

# 臺灣高海拔植物種子的發芽與休眠

◎林業試驗所育林組·陳舜英 (sychen@tfri.gov.tw)

根據臺灣植物誌第二版資料記載，臺灣原生的維管束植物共有4,077種(不含外來種)，分布數量隨著海拔升高而快速下降，到高海拔2,000~2,500 m時植物約有400種，2,500 m以上僅剩250種，但特有種比例從低海拔地區的17%升高至海拔2,500 m以上的60%。高海拔植物對氣候相當敏感，隨著氣候的變化，在春夏秋冬不同的季節裡，植物依序開花、受粉和結種子，接著種子掉落地面後於適當的時期發芽繁衍下一代，整個生殖週期皆有一定的次序。高海拔植物種子的發芽時期大部分都在春天，當氣溫回暖，土壤濕度足夠的時候，種子開始發芽。換言之，臺灣高海拔植物的種子如果在秋冬時節胚根突破種皮萌發出來，莖部的生長仍必須延遲至初春溫度上升後才會開始。

林業試驗所考量氣候變遷可能對於高海拔植物的天然更新有重大影響，在過去幾年開始著手進行生長於2,000 m以上的灌木和喬木種子的發芽研究，以瞭解這些種子的發芽特性及種子與發芽溫度間的關係，並探討高海拔植物種子有沒有休眠性，以及種子如何經由生育地環境氣候條件(如溫度和降雨)，解除種子本身的休眠性，並在適當的時期發芽。本文探討的對象包括：裸子植物三尖杉科的臺灣粗榧(*Cephalotaxus wilsoniana*)；松科的臺灣二葉松(*Pinus taiwanensis*)。被子植物薔薇科的玉山假沙梨(*Photinia niitakayamensis*)、欖大花楸(*Sorbus randaiensis*)和臺灣稠李(*Prunus obtusata*)；小蘗科的阿里山十大功勞(*Mahonia oiwakensis*)；忍冬科的樺葉莢蒾(*Viburnum*

*betulifolium*)等7種分布在高海拔的木本植物種子的發芽特性。茲分別說明如下：

## 一、臺灣粗榧

臺灣粗榧隸屬粗榧科臺灣單一屬粗榧屬，是臺灣特有的常綠喬木，分布臺灣全島海拔1,400~2,200 m山區。種子成熟期在10~11月間。本試驗種子採自海拔2,000 m中部梅峰地區。成熟種子的胚已經分化，呈線條型，胚與珠孔末端間有懸柄細胞連接。胚外圍組織包括雌配子體、內種皮和硬種皮(圖1)。當種子成熟時最外層為紅棕色的肉質假種皮。

新鮮的臺灣粗榧種子(假種皮已洗除)有深度的休眠性，研究種子在不同的溫度下發芽情形發現，種子只能在變溫15/6°C下才能發芽，且開始發芽所需的時間是一年以後，其他溫度如30/20、25/15和20/10°C都不會發芽，意思是種子發芽需要較低的溫度，且有一半時間需要低於10°C的溫度。暖低溫組合層積處理，即暖溫(25/15、20/10或15/6°C)層積36週以上，接著低溫(5°C)層積12週以上，然後再放回暖溫溫度中發芽，發芽率可達80%以上。

臺灣粗榧種子在實驗室中，經過模擬春夏秋冬的溫度環境下發芽，結果發現種子在第1年冬天落果後需要經過第2年整年的溫度變化，直到第3年的春天才會發芽。臺灣粗榧種子發芽之前胚會在種子內生長，其胚長度增加約1.2倍，然後胚根才會突破種皮萌發。此外，臺灣粗榧種子胚根長出來後，莖的初生葉在第3週開始生長。因此，臺灣粗榧種子的「深度的形態生理休眠」。

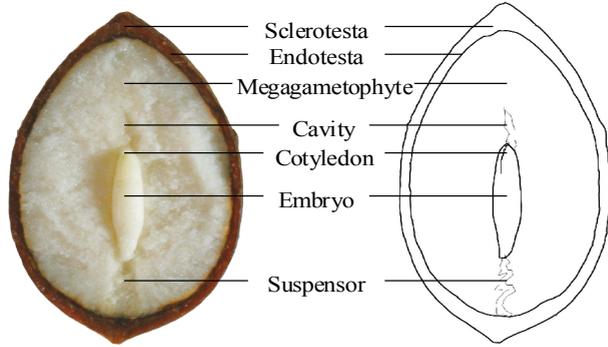


圖1 臺灣粗榧成熟的果實(左圖，陳舜英 攝)和種子剖面說明(右圖，高資棟 繪)。

Sclerotesta：硬種皮；Endotesta：內種皮；Megagametophyte：雌配子體；Cavity：空腔；Cotyledon：子葉；Embryo：胚；Suspensor：懸柄細胞。

## 二、臺灣二葉松

松科的臺灣二葉松是臺灣特有的常綠喬木，從海拔700~3,200 m山區均有分布。本試驗種子採自海拔2,500 m大禹嶺附近，毬果成熟期在11月。臺灣二葉松成熟的毬果不易開裂，毬果可加溫至60°C使鱗片裂開，然後以敲打方式脫粒。臺灣二葉松種子不論在30/20、25/15、20/10或25°C溫度下，發芽率和發芽速率皆極佳，4週後的發芽率可達到90%。因此，臺灣二葉松種子沒有休眠性。

## 三、玉山假沙梨

薔薇科的玉山假沙梨是臺灣原生的常綠喬木，分布中央山脈海拔1,500~2,500 m的森林中。本試驗種子採自海拔2,500 m的中部鳶峰附近，成熟期在11月~翌年1月，成熟果實呈鮮紅色(圖2)。玉山假沙梨種子在20/10和15/6°C變溫下的發芽率和發芽速率最佳，4週後的發芽率有30~36%，7週後的發芽率達60%；其他較高溫度如25/15°C，7週後的發芽率為48%，而30/20和25°C溫度下7週後的發芽率小



圖2 玉山假沙梨成熟的果實(陳舜英 攝)

於10%。5°C低溫層積處理4週即可打破種子的休眠，促進發芽，但5°C層積太久如12週時，全部種子皆會在低溫下發芽。經由這些實驗結果預測，生育地的玉山假沙梨果實在冬天成熟後掉落土壤中，將在春天氣溫回升和有足夠的水份下開始發芽。由於玉山假沙梨種子不能在平常的發芽溫度下4週內全部發芽完畢，故認為種子有「淺度的生理休眠」。

## 四、戀大花楸

薔薇科的戀大花楸是臺灣特有的落葉喬木，分布中央山脈高海拔地區。本試驗種子



圖3 巒大花楸成熟的果實(陳舜英 攝)

採自海拔2,960 m中部昆陽山區，果實於11月成熟呈鮮紅色(圖3)。巒大花楸新鮮種子在30/20、25/15和20/10°C變溫下24週後都沒有發芽，即發芽率0%。然而，種子可經由5°C低溫層積處理逐漸解除種子的休眠，層積時間愈長解除種子休眠的效果愈好，例如低溫層積16~20週，發芽率可達55~65%。經由實驗結果預測，在高海拔生育地的巒大花楸果實於11月掉落地面後，經過一段冬天的冷溫處理，將於春天至夏天氣溫回升和水分足夠後發芽。由於巒大花楸種子需要16週以上的低溫層積處理，才會完全打破種子的休眠，且以植物荷爾蒙激勃素GA<sub>3</sub>處理，仍無法解除種子的休眠，因此認為種子有「深度的生理休眠」。

## 五、臺灣稠李

薔薇科的臺灣稠李是臺灣原生的落葉喬木，又名塔山櫻，分布在海拔1,800~2,800 m山區，現存族群相當稀少。本試驗種子採自海拔2,700 m塔塔加地區，果實在7月間成熟，果實先由綠色轉變為黃紅色，最後變為紫紅色(圖4)。將去除果肉的種子放在25/15、20/10、15/6和25°C等溫度下發芽，34週後種子都沒有發芽，然而種子先在5°C低溫層積3個月，然後放入25/15°C溫度下，發芽率可達



圖4 臺灣稠李成熟的果實(陳舜英 攝)

66%。另外，將上述4種溫度處理34週後的未發芽種子，放入5°C低溫層積，3個月後取出放回原發芽溫度中，種子可迅速發芽，發芽率最高可達90%。臺灣稠李種子成熟時胚已發育完全，但需要3個月低溫層積處理以解除休眠性。因此，臺灣稠李種子有「生理的休眠」，而沒有形態的休眠。

## 六、阿里山十大功勞

小蘗科的阿里山十大功勞是臺灣特有的常綠灌木，分布中央山脈中、高海拔山區。本試驗種子採自海拔2,200 m阿里山地區。果實在4~5月成熟，成熟時呈紫色(圖5)。阿里山十大功勞新鮮種子在30/20、25/15、20/10和25°C溫度下3週後的發芽率可達到95%以上，顯示種子沒有生理的休眠。另外，觀察種子胚部的長度發現，新鮮種子胚的長度為3.42±0.28 mm，當胚根正要長出時的胚長度是4.49±0.30 mm，即胚長度有稍微增加，顯示種子有形態的休眠(圖6)。因此，阿里山十大功勞種子只有「淺度的形態休眠」，並無生理的休眠。

## 七、樺葉莢蒾

忍冬科的樺葉莢蒾是臺灣原生的落葉灌木，分布海拔2,300~3,100 m山區。試驗種子



圖5 阿里山十大功勞植株與成熟的果實(陳舜英 攝)

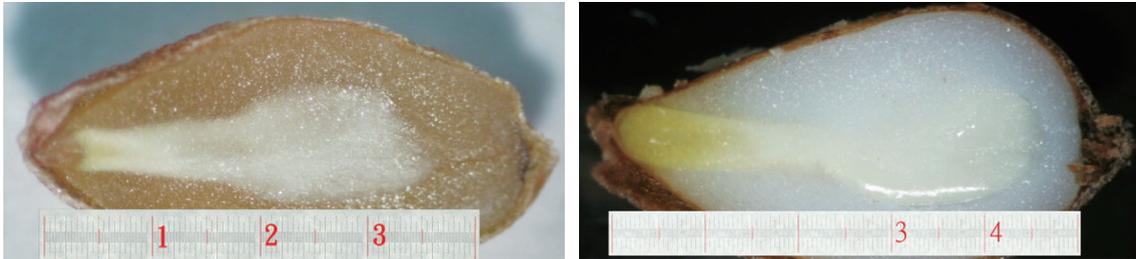


圖6 阿里山十大功勞新鮮種子胚(左圖)和胚根正要突破種皮的胚(右圖)(種子研究室 提供)



圖7 樺葉莢蒾成熟的果實(陳舜英 攝)

採自海拔3,000 m合歡山地區，果實在9~10月成熟，成熟時呈紅色(圖7)。樺葉莢蒾種子在20/10°C下16週後胚根開始萌發，32週後萌發率達90%，其他溫度如30/20、25/15、15/6和

5°C的胚根萌發率和萌發速率較差，5°C下97週後胚根萌發率仍為0%。

樺葉莢蒾種子依順序從冬天5°C開始進行發芽試驗，結果顯示胚根萌發的時間是在秋天(溫度20/10°C)；如果從夏天25/15°C開始，胚根萌發的時間也是在秋天至秋末，即溫度20/10和15/6°C時。當胚根突破種皮萌發後的種子，必須經過秋末及冬天的5°C15週以上，初生葉和子葉才會長出來。也就是說，樺葉莢蒾種子根部和莖部的萌發並不同步，在秋天發根的種子必須再經過一段長時間的低溫，莖部才會長出來，且莖的萌發是發生在春天氣溫回升之後。因此，樺葉莢蒾種子有上胚軸的休眠。新鮮樺葉莢蒾種子胚極小，長度僅約0.564 mm；當種子胚根剛要萌發之

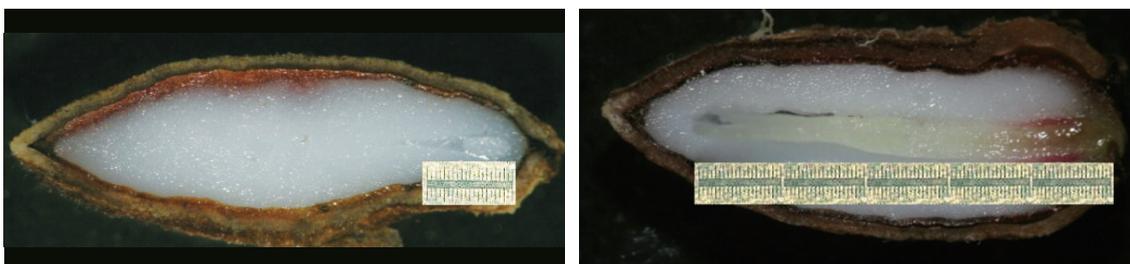


圖8 樺葉莢蒾新鮮種子胚小(左)和發芽前之種子胚已長大(右)(種子研究室 提供)

前，胚部長度會增加約6.5倍(圖8)，此時顯示種子有形態的休眠。

整體來說，樺葉莢蒾種子發芽緩慢，胚根長出來後仍需要一段低溫期使莖部生長，且胚會隨著種子發芽期間逐漸長大。就種子發芽生態而言，種子冬天落果後需等到第2年秋天胚根才會萌發；但隨之而來的冬天會解除種子上胚軸的休眠性，使種子的上胚軸在第3年春天萌發成莖。因此，樺葉莢蒾種子有「上胚軸形態生理的休眠」。

## 結語

研究高海拔2,000 m以上各具特色的7種木本植物種子休眠性發現，臺灣粗榧種子有深度的形態生理休眠，臺灣二葉松種子沒有休眠，玉山假沙梨種子有淺度的生理休眠，巒大花楸有深度的生理休眠，臺灣稠李種子有生理休眠，阿里山十大功勞有淺度的形態休眠，樺葉莢蒾種子有深度的上胚軸形態生理休眠。無休眠和淺度休眠的種子將在1~2個月內發芽完畢，但深度休眠的種子需要數個月至1年以上，休眠性才會被打破，種子才有發芽的可能。另外，具有上胚軸休眠的樺葉莢蒾種子，雖然胚根已經長出來，但上胚軸初生葉和子葉需要漫長時間的低溫處理才會長出來。我們推測高海拔植物的種子冬天落果後正值低溫期，低溫可打破種子的生

理休眠，但不能使種子發芽，因為太冷的關係，子葉和初生葉不會出土發芽。因此，無休眠或淺度休眠的種子需於隔年春天，氣溫回暖，且水分足夠後才會發芽。阿里山十大功勞種子成熟期是4月，雖然種子有淺度的形態休眠，但胚在1~2週內就會發育完全，種子很快就會發芽。另有一群深度休眠的種子，種子冬天落果後，必須經過第2年整年的春夏秋冬，直到第3年春天時初生葉才會出土，例如臺灣粗榧種子冬天掉落林地後，需要經過春天和夏天的暖溫，以及秋天和冬天的低溫，直到第3年春天才發芽。樺葉莢蒾因有上胚軸休眠的問題，種子冬天落果後於第2年秋天胚根長出來，但是這些胚根長出來的種子，需要經過當年冬天的低溫，然後在第3年春天長出初生葉。試想，如果不是經過如此複雜的生態發芽階段，種子胚根和初生葉同時在秋天生長出來，此脆弱的小苗木遇到高山冬天的嚴苛低溫期，小苗是無法生存下來的。由以上的研究，我們可瞭解到高山植物為繁衍下一代，已發展出一套獨特的種子發芽機制，以適應生育地的氣候環境。氣候變遷首先衝擊到的將是氣溫和降雨，而溫度和水分對控制種子休眠和發芽扮演相當重要的角色。未來氣候暖化也許會加速種子喪失休眠性，但相對的雨量不足或分配不平均也造成了更狹隘的發芽空間。☀