合)所獲得之種子發芽率進行統計分析，比較各數據間的差異，以探討儲藏期間各儲藏溫度及不同種子含水率對種子活力之效應。所用之統計分析軟體是SAS 9.1版(2005)之變異數分析中的ANOVA與GLM程序。

結果

一、新鮮種子的發芽

本研究的二批新鮮種子以30/20°C變溫經16 wk所得的起始發芽率與平均發芽日數分別是70.0 (40.1 d)與94.7% (38.2 d) (Table 1)。二批種子的發芽都集中在第4~9週，具有發芽能力種子中的92% (第一批)與96% (第二批)會在這6週內發芽，且此二批種子在這樣的發芽條件下分別在第12與10週之後就不再有發芽記錄數(Figs. 2, 3)。

二、低溫層積(濕藏)對發芽的效應

本研究用以進行低溫層積的二批種子，當其濕藏時間超過5與4 mo後，種子會在此4°C且無光的環境下開始發芽，且隨著層積時間的延長而逐漸發芽。第1批種子在經濕藏6、7、8、9、10月後，自行發芽率(指在無光的低溫濕藏環境下發芽)分別是10.2、43.5、67.4、76.9與84.4% (Fig. 2)，佔潛在有發芽能力種子之百分比分別是14.0、54.1、83.0、90.7及97.1%；第2批種子在經濕藏5、6、7、8、9月後，自行發芽率分別是13.8、34.6、64.2、82.1與86.9% (Fig. 3)，佔潛在有發芽能力的種子之百分比分別是15.3、33.7、69.3、89.6及95.0%。

以發芽率來探討低溫層積對台灣油杉種子的發芽效應。第1批種子在4°C層積的12 mo過程中，經層積1、2、3、6、9、12 mo後之發芽率

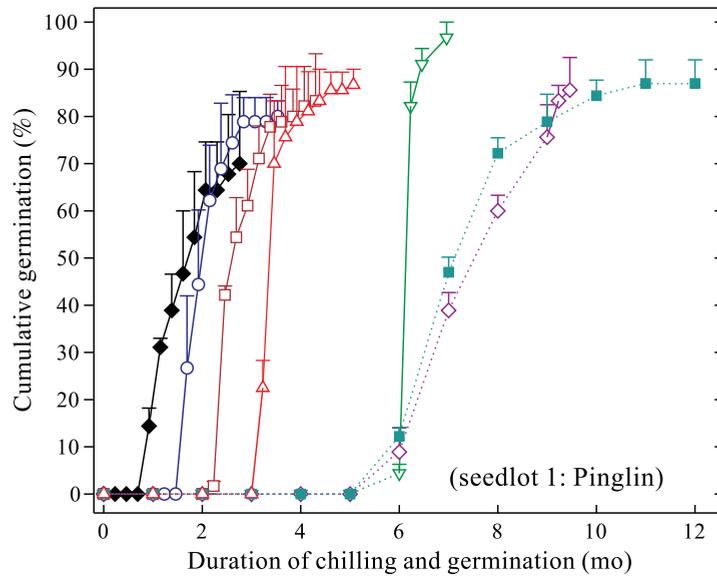


Fig. 2. Cumulative germination percentages of seedlot 1 which was chilled at 4°C for 1~12 mo (○, 1 mo; □, 2 mo; △, 3 mo; ▽, 6 mo; ◇, 9 mo; ■, 12 mo). Dotted lines (.....) and solid lines (—) respectively represent germination rates while in the dark at 4°C stratification, and in alternating temperatures of 30/20°C with 8 h of light, after the periods of stratification as indicated. The filled diamond (◆) represents mature seeds without chilling treatment. Vertical bars represent the mean ± standard error.

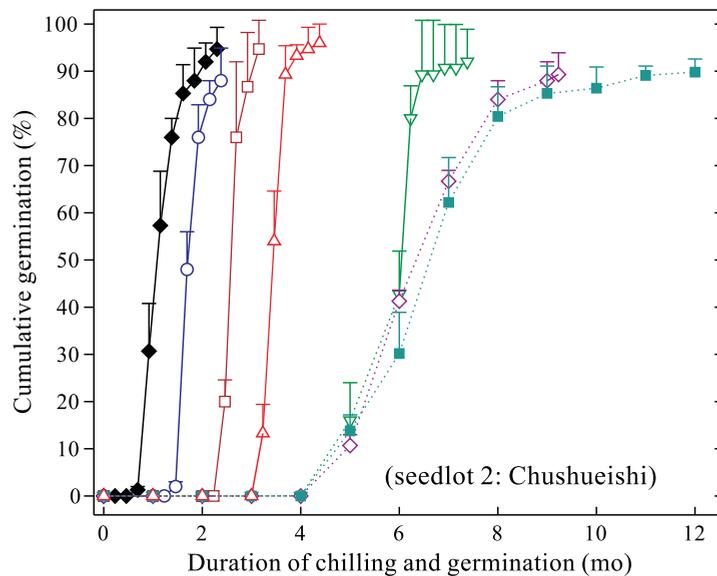


Fig. 3. Cumulative germination percentages of seedlot 2 which was chilled at 4°C for 1~12 mo. The meanings for the symbols are given in Fig. 2. Vertical bars represent the mean ± standard error.

分別是80.0、83.3、86.7、96.7、85.6與87.0% (自行發芽種子亦合併計算)，與新鮮種子發芽率(70.0%)相較後，僅層積6 mo者呈顯著差異($p < 0.05$)，餘差異均不顯著($p > 0.1$) (Fig. 2)。第2批種子經層積1、2、3、6、9、12 mo後之發芽率分別是88.0、94.7、96.0、92.0、89.3與89.8% (自行發芽種子亦合併計算)，與新鮮種子發芽率(94.7%)相較後差異均不顯著($p > 0.3$) (Fig. 3)。故此二批種子均顯示經1~12 mo低溫層積對台灣油杉種子的發芽率並未有明顯的提高作用。

以發芽速度來探討低溫層積對台灣油杉種子發芽的促進效果(Table 2)，第1批種子經層積1、2 mo後的平均發芽日數為32.2與30.6 d，較新鮮種子者(40.1 d)顯著降低；經層積3及6 mo後又再顯著降低為22.4 與8.5 d，而至層積9 mo後則為8.6 d (以24%尚未自行發芽之種子進行發芽試驗而得)，而至層積12 mo後潛在有發芽能力的種子均已發芽而無法計算其平均發芽日數。第2批種子經層積1 mo後的平均發芽日數為25.2 d，較新鮮種子者(38.2 d)顯著降低；經層積2、3 mo後之平均發芽日數又都再顯著降低為21.0與15.6 d，經層積6 mo後之平均發芽日數又再顯著降低為9.8 d (以57%尚未自行發芽之種子進行發芽試驗而得)，而至層積9 mo後，潛在有發芽能力種子的98.5%已經在此無光環境下發芽，故不再計算其平均發芽日數。二批種子均呈現在低溫層積1~6 mo期間的平均發芽日數呈持續且顯著之降低($p < 0.0001$)。

三、含水率與溫度對台灣油杉種子儲藏之影響

第1批種子組之各級含水率與不同儲藏溫度對發芽率的影響見Fig. 4A~C。三級含水率種

子在乾燥控制剛完成後的發芽率分別是45.6% (15.4% mc)、21.1% (10.5% mc)與1.1% (7.0% mc)，與新鮮種子之起始發芽率(70.0%)呈現極顯著差異($p < 0.0001$)，且此三級含水率的種子發芽率間也呈顯著差異($p < 0.0001$)，含水率愈低者種子活力喪失愈遽。當種子儲藏在-20°C時，三級含水率種子在3 mo後均完全喪失活力。當儲藏在4°C時，含水率15.4%者在3 mo後發芽率驟降至15.6%，即78%的潛在有發芽能力種子已喪失活力，至儲藏12 mo後完全喪失活力；含水率10.5%者在3 mo後發芽率降至11.1%，在6 mo後又再下降到4.4%，至12 mo後完全喪失活力。當儲藏在15°C時，含水率15.4%者在3 mo後發芽率驟降至13.3%，即81%的潛在有發芽能力種子已喪失活力，至儲藏6 mo後就幾乎完全喪失活力(2.2%)；含水率10.5%者在3 mo後發芽率降至8.9%，在6 mo後又再下降到幾乎完全喪失活力(1.1%)。由上數據顯示當本批種子儲藏在-20、4與15°C三種溫度經12 mo後，三級含水率種子之活力均呈顯著下降($p < 0.0001$)，含水率愈低者衰敗速率愈快(Fig. 4)。統計變方分析結果顯示，種子含水率、儲藏溫度和儲藏時間三因子對本批種子活力均呈顯著之影響($p < 0.0001$ 、 $p < 0.001$ 、 $p < 0.0001$)，尤其以儲藏時間此單一因子的影響最大，種子含水率次之，儲藏溫度又次之，然三因子間之交互對種子存活之影響並不顯著($p > 0.3$)，即在本研究的試驗設計規模下，此批種子的存活能力主要是受儲藏時間所控制。

第2批種子組之二級含水率與不同儲藏溫度對發芽率的影響見Fig. 4D~F。二級種子的在含水率控制剛完成的發芽率分別是28.0% (12.7% mc)與0% (7.2% mc)，均較新鮮種子之起始發

Table 2. Effects of a 4°C chilling period on the mean germination time (d) of the 2 seedlots

4°C wet storage period (mo)	Seedlot 1					Seedlot 2			
	1	2	3	6	9	1	2	3	6
Mean germination time (d) ¹⁾	32.2±4.4 ^{a)}	30.6±1.8 ^{a)}	22.4±3.7 ^{b)}	8.5±0.2 ^{c)}	8.6±2.2 ^{c)}	25.2±1.6 ^{a)}	21.0±0.9 ^{b)}	15.6±0.5 ^{c)}	9.8±1.5 ^{d)}

¹⁾ Means ($n = 4$) with the same letter do not significantly differ ($p = 0.05$) by the ANOVA test.

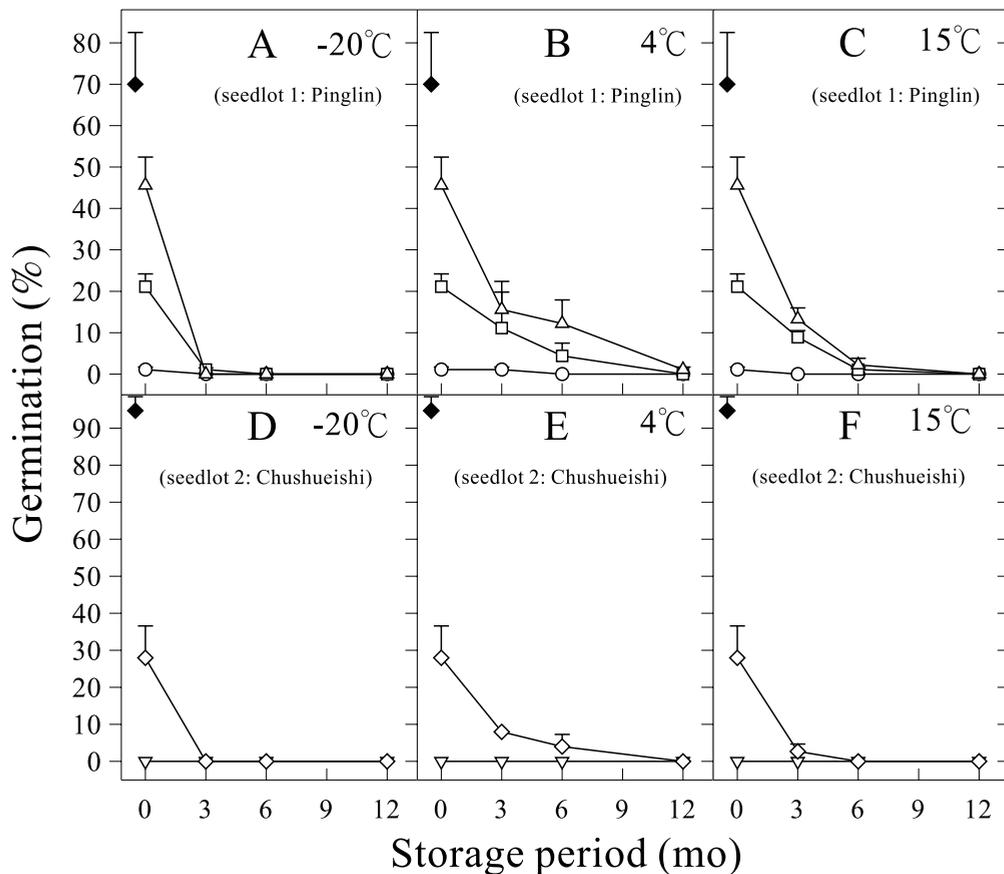


Fig. 4. Effects of storage temperatures (-20, 4, and 15°C) and moisture contents (MCs) (7.0~15.4%) on the germination percentage of the 2 seedlots studied. Survival of seeds with the 3 water contents of seedlot 1 and 2 water contents of seedlot 2 significantly differed ($p < 0.0001$) at each temperature. The filled diamond (◆) represents the initial germination percentage of freshly mature seeds of the 2 seedlots. ○, 7.0±0.6% MC; □, 10.5±0.7% MC; △, 15.4±0.4% MC; ▽, 7.2±0.3% MC; ◇, 12.7±0.8% MC. Vertical bars represent the mean±standard error.

芽率(94.7%)呈極顯著下降($p < 0.0001$), 且此二級含水率的種子發芽率間也呈顯著差異($p < 0.0001$)。當種子儲藏在-20°C時, 12.7% mc者在3 mo後也完全喪失活力。當儲藏在4°C時, 含水率12.7%者在3 mo後發芽率降至8.0%, 即91%的潛在有發芽能力種子已喪失活力, 至儲藏12 mo後完全喪失活力。當儲藏在15°C時, 種子活力下降速度更快, 含水率12.7%者在3 mo後發芽率驟降至2.7%, 僅剩3%的潛在有發芽能力種子尚能存活著, 至儲藏6 mo後就完全喪

失活力。由上數據顯示當本批種子儲藏在-20、4與15°C三種溫度經12 mo後, 二級含水率種子之活力均呈顯著下降($p < 0.0001$) (Fig. 4D~F)。再以統計分析結果說明影響本批台灣油杉種子活力之因子, 結果顯示種子含水率和儲藏時間二因子對本批種子活力均呈顯著之影響($p < 0.0001$), 尤其以儲藏時間此單一因子的影響最大, 其次是種子含水率, 然儲藏溫度對本批種子活力之影響並不顯著($p > 0.3$), 且三因子間之交互對種子存活之影響並不顯著($p > 0.5$), 即在

本研究的試驗設計規模下，此批種子的存活能力也是主要受儲藏時間所控制。

討論

本研究結果雖然顯示4°C低溫層積無法明顯提高台灣油杉種子的發芽率，但就第1批種子而言，經1~9 mo層積處理的種子發芽率(80~97%)均較起始發芽率(70.0%)明顯高出很多(Fig. 2)，但因起始發芽率的標準誤差太大使整體數據在統計上並未呈顯著差異，然我們仍不排除本批種子可能有部分(約10%)較具休眠性而不易發芽，而低溫層積能促進其發芽，使這些種子能在短期內發芽而使發芽率數據提高，且低溫層積能使本批種子整體的發芽速度顯著提升(Table 2)。再就第2批種子而言，其起始發芽率甚高(94.7%)，經1~9 mo層積處理的種子發芽率(88~96%)均與其無顯著差異，然因該批種子在90年11月下旬種子篩出後至於91年1月17日送達本研究室期間，大約經歷了50 d的5°C暫存，在經此裸層積(naked stratification)後可能使本批種子的發芽能力提高到接近極致，而使爾後的層積處理對發芽率並無顯著的提升效應。然而，低溫層積對台灣油杉種子發芽的促進作用可由發芽速度呈顯著提升而加以證明(Table 2)。低溫層積能有效提升種子發芽能力之現象存在於在多種林木種子中，如北美花旗松(Douglas fir, *Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco)經3 wk低溫層積後，較直播者可提升約16%的種子能夠發芽，且當直播發芽率愈高時，則此提升效果較不明顯(Doody and O'Reilly 2005)。低溫層積在促進發芽上產生效果的原因可能是層積使發芽時所需的條件變寬了，讓原來某些對發芽環境較為嚴苛而無法發芽的種子能夠發芽，這種隨著層積時間的延長使發芽所需條件變寬的現象也發生在北美花旗松種子上，當其以4°C層積經1~6 wk時只能在25或30°C定溫有良好的發芽能力，然當層積時間延長至12 wk後，則可在10、15、20、25與30°C定溫都獲得良好的發芽表現，當層積時間再延長至48 wk時，則在10~35°C定溫發芽都能有良好的發

芽能力(Gosling et al. 2003)。本研究中的二批台灣油杉種子均呈現當濕藏時間達11 mo後有效種子就能在低溫無光環境下全部自行發芽，故本試驗原來低溫層積的試驗設計是經1~24 mo之時期，但最終只能獲得至12 mo的試驗資料。綜合上述，以經層積1~9 mo的種子發芽率與新鮮種子發芽率相較後發現大部分的台灣油杉種子不具休眠性，然推測可能約有10%的潛在有發芽能力種子具休眠性不易立即發芽；又台灣油杉種子在4°C濕藏條件下不耐久藏，9 mo後就幾乎全數發芽，也就是說，低溫濕藏並非對台灣油杉種子進行超過5 mo保存的良好方法，但若為1~5 mo內之短期儲藏並配合促進種子發芽之考量，則低溫濕藏是相當適宜的暫存方式。

因台灣油杉種子得來不易且數量稀少，故本研究在進行不同含水率之乾藏試驗時，在確定各「次種子組」含水率值後立刻以雙層鋁箔袋分裝密封，並假設在試驗期間各等級的種子含水率均能維持不變，此節省試驗材料之作法乃基於本研究室過去對多種種子進行相同研究的豐富經驗，這些結果顯示我們的操作流程確能掌握種子含水率的穩定性(Yang and Lin 1999, 2004, Yang et al. 2005)，相同的作法亦常見於近期的其它研究中(Hu et al. 1998, Kong and Zhang 1998, Pedro and Ellis 2002)。

本研究結果顯示台灣油杉種子對零下低溫非常敏感，含水率7~15%之種子於-20°C儲藏時短時間內就衰敗死亡，故其非屬乾儲型種子(Fig. 4)。其種子亦不耐乾旱，當含水率剛被調控至10~12%後，大部分種子均已死亡，故其亦不符合中間型種子之定義(Hong and Ellis 1996)，故判斷台灣油杉種子屬於異儲型。而本研究結果顯示儲藏時溫度以4°C稍優於15°C，故其較傾向於溫帶異儲型的儲藏行為(Hong and Ellis 1996)。雖然本研究結果顯示台灣油杉種子當含水率在7~15%於4°C儲藏時壽命不超過一年，然本研究因試材不足，致使15% mc至新鮮種子含水率(23~29% mc)此含水率範圍並未列入試驗設計中。另由本研究結果-當新鮮種子含水率降至15與10%，分別已有35及70%的潛在有發芽能力種子衰敗死亡來看，台灣油杉種子

在4°C儲藏時最適含水率很有可能在30%左右，再以本研究的第1批新鮮種子其發芽率只有70% (含水率為23%)來推論，台灣油杉種子的乾燥傷害大約從28% mc開始，隨著種子水分的愈加喪失而使活力愈下；而即使含水率維持在其最適界時，這樣高的種子水分狀態將使其無法具有長久的儲藏壽命。至於較精確的含水率數值與可及的儲藏壽命則尚待獲取另一批優良種子來加以試驗探討。

Hong and Ellis (1996)以分別屬於槭樹科(Aceraceae)、南洋杉科(Araucariaceae)、龍腦香科(Dipterocarpaceae)、殼斗科(Fagaceae)與桃金娘科(Myrtaceae)等5科94種種子來分析探討成熟種子的單位重量與含水率此二介量是否與種子儲藏行為具有相關性，結果發現成熟種子含水率在23%以下者屬正儲型，屬中間型者含水率約在23~55%，而異儲型者在36~90%，並謂成熟種子的含水率若低於35%者應該不屬異儲型。種子千粒重低於25 g者應屬正儲型，高於13,000 g者應為異儲型，而介於30~13,000 g者則正、異與中間型都可能。台灣油杉成熟種子的含水率約在23~29%；千粒重約50 g，若以上述Hong and Ellis (1996)之統計結果作為初步判別種子儲藏行為的依據，則其應是較傾向中間型。雖然本研究結果證明台灣油杉種子是屬異儲型，但它並不像大多數的異儲型種子對種子內水分相當敏感，稍有降低則極易死亡，而是具稍能耐乾旱的特性，如本研究的二批新鮮種子其含水率雖只有23~29%，但發芽率卻可高達70~95%，因此，若要更精細來區分時，台灣油杉種子是偏向中間型的異儲型種子。

異儲型種子多為產於熱帶及亞熱帶地區之肉質果大粒種子，而果實為毬果的針葉樹種種子多為乾儲型，屬不耐旱的異儲型者並不多見，如台灣的17種針葉樹毬果樹種中，可能只有台灣油杉的種子屬於異儲型。目前已知南洋杉科的智利南洋杉(monkey puzzle, *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch)、巴西南洋杉(Parana pine, *A. angustifolia* (Bertol.) Kuntze)、芬氏南洋杉(Klinki pine, *A. hunsteinii* K. Schumann)與闊葉南洋杉(Bunya pine, *A.*

bidwillii Hooker)，這些分佈在中南美洲、澳洲、紐西蘭、新幾內亞等亞熱至熱帶地區的樹種種子為異儲型(Tompsett 1984, Pritchard et al. 1995, Corbineau et al. 1997, Panza et al. 2002)，其有別於溫帶針葉樹種多為正儲型之特性。另Nguyen et al. (2001)報導分佈在中國南部及中南半島的雲南油杉(*Keteleeria evelyniana* Mast.)，當其種子含水率被降到5~6%時，會因油份揮發流失而導致種子全數死亡；以此結果觀之，顯然其非屬乾儲型種子，且較傾向於異儲型，其種子儲藏性質可能與台灣油杉相近。

結論

一、野生或栽植的台灣油杉均可以產生大量的有效種子，實粒率可達20%左右，這些實粒種子的發芽率更可高達95%以上。推測有效種子比率的高低主要是受胚珠能否被有效授粉所影響，因此，某一族群成熟個體數量的多寡與當年氣候是否造成交配時間上的障礙是授粉成敗的關鍵。台灣油杉相當逢機性的生產有效種子使某人工或天然族群可能長達2~3年甚至10年以上才有一次豐年，故要獲得大量的優良品質種子以進行保育工作仍屬不易，而人工控制授粉可能是有效方法。

二、台灣油杉種子不耐乾燥儲藏，當含水率降至約23%時即有部分種子開始衰敗死亡，而含水率再降至10~12%後大部分種子均已死亡，且其對零下低溫非常敏感，故屬短壽命的異儲型種子，此特性在針葉樹毬果類種子中是少見的。短期儲藏時應將陰乾篩選出來的新鮮種子維持住其含水率(約30%)，儲藏在約4°C的環境中。

三、以4°C層積經2~3 mo能有效促進台灣油杉種子發芽，低溫濕藏能促使不易發芽的潛在有效種子(約10%種子可能具休眠性)順利完成發芽，且能提高發芽速率，使種子集中在4 wk內整齊發芽。然4°C濕藏亦非台灣油杉種子的儲藏良方，因種子在此濕冷且黑暗的環境下經5 mo後會開始自行發芽，但若為5 mo內之短期儲藏並

配合促進種子發芽之考量，低溫濕藏是相當適宜的暫存方式。

四、珍貴稀有的台灣油杉無法以儲藏種子之方式來達成其區外保育目的，此點明確指出在該種可行的保育策略減少下，建議其保育等級必須維持。

謝誌

感謝林務局羅東林管處、洪西洲先生提供試驗材料與資訊，另感謝田玉娟、李瓊美、劉冠宏、黃凱郎、曾怡瑛、謝宜殷、江明鴻諸君協助種子處理、發芽試驗及資料整理等工作。

引用文獻

- Bonner FT. 1990.** Storage of seeds: potential and limitations for germplasm conservation. *For Ecol Manage* 35:35-43.
- Chung YL, Chang NH. 1990.** Information of seed technology of Taiwan important tree species. Taipei, Taiwan: Taiwan Forestry Research Institute Extension Series no. 35. 130 p. [in Chinese].
- Corbineau F, Salmen EL, Vinel D, Côme D. 1997.** Cellular and metabolic events associated with dehydration of recalcitrant *Araucaria angustifolia* embryos. Basic and applied aspects of seed biology. Proceedings of the Fifth International Workshop on Seeds, Reading, UK. p 715-21.
- Doody P, O'Reilly C. 2005.** Effect of moist chilling and priming treatments on the germination of Douglas-fir and noble fir seeds. *Seed Sci Technol* 33:63-76.
- Ellis RH, Hong TD, Roberts EH. 1990a.** An intermediate category of seed storage behaviour? *J Exp Bot* 41:1167-74.
- Ellis RH, Hong TD, Roberts EH. 1990b.** Effect of moisture content and method of rehydration on the susceptibility of pea seeds to imbibition damage. *Seed Sci Technol* 18:131-7.
- Ellis RH, Hong TD, Roberts EH, Soetisna U. 1991.** Seed storage behavior in *Elaeis guineensis*. *Seed Sci Res* 1:99-104.
- Gosling PG, Samuel Y, Peace A. 2003.** The effect of moisture content and prechill duration on dormancy breakage of Douglas fir seeds (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* [Mirb.] Franco). *Seed Sci Res* 13:239-46.
- Ho CK, Chang SH, Tsai JY. 2000.** Investigation of the formation of empty seeds in *Keteleeria davidiana* (Franchet) Beissner var. *formosana* Hayata. *Taiwan J For Sci* 15(2):209-27. [in Chinese with English summary].
- Ho CK, Yang JC. 1995.** Investigation of empty seed formation and somatic embryo induction of *Keteleeria formosana*. *Newslett Taiwan For Res Inst* 2(2):9-10. [in Chinese].
- Hong TD, Ellis RH. 1995.** Interspecific variation in seed storage behavior within two genera—*Coffea* and *Citrus*. *Seed Sci Technol* 23:165-81.
- Hong TD, Ellis RH. 1996.** A protocol to determine seed storage behavior. Rome, Italy: International Plant Genetic Resources Institute Technical Bulletin no. 1. p 62.
- Hu C, Zhang Y, Tao M, Hu C, Tao M, Chen S. 1998.** A comparison of methods for drying seeds: vacuum freeze drier versus silica gel. *Seed Sci Res* 8 (Suppl 1):29-33.
- Hung SC, Lin HC, Lee MJ, Chung JD. 2004.** The restoration of *Keteleeria davidiana* (Franchet) Beissner var. *formosana* Hayata. *Taiwan For J* 13 (3):50-7. [in Chinese].
- International Seed Testing Association. 1999.** International rules for seed testing. Rules 1999. *Seed Sci Technol* 27 (Suppl):1-333.
- Kong XH, Zhang HY. 1998.** The effect of ultra-dry methods and storage on vegetable seeds. *Seed Sci Res* 8 (Suppl 1):41-5.
- Lee CH. 1990.** Evaluation of tree seed quality. *Taiwan For J* 16 (6):7-10. [in Chinese].
- Li HL, Hsuan K. 1994.** Pinaceae. In: Editorial

Committee of the Flora of Taiwan, editor. Flora of Taiwan. Vol. 1. 2nd ed. Taipei, Taiwan: Editorial Committee of the Flora of Taiwan. p 568-9.

Lin TP, Chen MC. 1993. Desiccation intolerance in seeds of *Machilus kusanoi* Hay. Taiwan For Res Inst New Series 8(2):143-7. [in Chinese with English summary].

Lo HC, Lin WL. 1999. The plant community analysis of *Keteleeria davidiana* var. *fomosana* habitat at Pin-Lin, Taipei. J Exp For Natl Taiwan Univ 13(3):225-40. [in Chinese with English summary].

Lu SU. 1996. Rare and endangered plants in Taiwan (I). Taipei, Taiwan: Council of Agriculture. 163 p. [in Chinese].

Nguyen DTL, Nguyen MC, Nguyen VA. 2001. Preliminary seed study of *Keteleeria evelyniana*. Newsletter - Project on Handling and Storage of Recalcitrant and Intermediate Tropical Forest Tree Seeds 9:31-2.

Panza V, Láinez V, Maroder H, Prego I, Maldonado S. 2002. Storage reserves and cellular water in mature seeds of *Araucaria angustifolia*. Bot J Linnean Soc 140:273-81.

Pedro LL, Ellis RH. 2002. Seed storage behaviour of *Fagus sylvatica* and *Fagus crenata*. Seed Sci Res 12:31-7.

Pritchard HW, Tompsett PB, Manger K, Smidt WJ. 1995. The effect of moisture content on the low temperature responses of *Araucaria hunsteinii* seed and embryos. Ann Bot 76:79-88.

Roberts EH. 1973. Predicting the storage life

of seeds. Seed Sci Technol 1:499-514.

Tompsett PB. 1984. The effect of moisture content and temperature on the seed storage life of *Araucaria columnaris*. Seed Sci Technol 12:801-16.

Wang WY. 1995. Application of biotechnological techniques on the study of the genetic variations of special and rare species in Taiwan. Nat Conserv Q 11:10-13. [in Chinese].

Wang YN. 1987. Reproductive cycle and some anatomical studies on *Keteleeria fomosana* Hay. [PhD thesis]. Taipei, Taiwan: National Taiwan Univ. 98 p. [in Chinese with English summary].

Yang JC, Lin TP. 1999. The seed storage behavior of five species of *Acer*. Taiwan J For Sci 14(4):479-92. [in Chinese with English summary].

Yang JC, Lin TP. 2004. Effects of seed moisture content and storage temperature on the storage behavior of seeds of the Chinese fringetree (*Chionanthus retusus* Lindl. & Paxt.). Taiwan J For Sci 19(3):247-58. [in Chinese with English summary].

Yang JC, Kuo SR, Lin TP. 2005. Storability and treatments to overcome dormancy of sweetheart tree (*Euscaphis japonica* (Thunb.) Kanitz) seeds. Taiwan J For Sci 20 (2):179-92. [in Chinese with English summary].

Yeh CL, Fan KC. 1997. Study on the vegetation ecology of Da-Wu nature reserve of *Keteleeria davidiana* var. *fomosana*. J Exp For Natl Chung-Hsing Univ 19 (1):79-100. [in Chinese with English summary].

