

國立臺灣大學生物資源暨農學院園藝學系

碩士論文

Department of Horticulture

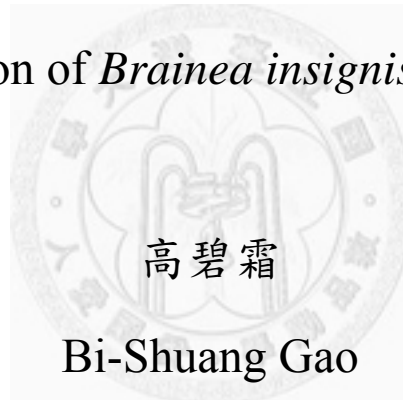
College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

蘇鐵蕨之穴盤栽培

Plug Production of *Brainea insignis* (Hook.) J.Sm.



指導教授：楊雯如 博士、葉德銘 博士

Advisor : Dr. Wen-Ju Yang and Prof. Der-Ming Yeh

中華民國 100 年 6 月

June, 2011

目錄

目錄.....	i
摘要.....	iii
Abstract.....	iv
圖目次.....	vi
表目次.....	vii
前言 (Introduction).....	1
前人研究 (Literature Review)	
一、蘇鐵蕨簡介.....	3
二、蕨類孢子繁殖之影響因子.....	4
三、光線及養分對蕨類孢子體生長之影響.....	17
材料與方法 (Materials and Methods)	
一、植物材料.....	22
二、試驗設計.....	22
試驗一 孢子撒播密度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響.....	22
試驗二 孢子撒播密度對蘇鐵蕨配子體長、寬及性別之影響.....	24
試驗三 養液濃度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響.....	24
試驗四 光度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響.....	26
試驗五 移植方式、馴化光度及葉片數對蘇鐵蕨幼孢子體存活率的影響.....	27
試驗六 光度對蘇鐵蕨幼孢子體生長之影響.....	27
試驗七 蘇鐵蕨成熟孢子體之光合作用測定.....	29
三、統計分析.....	29
結果 (Results)	
一、孢子撒播密度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響.....	31
二、孢子撒播密度對蘇鐵蕨配子體長、寬及性別之影響.....	31

三、養液濃度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響.....	32
四、光度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響.....	33
五、移植方式、馴化光度及葉片數對蘇鐵蕨幼孢子體存活率的影響.....	34
六、光度對蘇鐵蕨幼孢子體生長之影響.....	35
七、蘇鐵蕨成熟孢子體之光合作用測定.....	36
討論 (Discussion)	
一、孢子撒播密度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響.....	60
二、養液濃度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響.....	62
三、光度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響.....	64
四、移植方式、馴化光度及葉片數對蘇鐵蕨幼孢子體存活率的影響.....	65
五、光度對蘇鐵蕨幼孢子體生長之影響.....	66
六、蘇鐵蕨成熟孢子體之光合作用測定.....	67
結論 (Conclusion)	68
參考文獻 (References)	69
附錄 (Appendix)	
附錄 1. 強生氏營養液配方.....	77
附錄 2. 配子體長、寬之示意圖.....	78
附錄 3. 蘇鐵蕨人工繁殖時程表.....	79

摘要

台灣有高達六百多種蕨類，其中有一些是原生種；然有關其園藝利用潛力的研究仍非常有限。其中烏毛蕨科蘇鐵蕨屬蘇鐵蕨 [*Brainea insignis* (Hook.) J.Sm.] 為具有園藝觀賞價值的原生種，其園藝性狀為直立莖、一回羽狀複葉叢生於莖頂、新葉萌發時呈紅色、高可達 1 公尺的樹蕨。

在 7.5、15、22.5 或 30 顆孢子/ cm^2 孢子撒播密度試驗範圍中，孢子撒播密度不影響蘇鐵蕨的孢子發芽率，但影響孢子體形成的數量。平均撒播 7.5、15、22.5 或 30 顆孢子/ cm^2 ，孢子發芽率無顯著差異，在 61%-76% 之間，15 顆孢子/ cm^2 以上，而無配子體之穴格比率才會低於 1%；其後孢子體密度分別為 0.6、2.5、7.9 及 7.5 棵孢子體/ cm^2 。孢子撒播密度亦會影響配子體性別，低密度下雌配子體數偏高，高密度下雄配子體數偏高。每平方公分平均撒播 3、6、11、19、27 或 55 顆孢子，在 3 顆孢子/ cm^2 下，64% 配子體為雌性；反之，在 55 顆孢子/ cm^2 則 61% 配子體為雄性。由孢子體的葉片數及葉片長來看，以處理 15 顆孢子/ cm^2 為建議播種密度，其生長量最高，平均具 3 片葉且葉片長達 1.78 cm。

本研究亦探討養液需求對蘇鐵蕨孢子體發育的影響。以 0%、25%、50% 或 100% 強生氏養液培養者，其無孢子體之穴格比率分別為 59.9%、56.6%、29.3% 和 98.2%。50% 強生氏養液的之穴格，具最高孢子體數量(3.4 棵孢子體)、最多孢子體葉片及最高鮮重(101.8 mg)、其葉片葉長最長且有較高 SPAD 值。

蘇鐵蕨的孢子發芽需要光，在黑暗處理下發芽率僅 2.5%，在 20、31、38、47 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PPF 光照下，發芽率皆在 72%-83% 之間。隨著光度的增加，雄配子體比例下降的趨勢。光照 47 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PPF 者最早長出孢子體，且孢子體密度最高(6.4 棵孢子體/穴格)，穴格整齊度高，達 93%。小苗具三片葉時移植，移植前在 180 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光度下馴化 2 周可減少死亡率且促進小苗之健化。幼孢子體（具 6 至 10 片葉）在 60 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下生長勢較 90、120、150 及 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之光度強。

Abstract

In Taiwan, there are more than 600 species of pteridophyte and some of them are native species; however, the evaluation of their potential in horticulture was very limited. Among the native species, *Brainea insignis* (Hook.) J.Sm. of Blechnaceae is of horticultural potential. The pteridophyte is often higher than 1 m and characterized with an erect stem and clustered single pinnate compound leaves. Moreover, the reddish new fond enriched its ornamental value.

Among the 4 sowing densities, 7.5, 15, 22.5, 30 spores/cm², sporophyte formation and plug uniformity of *Brainea insignis* was affected by spore sowing density. The spore germination rates, 61%-76%, were not significant different among the sowing densities. The ratio of null plug (plug with no gametophyte) was less than 1% when the sowing density was higher than 15 spores/cm². Besides, the sporophyte density was 0.6, 2.5, 7.9, and 7.5 sporophytes/cm², respectively. Sowing density also affected gametophyte gender expression; the gender tended to develop into female under lower density and to develop into male under higher density. The ratio of female gametophyte reached 64% under 3 spores/cm², and the ratio of male gametophyte tended to be 61% under 55 spores/cm². In consideration of the sporophyte biomass, 15 spores/cm² was suggested for the highest growth, 3 leaves per sporophyte and the leaf length was 1.78cm in average.

Nutrient requirement for sporophyte development of *Brainea insignis* was also investigated in this study. The ratios of plugs with no sporophyte were 59.9%, 56.6%, 29.3% and 98.2% for sowing and growing under 0%, 25%, 50%, and 100% Johnsons' solution, respectively. Sporophyte/ plug, number of leaves/plug, fresh weight/ plug were highest when 50% Johnsons' solution was supplied. Besides, the leaves under such nutrient condition were largest and with highest SPAD value.

Irradiance was acquired for spore germination of *B.insignis*. The germination rate was 2.5% under dark, but reached 72%-83% under 20, 31, 38 and 47 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PPF. Male gametophyte rate decreased as light intensity increased. Under 47 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PPF, sporophytes appeared earliest and the number of sporophytes per plug were the highest (6.4 sporophytes/plug). Besides, the sporophyte uniformity reached 93%. Two weeks of acclimation under 180 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PPF was suggested for 3-leaves sporophyte before transplanting. The growth of young sporophyte (with 6-10 fronds) was much vigorous under 60 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ than under 90, 120, 150 and 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

圖目次

圖 1. 蘇鐵蕨撒播後第 97 天時不同孢子撒播密度對孢子體形成的影響 (A) 7.5 顆/ cm ² 孢子 (B) 15 顆/cm ² 孢子 (C) 22.5 顆/cm ² 孢子 (D) 30 顆/cm ² 孢子....	38
圖 2. 不同孢子撒播密度對蘇鐵蕨配子體性別比率的影响..	39
圖 3. 強生氏養液濃度對蘇鐵蕨孢子體形成的影響 (A) 0% 強生氏養液 (B) 25% 強生氏養液 (C) 50% 強生氏養液 (D) 100% 強生氏養液.....	44
圖 4. 100 天時不同強生氏養液濃度試驗每穴格內蘇鐵蕨的生長情形.....	45
圖 5. 光度對蘇鐵蕨孢子發芽率的影响.....	46
圖 6. 蘇鐵蕨配子體的形態 (A)雄配子體 (B)藏精器 (C)精子 (D) 藏卵器.....	47
圖 7. 光度處理在試驗第 47 天、54 天及 61 天時對蘇鐵蕨配子體性別相對比率之影 響.....	48
圖 8. 光度對蘇鐵蕨穴盤孢子體形成之影響.....	50
圖 9. 光度對蘇鐵蕨每穴格孢子體數的影响.....	51
圖 10. 光度對蘇鐵蕨孢子體形成的影響 (A) 20 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (B) 31 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (C) 38 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (D) 47 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	52
圖 11. 蘇鐵蕨葉片在不同光度處理下第一周之 Fv/Fm 值的變化.....	54
圖 12. 光度對蘇鐵蕨孢子體 SPAD-502 值的影響.....	55
圖 13. 光度對蘇鐵蕨新葉數及總葉數的影响.....	56
圖 14. 蘇鐵蕨在 8 點到 14 點且光度 250 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，溫度 27°C 的環境下的淨光 合作用速率.....	58
圖 15. 光度對蘇鐵蕨的淨光合作用率之影響.....	59

表目次

表 1. 孢子撒播密度對蘇鐵蕨孢子發芽率、孢子體密度、孢子體生成率、孢子體葉片數、葉片長及無配子體之穴格比率之影響.....	37
表 2. 蘇鐵蕨撒播第 28 天時撒播密度對不同性別配子體的長度及寬度之影響.....	40
表 3. 強生氏養液濃度對蘇鐵蕨孢子發芽率、無配子體之穴格比率及每穴格配子體數量的影響.....	41
表 4. 強生氏養液濃度對蘇鐵蕨無孢子體之穴格比率、每穴格孢子體數量、每穴格植體鮮重、葉片數、最大葉片長及葉片 SPAD-502 值的影響.....	42
表 5. 養液濃度對蘇鐵蕨介質的 EC 及 pH 值之影響.....	43
表 6. 蘇鐵蕨撒播後第 47 天時光度對不同性別的配子體長度及寬度的影響.....	49
表 7. 移植方式、葉片數及光度對蘇鐵蕨存活率的影響.....	53
表 8. 光度對蘇鐵蕨最大葉長、葉寬、葉厚及羽片數的影響.....	57



前言

台灣地處中、低緯度，四周環海，有黑潮等洋流經過使得雨量豐沛，且長期受歐亞板塊及菲律賓海板塊的推擠，又位於環太平洋的火山地震帶，使得地形多變，海拔落差相差近四千公尺，呈現熱帶、亞熱帶、溫帶、寒帶等多種氣候垂直分佈。綜合上述條件下，使得面積僅三萬六千平方公里的蕨小國，是世界上蕨類密度最高的地區之一，分布有高達六百多種蕨類 (郭，1997)。其中不乏許多具有園藝利用潛力的種類，但市面上流通的蕨類卻多是國外進口品種，原生種的利用程度及栽培資料相對稀少。對於台灣的業者而言，若使用在地種源可以更適合台灣的生產環境，降低生產成本，且可增加蕨類在園藝利用上的選擇性。未來可多加使用性狀優良的原生種供應市場需求，增加選擇並降低種苗成本。

蕨類的商業繁殖主要有兩種方法，分別是組織培養或孢子撒播法 (Somer et al., 2010)。以組織培養為主要繁殖方法的蕨類有幾項特點：量大、孢子撒播不易或不產生孢子。以波斯頓腎蕨 [*Nephrolepis exaltata* (L.) Schott ssp.] 為例，其市場上的需求量大且不產生孢子，因此利用組織培養則可短時間內大量生產，且確保性狀整齊單一，雖然成本較其它方法為高，但快速、穩定使得組織培養成為主要商業生產方式 (Fernández et al., 2010; Hoshizaki and Moran, 2001; Nowak et al., 2002)。而其它蕨類則多以孢子撒播大量繁殖，優點是孢子取得的成本低廉，但因配子體的藏精器、藏卵器的產生具環境決定性，而使得蕨類種苗生產技術門檻較一般種子植物為高 (Fernández et al., 2010; Klekowski, 1969; Huang et al., 2004; Miller, 1968; Somer et al., 2010)；但若能得到光度、溫度、施肥濃度、孢子儲藏品質及濕度等等條件的適當範圍，就能以極為低廉之成本獲得良好的種苗，目前台灣以孢子繁殖生產自有蕨類種苗的技術有待建立。

蘇鐵蕨 [*Brainea insignis* (Hook.) J.Sm.] 是烏毛蕨科蘇鐵蕨屬植物，分布範圍廣泛，遍佈台灣、東南亞及中國。在台灣的生育地分布在海拔 800 到 1100 公尺，

性喜向陽且土壤排水良好的坡地，特別是乾燥至半乾燥地 (林，2007; 翁，1998)。莖直立，高可達 1 公尺，葉叢生莖頂，為一回羽狀複葉，新葉萌發時呈紅色，為少數幼葉呈紅色的樹蕨，具有園藝觀賞價值。

林 (2007)指出蘇鐵蕨孢子繁殖以 25 °C 及撒播時介質浸潤一次的 100% 強生氏養液最適合配子體發育及孢子體形成；而孢子體生長以日夜溫 30/25 及 25/20 °C 為佳，且每週應施用一次 50% Johnson's solution。且以施加 12 mM 的氮時植株的生長最佳。

適合蘇鐵蕨配子體及孢子體生長的條件雖已大致瞭解(林，2007)，但若要以商業模式大量生產蘇鐵蕨種苗，則須瞭解更多對於蘇鐵蕨配子體性別產生的條件，而本論文的目的即為瞭解更多商業栽培上影響蘇鐵蕨小苗生產效率的可調條件，諸如孢子撒播時的密度、光度、更合適的養液濃度。此外，並量測蘇鐵蕨成熟植株的光反應曲線，期能更加瞭解適合蘇鐵蕨生長的條件，以建立整個生長世代的繁殖體系，希望能供未來園藝或復育上的應用。

前人研究 (Literature review)

一、蘇鐵蕨簡介

烏毛蕨科之部分種類因具有小型的直立莖而在市面上受到歡迎。在台灣原產的烏毛蕨科植物中，以蘇鐵蕨具有明顯之直立莖，為極具市場潛力之種類。

(一) 分類及分布

烏毛蕨科在全世界有 8 屬 180-230 種。本科植物特徵為具直立莖或橫走莖，葉片一回羽狀深裂或複葉，幼葉多泛紅色。在台灣分佈有狗脊蕨屬 (*Woodwardia*)、烏毛蕨屬 (*Blechnum*)及蘇鐵蕨屬 (*Brainea*)，共 3 屬 11 種。

烏毛蕨科為泛世界分布，種間歧異度最大的地區為東南亞，在台灣以中、低海拔森林為主要生長環境，少數種類分布在林緣處 (郭，1997; 2001)；蘇鐵蕨是烏毛蕨科 (*Blechnaceae*)，蘇鐵蕨屬之單屬單種的植物 (郭，1997)，分布範圍廣泛，遍佈台灣、東南亞及中國；在台灣主要分布在中部 800-1100 m 的山區，以惠蓀林場一帶為主 (郭，1997; 翁，1998)。蘇鐵蕨雖然分布廣泛，但可能因生育地帶位於人類開發易達之林緣處，或生長緩慢不及被砍伐的速度，在各國多屬瀕危植物 (林，2007)，而根據 IUCN (1994) 的評估標準，在台灣，蘇鐵蕨被劃分的等級為瀕臨絕滅。

(二) 形態

蘇鐵蕨主莖的高度可達 50 cm，為小型的樹蕨。莖頂被覆褐色長披針形鱗片。葉叢生莖頂，為一回羽狀複葉，葉柄長 10-20 cm，葉片略成長橢圓形，長 60-100 cm，寬 15-25 cm，具頂羽片；羽片線形，長 7-12 cm，寬約 1cm，羽軸兩側各有一行

歪斜的三角形網眼，網眼中無游離小脈，網眼外為游離脈 (郭，2010)。孢子囊群沿網眼著生，無孢膜 (Huang, 1994)。

(三) 生長習性

蘇鐵蕨喜向陽坡面且土壤排水良好的地區。在臺灣埔里石坑地區的調查顯示生長具有明顯的季節性：4 月春季為主要的生長季節，有大量新葉萌發且展開；5 月為主要的展葉期、孢子成熟期及孢子發散期；秋季生長變緩慢，新葉萌發數量減少；12 月至隔年的 3 月則是主要的生長停滯期(林，2007)。

二、蕨類孢子繁殖之影響因子

蕨類的生活史可分成配子體世代及孢子體世代，對個體而言：配子體的染色體為單倍，孢子體世代的染色體則是為雙倍 (Raven et al., 2003)。以下謹分成孢子、配子體、幼孢子體及具產孢子能力的成熟孢子體四個部分進行探討。

蕨類依照孢子的形態可以區分為兩類，同形孢子及異形孢子。同形孢子類的蕨類，其孢子形狀、大小一致；而異形孢子類的蕨類具有大孢子及小孢子，大孢子發育成雌配子體，小孢子發育成雄配子體。大部分的蕨類屬於同形配子類，蘇鐵蕨即為此類。而水生蕨類例如田字草科、槐葉蘋科及擬蕨類的水韭科、卷柏科、木賊科等的蕨類具有異形孢子 (郭，1997; Fernández et al., 2010; Miller, 1968)。

同形孢子蕨類的孢子發芽率會隨著種類不同、孢子大小、儲存的時間及環境濕度及溫度等因子而變化，而撒播時的孢子消毒與否也會影響發芽率 (Aragon and Pangua, 2004; Camlon, 1999; Kiss and Kiss, 1998; Simabukuro et al., 1998)。

同形孢子類的蕨類配子體的性別表現不穩定 (Korpelainen, 1998)，易受環境影響，即具有環境決定性(environmental sex determination)，即發芽及生長的環境決定配子體性別的形成 (Bull, 1981)。Döpp (1950)發現促精素 (antheridiogen)控制蕨

[*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn] 的性別表現，認為部分蕨類配子體的性別基因表顯化 (epigenetic action) 是受到促精素的影響，此後對於同形孢子蕨類的性別成因之研究多著重在促精素的成分及其作用 (Fernández et al., 2010)。

目前蕨類中分離出的促精素大多是 gibberellins 相關物，例如 3 α -hydroxi-9,15-cycle-GA₉、3-epi-GA₆₃、GA₇₃ methyl ester、GA₁₀₉ 及 antheridic acid 等等 (Fernández et al., 2010)；但不是所有蕨類的促精素皆與 GA 相關，如 Menéndez 等人 (2006) 施加多種的 GA 及 GA 合成抑制物 (flurprimidol) 在 *Blechnum spicant* L. 上，卻不能取代或影響其內生促精素之作用，無法使其產生藏精器。

促精素為蕨類性別控制的重要角色，在孢子撒播後，水蕨 [*Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn.] 配子體會長成雌雄同體；而 *Blechnum* 則長成為雌配子體，且此配子體會分泌促精素至介質中，以促其他生長較慢的配子體變成雄的。促精素造成了很多個雄配子體環繞少數的雌配子體，減少配子體內的自交可能，而增加配子體間雜交的機率 (Takeno and Furuya, 1987)。且以營養及演化的角度上而言，較大、營養較好的配子體較易產生合子將更有利於支持幼孢子體的生長，且透過促精素的作用，可進一步避免同一族群中可能的競爭對手 (Hamilton and Lloyd, 1991)。

促精素可調節配子體間之競爭壓力，促使大多數同形孢子類蕨類在適當環境下的配子體多發育為兩性或雌配子體，但在不合適的環境下可能會長成雄配子體或沒有性器官的配子體 (Fernández et al., 2010; Miller, 1968)。而配子體的性別發生機率不同，使得其產生孢子體的機率亦不相同，則蕨類可藉此機制調整其族群壓力。

多數的蕨類行有性繁殖，主要有兩種可能受精的方式：配子體間交配 (Intergametophytic mating) 及配子體內交配 (Intragametophytic mating) (Klekowski, 1969)。雖然依蕨類種類而異，但一般撒播時，在有足夠的雄配子體的族群的前提下，提高兩性配子體或是雌配子體的比率，則可產生較多的孢子體。因此商業繁

殖時，配子體能否有適當的藏卵器及藏精器比率，有決定性的重要。瞭解目標蕨類配子體世代適當的生長環境條件則是調整配子體性別的關鍵：包含孢子品質、儲存時間及儲存環境、孢子消毒、撒播用介質、孢子撒播密度、撒播溫度、孢子撒播到幼孢子體時的光線和礦物營養等相關因子。

(一) 孢子品質、儲存時間及儲存環境對孢子發芽率、配子體生長及性別的影響

蕨類孢子成熟後，其孢子發芽力可維持幾天到數年不等，依種類而異 (Miller, 1968)。且除了種類的差異外，孢子品質、儲存前的處理、儲存時間及儲存環境等也會顯著影響孢子發芽率 (Camloh, 1999; Miller and Wagner, 1987; Raghavan, 1993)。

蕨類孢子受生長環境影響其發芽率。分布在不同地區之莎草蕨類的 *Schizaea pusilla* Pursh. 的孢子受到其原生環境影響而呈現不同的發芽率，其孢子在同樣的儲存時間及溫度下，分布於 New Jersey 的孢子發芽率及發芽勢皆明顯高於分布於 Nova Scotia 者 (Kiss and Kiss, 1998)。

孢子品質除了影響其發芽的比率，亦會影響配子體的性別 (Kiss and Kiss, 1998; Sayers and Hamilton, 1995)。水蕨 [*Ceratopteris richardii* (L.) Brongn.] 雖為同形孢子，但仍可區分其孢子個體大小，而通常同一聚落中，個體大的孢子會較早發芽。當大的孢子較先發芽時，其之後會長成兩性配子體，而附近個體較小的孢子則會傾向長成雄配子體；但若大及小的孢子同時發芽，則配子體無顯著之性別傾向 (Sayers and Hamilton, 1995)。

鱗蓋鳳尾蕨 (*Pteris vittata* L.) 的孢子內部的可溶性糖、游離胺基酸及儲存性蛋白質的含量隨著儲存時間的增加而下降。例如新鮮孢子的可溶性糖、游離胺基酸及儲存性蛋白質的含量皆較儲存 100 天的孢子高約 3-4 倍。且儲存時間影響撒播後孢子體積的膨脹速率，在撒播後 48 小時，新鮮孢子的體積是原來的 119.48%，但儲存 100 天的孢子僅能增加 7.46% 的體積。隨著儲存時間的增加，孢子發芽率降低

且發芽延遲，配子體的大小和假根的長度皆減少，但配子體的細胞數量及假根數則不受儲存時間的影響 (Beri and Bir, 1993)。

杪櫛科 *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin 的新鮮孢子及儲存 180 天的發芽率無差異，且發芽後觀察至第 12 天時，假根及絲狀體的階段亦皆無差異 (Rechenmacher et al., 2010)。

鹿角蕨 [*Platycterium bifurcatum* (Cav.) C. Chr.] 孢子儲存時間介於 2-14 個月之間時，其儲存時間不影響其發芽率，但會影響配子體初期的發育，配子體的後續發育則不受影響。儲存 14 個月的孢子發育成配子體時其假根的數量及長度都較差；但在配子體發育 10 天後，不同孢子儲存時間處理間的發育情形無差異 (Camloh, 1999)。

儲存的環境條件也顯著影響孢子發芽率。南歐常生長在高濕、氣候溫和的河邊林地的 5 種瀕危蕨類，蚌殼蕨科之 *Culcita macrocarpa* C. Presl、鱗毛蕨科之 *Dryopteris aemula* (Aiton) O. Kuntze、*D. corleyi* Fraser-Jenkins 及 *D. guanchica* Gibby and Jermy 和烏毛蕨科之 *Woodwardia radicans* (L.) Sm. 之孢子活力明顯受到其儲存時間、環境濕度及溫度的影響；儲藏在溫度 5 和 20°C 下濕潤的培養基上的孢子活力較易維持，且在 5°C 下可避免暗發芽及細菌或真菌的污染。而以密封罐且低濕度的乾儲容易隨著儲存時間的增加而使得活力下降，其中 *W. radicans* 及水生的 *C. macrocarpa* 在儲藏超過 6 個月後，孢子的活力皆急速下降 (Quintanilla et al., 2002)。

同為石生植物、環北種 (circumboreal species) 之鐵角蕨科的 *Asplenium adiantum-nigrum* var. *adiantum-nigrum*、*A. adiantum-nigrum* var. *silesiacum*、*A. septentrionale* subsp. *septentrionale* 及 *A. ruta-muraria* subsp. *ruta-muraria* 的孢子儲存時間、環境濕度及溫度亦對孢子活力有明顯的影響，乾儲較易維持這 4 種鐵角蕨科蕨類的孢子活力，而 -20°C 下濕儲則顯著減少孢子的活力 (Aragon and Pangua, 2004)。適合不同蕨類的儲存條件不盡相同，顯示設計孢子儲存條件時，須考慮蕨

類之科屬特性及原生環境條件以達最佳儲存環境。

(二) 孢子消毒

蕨類的孢子細小，常帶有雜質，且雜質中常含有細菌、藻類或是真菌，造成撒播時孢子發芽率下降或配子體不易形成，撒播前將孢子消毒可減少這些污染發生。

孢子消毒時常用的殺菌劑在殺菌同時也可能殺死孢子，因此，殺菌劑的劑量及殺菌的時間非常的重要。光發芽型的孢子可在發芽前先在黑暗中培養一段時間，讓細菌及真菌長出來再進行消毒，可以讓殺菌劑的效果更加顯著(Schedlbauer, 1976, Simabukuro et al., 1998; Voeller, 1964)。且消毒的方式會影響消毒的效率及均勻程度，Wu 等人(2009)比較相同殺菌劑在包裹法 (packet method)、離心法 (centrifuge method)及過濾法 (filter method)下對消毒的效率；以過濾法效率最高，過程是將孢子懸浮液以濾紙過濾後，以 70%酒精蒸發剩餘水分取得孢子，再以殺菌劑浸潤 2 次後以蒸餾水清洗 6 次，以濾紙過濾取得孢子，再與蒸餾水配置成孢子懸浮液使用，其孢子無污染且發芽率最高，此外，過濾法還有可一次處理大量的孢子且不易流失及撒播時孢子密度可以十分均勻等的優點。

次氯酸鈉 (NaOCl)為常用的殺菌劑，在杪櫞屬的 *Cyathea delgadii* Sternb. 使用 0.5% NaOCl 時，可幾乎殺光細菌且孢子發芽率未下降；但在 1% NaOCl 的濃度下，會減少孢子發芽；而在 5% NaOCl 下的孢子真菌感染率僅剩 3.3%，但同時抑制孢子發芽。且同樣濃度殺菌劑下，增加清洗次數無法減少細菌感染率 (Simabukuro et al., 1998)。而以 0.5%的 NaOCl 潤洗巒大蕨 [*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn] 孢子 25 秒 (Näf, 1958)及 15%的濃度潤洗密穗蕨 [*Anemia phyllitidis* (L.) Sw.] 孢子 10 分鐘的殺菌率最高(Weinberg and Voeller, 1969)。顯示不同蕨類適合的濃度及殺菌時間差異極大。而儲存效果亦受殺菌的影響，鹿角蕨 (*Platycerium bifurcatum*) 孢子以次氯酸鈉先進行殺菌後再儲存時，孢子的儲存時間影響發芽率，且並非最新鮮的孢子發

芽率最高；殺菌後以儲存 2-3 個月的孢子發芽率最佳 (Camloh, 1999)。次氯酸鈉可有效殺菌，但使用時易漂白孢子，在消毒過程中很難判斷孢子是否已從濾紙或容器上沖洗下來，過程中易造成孢子流失 (Wu et al., 2009)。

次氯酸鈣 ($\text{Ca}(\text{OCl}_2)$) 的效果與次氯酸鈉類似，但仍有些微差異。例如在 *Cyathea delgadii* Sternb. 使用 $\text{Ca}(\text{OCl}_2)$ 為殺菌劑，在 0.5%-5% 的濃度之間可幾乎殺死細菌，但對真菌無效，且高濃度下不會抑制孢子發芽 (Simabukuro et al., 1998)。而水蕨孢子以 1% $\text{Ca}(\text{OCl}_2)$ 潤洗 4 分鐘的殺菌率最高 (Schedlbauer, 1976)。

Nystatin (紐黴素) 為廣泛應用的殺菌劑；在植物上，常用來作為種子殺菌劑，主要用來抑制真菌，在 *Cyathea delgadii* 使用 Nystatin 為殺菌劑時，可同時降低真菌及細菌的發生率，其中以抑制真菌的程度較高，且不會影響孢子發芽率 (Simabukuro et al., 1998)。

氯化銀 (HgCl_2) 亦為常見的殺菌劑，使用 0.1% 的濃度在荷葉鐵線蕨 (*Adiantum reniforme* var. *sinense* Y. X. Lin) 上為殺菌劑時，殺菌率高，但是缺點為氯化銀毒性太強，易汙染環境，使用後不可直接丟棄，需收集至相關單位處理 (Wu et al., 2009)。

(三) 撒播介質對孢子發芽及配子體發育之影響

介質的種類、pH 值、濕度等因子皆影響蕨類孢子發芽、配子體及孢子體的生長。且介質種類影響蕨類配子體性別、受精的表現及孢子體的營養吸收等。(Fernández et al., 2010; Fiori et al., 2009; Miller, 1968; Nondorf et al., 2003; Prada et al., 2008; Rubin et al., 1985)

原生於溫帶北非的子遺植物，鳳尾蕨屬 *Pteris incomplete* Cav. 以瓊脂培養基培養者，配子體超過 80% 為雄性，約 20% 為雌性；而以土壤培養時，雄配子體及雌配子體則各約為 40%，約 20% 為兩性配子體 (Prada et al., 2008)。

而同屬於鳳尾蕨屬的鱗蓋鳳尾蕨以瓊脂培養基培養者，約 70% 為雌配子體，

及部分的兩性及雄配子體，以土壤培養者，則形成 100% 的雌配子體 (Prada et al., 2008)。

球子蕨屬的 *Onoclea sensibilis* L. 的配殖器發育過程，大多為先分化藏精器，後再分化藏卵器，即大多數的配子體為雄性或兩性配子體，僅有少數配子體不分化藏精器，只分化藏卵器，也就是雌配子體。撒播在坩堝壤土或 Mitchell 灰燼土壤 (1932) 的 *O. sensibilis* 僅有 2% 長成雌配子體，但 *O. sensibilis* 撒播在以瓊脂為主的 Voth 培養基 (1943) 下長成雌配子體的比率高達 22% (Rubin and Paolillo, 1983)。撒播在 Mitchell 灰燼土壤中的孢子撒播密度不影響其配子體的性別表現及長出孢子體的比率；但在 Voth 培養基下的 *O. sensibilis* 配子體性別表現及長出孢子體的比率受其孢子撒播密度的影響，在低密度下的配子體性別表現及長出孢子體的比率皆較高 (Rubin et al., 1985)。

卷柏科、異形孢子的 *Selaginella apoda* (L.) Spring 的受精成功率受到其介質種類的影響，在添加了 Klekowski 養液 (1969) 的高壓殺菌水中的受精成功率最高，達 95%，而在高壓殺菌水中的受精成功率則約有 60%-80%，最差的介質則是土壤，其僅約有 60% 的受精成功率 (Schulz et al., 2010)。

大部分蕨類因為原生環境多為森林或濕潤地帶，其發芽適合的介質 pH 值介於弱酸至中性之間 (Miller, 1968)。少數蕨類喜鹼性介質，例如原生於石灰岩沙漠地帶的 *Notholaena*, *Pellea*, *Cheilanthes* 屬內多個種類皆喜高 pH 值 (Hevly, 1963)。

廣泛分佈於加拿大南部至墨西哥中部、生長環境多為河岸邊或石灰岩的裂縫，且生長習性為早生性的蕨類 *Cheilanthes feei* Moore，其孢子的發芽率在 pH 4.5 及 5.5 或偏鹼性的 pH 8.5 培養基下無顯著差異，顯示分布範圍廣的 *C. feei* 對介質 pH 4.5-8.5 之間的適應性廣 (Nondorf et al., 2003)。

鱗蓋鳳尾蕨的孢子及配子體在 pH 值高達 8.0 的土壤下，其孢子發芽率提高、原絲體出現加速、配子體形成加速及孢子體提早出現，但孢子體出現後，其孢子葉生長不會加速。在高鈣含量的土壤中，鱗蓋鳳尾蕨的原絲體出現亦會加速 (Wan

et al., 2010)。

原生於巴西雨林的蚌殼蕨科樹蕨 *Dicksonia sellowiana* (Presl.) Hook 之幼孢子體適合種植在低 pH 值，高氮、磷、鉀及鈣的土壤，但不適合種在高氮高鋁的土壤。高 pH 值時，無論土壤的肥力高否，皆不適合其生長 (Suzuki et al., 2005)，最推薦栽培於加了有機肥的紅土，因其配子體發育及孢子體長出皆最快 (Fiori et al., 2009)。

大部分蕨類的配子體對於乾燥十分敏感，而環境及介質濕度皆顯著影響蕨類的生長 (Miller, 1968)。而原生於中國，分佈僅在重慶附近海拔 80-480 公尺的瀕危蕨類，荷葉鐵線蕨 (*Adiantum reniforme* var. *sinensis*) 的孢子體栽培在濕度為 40%-80% 的介質中，隨著介質濕度的下降，其光合作用下降、光飽和點下降、光補償點上升且植株乾重及葉面積比下降，而根部乾重/全株乾重的比率及根/莖比上升，葉片相對含水量及膜穩定指數則無顯著差異 (Liao et al., 2008)。

在培養基濕度為 $20-50 \mu\text{L}\cdot\text{cm}^{-2}$ 且有光照的環境下，*Cheilanthes feei* Moore 的孢子發芽率不受介質濕度的影響，但在黑暗下，介質濕度越高則發芽率越高，且配子體生長勢深受介質濕度的影響，在介質濕度為 $20 \mu\text{L}\cdot\text{cm}^{-2}$ 下，原絲體長約 $200 \mu\text{m}$ ，而在 $50 \mu\text{L}\cdot\text{cm}^{-2}$ 下，原絲體僅約一半的長度 (Nondorf et al., 2003)。

(四) 孢子撒播密度

蕨類在配子體階段時長出藏精器及藏卵器，進而形成合子而長出孢子體 (Raven et al., 2003)；在過程中，配子體間的交互作用顯著影響其發育 (Näf et al., 1975)。孢子撒播密度可直接影響配子體發育時的距離，進而影響配子體的大小及藏精器及藏卵器的形成與否。

蕨 (*Pteridium aquilinum* Kuhn) 的孢子撒播密度顯著影響其孢子發芽率及長成配子體的比率，在每平方公分下 18700-211400 顆孢子下，可達較高的孢子發芽率，達 43 至 52%，但在長成配子體比率上，以每平方公分下 300 顆孢子的處理長成的

比率最高，有 1.4%。*P. aquilinum* 孢子發芽率跟密度的關係分布不是呈現常態分布，且發芽率最高的密度跟長出孢子體最高的密度不一樣，顯示蕨的孢子發芽至長成配子體之每階段最適當的密度不盡相同 (Ashcroft and Sheffield, 2000)。

一般而言，配子體密度過高的族群中，多長成雄配子體或無性配子體，且形狀多為匙狀；配子體稀疏的族群中，則多為兩性配子體或雌配子體 (Carafa, 1990; Cousens, 1979; Huang et al., 2004; Lloyd and Gregg, 1975; Rubin et al., 1985)。

分株假紫萁(*Osmunda cinnamomea* L.)在每平方公分僅 6 顆孢子的低密度下，以雌配子體為主，在每平方公分約 10-41 顆孢子的中密度下，以雌及雄配子體為大宗，而在每平方公分 41 顆孢子以上的高密度下，則以無性配子體為主。不同撒播密度的分株假紫萁配子體大小僅受性別之影響，以雌配子體最大、兩性配子體次之、雄配子體第三而無性配子體最小 (Huang et al., 2004)。

Woodwardia radicans (L.) Sm.的配子體密度影響配子體的性別組成 (Carafa, 1990; DeSoto et al., 2008)，在較稀疏的密度，亦即較良好的生長環境下時，配子體較大且性別以雌配子體或兩性配子體為主，在較密集的密度，亦即較惡劣的生長環境下時，配子體較小且性別以雄配子體為主(DeSoto et al., 2008)。

水蕨 [*Ceratopteris richardii* (L.) Brongn.]在固定的範圍裡，只撒播單個孢子的傾向長出兩性配子體；撒播成對孢子則是傾向長出兩性配子體及雄配子體。且兩性配子體的體積很明顯的大於雄配子體 (Sayers and Hamilton, 1995)。

(五) 撒播溫度

適合蕨類發芽的溫度依其種類及族群不同而大不相同，大部分蕨類適合的溫度約在 15-30 °C 之間，最高溫可到 30-35 °C，最低溫可低至 1-2 °C (Miller, 1968; Quintanilla et al., 2000)。

Cheilanthes feei Moore 在 25 °C 下發芽率最高，可達 70% 左右，而發芽率在 4 °C 或 33 °C 的環境則是顯著的下降到不到 40%，但在黑暗下，若溫度為 4-33 °C 之間

的孢子發芽率皆在 5% 以內 (Nondorf *et al.*, 2003)。

自然分布最北端皆為伊比利亞半島北部 *Culcita macrocarpa* C. Presl 及 *Woodwardia radicans* (L.) Sm. 有相同的生態地位且具有相似的外觀，這兩個種在相同環境下收集的孢子發芽適溫卻不相同。*C. macrocarpa* 發芽最佳溫度是 20°C，在 25°C 下的發芽率及發芽勢皆明顯下降；而 *W. radicans* 則是在 20-25°C 的發芽情形皆良好 (Quintanilla *et al.*, 2000)。

Wan 等人 (2010) 比較鱗蓋鳳尾蕨在 20、25 及 30°C 的生長情形，孢子發芽率及配子體、孢子體出現時間皆以 25°C 表現最好，其中以 30 °C 的孢子發芽率最低，但最晚出現配子體的溫度是 20 °C，然而長出孢子體的時間又以 30 °C 最晚。

原生於熱帶亞洲的鐵線蕨 (*Aiantum capillus-veneris* L.) 及腎蕨 (*Nephrolepis auriculata* (L.) Trimen) 以日夜溫 25/20 °C 配子體生長較快，孢子體最早出現，而在日夜溫 35/30 °C 高溫及 15/13 °C 低溫的環境中則會嚴重延遲播種至孢子體出現的時間 (王, 1998)。

25 °C 最適合蘇鐵蕨的配子體發育及形成孢子體，在孢子撒播後一周內發芽並形成二次元原葉體，10 周有長出幼孢子體的能力。蘇鐵蕨具 3-4 片葉的幼孢子體以日夜溫 30/25 或 25/20 °C 下生長快速，處理後 198 天時，植株平均有 22 片葉片並開始產生孢子，其中以 25/20 °C 下有較多的結孢植株 (林, 2007)。

原生於祕魯安第斯山脈且垂直分布達平地至海拔 2400 公尺的麗莎蕨 [*Rumohra adiantiformis* (Forst.) Ching] 的最適發芽溫度為 20-25 °C (Brum and Randi, 2002)，其孢子體最適生長溫度為日夜溫 30/25 °C，在適合的溫度下生長會有較高的淨光合作用及較低的暗呼吸率，但溫度則對光飽和點、光補償點、可溶性糖、澱粉和非結構性糖含量則沒有顯著影響 (Nell and Barrett, 1994)。

(六) 光線對孢子撒播及配子體發育之影響

適合蕨類發芽的光度依其種類及族群不同而異，大部分光發芽型蕨類適合發芽的光度約在 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ Photosynthetic photon flux (PPF)左右 (Raghavan, 1980)。且光度亦影響配子體的性別，Prathl (1879)觀察到強光下，配子體分化發育藏卵器，而弱光下的配子體則分化發育藏精器。

Cheilanthes feei Moore 在光度 $50-150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PPF 下的孢子發芽率以光度 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PPF 下最高；且 *C. feei* 可行暗發芽，發芽率近 90%，但發芽率在暗中斷下降到不到 10% (Nondorf et al., 2003)。麗莎蕨孢子發芽受高光抑制，且溫度會和光照交互影響發芽 (Brum and Randi, 2002)。

Pe'rez-Garci'a 等人 (2007)指出原生環境分別為熱帶雨林、雲霧帶及河岸邊的三叉蕨類孢子在白光下皆發芽狀況良好，而遮陰程度高時，原生於熱帶雨林的 *Tectaria heracleifolia* (Willd.) Underw. 及 *T. incisa* Cav. 發芽率會顯著降低，原生於雲霧帶的 *T. mexicana* (Fée) C. V. Morton 及原生在河岸邊的 *T. transiens* (C. V. Morton) A. R. Sm. 則不受光度降低的影響。而此 4 種蕨類孢子皆是撒播前進行迫吸處理的較沒有迫吸處理的發芽率為高，且在遠紅光及黑暗處理下皆未發芽。

大多數的蕨類孢子在光照下發芽，其配子體長在地面上且行光合作用 (Raghavan, 1989)，此類蕨類的孢子除了少數例外 (Cooke et al., 1993)，多受到紅光促進發芽 (Cooke et al., 1987; Raghavan, 1989)，藍光和遠紅光抑制發芽。而在黑暗中發芽的蕨類：配子體生長在地下、不行光合作用且共生菌根菌 (Whittier, 2005, 2006)，其發芽受到紅光的抑制。

石松 (*Lycopodium clavatum* L.) 是暗發芽型的蕨類，其孢子具有共生菌根菌，與光發芽的蕨類相反，紅光抑制石松發芽，而遠紅光促進發芽。且前一個照射的光質可被之後照射的光質抵銷作用，顯示石松孢子對光質的反應可能受光敏素控制 (Whittier, 2008)。

Cheilanthes feei Moore 在白光、紅光、藍光、綠光及遠紅光的不同光質下的發芽率沒有差異，但遠紅光下的配子體停止生長前只分裂長出了 2 個細胞 (Nondorf

et al., 2003)。田字草孢子在白光下的發芽率最高，約有 40%，次之為遠紅光/紅光，而黑暗、遠紅光、紅光、綠光及藍光下的發芽率皆不到 20%；其孢子體形成率在紅光及白光下較高，約有 70%以上，在黑暗、遠紅光、遠紅光/紅光、綠光及藍光下則不到 50% (Mahlberg and Yarus, 1977)。小莎草蕨孢子在紅光下的發芽率較遠紅光及藍光高，其中又以藍光抑制發芽的效果最明顯 (Kiss and Kiss, 1998)。

光發芽型的 *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *D. paleacea* (D. Don.) Hand.-Mazz 及 *Polystichum minutum* (Kaulf.) K. Presl. 對紅光的反應受到其培養基上液體滲透壓的影響；撒播在只有蒸餾水的培養基上，需照射幾個小時的紅光才會發芽，但在有營養液的培養基上，約照射 1 分鐘的紅光即可發芽 (Haupt, 1985)。

很多蕨類在有糖分和無機養分的培養液中，可在黑暗下發芽，但不會形成葉綠體 (Life, 1907)。Haupt (1985) 比較了鱗毛蕨科光發芽型的多種蕨類對紅光的敏感性及黑暗下是否發芽，試驗結果與 Laage (1907) 和 Mohr (1956) 之研究不吻合：有多種蕨類孢子對紅光及黑暗的反應前後有矛盾，部分原因可能是不同文獻使用的培養基不一樣，使得孢子外殼所受到的滲透壓力不同及撒播後孢子發芽時的光質不同。

(七) 礦物營養

蕨類孢子的養分含量少，故外加礦物營養有利於其生長發育 (Henley and Poole, 1975)。而蕨類孢子繁殖的培養基配方非常多，無特別良好之配方，因為不同蕨類的孢子和配子體在同樣營養配方下的反應亦不相同，且栽培環境的變化亦會影響孢子和配子體對養分的反應 (Miller, 1968)。大部分蕨類的孢子和配子體之營養配方若含有所有的巨量元素時即可正常生長 (Miller, 1968; Schwabe, 1951)。

蕨類孢子具有外殼，孢子發芽時會破殼而出，而介質的滲透壓會影響孢子發芽時外殼的破裂進而影響發芽率。鱗毛蕨科的 *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott 及 *D. paleacea* (D. Don) Hand.-Maz. 的發芽率受其介質養分的影響，*D. filix-mas* 及 *D.*

paleacea 在 10% 的 Etzold (1965) 配方培養基下的發芽率最高，分別可達 60% 及 80% (Haupt, 1985)。

光發芽型的球子蕨屬的 *Onoclea sensibilis* L. 在 Knop 培養基下外加 1% 的蔗糖可提高發芽率 2 倍以上，但在黑暗下，即使外加 1% 的蔗糖也沒有顯著提高發芽率 (Miller and Miller, 1961)。

鐵線蕨在 100% MS (Murashing and Skoog, 1962) 培養基下的發芽率最高，達 82.5%，而在 10%-40% 的 MS 培養基下，孢子發芽後 48 天時配子體褐化 (王, 1998)。

一般而言，營養狀態不佳時，性別以雄配子體為主；營養良好時，性別以雌配子體或兩性配子體為主 (DeSoto† et al., 2008; Miller, 1968; Rubin and Paolillo, 1983; Rubin et al., 1985)。

Woodwardia radicans (L.) Sm. 在撒播 10 週時，配子體在濃度 1% Dyer 培養基 (Dyer, 1979) 下較小且以雄配子體為主；在濃度 100% Dyer 培養基下的較大且以雌配子體或兩性配子體為主。在撒播第 25 週時，所有處理皆以雌配子體為主 (DeSoto et al., 2008)。

而營養狀況亦會影響孢子體之形成速率及數量。脆鐵線蕨 (*Adiantum tenerum* L. 'Scutum Roseum') 撒播在浸泡了 25%-100% 的強生氏養液的無土介質下，配子體發育階段無明顯差異，但形成孢子體的時間及數量即差異明顯，浸泡 100% 強生氏養液的處理在 64 天時最早觀察到配子體，且 91 天時的孢子體數量最多，平均每盆有 155 株 (高和葉, 2003)。

蘇鐵蕨孢子撒播在浸泡了蒸餾水、25%-100% 的強生氏養液一次的無土介質下，撒播後第三週時施加 25%-100% 的強生氏養液的處理皆已分化藏精器、藏卵器，但除了 100% 強生氏養液的處理至撒播 11 週時長出孢子體外，其餘的處理皆在撒播 11 週前黃化死亡 (林, 2007)。

三、光線及養分對蕨類孢子體生長之影響

(一) 光線對蕨類孢子體生長之影響

1. 光度

植物對陽光的需求量可分為陽性及陰性植物，陰性植物通常在低光下的光合作用效率較高但光飽和點低(Boardman, 1977; Johnson et al., 2000; Nasrulhaq-Boyce and Haji Mohamed, 1987)。

除了對光量的需求明顯有差異外，陰性植物和陽性植物也有很多生理及解剖上的差異，與陽性植物相比較下，陰性植物通常葉片薄、呼吸速率，參與固碳的酵素也較少、葉綠素含量高、葉綠素 a/b 比值低且大部分陰性植物的生長量都相對較低 (Boardman, 1977; Hew and Wong, 1974; Johnson et al., 2000; Nasrulhaq-Boyce and Mohamed, 1987)。

Hew 及 Wong (1974) 研究了多種生長在馬來西亞及新加坡的熱帶陽性及陰性蕨類，其相同與相異點如下：當 CO₂ 濃度從 40-80 ppm 上升至 200 ppm 時，陽性及陰性蕨類的光合作用的比率皆會呈線性的上升。陽性蕨類除了光合作用率較高以外，其光呼吸及暗呼吸也較高。而陰性蕨類的 CO₂ 補償點通常較陽性蕨類高，例如陰性的 *Angiopteris evecta* Hoffm. 的 CO₂ 補償點為 65 ppm 左右，而陽性的 *Nephrolepis biserrata* Presl 的 CO₂ 補償點則約為 50 ppm，但亦有 CO₂ 補償點不高的陰性蕨類，例如 *Adiantum philippense* L. 的 CO₂ 補償點僅約 45 ppm。

Ludlow 和 Frederick (1975) 研究了陰性的 *Asplenium platyneuron* (L.) Oakes、*Botrychium virginianum* (L.) Swartz、*Woodsia obrusa* (Spreng.) Torr.，及陽性的 *Botrychium dissectum* f. *obliquum* (Muhl.) Fern.、*Pellaea atropurpurea* (L.) Link、*Polypodium polypodioides* var. *michauxianum* Weatherby，陰性、陽性蕨類的氣孔皆主要分布在下表皮，且氣孔數差異和光飽和點相關，陽性蕨類的氣孔數明顯較陰性蕨類多，光飽和點也較高。陰性蕨類的光飽和點約為 800-1500 fc，陽性蕨類的

光飽和點則約為 1500-2500 fc。陰性蕨類的光飽和點受溫度影響，在 18°C 下較 30°C 高，陽性蕨類的光飽和點則不太受到溫度的影響。陽性蕨類的希爾反應活性 (Hill reaction) 較高、陰性蕨類的葉綠素 a、b 總含量較高。

Nasrulhaq-Boyce 和 Mohamed (1987) 指出陰性蕨類除了葉綠素含量較高外，每單位面積的濃度亦較高；而陽性蕨類的蛋白質、protohaem 及葉綠體中的光合作用色素含量較多，顯示陽性蕨類的生理特性可相對提高其光合作用的能力。

分布在東亞半濕潤常綠闊葉林，原生在林蔭下之鱗毛蕨科的陰性蕨類，對馬耳蕨 [*Polystichum tsusimense* (Hook.) J. Smith]，其全日照下的葉片較遮蔭下葉片的葉綠素 a, b 分別減少了 48.3%、28.2%，且胡蘿蔔素及總類黃酮增加了 158.3%、93.9% (敖等人, 2010)。

膜蕨科之 *Trichomanes speciosum* Willd. 生長在潮濕陰暗的林下處，*T. speciosum* 具典型陰性植物的形態特性，例如其孢子葉僅一層細胞、生長緩慢等特徵。且其配子體和孢子體世代的光合作用的飽和率與其他陰性蕨類 (Nasrulhaq-Boyce and Haji Mohamed, 1987) 或典型的陰性植物 (Ludlow and Frederick, 1975) 相比之下，其效率非常低，其配子體和孢子體達光補償點的光度只需 $5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PPF，達光飽和點亦只需 $30-50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PPF 的光 (Johnson et al., 2000)。

波斯頓腎蕨在 $6 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ 的光度下葉綠素含量最高，黑暗或 $12 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ 的光度下葉綠素降解 (Behera and Biswal, 1990)。波斯頓腎蕨 'Bostoniensis' 生長和走莖產生數隨著光度增加而增加，低光下植株走莖品質較差，組培時枝條數會減少；光度 $120 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PPF 下栽培的母株，組培時枝條數較多 (Hvoself-Eide, 1991)。波斯頓腎蕨 'Rooseveltii' 栽培在光度 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PPF 下，葉片 Fv/Fm 值、葉片數、葉片的鮮重、乾重及植株高度皆較低光 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PPF 下為高 (Nowak et al, 2002)。腎蕨組織培養時，黑暗中無法再生植株，僅能長根，而最適宜的光度為 $80 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PPF (Higuchi et al, 1987)。

腎蕨生長良好的光度為 $5.3 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ，明顯高於鐵線蕨 ($3.3-5.9 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)

及密葉鐵線蕨 ($2.6 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) 生長良好之光度。而密葉鐵線蕨 (*Adiantum raddianum* cv. Fritz Luth) 在 2.6 及 $3.3 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 光度下，其葉片長、小羽片數、葉面積、葉片厚度及葉綠素含量皆較高 (Yeh and Wang, 2000)。

Saldaña 等人 (2010) 研究原生於智利常綠溫帶林的陽性之 *Blechnum penna-marina* (Poiret) Kuhn、可適應大多數的光照環境的 *B. magellanicum* (Desv.) Mett. 及陰性的 *B. mochaenum* Kunkel 這三種不同生態習性的烏毛蕨科植物對於光度的適應能力，除了葉綠素含量明顯不同以外，葉綠素 a/b 比值及光合作用能力亦有顯著差異。陽性的 *B. penna-marina* 的光補償點較其他兩個種為高；陰性的 *B. mochaenum* 在能有效吸收的光線範圍內的光合作用能力較差，且其光飽和點最低。

Al-Hamdani 及 Ghazal (2009) 指出在北美常見的槐葉蘋科之 *Salvinia minima* Baker 在 $80\text{-}700 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PPF 下皆能正常行光合作用，顯示其對光線適應範圍廣，這可解釋其分布環境的廣泛性。

蚌殼蕨科的 *Dicksonia sellowiana* (Presl.) Hook. 為原生於南美熱帶海拔約 $1500\text{-}3500$ 公尺潮濕森林的樹蕨，而樹蕨一般被認為是較偏陽性的蕨類，但 Suzuki 等人 (2005) 將 *D. sellowiana* 放置在 3%、10%、50% 或 75% 的陽光下時，植株的生長量在 10% 的日照下最好，其葉片長、葉片數、葉綠素 a/b 的比值、鮮重及乾重的值皆最高，且在光度較高的 50% 及 75% 的陽光下的植株皆死亡，顯示即使是陽性的樹蕨亦不能在 50% 以上的陽光下生長 (Suzuki et al., 2005)。

2. 光質

光質影響波斯頓腎蕨葉片的老化速度，外施紅光和藍光可延遲葉綠素消失，其中以紅光的效果較佳，但在施加紅光或藍光後再施加遠紅光會抵消掉紅光和藍光作用 (Behera and Biswal, 1990)。田字草的孢子葉在綠光下最長，而在白光、黑暗、遠紅光、遠紅光/紅光、紅光及藍光下則沒有明顯差異，而其根長度卻在綠光下最

短，在其他光質下則沒有明顯差異 (Mahlberg and Yarus, 1977)。南洋山蘇 [*Asplenium australasicum* (J. Sm.) Hook.] 的葉綠素含量在藍光下最高，每單位鮮重葉綠素濃度在白光下最高，而每單位葉片鮮重及葉綠素 a/b 比值在紅光下最高 (Leong et al., 1985)。

3. 光照時數

腎蕨在光度 $120 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PPF 下生長量較高，每天 18 小時的光照下每個芽點上的葉片數及走莖數皆增多；且光照時數可影響波斯頓腎蕨 'Bostoniensis' 株型，每日光照 18 小時下生長之植株較挺直，組培時走莖產生的枝條較多 (Hvoself-Eide, 1991)。

(二) 蕨類孢子體之礦物營養

1. 養液濃度

葉及李(1989) 在波斯頓腎蕨上施加不同次數及濃度的強生氏營養液，以每週施用 2 次 50% 強生氏營養液處理有最高之鮮、乾重和葉面積，產量品質良好，植株含氮量在 1.7%-2.5% 左右，含鉀量在 2.8%-3.8% 間。王 (1998) 進行密葉鐵線蕨及腎蕨之養液試驗，腎蕨以每週 1 次施用 25% - 50% 強生氏營養液處理時生長最佳；密葉鐵線蕨以每週施用 1 次強生氏營養液生長最佳。林(2007) 進行蘇鐵蕨之養液試驗，以每週施用一次之 50% 強生氏營養液處理下蘇鐵蕨生長最佳。

2. 氮肥

施加給植物的氮肥主要有兩種型態， NH_4^+ 及 NO_3^- ，不同的植物對氮形態的喜好不同。而 Jampeetong 和 Brix (2009) 比較 NH_4^+ ， NO_3^- 及尿素施用在槐葉蘋上其生長的差異，以 NH_4^+ 處理具最大相對生長速率，施用尿素次之，施用 NO_3^- 最小；且施用 NH_4^+ 處理之相對生長速率為施用 NO_3^- 的兩倍左右。施用尿素的根長最長。而

施用尿素和 NH_4^+ 者之葉片較大，施用 NO_3^- 的葉片最小。以施用 NH_4^+ 者之葉綠素含量最高，尤其是葉綠素 b 的含量更是約為施用其他兩種肥料的 2 倍。但施加不同比例的 NH_4^+ ， NO_3^- 及尿素在波斯頓腎蕨時，其生長沒有顯著差異(Conover and Poole, 1986)。

Morgan 和 Hipp (1979) 以 Hoagland 養液缺氮配方外加硝酸氮為氮源研究 'Rooseveltii' 波斯頓腎蕨之需氮量，以 200 ppm N 的效果最好，其葉面積、葉片數、鮮重及乾重最高，而 300 ppm N 對其已達過量且會產生鹽害。

林 (2007) 研究氮肥濃度對蘇鐵蕨生長之影響，施用 4 至 16 mM 的氮皆可生長，但以 12 mM 的氮肥效果最佳。蹄蓋蕨科的 *Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz 在施加 $50 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ 的硝酸銨之後，其葉片及葉柄變長，且有關光合作用的組織亦增加 (Holub and Tuma, 2010)。

Pillai 及 Ong (1999) 研究指出每兩週施加一次 $600 \text{ g} \cdot \text{m}^{-3}$ 的尿素在鹵蕨 (*Acrostichum aureum* L.) 孢子體上的生長情形最好，其葉片較長、較寬且較深綠，顯示施加氮肥增加每單位葉片的葉綠素及胡蘿蔔素含量，但其光合作用值變動不大，施加了 $600 \text{ g} \cdot \text{m}^{-3}$ 的尿素及未施加肥料的植株之 F_o 、 F_v/F_m 等值幾乎沒有差異。

材料與方法(Materials and methods)

一、植物材料

參試之蘇鐵蕨[*Brainea insignis* (Hook.) J. Sm.]孢子係由林信雄先生自南投縣埔里鎮石坑地區所採集，採孢樣株平均株高約為 50 cm，莖寬約為 12 cm，採集時間為 2008 年 6 月。孢子採收後以密封罐子儲藏在乾燥常黑暗的 5°C 冰箱中待用。

取鮮重 0.05 g 孢子置於 100 mL 的蒸餾水中，均勻攪拌成孢子懸浮液，以微量滴管取 0.05 mL 之孢子懸浮液，在解剖顯微鏡下計算孢子數，此過程重覆 10 次，以其平均孢子數為每 0.05 mL 所含之初始孢子數，並以添加蒸餾水或加入孢子調整至試驗所設計之數量。

孢子撒播於 288 格穴盤中，每穴格體積為 $2 \times 2 \times 2.9 \text{ cm}^3$ (長 \times 寬 \times 高)。介質為泥炭苔：蛭石：珍珠石=2:2:1 (體積比)之混合介質。泥炭苔介質 (No.1, Conrad Farfard Inc., Agawam, MA, U.S.A.)過篩，去掉樹枝等雜質使其盡量細緻。而蛭石及珍珠石皆使用 2 號 (2 號，南海蛭石工業股份有限公司，新北市，台灣)進行配製。

二、試驗設計

試驗一 孢子撒播密度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響

試驗自 2009 年 3 月開始至 9 月結束，介質在孢子撒播前先澆灌含 50 ppm N 的 20N-3.8P-16.6K 肥料溶液(Peters 20-10-20, The Scotts Co., Marysville, Ohio, U.S.A.)至濕透。穴盤放置在秧盤 (60.5 \times 31 \times 3.5 cm) 中，底部鋪以塑膠布，秧盤上方以透明塑膠盒 (60.5 \times 31 \times 12 cm) 蓋住減少蒸散。

以蒸餾水底部給水，保持水位高度約為 1-2 cm，試驗期間給水兩次，共約 2 公升。在臺灣大學園藝分場的生長箱中進行試驗，日/夜溫為 25/20 °C，使用植物生長燈 (VHO 1500mA, SYLVANLA, Pennsylvania, U.S.A.) 為光源，每日光照 14 小時，光度在介質表面同高處紀錄為 $60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。數據紀錄以在穴盤表面同高處放置光度及溫度記錄器 (HOBO U12-012 Data Logger, OnSet, MA, U.S.A.)，每 30 分鐘記錄環境的光度及溫度一次。

每穴格以微量滴管滴入 0.05 mL 之懸浮液，處理之孢子數量為 30、60、90 及 120 顆孢子，換算撒播密度為每 cm^2 7.5、15、22.5 或 30 顆孢子，共 4 個處理。試驗採完全逢機試驗設計，每處理 3 重複，每重複包含 36 個穴格。

調查孢子發芽率 (Spore germination rate)、無配子體之穴格比率 (Null plug of gametophytes)、孢子體生成率 (Sporophyte formation rate)、孢子體密度 (Sporophyte density per plug)、孢子體葉片數 (Number of fronds) 及葉片長 (Frond length)。

調查孢子發芽率的方法是每處理逢機取 10 穴格，在穴格介質表面放置面積約 $1.5 \times 1.5 \text{ cm}^2$ 的濾紙，於其上撒播孢子，4 天後將此濾紙置於解剖顯微鏡下計算發芽率。孢子發芽之定義為孢子外殼破裂，觀察到綠色的組織突出。孢子發芽率 = 發芽之孢子數 / 總孢子數。

在孢子撒播後第 44 天調查無配子體之穴格比率 (Null plug of gametophytes)，即調查穴格是否有配子體形成，只要有大於 2 mm 的配子體即記錄為有，將有配子體的穴格數除以總穴格數，即得無配子體之穴格比率。

在 190 天時調查孢子體密度、孢子體生成率、孢子體葉片數及葉片長。孢子體密度為逢機取 10 穴格，將穴格固定面積 (4 cm^2) 下之孢子體數除此面積所得，單位為每平方公分之棵數 (no. per cm^2)。而孢子體生成率則視撒播孢子數為分母，長出的孢子體數為分子相除後乘以 100 所得之百分率。孢子體葉片數及葉片長則是紀錄此 10 重複所有的孢子體葉片數及其最大葉片之長度。

試驗二 孢子撒播密度對蘇鐵蕨配子體長、寬及性別之影響

試驗自 2010 年 10 月 29 日開始至 11 月 25 日結束，本試驗的 288 格穴盤在以 96 格(12x8)為單位切割後加入介質，放置在培養盤組 (BA380-1(38x23.5x6 cm)，金櫃園藝資材有限公司，苗栗，台灣) 中，底部蓋住防止水分流出。

介質在孢子撒播前先澆灌含 100% 強生氏養液 (養液配方見附錄 1) 至濕透，使其濕潤適合撒播孢子。試驗期間底部給水，試驗開始至結束提供 1 公升之 50% 強生氏養液，水位高度保持 1 cm 以上。試驗場所為臺灣大學花卉館的大育苗室，溫度為 26 °C，使用日光燈為光源，每日光照 12 小時，光度為 60 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

試驗處理為每穴格以微量滴管滴入 0.05 mL 之懸浮液，孢子數平均為 12、23、42、74、107 及 219 顆孢子，換算撒播密度為每 cm^2 3、6、11、19、27 或 55 顆孢子，共 6 個處理。試驗採完全隨機試驗設計，每處理 6 重複，每重複包含 16 個穴格。

孢子撒播後第 28 天時，隨機取 20 個配子體調查，取樣方法為每處理隨機取 4 重複，每重複內隨機取相鄰之 5 個配子體調查其性別(Gender of gametophytes)及長、寬(Length and width of gametophytes)。配子體性別的調查為以鑷子夾取相鄰之 5 個配子體後，在解剖顯微鏡下清理乾淨後放置於載玻片上，以光學顯微鏡(E600)觀察是否有藏精器、藏卵器。而配子體長、寬則是以光學顯微鏡(E600)目鏡上之測微尺量測配子體之長、寬 (配子體長、寬之定義見附錄 2)。

試驗三 養液濃度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響

試驗時間自 2009 年 7 月開始至 10 月結束。本試驗的孢子懸浮液每 0.05 mL

的孢子數平均為 40-50 顆孢子，即每平方公分 10-12.5 顆孢子。

以 288 格穴盤為撒播容器，穴盤放置在培養盤組 (BA380-1(38×23.5×6 cm)，金櫃園藝資材有限公司，苗栗，台灣) 中，底部蓋住防止水分流出。試驗前以蒸餾水澆灌介質至濕透，使其濕潤適合撒播孢子，每穴格滴入 0.05 mL 之孢子懸浮液。試驗期間底部給水，在培養盤組中加入約 1 L 之處理養液在穴盤外圍，試驗期間保持水位高度 1 cm 以上。在臺灣大學花卉館的小育苗室進行試驗。光源為日光燈，每日光照 12 小時，光度為 $40 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，溫度為 26°C 。數據紀錄以在穴盤表面同高處放置光度及溫度記錄器(HOBO U12-012 Data Logger, OnSet, MA, U.S.A.)，每 30 分鐘記錄環境的光度及溫度一次。

處理養液濃度分別為 0% (蒸餾水)、25%、50%或 100% 強生氏養液，共 4 個處理。採完全逢機試驗設計，每處理 5 重複，每重複為內有 96 穴格之培養盤組。調查孢子發芽率 (同試驗一)、無配子體之穴格比率 (Null plug: plug with no gametophyte) (同試驗一)、每穴格配子體數量 (Number of gametophyte per plug)、無孢子體之穴格比率 (Null plug of sporophytes)、每穴格孢子體數量 (Number of sporophytes per plug)、及孢子體葉片數 (frond number of sporophyte)、最大葉片長 (Maximum frond length)、最大葉片之頂羽片的葉綠素計讀值 (Index of relative chlorophyll content, SPAD-502 value)、每穴格植體鮮重 (Fresh weight per plug)及試驗結束時調查養液的 EC 及 pH 值。

孢子撒播後第 4 天時調查孢子發芽率。第 45 天時調查無配子體之穴格比率及每穴格配子體數量 (Number of gametophyte per plug)。每穴格配子體數量為處理內逢機取 10 穴格，紀錄穴格內超過 2 mm 之配子體數量。

第 100 天時調查無孢子體之穴格比率(Null plug of sporophytes)、每穴格孢子體數量 (Number of sporophytes per plug)、孢子體葉片數 (frond number of sporophyte)、最大葉片長 (Maxium frond length)、最大葉片之頂羽片的葉綠素計讀值 (Index of relative chlorophyll content, SPAD-502 value)、每穴格植體鮮重 (Fresh weight per

plug)及試驗結束時調查養液的 EC 及 pH 值的變化。

無配子體之穴格比率為調查所有穴格中是否有孢子體形成，可見孢子體即記錄為有，將有孢子體的穴格數除以總穴格數，即得無配子體之穴格比率。每穴格孢子體數量為處理內逢機取 10 穴格，計算其孢子體數量所得。每穴格植體鮮重則是將此 10 穴格內的配子體及孢子體洗淨後，以微量天平秤重。孢子體葉片數、最大葉片長、最大葉片之頂羽片的葉綠素計讀值 (SPAD 值)則是紀錄處理內所有穴格，孢子體葉片數為記錄每棵孢子體的葉片數，而最大葉片長、最大葉片之頂羽片的 SPAD 值則是取同穴格內最大植株紀錄之。頂羽片的 SPAD 值為使用葉綠素計 (SPAD-502, Minolta Camera Co., Tokyo)測量目標孢子體的最大葉片之頂羽片的 SPAD 值，葉綠素計的原理是利用紅光波長 650 nm 為葉綠素 a、b 吸收峰和遠紅外光波長 940 nm 幾乎不被葉綠素吸收的相對值，來表示葉片的綠色程度。

試驗四 光度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響

試驗時間自 2010 年 5 月開始至 8 月結束。本試驗的孢子懸浮液每 0.05 mL 的孢子數平均 40 顆孢子，即每平方公分 10 顆孢子。

試驗容器同試驗二。試驗期間底部給水，試驗開始至結束提供 1 L 之 50% 強生氏養液。介質在孢子撒播前先澆灌含 100% 強生氏養液至濕透，使其濕潤適合撒播孢子狀態為止。試驗場所為臺灣大學花卉館的生長箱。光源為植物生長燈 (VHO 1500mA, SYLVANLA, Pennsylvania, U.S.A.)，每日光照 14 小時，日/夜溫為 25/20 °C。在穴盤表面同高處放置光度及溫度記錄器(HOBO U12-012 Data Logger, OnSet, MA, U.S.A.)，每 30 分鐘記錄環境的光度及溫度一次。

光度調整為在同光源下以高度變化之，處理光度為 0、20、31、38、47 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，共 5 個光度處理，採完全逢機試驗設計，每處理 4 重複，每重複為

內有 96 穴格之培養盤組。孢子撒播後持續調查孢子發芽率、配子體性別產生、無配子體之穴格比率、無孢子體之穴格比率及時間、孢子體數量及孢子體葉片數。(數據記錄方式同試驗一、二)

試驗五 移植方式、馴化光度及葉片數對蘇鐵蕨幼孢子體存活率的影響

試驗時間自 2010 年 9 月 8 日開始至 9 月 22 日結束。使用之穴盤苗在光度 $47 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下育成，試驗穴格內原平均約有 5-10 棵孢子體。試驗場所為臺灣大學園藝分場之生長箱。日/夜溫為 25/20 °C。光源為植物生長燈 (VHO 1500mA, SYLVANLA, Pennsylvania, U.S.A.)，每日光照 14 小時。數據記錄方式為在穴盤表面同高處放置光度及溫度記錄器(HOBO U12-012 Data Logger, OnSet, MA, U.S.A.)，每 30 分鐘記錄環境的光度及溫度一次。給水方式為澆灌給水，平均 1-3 天給水一次，每周另外澆灌一次的 50% 強生氏養液至介質濕透。

試驗採複因子試驗設計，共有 2 種移植方式：以間拔或移植將穴格整理至僅有一棵孢子體、4 種光度：60、80、120 及 $180 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，調整光度為同光源下以高度變化之、及 2 種葉片數：挑選原來即具有 2 或 3 片葉之孢子體參試，共有 16 個處理，每處理有 24 個重覆，每棵孢子體為一重覆，1 個穴格內有 1 棵孢子體。

孢子體存活率(Survival rate)在第 7 天及第 14 天時調查之。而存活孢子體的定義為孢子葉綠色未枯萎或持續長出新葉；孢子體存活率=存活孢子體/總孢子體數。

試驗六 光度對蘇鐵蕨幼孢子體生長之影響

試驗時間自 2009 年 3 月開始至 6 月結束。使用自行撒播的孢子體為參試植物，

試驗前栽培在日均溫 22°C，日中午最高光度約為 300-500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的環境下。試驗植株具 6 至 10 片葉片，試驗起始時最大葉長約為 10 cm，栽培的容器為直徑 10 cm、高度 7.5 cm 的紅色塑膠盆。介質為泥炭苔 (No.1, Conrad Farfard Inc., Agawam, MA, U.S.A.)、3 號蛭石 (3 號, 南海蛭石工業股份有限公司, 新北市, 台灣) 及 3 號珍珠石 (3 號, 南海蛭石工業股份有限公司, 新北市, 台灣) 之 2:2:1 (v/v) 混合介質。

試驗植株置於臺灣大學園藝分場的生長箱中，處理光度為 60、90、120、150 及 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，使用人工光源，植物生長燈 (VHO 1500mA, SYLVANLA, Pennsylvania, U.S.A.)，調整光度以高度變化之。每日光照 14 小時，日/夜溫為 25/20°C。數據紀錄為約在盆底算起約 15 cm 高度處放置光度及溫度記錄器 (HOBO U12-012 Data Logger, OnSet, MA, U.S.A.)，每 30 分鐘記錄環境的光度及溫度一次。

試驗採完全隨機試驗設計，每處理 10 重複，每一株為一重複。記錄試驗進行前 7 天之葉片 Fv/Fm 值、植株總葉片數變化、新生葉片數 (Newly frond number)、試驗期間新長出之最大葉片長度、寬度及厚度 (Maximum frond length, width and thickness)、羽片數 (Number of pinna)、葉綠素螢光值及 SPAD 值。

葉片之 Fv/Fm 值為調查最新完全展開且成熟的葉片，在 25°C 下暗馴化 30 分鐘後，以 mini PAM (Walz, Effeltrich, Germany) 測量此完全展開葉片之頂羽片的最小螢光值 (minimal fluorescence, Fo)、最大螢光值 (maximal fluorescence, Fm)，以此測得葉綠素螢光值 (excitation transfer efficiency, Fv/Fm)，代表 Photosystem II 之最大光化學效率。

新生葉片數為試驗開始前標記最新一片成熟葉，試驗結束時計算此葉片後新長出之葉片數。試驗期間新長出之最大葉片長度、寬度及厚度則是取試驗期間新增葉片中最長之葉片，從最基部的羽片量至頂羽片之長度。寬度為量測葉片最寬處。厚度則是以葉片厚度計 (Teclock SM-112) 測量葉片厚度，測量部位為最基部之羽片。而羽片數為計算最大葉片的羽片數，頂羽片有時會有不完全裂開的現象，

故羽片以完全與葉柄裂開，才視為一片羽片。

試驗七 蘇鐵蕨成熟孢子體之光合作用測定

試驗時間自 2010 年 11 月開始至 12 月結束。使用自行撒播的孢子體為參試植物材料，試驗植株約 1-2 年生，具 15 至 20 片葉片，試驗植株之最大葉長約為 20 cm，栽培的容器為直徑 15 cm、高度 13 cm 的紅色塑膠盆。試驗植株置於臺灣大學花卉館的自然環境下，期間溫度約為 12-25 °C，光度最高約有 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

淨光合作用測定 (Photosynthesis measurement) 為以 LI-6400 行光合作用測定系統 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, U.S.A.) 測量，LI-6400 系統主要包括 LI-6400 主機及葉夾(同化箱)。測量時使用之光源為可拆式人工光源 (6400-02 LED light source)，紅藍光分別為 665 nm 和 470 nm。同時，CO₂ Reference 控制在 350 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。測量時將完全展開之成熟葉放入葉夾中，待 CO₂ 濃度變化穩定後開始測量，每片葉測 3 次，每次間隔 10 秒。

植株在每次量測前皆放置於生長箱中馴化 2-3 小時後量測，馴化時的光度為使用預定測試的光度，生長箱的溫度約 25°C 左右，RH 約 60%。所使用的光度有 0、25、50、75、100、150、200、300、350、400、450、500、600 及 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，使用 LI-6400 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) 測量時的葉面積固定為 1 cm²，測量時間固定為早上 10 點開始，11 點前結束。試驗共測量 5 棵具產孢能力之孢子體，1 棵孢子體為一重複，共 5 重複。

三、統計分析

試驗調查項目以 COSTAT 6.2 統計軟體(CoHort Software, USA)進行最小顯著差異(least significant difference, LSD)，檢視各處理間是否具有顯著差異($P=0.05$)。繪圖程式採用 Sigma Plot 8.0 (SPSS Inc., USA)，並進行最適迴歸分析。



結果(Results)

一、 孢子撒播密度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響

本試驗於日/夜溫 25/20°C 的生長箱進行，孢子撒播在無土混合介質中，處理為 7.5、15、22.5 或 30 顆/cm² 孢子。所有撒播密度之孢子發芽率在 61%-76% 之間，處理間無顯著差異（表 1），但 7.5 顆/cm² 孢子處理有高達 20% 的穴格內沒有長出配子體；而其他三個處理間沒有差異，皆在 1% 以下（表 1）。

孢子體密度（表 1；圖 1）以處理 22.5 顆/cm² 孢子長的最密，達 7.9 棵/cm² 孢子體，而處理 30 顆/cm² 孢子與處理 22.5 顆/cm² 孢子沒有顯著差異，亦達 7.5 棵/cm² 孢子體；處理 7.5 顆/cm² 孢子及 15 顆/cm² 孢子則僅長出 0.6 及 2.5 棵/cm² 孢子體（表 1）。

而孢子體生成率更可看出孢子撒播密度顯著影響孢子體的長成率；以處理 22.5 顆/cm² 孢子之撒播密度的孢子體生成率最高，達 35% 的孢子可長成孢子體，處理 7.5 顆/cm² 孢子之孢子體生成率最低，僅 8.5% 的孢子長成孢子體，各處理間皆顯著差異，且處理達 30 顆/cm² 孢子時，孢子體生成率顯著較處理 22.5 顆/cm² 孢子為低，故可知 22.5 顆/cm² 孢子應為蘇鐵蕨孢子長成孢子體的適當撒播密度（表 1）。

孢子體數量多的密度不一定是孢子體生長時的最適合的密度。處理 15 顆/cm² 孢子的孢子體的生長最佳，平均葉片數 2.9 片，且最大葉片長亦達 1.78 公分，而植株最小、表現最差的是處理 22.5 顆/cm² 孢子，葉片數 2.4 片，且最大葉片長僅 0.91 公分（表 1）。

二、 孢子撒播密度對蘇鐵蕨配子體長、寬及性別之影響

本試驗進行於溫度 26 °C 的育苗室中，蘇鐵蕨撒播在無土混合介質中，處理為 3、6、11、19、27 或 55 顆/cm² 孢子之撒播密度。孢子撒播後 28 天調查配子體性別。

蘇鐵蕨配子體傾向長出單一性別，即僅具藏精器或藏卵器的配子體。而不同撒播密度下的蘇鐵蕨配子體性別傾向亦不同，在低密度處理 3 顆/cm² 孢子下，以雌配子體為主，達 64%；相反的，在高密度處理 55 顆/cm² 孢子下，則以雄配子體為主，達 61% (圖 2)。

配子體的大小與性別有關，不受孢子撒播密度影響。以雌配子體最大，長可達 4.5 mm、寬可達 2.3 mm；兩性配子體除了處理 19 顆/cm² 孢子的寬度明顯較雌配子體小外，其他處理與雌配子體無差異，兩性配子體與雌配子體的長可達 4.4 mm、寬可達 2.6mm；雄配子體則明顯較小，長僅達 1.8 mm、寬亦僅達 1.2 mm (表 2)。而無性配子體則因樣本數過少，故不列入統計中。

三、 養液濃度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響

本試驗於 26°C 的育苗室中進行，蘇鐵蕨撒播在無土混合介質中，處理為 0%、25%、50% 或 100% 強生氏養液。在不同養液濃度下的蘇鐵蕨孢子發芽率在 79.1%-84.8% 之間，除了處理 25% 強生氏養液較低，僅 79.1% 之外，其他 3 個處理間未達顯著差異 (表 3)。

無配子體之穴格比率以處理 50% 強生氏養液最低，僅 2% 之穴格內沒有配子體，其次為 25% 及 0% 強生氏養液，21.5% 及 40.1% 之穴格內沒有配子體，而 100% 強生氏養液處理表現最差，有高達 85.5% 之穴格不具配子體 (表 3)，顯示處理 100% 強生氏養液不適合蘇鐵蕨長出配子體，且由圖 3 可見此處理的配子體較小、具明顯的皺縮且呈現青黃色，可能是養液濃度過高所導致的鹽害現象。

而配子體數量以處理 100% 強生氏養液最低，僅每穴格 2.8 個配子體，其他處

理達每穴格 3-4.2 個配子體 (表 3)。

無孢子體之穴格比率以處理 50% 強生氏養液最低, 僅 29.7%, 其次為處理 25% 強生氏養液, 具 56.6%, 處理 0% 強生氏養液有 59.9%, 但因為處理的重覆間差異大, 故此三處理間無顯著差異, 而最高為處理 100% 強生氏養液, 有高達 98.2% 的穴格未形成孢子體 (表 4)。

處理 25% 及 50% 強生氏養液的孢子體數量及鮮重的表現較佳, 孢子體數量達每穴格 3.1 及 3.4 棵孢子體, 鮮重達 95.1 及 101.8 mg; 處理 0% 及 100% 強生氏養液較差, 孢子體數量僅有每穴格 2.1 及 0.3 棵孢子體, 鮮重 15.5 及 14.8 mg (表 4)。

調查孢子體的葉片數、最大葉片長及葉片 SPAD 值時, 因處理 100% 強生氏養液的孢子體植株每穴格不到 1 棵植株, 故不列入統計。而孢子體的葉片數、最大葉片長以處理 50% 強生氏養液表現最好, 具 3.7 片孢子葉, 2.7 cm 的最大葉長; 處理 25% 強生氏養液次之, 具 3.1 片孢子葉, 1.8 cm 的最大葉長; 最低的是處理 0% 強生氏養液, 僅具 2.3 片孢子葉、0.8 cm 的最大葉長。葉片 SPAD 值以處理 25% 及 50% 強生氏養液表現較好, 達 10.2 及 9.3; 處理 0% 強生氏養液的葉片 SPAD 值僅有 4.3 (表 4)。除了表 4 的數據以外, 圖 3 亦可看出處理 0% 強生氏養液的孢子葉較小, 呈黃白色。試驗結果顯示孢子體在 25% 及 50% 強生氏養液處理下皆生長良好, 在 0% 強生氏養液處理有缺肥的現象。

四、 光度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響

本試驗處理光度為 0、20、31、38、47 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 蘇鐵蕨孢子撒播於 288 穴格中, 孢子發芽率除了黑暗處理僅有 2.5% 之外, 其他處理間無顯著差異, 發芽率在 72%-83% 之間 (圖 5)。

黑暗處理發芽後即死亡, 未觀察到產生配子體, 故之後的表格皆已剔除本處

理之數據。其餘四個光度處理的配子體大小無顯著差異，但不同性別間的配子體與撒播密度的試驗結果相同，亦具顯著差異；在撒播後第 47 天時，配子體由大到小依序為雌配子體、兩性配子體、雄配子體，實測數值分別為雌配子體長約 6.6-7.5 mm、寬約 3.7-4.4 mm，兩性配子體長約 4.6-5.8 mm、寬約 2.4-3.7 mm，雄配子體長約 0.9-1.5 mm、寬約 1.1-1.4 mm（表 6）。

本試驗共記錄第 47 天、54 天及 61 天這三個時間點的配子體情形，可觀察到在第 47 天、54 天時，光度較低之處理的雄配子體比率較高；在第 61 天時，各處理的雌配子體比率皆超過 50%（圖 7）。在第 54 天及 61 天記錄配子體性別的同時，亦觀察到了各處理的孢子體都萌發自雌配子體。且在第 61 天時觀察到隨著光度的上升，兩性配子體比例上升，雄配子體比例下降的趨勢（圖 7c）。

處理 $47 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 在第 54 天時最早被觀察到可見孢子體，處理 20、31 及 $38 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 皆在試驗第 63 天始記錄到可見孢子體，而試驗終止的第 75 天時，穴盤孢子體比率依處理 20、31、38、 $47 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 分別為 45%、68%、76% 及 93%（圖 8），以處理 $47 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 最高。其孢子體密度分別為每穴格 1.7、3、3.2 及 6.4 棵孢子體（圖 9）。結果以處理 $47 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的孢子體較多、植株長的較快（圖 10）。

五、 移植方式、馴化光度及葉片數對蘇鐵蕨幼孢子體存活率的影響

本試驗為移植方式、葉片數及光度處理之複因子試驗，共有 16 個處理，種植兩周後記錄其存活率。試驗結果如表 7 所示，以處理移植 3 片葉植株在光度 $80 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下馴化的處理存活率最高，兩周後存活率為 100%；而移植 2 片葉植株在光度 $180 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下的處理最差，兩周後的存活率僅有 46.9%。

分析各個因子對植株存活率的影響，植株以移植與間拔處理的存活率無顯著

差異。孢子體的葉片數則顯著影響其存活率，3 片葉幼孢子體的存活率有 94.2%，而 2 片葉的幼孢子體則僅有 80.7% 的存活率，顯示植株葉片數較多，則存活率較高。光度的影響則是除了處理 $180 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光度下的植株存活率平均僅有 73.3%，明顯較差以外，其他的處理間無顯著差異，皆有 90% 以上的存活率。而因子間의 交互作用部分，葉片數與光度間具有交互效應，移植方式、葉片數及光度三因子間亦有交互效應產生。

六、 光度對蘇鐵蕨幼孢子體生長之影響

處理光度為 60、90、120、150 及 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，種植在每日光照 14 小時，日/夜溫為 $25/20^{\circ}\text{C}$ 的環境中。本試驗紀錄植株總葉片數變化、新生葉片數、最新展開葉之長度、寬度、厚度、羽片數、葉綠素螢光值及 SPAD 值。

本試驗調查試驗植株在處理光度下，其葉片第一周之 Fv/Fm 值的變化（圖 11），由圖 11 之數據顯示所有處理的 Fv/Fm 皆在第 4 天時顯著的下降，而在第 8 天時，所有處理的 Fv/Fm 亦皆回復，顯示蘇鐵蕨在這些試驗光度下皆可順利回復光合作用，各處理的 photosystem II 皆未受損。

試驗進行 3 個月後的 SPAD 值如圖 12 所示，由圖 12 可以明顯看出處理光度對葉片 SPAD 值的影響，處理光度 $60 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的 SPAD 值一直為各處理間最高的，與肉眼所視相同，在此光度下的植株葉片最為濃綠；而最高光度 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 處理的葉片 SPAD 值則是最低的，此處理的葉色偏黃，且在試驗結束時，葉緣可見些許壞疽。

在圖 13 可看出光度對蘇鐵蕨葉色的影響趨勢與其新葉數及總葉數的趨勢相同。新葉數可看出高光至低光處理下稍微往上增加的趨勢。但低光下的數值標準差較大，顯示植株間可能對低光的適應程度亦有差異。而總葉數與新葉數之差則可得

知植株原有葉片的適應程度，可看出在高光下葉片較多萎凋。

且葉片生長量亦有差異，表 8 顯示低光 ($60 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)處理的葉片明顯最長，達 21.8 cm，葉片最寬，有 8.2 cm，葉片較薄，僅有 $47.7 \mu\text{m}$ ，羽片數較多，平均每葉片上有 30.4 片羽片；而高光($200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)處理下則剛好相反，其葉片最短，僅 11.8 cm，葉片最窄，約 5 cm，葉片最厚，有 $56 \mu\text{m}$ ，羽片數最少，平均每葉片僅有 24 片羽片。

七、 蘇鐵蕨成熟孢子體之光合作用測定

本試驗參試之植株為 1-2 年生，具 15 至 20 片葉片，其最大葉長約為 20 cm。而為測得蘇鐵蕨成熟孢子體最適合的光度之前，須先知道蘇鐵蕨光合作用最高的時段，以作為測光合作用時的基準，以其幼孢子體的光度推測使用 250 PPF ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)，試驗以 LI-6400 測定，每小時測定一次，由圖 14 可看出蘇鐵蕨的光合作用在早上 10 點時達高峰，以此為後續試驗光合作用之測量點。蘇鐵蕨成熟孢子體的光補償點在 $30.25 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，而光飽和點則是約在 $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，其最大光合作用約為 $14.56 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (圖 15)。

表 1. 孢子撒播密度對蘇鐵蕨孢子發芽率、孢子體密度、孢子體生成率、孢子體葉片數、葉片長及無配子體之穴格比率之影響

Table 1. The effects of spore density on germination rate, sporophyte density, sporophyte formation rate, number of fronds, frond length and null plug (plug with no gametophyte) in *Brainea insignis* sporophyte.

Spore density		Germination rate	Sporophyte density	Sporophyte formation rate	Number of fronds	Frond length	Null plug ^y
(no. per plug)	(no. per cm ²)	(%)	(no. per cm ²)	(%)		(%)	(%)
30	07.5	61 a ^z	0.6 c	08.5 d	3.2 a	1.24 b	20 a
60	15.0	70 a	2.5 b	16.7 c	2.9a	1.78 a	01 b
90	22.5	75 a	7.9 a	35.0 a	2.4 b	0.91 c	000 b
120	30.0	76 a	7.5 a	24.8 b	2.4 b	1.45 b	000 b

^z Mean separation in columns by LSD test at $P \leq 0.05$.

^y Null plug means: plug with no gametophyte

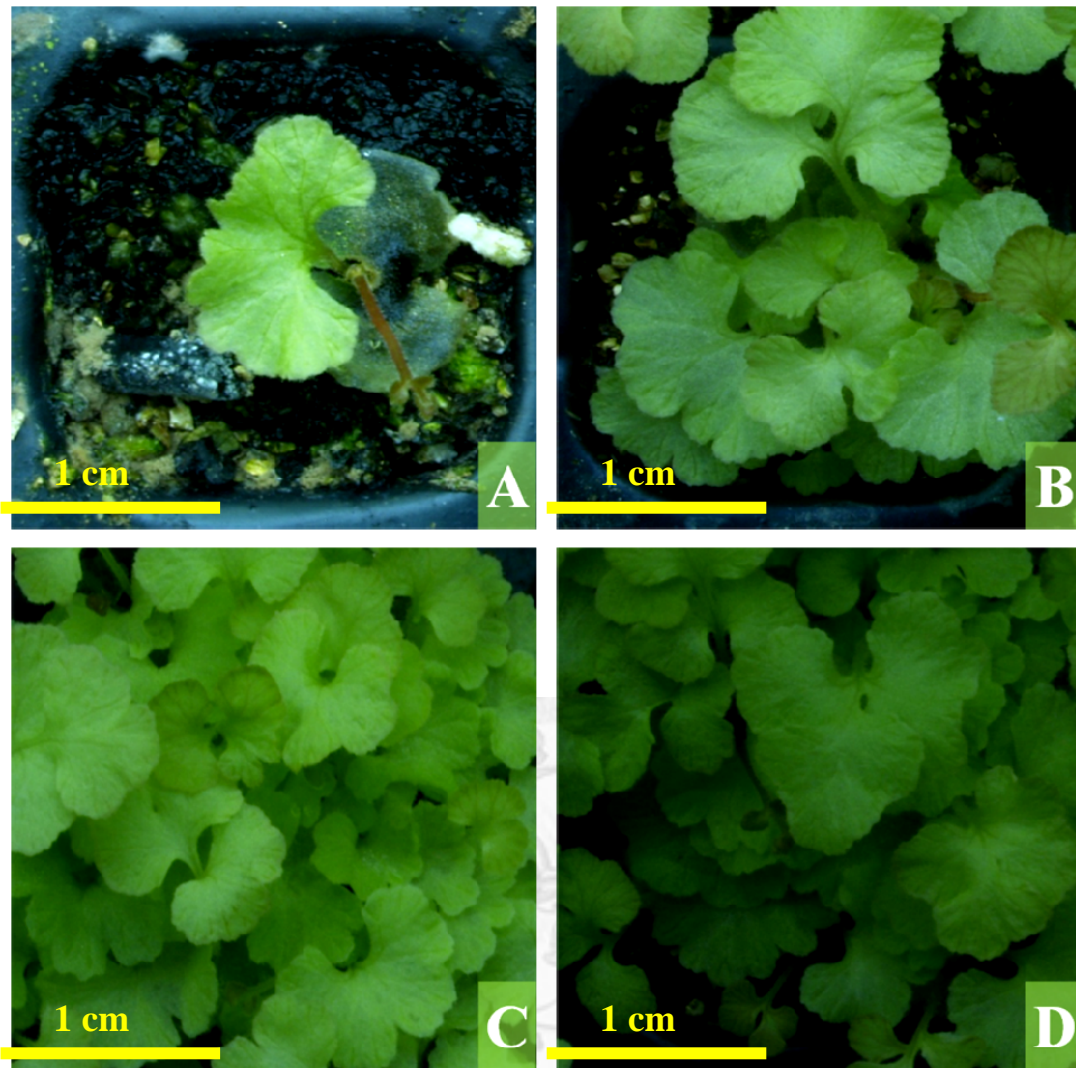


圖 1. 蘇鐵蕨撒播後第 97 天時不同孢子撒播密度對孢子體形成的影響 (A) 7.5 顆/ cm^2 孢子 (B) 15 顆/ cm^2 孢子 (C) 22.5 顆/ cm^2 孢子 (D) 30 顆/ cm^2 孢子

Fig 1. The effect of spore density on sporophyte formation in *Brainea insignis* for day 97 after sowing. (A) 7.5 spores per cm^2 (B) 15 spores per cm^2 (C) 22.5 spores per cm^2 (D) 30 spores per cm^2

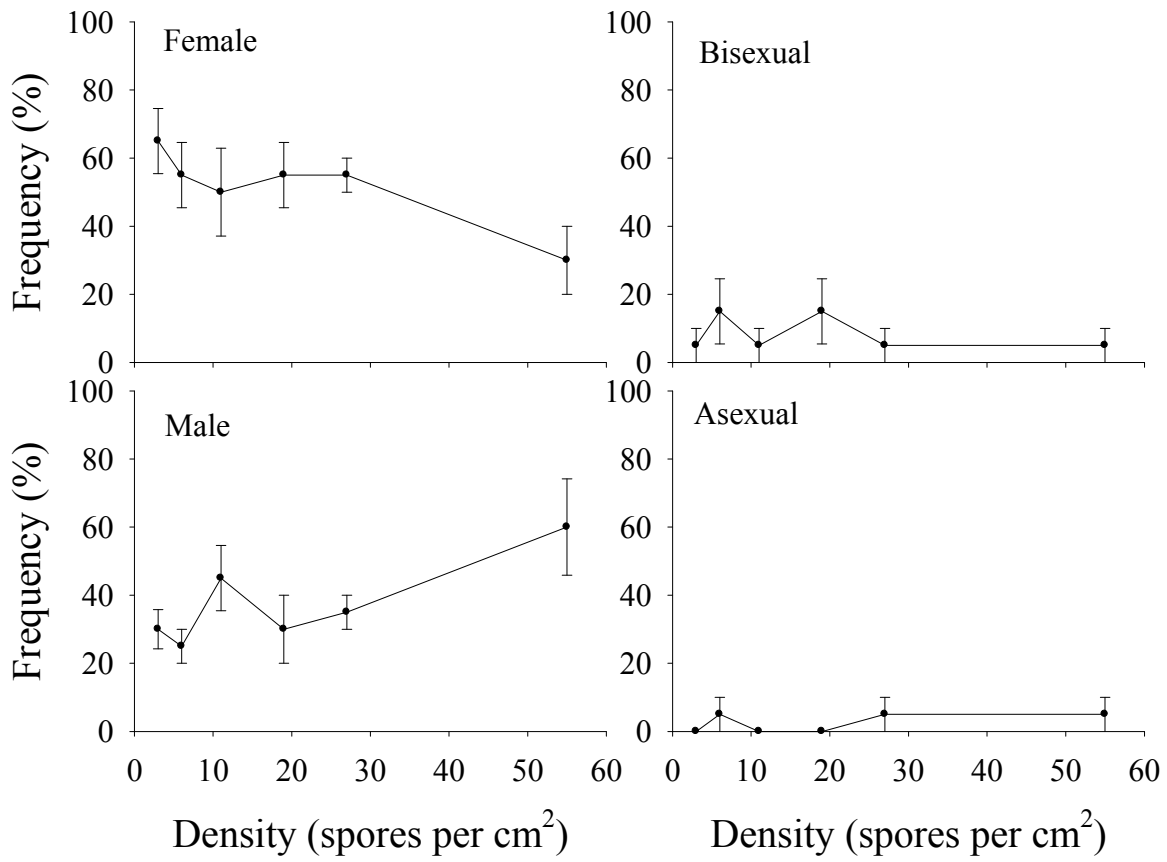


圖 2. 不同孢子撒播密度對蘇鐵蕨配子體性別比率的影响

Fig 2. Gender frequencies of *Brainea insignis* grown at different spore sowing densities. Bars indicate standard errors of the mean; n=20.

表 2. 蘇鐵蕨撒播第 28 天時撒播密度對不同性別配子體的長度及寬度之影響

Table 2. The effects of sowing density of length and width on different gender gametophytes in *Brainea insignis* at day 28.

Spore density (spores per cm ²)	Female		Male		Bisexual	
	Length (mm)	Width (mm)	Length (mm)	Width (mm)	Length (mm)	Width (mm)
3	3.9 ^z a ^y	2.1 a	1.6 b	1.2 b	3.9 a	2.1 a
6	4.0 a	2.1 a	1.8 b	1.1 b	3.6 a	1.9 a
11	4.5 a	2.3 a	1.1 b	1.0 b	3.2 a	1.8 a
19	4.4 a	2.3 a	1.2 c	0.9 b	2.9 b	1.8 a
27	4.2 a	2.2 a	1.0 b	1.0 b	4.4 a	2.6 a
55	3.6 a	2.0 a	1.2 b	1.0 b	2.3 a	1.6 a
Significance ^z	NS	NS	NS	NS	NS	NS

^z Mean separation in columns by LSD test at $P \leq 0.05$.

^y Mean separation in rows by LSD test at $P \leq 0.05$.

表 3. 強生氏養液濃度對蘇鐵蕨孢子發芽率、無配子體之穴格比率及每穴格配子體數量的影響

Table 3. The effects of Johnson's solution concentration on germination rate, and null plug (plug with no gametophyte) and number of gametophytes per plug in *Brainea insignis*.

Johnson's solution concentration (%)	Germination rate (%)	Null plug (no gametophyte) (%)	No. of gametophytes per plug
0	82.9 ab ^z	40.3 b	3.6 ab
25	79.1 b	21.5 b	4.2 a0
50	84.8 a	02.0 c	3.0 ab
100	83.8 a	85.5 a	2.8 b0

^z Mean separation in columns by LSD test at $P \leq 0.05$.

表 4. 強生氏養液濃度對蘇鐵蕨無孢子體之穴格比率、每穴格孢子體數量、每穴格植體鮮重、葉片數、最大葉片長及葉片 SPAD-502 值的影響

Table 4. The effect of Johnson's solution concentration on null plug (plug with no sporophyte), number of sporophytes per plug and fresh weight per plug and number of frond, maximum frond length and SPAD-502 value in *Brainea insignis*.

Johnson's solution concentration (%)	Null plug (no sporophyte) (%)	No. of sporophytes per plug	Fresh weight per plug (mg)	Frond		
				No.	Length (cm)	SPAD-502 value
0	59.9 b	2.1 b	15.5 b	2.3 c ^z	0.8 c	4.3b
25	56.6 b	3.1 ab	95.1 a	3.1 b	1.8 b	10.2a
50	29.7 b	3.4 a	101.8 a	3.7 a	2.7 a	9.3a
100	98.2 a	0.3 c	14.8 b	- ^y	-	-

^z Mean separation in columns by LSD test at $P \leq 0.05$.

^y There were not enough number of sporophytes per plug in 100% Johnson's solution treatment for sampling (less than 1 sporophyte per plug).

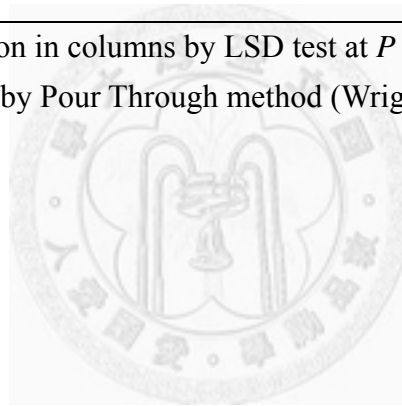
表 5. 養液濃度對蘇鐵蕨介質的 EC 及 pH 值之影響

Table 5. Effects of Johnson's solution concentration on medium EC and pH in *Brainea insignis*.

Johnson's solution concentration (%)	EC ^y (dS · m ⁻¹)	pH
0	0.5 c ^z	7.4 a
25	0.7 c	7.3 a
50	01.3 b	7.1 a
100	02.1 a	6.1 b

^z Mean separation in columns by LSD test at $P \leq 0.05$.

^y data collected by Pour Through method (Wright, 1984, 1986)



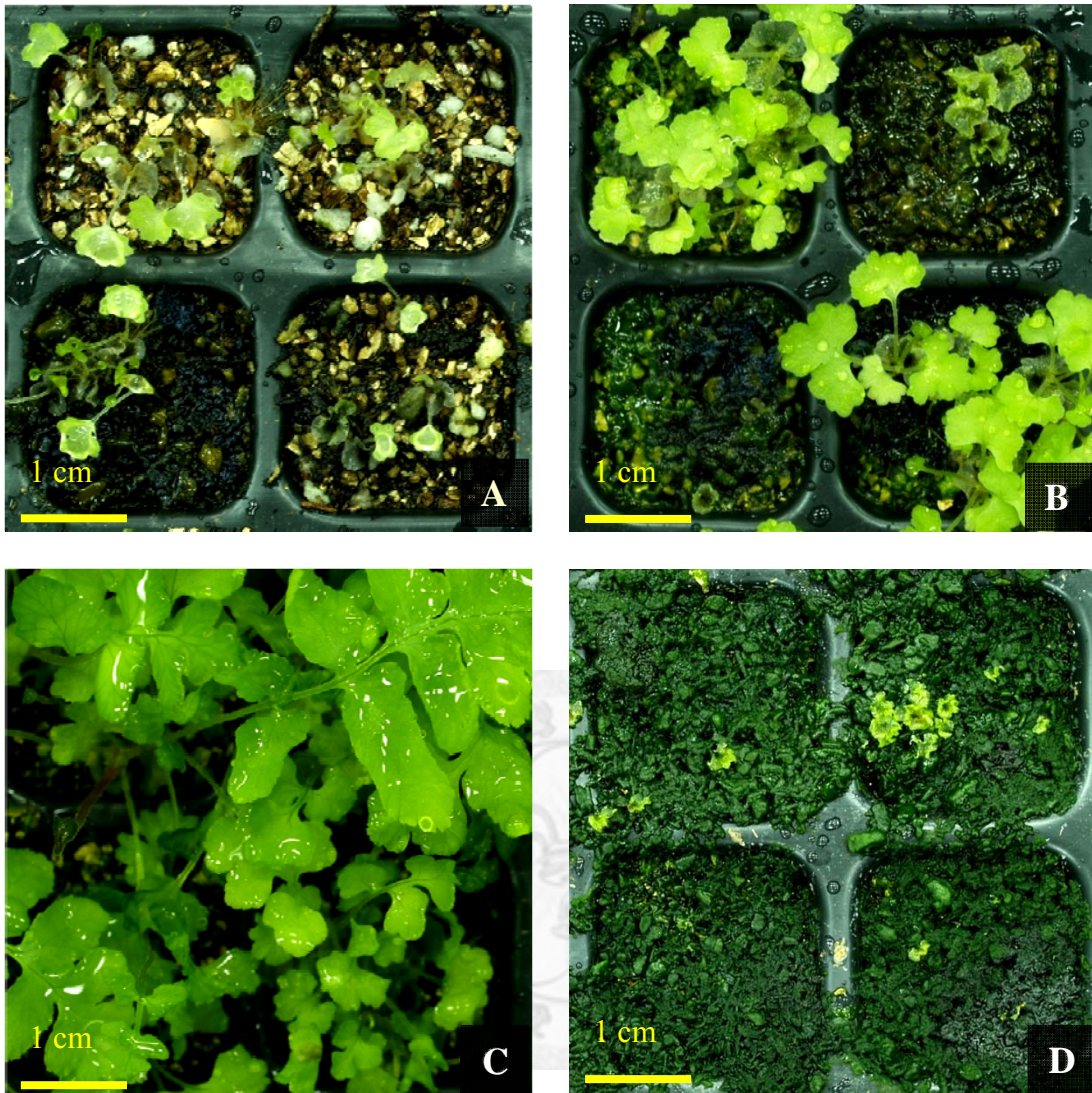


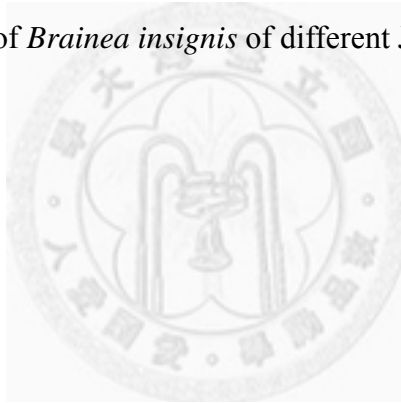
圖 3. 強生氏養液濃度對蘇鐵蕨孢子體形成的影響 (A) 0% 強生氏養液 (B) 25% 強生氏養液 (C) 50% 強生氏養液 (D) 100% 強生氏養液

Fig. 3. Effect of Johnson's solution concentration on sporophyte formation in *Brainea insignis*. (A) 0% Johnson's solution (B) 25% Johnson's solution (C) 50% Johnson's solution (D) 100% Johnson's solution



圖 4. 100 天時不同強生氏養液濃度試驗每穴格內蘇鐵蕨的生長情形

Fig 4. The plug growth situations of *Brainea insignis* of different Johnson's solution concentration experiments at day 100.



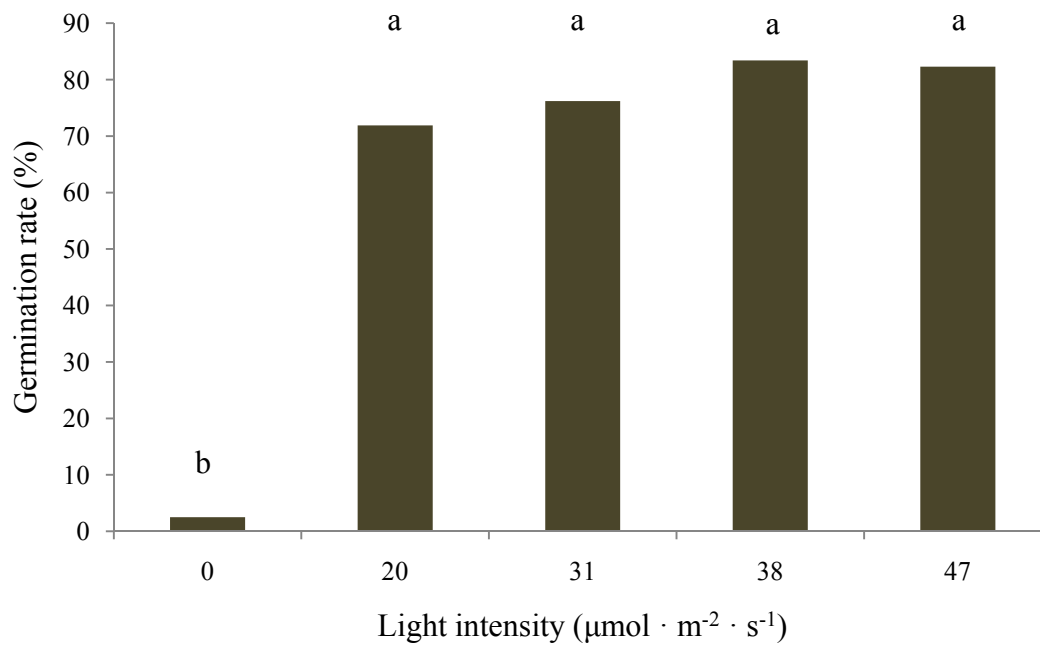


圖 5. 光度對蘇鐵蕨孢子發芽率的影響

Fig. 5. The effect of light intensity on germination rate in *Brainea insignis*.

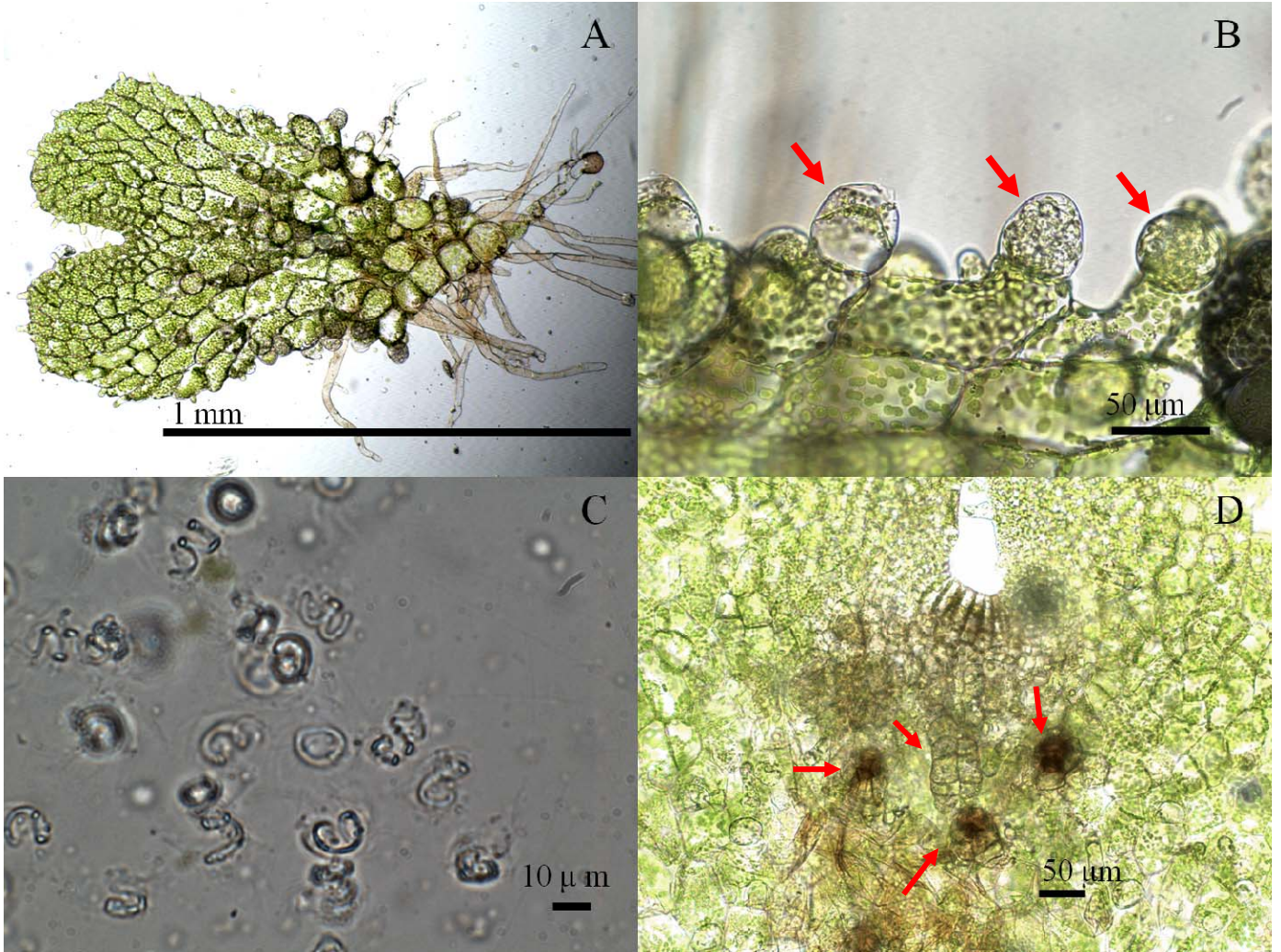


圖 6. 蘇鐵蕨配子體的形態 (A)雄配子體 (B)藏精器 (C)精子 (D) 藏卵器

Fig 6. The gametophyte morphology of *Brainea insignis*. (A) male gametophyte (B) antheridia (C)sperm (D) archegonia

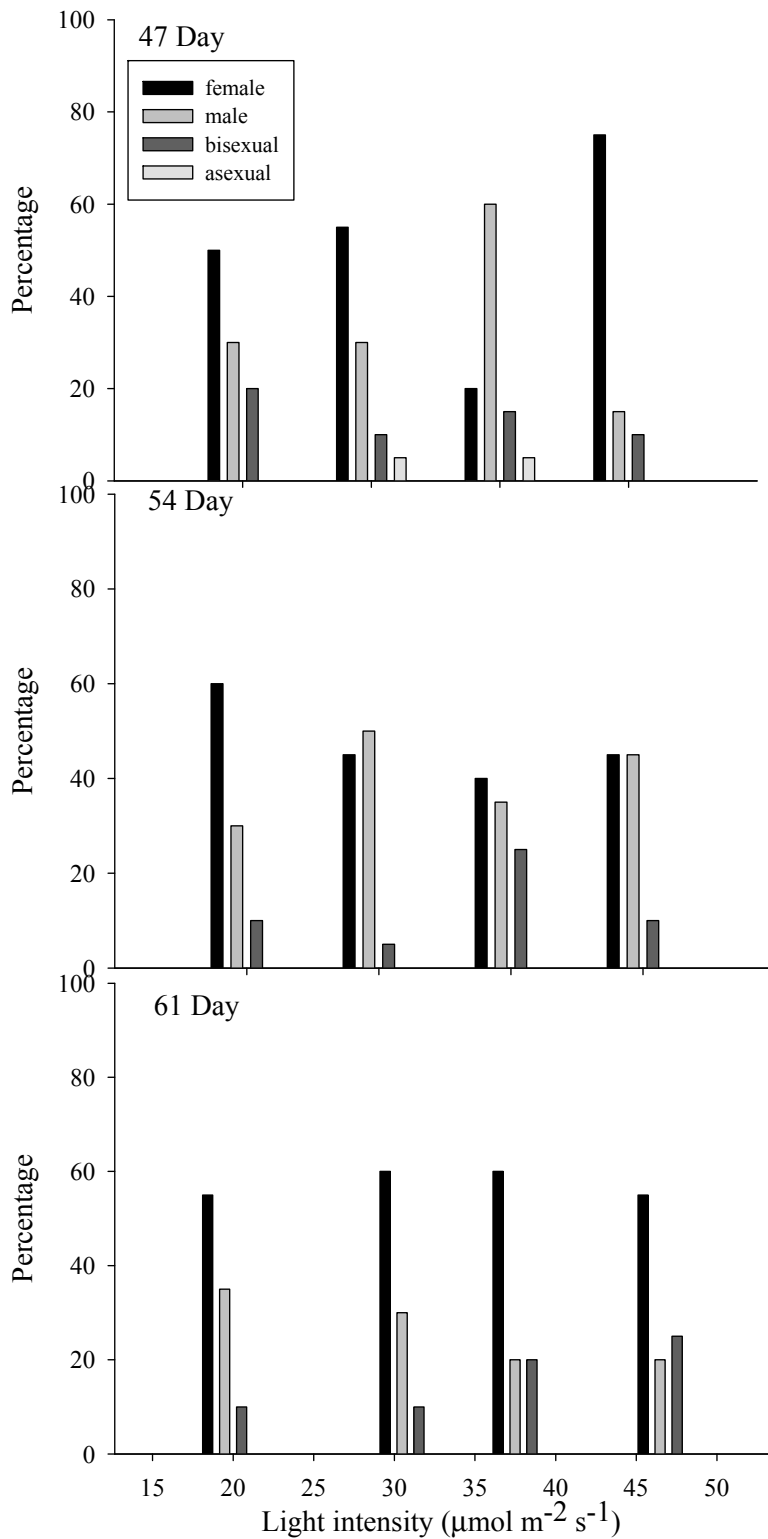


圖 7. 光度處理在試驗第 47 天、54 天及 61 天時對蘇鐵蕨配子體性別相對比率之影響

Fig 7. The effect of light intensity on relative frequency of *Brainea insignis* gametophyte gender at the day 47, 54 and 61.

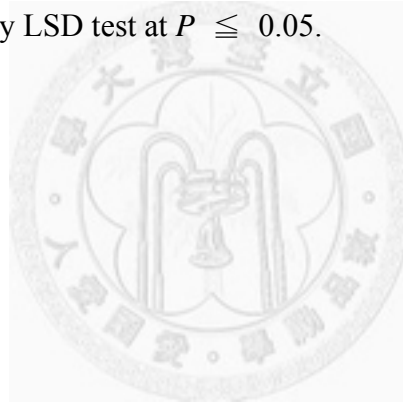
表 6. 蘇鐵蕨撒播後第 47 天時光度對不同性別的配子體長度及寬度的影響

Table 6. The effects of light intensity of length and width on different gender gametophyte in *Brainea insignis* at day 47.

Light intensity ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Female		Male		Bisexual	
	Length (mm)	Width (mm)	Length (mm)	Width (mm)	Length (mm)	Width (mm)
20	6.6 a ^z A ^y	3.7 aA	0.9 bC	1.1 aC	4.6 aB	2.4 aB0
31	6.6 aA	4.0 aA	1.1 abB	1.4 aB	5.1 aA	2.9 aAB
38	7.0 aA	4.4 aA	1.3 abC	1.4 aB	5.6 aB	3.2 aA0
47	7.5 aA	4.4 aA	1.5 aB	1.4 aC	5.8 aA	3.7 aB0

^z Mean separation in columns by LSD test at $P \leq 0.05$.

^y Mean separation in rows by LSD test at $P \leq 0.05$.



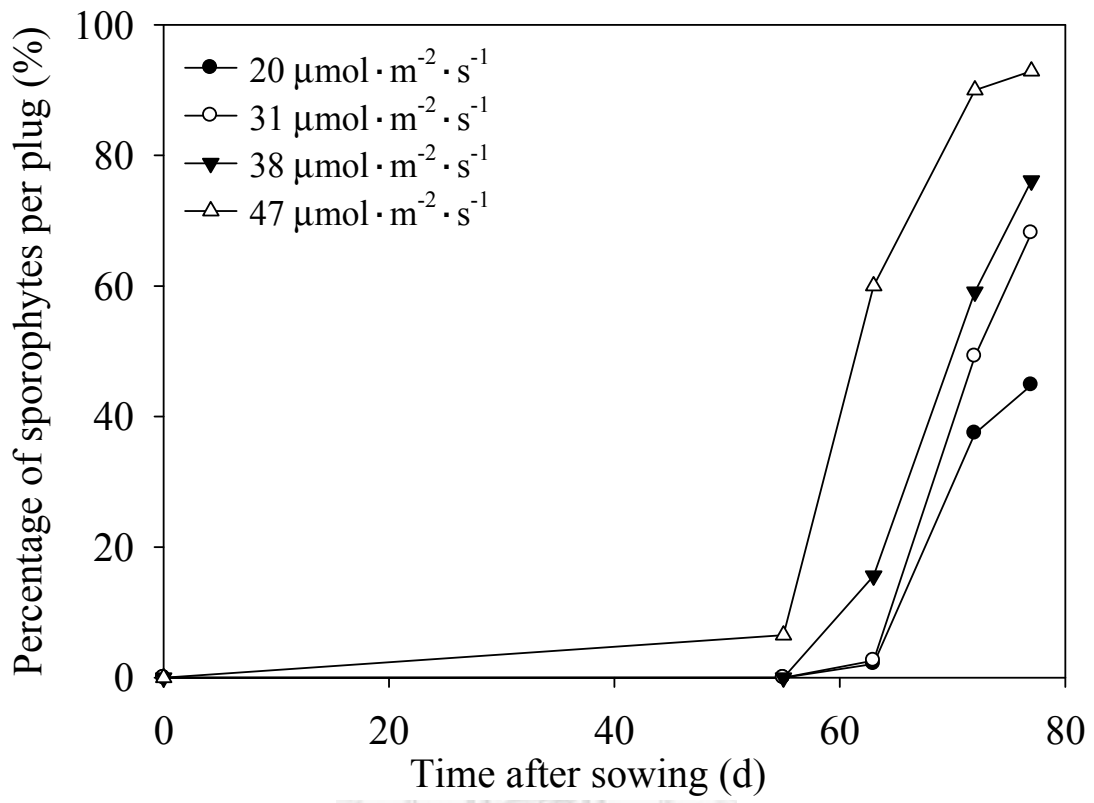


圖 8. 光度對蘇鐵蕨穴盤孢子體形成之影響

Fig 8. The effect of light intensity on percentage of sporophytes per plug in *Brainea insignis*.

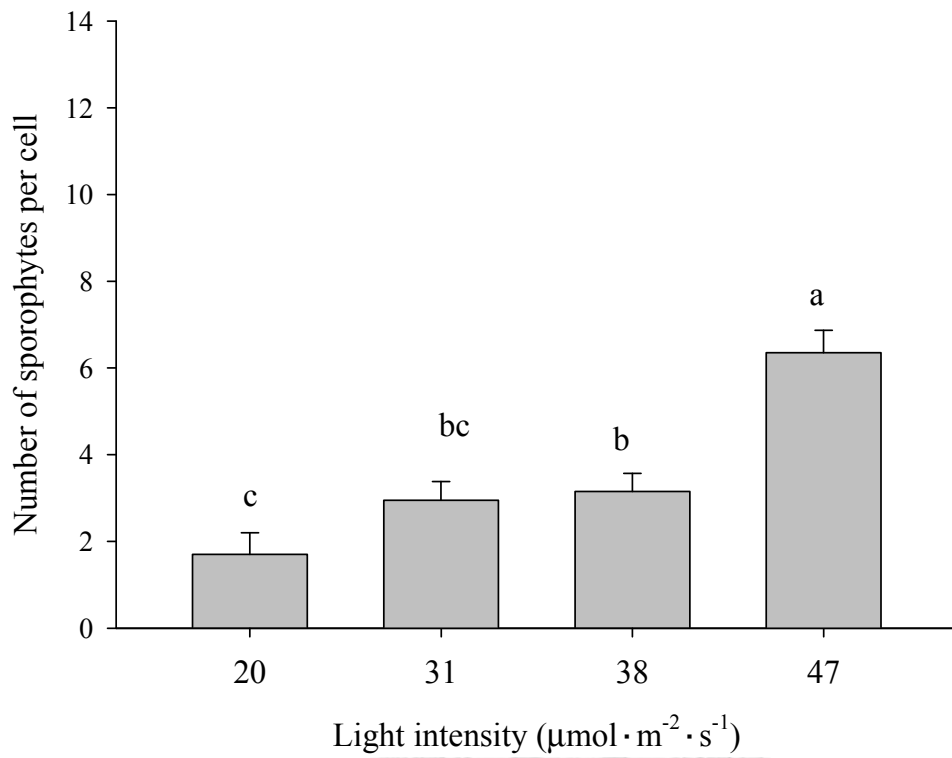


圖 9. 光度對蘇鐵蕨每穴格孢子體數的影響

Fig 9. The effect of light intensity on number of sporophytes per cell in *Brainea insignis*. Bars indicate standard errors of the mean; n=20.

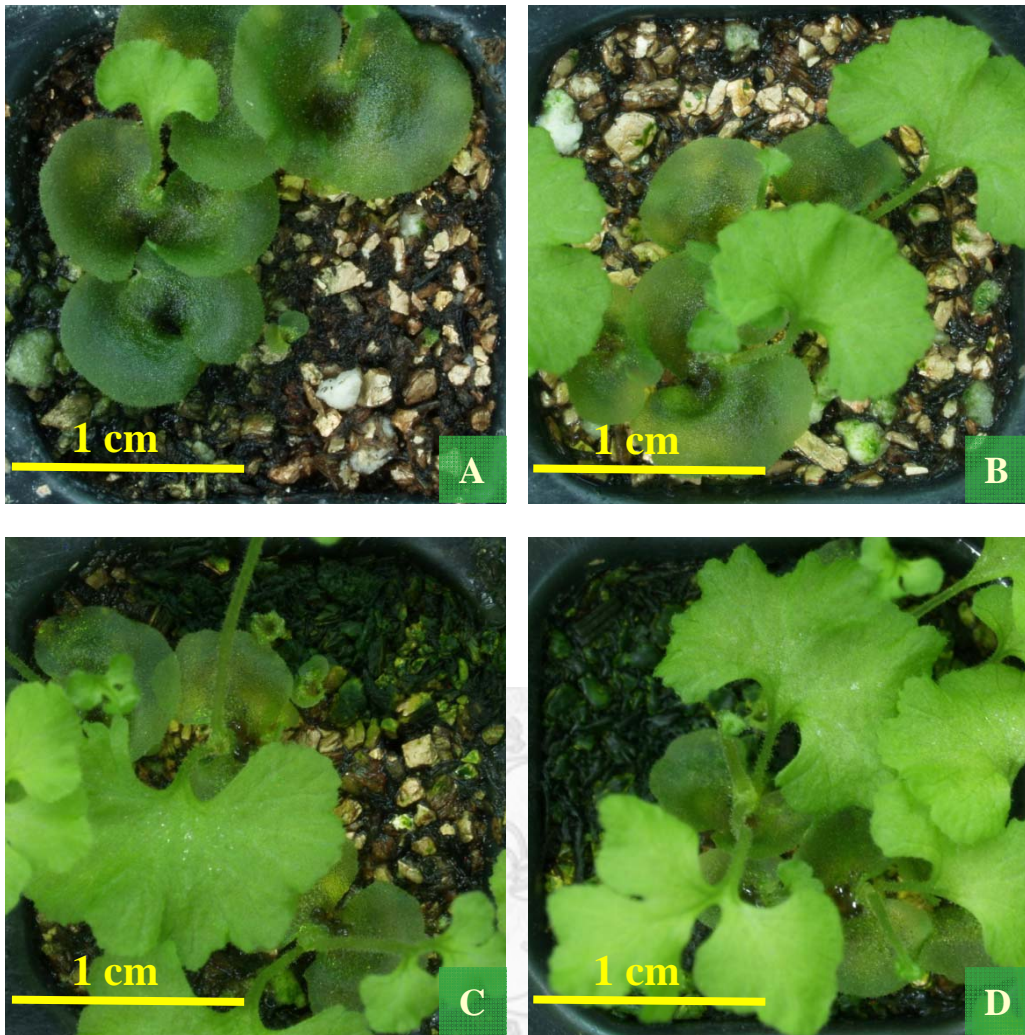


圖 10. 光度對蘇鐵蕨孢子體形成的影響 (A) $20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (B) $31 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (C) $38 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (D) $47 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

Fig 10. The effect of light intensity on sporophyte formation in *Brainea insignis*. (A) $20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (B) $31 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (C) $38 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (D) $47 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

表 7. 移植方式、葉片數及光度對蘇鐵蕨存活率的影響

Table 7. Effect of ways of transplant, leaf number, and light intensity on the survival rate of *Brainea insignis*.

Ways of transplants	Treatment		Survival rate (%)		
	Frond number	Light intensity ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)			
Thinning	2	060	87.5		
		080	72.0		
		120	88.0		
		180	70.4		
	3	060	95.8		
		080	96.3		
		120	92.0		
		180	91.7		
Transplant	2	060	90.6		
		080	93.8		
		120	96.9		
		180	46.9		
		3	060	96.9	
			080	100.0	
	120		96.9		
	180		84.4		
	Ways of transplant (T)			NS	
	Thinning			86.7 a	
	Transplant			88.3 a	
	Frond number (F)			*	
2			80.7 b		
3			94.2 a		
Light intensity ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) (L)			*		
60			92.7 a		
80			90.5 a		
120			93.4 a		
180			73.3 b		
Interaction					
T×F			NS		
T×L			NS		
F×L			*		
T×F×L			*		

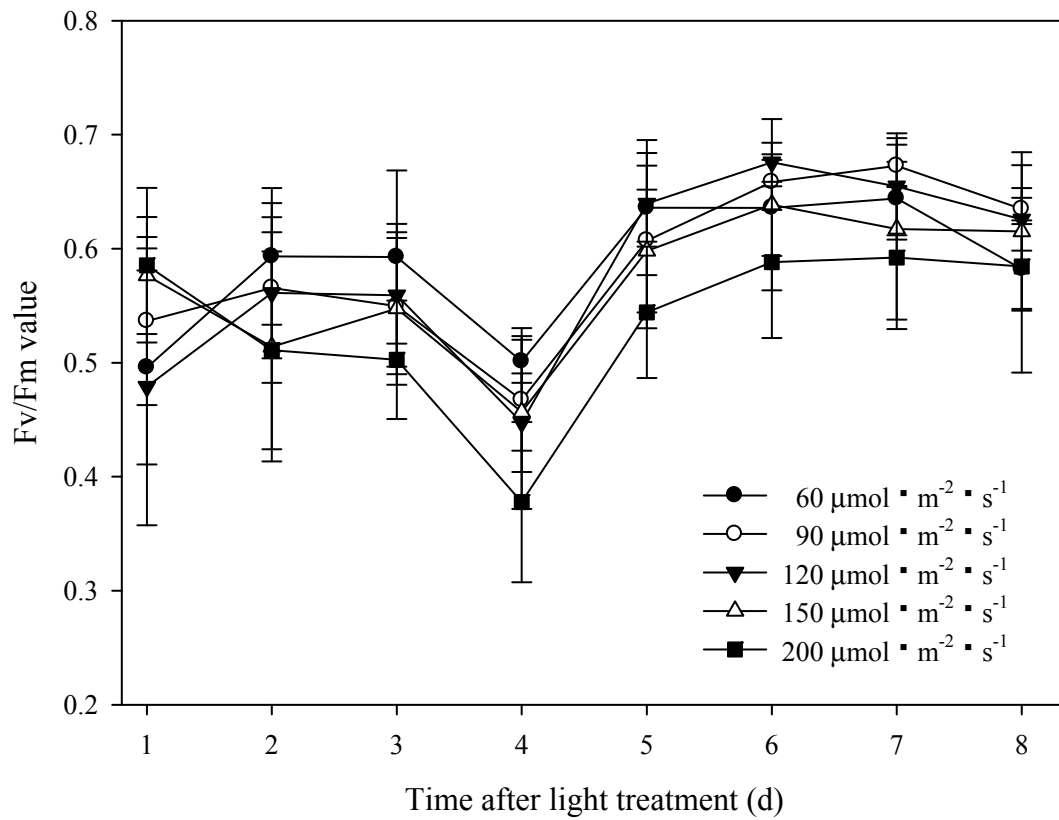


圖 11. 蘇鐵蕨葉片在不同光度處理下第一周之 Fv/Fm 值的變化

Fig 11. Changes subsequent in Fv/Fm of frond in *Brainea insignis* under 60, 90, 120, 150, 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ light intensity.

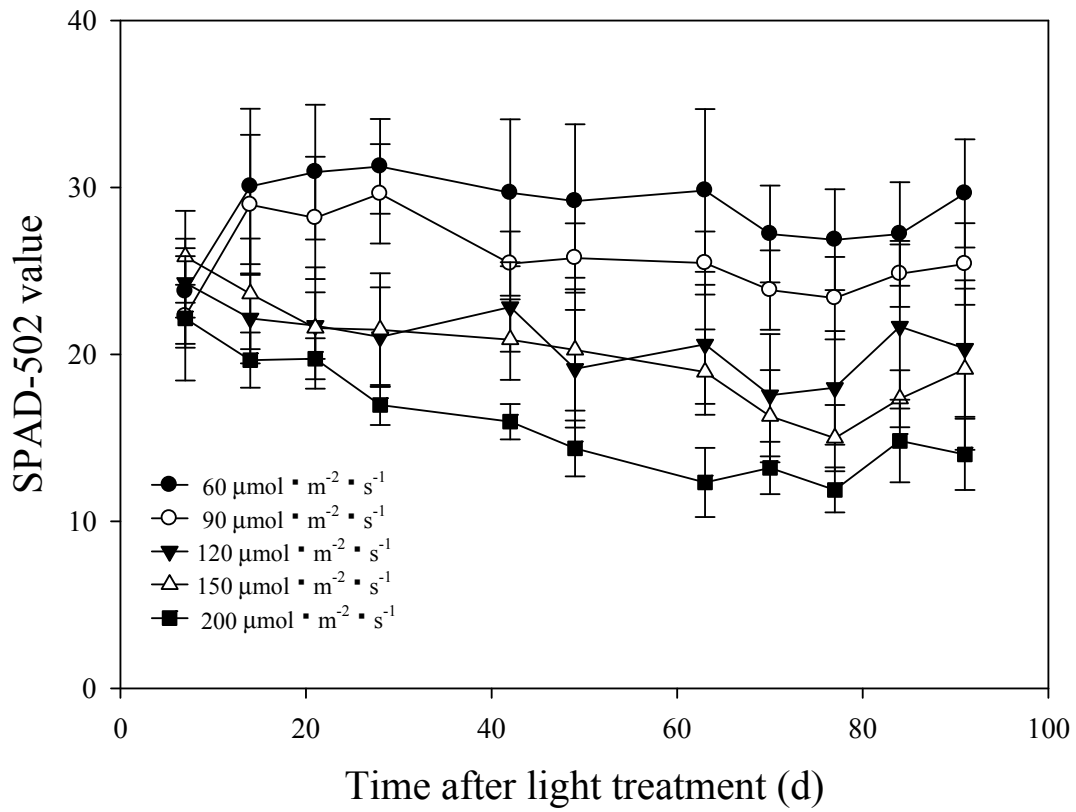


圖 12. 光度對蘇鐵蕨孢子體 SPAD-502 值的影響
 Fig 12. Effect of light intensity on the SPAD-502 value of *Brainea insignis* sporophyte.

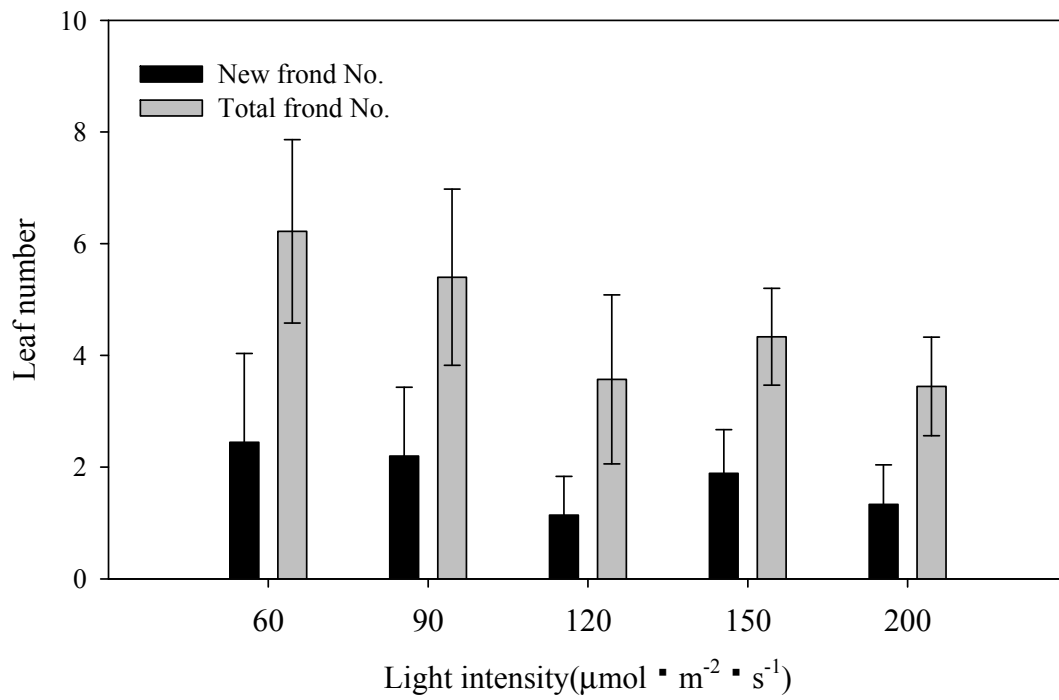


圖 13. 光度對蘇鐵蕨新葉數及總葉數的影響

Fig 13. Effects of light intensity on the new fronds and total fronds of *Brainea insignis*.

Bars indicate standard errors of the mean; n=10.

表 8. 光度對蘇鐵蕨最大葉長、葉寬、葉厚及羽片數的影響

Table 8. Effects of light intensity on frond length, frond width, frond thickness and frond pinnule number of *Brainea insignis*.

Light intensity ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Frond length (cm)	Frond width (cm)	Frond thickness (μm)	Pinnule number (cm)
60	21.8 a ^z	8.2 a	47.7 b	30.4 a
90	14.2 b	6.3 b	47.2 b	24.6 b
120	14.5 b	5.3 b	56.1 a	27.8 ab
150	15.5 b	5.8 b	57.3 a	26.0 b
200	11.8 b	5.0 b	56.0 a	24.0 b
Significance	L**Q**	L**Q**	L**Q**	NS

^z Mean separation in columns by LSD test at $P \leq 0.05$.

NS, **, nonsignificant or significant at $P \leq 0.01$, respectively; linear=L, Quadratic=Q.

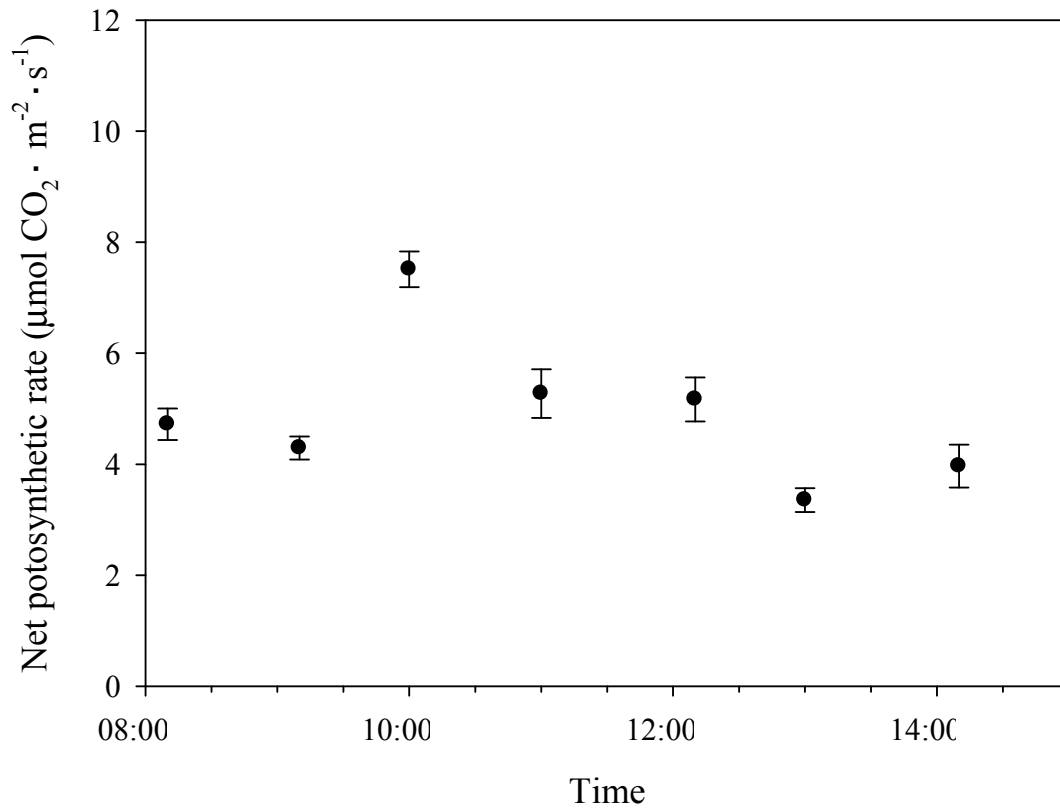


圖 14. 蘇鐵蕨在 8 點到 14 點且光度 $250 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 溫度 27°C 的環境下的淨光合作用速率

Fig 14. Changes of photosynthetic rates in *Brainea insignis* from 08:00 h to 14:00 h at 27°C under $250 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ light intensity conditions. Bar indicate standard errors of the mean; $n=5$.

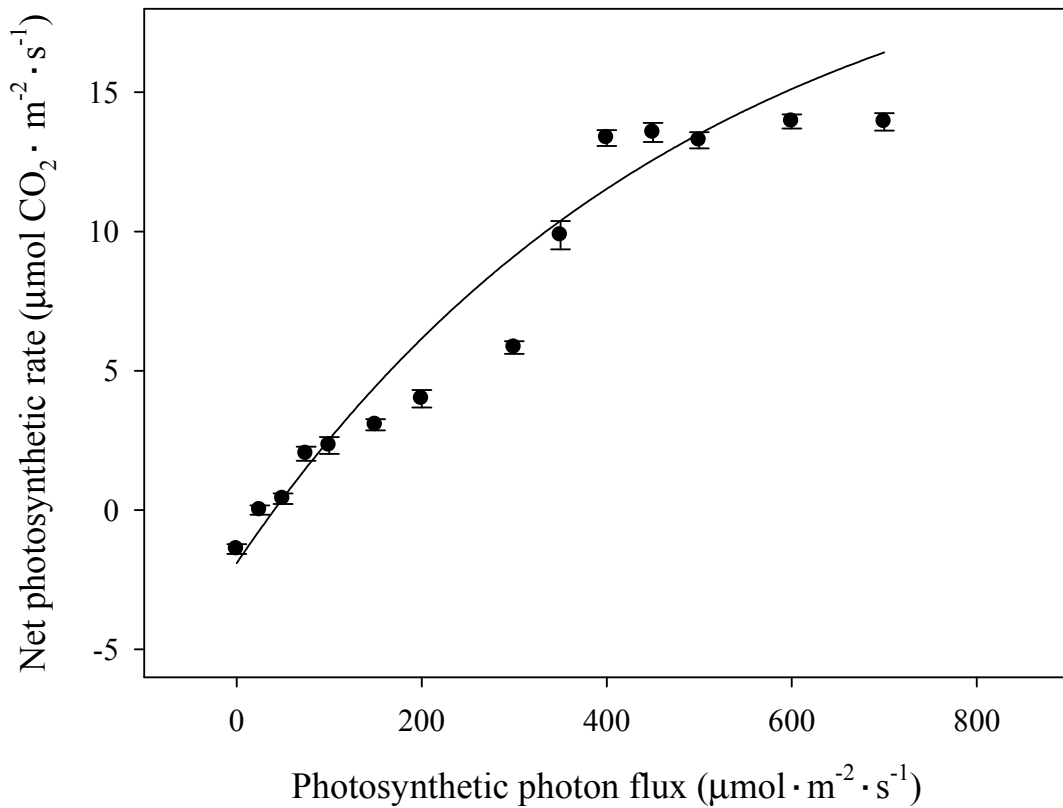


圖 15. 光度對蘇鐵蕨的淨光合作用率之影響

Fig 15. Effect of photosynthetic photon flux density on net photosynthetic rate of mature fronds on *Brainea insignis*. Bars indicate LSD at $p=0.05$. Regression equations of Fig: $y = -1.1061 + 16.5745 \times (1 - e^{-0.9972x})$, $r^2 = 0.97$, $P < 0.0001$

討論 (Discussion)

一、 孢子撒播密度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響

試驗結果顯示蘇鐵蕨孢子的發芽率不受其撒播密度所影響，但孢子撒播密度影響孢子發芽率及配子體形成率在其他蕨類非常普遍，例如 *Pteridium aquilinum* Kuhn 的孢子撒播密度對其孢子發芽率及長成配子體的比率有顯著影響，在發芽 14 天後，36000 顆/cm² 撒播密度下可達最高的發芽率 52%，但在 300 顆/cm² 撒播密度下僅有不到 10% 的發芽率 (Ashcroft and Sheffield, 2000); 推測是因蘇鐵蕨發芽時間僅約 4 天，與一般蕨類常長達 10-45 天的發芽期相較之下極短，故其發芽率不易受撒播密度影響。

大多數蕨類的配子體高密度族群以雄配子體或無性配子體為主；而配子體稀疏時，則多以雌配子體或兩性配子體為主 (Carafa, 1990; Cousens, 1979; Huang et al., 2004; Lloyd and Gregg, 1975; Rubin et al., 1985)。另，烏毛蕨科的蕨類多以單性的配子體為主，例如 *Woodwardia* 或 *Blechnum* 屬 (DeSoto et al., 2008; Fernández et al., 2010)。本試驗顯示蘇鐵蕨的配子體性別生成，與同科 *Blechnum* 屬類似，以單性的配子體為主；且其配子體性別比例亦為高密度時雄配子體為主，低密度時雌配子體為主。在撒播密度為每 cm² 約 3、6、11、19 或 27 顆孢子時，蘇鐵蕨以雌配子體為多，顯示每 cm² 撒播 3-27 顆孢子對蘇鐵蕨而言為低密度，也就是較適合的環境；而在每 cm² 約 55 顆孢子時，以雄配子體為主，顯示環境不適合，而兩性配子體或無性配子體則不論在哪個密度下都為數不多。

同形孢子類的蕨類其配子體以雌配子體及兩性配子體較大，雄配子體及無性配子體較小 (DeSoto et al., 2008; Huang et al., 2004; Miller, 1968; Sayers and Hamilton, 1995)，蘇鐵蕨配子體的大小亦為此類型 (表 2)，以雌配子體及兩性配子體較大，雄配子體最小。且蘇鐵蕨與分株假紫萁 (*Osmunda cinnamomea* L.) 一樣，

即使在不同撒播密度下的配子體大小仍僅受性別影響(Huang et al., 2004)。

但多數研究僅針對撒播密度對配子體的影響，而對其長成孢子體的影響則鮮有研究。為了能提供蘇鐵蕨穴盤苗栽培的參考資料，本試驗特別記錄了撒播密度對孢子體生長之影響。

孢子體生成率顯示撒播不同密度的孢子影響其長成孢子體的可能性，蘇鐵蕨的孢子體數並非撒播的孢子數越多者越高，而是以處理 22.5 顆/ cm² 孢子的孢子體密度最高，撒播密度較高的處理 30 顆/ cm² 孢子的孢子體數則開始下降，且撒播密度最低的處理 7.5 顆/ cm² 孢子的孢子體密度亦最低。與種子植物相同的是撒播時有最適密度，並非越高越好 (ex:grass in Swedish, Lindborg, 2006)。

蘇鐵蕨的孢子撒播密度影響其孢子體生成率，除了在低密度下，其孢子發芽數及配子體皆較少以外，亦可能與促精素有關，有些蕨類的配子體須受促精素影響，長出藏精器形成雄配子體 (Fernández et al., 2010)，而低密度時，配子體不易受到促精素的影響，使得雄配子體比例下降；或因蕨類的配子受精需要有水分的存在，精子才能游向卵子，故精卵的距離則不宜太遠，所以低密度處理可能是雄配子體的密度不夠，與雌配子體過遠，使得受精無法成功而不產生合子。且具受精能力的藏精器及藏卵器的成熟時間亦須列入考慮，此間差異影響了受精的機會及自異交的比率。圖 2 顯示在 11 顆/ cm² 孢子的雄配子體比率不到 30%，且兩性配子體的比例不高，故在缺乏精子、距離過遠且配子體的數量少等的情形下，孢子體形成的比例及數量較低為可能之結果。而處理 22.5 顆/ cm² 孢子的孢子體形成的比例 (35%)及密度 (7.9 顆/ cm² 孢子)最高，顯示所有處理中，此密度有最適合受精的精卵比。處理 30 顆/ cm² 孢子的孢子體形成的比例 (24.8%)及密度 (7.5 顆/ cm² 孢子)開始下降則可能是因為高密度下的配子體多為雄配子體，雌配子體形成比率下降，以及高密度下配子體間競爭養分的情形加劇，故孢子體形成的比例減少。

但適合形成孢子體的密度不一定為適合孢子體生長的密度，處理 15 顆/ cm² 孢

子的孢子體的葉片數最多且葉片長最長，植株平均具有約 3 片葉且葉片長達 1.78 cm。此結果顯示在商業栽培品質良好的穴盤苗除了須注意適合形成孢子體的密度外，初期孢子體的生長密度亦影響其成長速率及觀賞品質。而因為蘇鐵蕨在幼孢子體時易不明原因死亡，雖然仍無法找出原因，但健壯植株的死亡率較低；所以穴盤移植時的幼孢子體植株越健壯，則不明死亡會越為減少，故適合孢子體生長的密度對蘇鐵蕨而言較適合形成孢子體的密度更為重要，推薦蘇鐵蕨撒播時使用 22.5 顆/cm² 孢子的密度。

二、 養液濃度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響

試驗結果顯示強生氏養液濃度不太影響蘇鐵蕨孢子的發芽率 (表 3)。但很多蕨類受其環境營養狀態影響發芽率，可能是因為礦物營養的滲透勢及養分狀態的差異所影響，例如 *Onoclea sensibilis* 在外加 1% 的蔗糖後，提高發芽率 2 倍以上 (Miller and Miller, 1961)，或鐵線蕨在不同濃度的 MS 培養基下發芽，在 100% MS 培養基下的發芽率最高，達 82.5% (王, 1998)。但本試驗蘇鐵蕨數據上的差異相對於大多蕨類的孢子發芽率受其環境營養狀態影響相較之下差異極小，推測可能因蘇鐵蕨發芽時間與其他蕨類相較之下極短 (僅約 4 天)，故發芽率不太受環境養分的影響。

蕨類的配子體形成率可能受到環境因子的影響而變化，例如鱗蓋鳳尾蕨的配子體形成率及形成速度受到其介質 pH、溫度等因子的影響，在良好的環境下配子體形成的比例高且速度快 (Wan et al., 2010)。在林 (2007) 的試驗中，可知蘇鐵蕨在施用一次養液後，不同處理形成配子體的快慢差異不明顯，且即使施用一次 100% 強生氏養液已是配子體較多且存活率較高之處理，仍僅形成少量的孢子體，此結果暗示了蘇鐵蕨長出配子體的過程中養分需求量較施用一次強生氏養液為高，故本試驗由底部吸水法持續供給處理之養液濃度。

在本試驗中，處理之養液濃度明顯影響蘇鐵蕨無配子體之穴格比率，在表 3 中明顯可見處理 100%強生氏養液的無配子體之穴格比率極高，有高達 85.5%的穴格沒有配子體形成，顯示一直供應 100%的強生氏養液的狀態下，可能因介質中 EC 值過高，也就是鹽分對蘇鐵蕨過多，而使得無配子體之穴格比率大幅上升，類似的情形亦在 *Adiantum capillus-veneris* 的試驗中可發現，其配子體的重量在介質蔗糖含量過高的情形下開始下降 (Kuriyama et al., 2004)。而處理 0%至 50%的強生氏養液雖無顯著差異，但可觀察到隨著養液濃度的增加而逐漸升高的配子體形成率，此現象亦與 *A. capillus-veneris* 的試驗相同，在養分不過量的情形下，隨著養分濃度增加，配子體的重量亦增加。試驗顯示了撒播孢子時適當添加養分可增加形成配子體的比例，與 Henley 和 Poole (1975)認為添加礦物營養有利孢子的生長發育符合。

處理對無孢子體之穴格比率的影響與無配子體之穴格比率的影響相似，皆是處理 50% 強生氏養液最低，僅 29.7%的穴格無孢子體出現。而處理 50% 強生氏養液的穴格孢子體率高出其他處理甚多，可能是因為本處理的配子體營養狀態最為良好，故有足夠的養分供給孢子體的出現。而此現象與 *A. capillus-veneris* 在不同氮濃度下的試驗相似，其在 25% 氮的 MS 培養基下的孢子體形成率明顯高於其他處理 (Kuriyama et al., 2004)。

除了處理 100% 強生氏養液處理內幾乎沒有穴格中長出孢子體外，其餘處理內的多數穴格中皆順利長出孢子體；處理 100% 強生氏養液處理幾乎沒有孢子體可能是因為不適合配子體長出的過高養液濃度亦不適合長出孢子體。且表 4 顯示除了孢子體密度以外，孢子體的葉片數、最大葉片長、葉片 SPAD 值及每穴格孢子體數量及鮮重亦受養液濃度的影響，與鐵線蕨、波絲頓腎蕨等其他蕨類的生長明顯受養分影響的情形相同 (王, 1998; 林, 2007; 葉及李, 1989; Pillai and Ong, 1999; Poole and Conover, 1978)。

有些植物不同的生長階段適合的營養濃度不一樣 (Taiz and Zeiger, 2006)，但蘇

鐵蕨自發芽至幼孢子體生長的最適養液濃度皆一致。由表 4、圖 3 及圖 4 中可看出蘇鐵蕨自發芽至幼孢子體生長的最適強生氏養液的濃度為 50%，蘇鐵蕨的孢子發芽、配子體及幼孢子體生長在此濃度下的生長最快速良好。

三、 光度對蘇鐵蕨孢子發芽、配子體發育及孢子體形成之影響

蕨類孢子可分為光發芽及暗發芽型，大多數蕨類為光發芽型 (Laage, 1907; Raghavan, 1989)。而本試驗結果顯示蘇鐵蕨為孢子光發芽型蕨類，如圖 5 可見在黑暗下，蘇鐵蕨幾乎不發芽，但在有光的情形下，不論任何光度處理皆不影響蘇鐵蕨孢子的發芽率。本試驗亦觀察蘇鐵蕨配殖器的形態 (圖 6)，其形態與前人觀察一致 (王等人，2007; 林, 2007; 郭等人，2008)。

與蘇鐵蕨同科之 *Woodwardia radicans* (L.) Sm. 的配子體在不同時間的性別組成不相同，其配子體性別隨著時間的推移，不論何種處理皆以兩性及雌配子體為主，但兩性及雌配子體比例的差異隨著處理的不同而有差，在比較適當的營養及密度處理下，雌配子體較兩性配子體多 (DeSoto et al., 2008; Ziirich, 1979)。而本試驗中 (圖 7) 亦可觀察到配子體性別隨著時間的推移而改變比例，與 *W. radicans* 不同的是，所有處理皆以雌配子體為主，兩性配子體非主要的形態，所占比例甚低。在試驗第 61 天時，不論何種光度處理，皆以雌配子體最多，兩性配子體的比例隨著光度的上升亦上升，但雄配子體的比例隨著光度的下降而上升，而低光度下雄配子體比例較高，亦可證明低光度應為較不適合蘇鐵蕨配子體生長的環境，因大多數的蕨類在惡劣的環境下，多長成雄配子體或無性配子體；良好的環境下，則多為雌配子體或兩性配子體 (Cousens, 1979; Lloyd and Gregg, 1975; Miller, 1968; Rubin et al., 1985)。而且配子體的大小比例 (表 6) 與孢子撒播密度試驗類似，以雌配子體最大，兩性配子體次之，而雄配子體最小。而本試驗的配子體較撒播密度

試驗的配子體大是因為記錄的時間點不同，本試驗在第 47 天時紀錄，較撒播密度試驗的第 28 天晚了 19 天，更接近孢子體產生的時間。

圖 8 顯示光度對其形成孢子體速度的影響，亦以處理光度 $47 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的表現最好，第 54 天時已觀察到明顯的孢子體，且穴格內孢子體形成的比例最高，達 93%；這與其配子體表現類似，除了前面有推論過的原因外，亦可能因在適合的光度下，配子體的配殖器長的快，所以最快形成合子，且穴格孢子體形成的比例高。孢子體除了長的快、比例高以外，如圖 9 所示，長出的數量也較多，這和養液試驗結果一樣，即適合的處理下，孢子體長出的速度快且數量多。

然因本試驗最高光度 $47 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的發芽率、配子體大小、孢子體形成時間及孢子體數等數值皆未有下降的趨勢，故在更高光度下各生長階段的表現是否更好，有待進一步的研究。



四、 移植方式、馴化光度及葉片數對蘇鐵蕨幼孢子體存活率的影響

因試驗之種植使用底部吸水法而類似於高濕度的瓶苗環境，使得小苗需要在種植前先進行馴化，以減少死亡率且促進小苗之健化。而組培苗的葉片表皮厚度、葉片厚度及葉綠素的含量及構造等等皆可能與開放環境下的苗株有形態上的差異。而近年來有許多試驗集中在增加光度、增加 CO_2 濃度等栽培條件，以減少植株的異常 (Kozai, 1991)。在蕨類的應用以波斯頓腎蕨 (*Nephrolepis exaltata* Schott. “Rooseveltii”) 居多，波斯頓腎蕨在出瓶後在光度 50 及 $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下馴化，結果顯示在 $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下的植株高度、葉片數及乾、鮮重的數值皆較高，表現較好，且分析葉片植體的氮、磷、鉀、鈣及鎂的含量也較高，且與光合作用有關的 Fv/Fm 值也較高，有 0.752。

而本試驗探討移植方式、馴化光度及葉片數對蘇鐵蕨幼孢子體存活率的影響，

移植方式對幼孢子體植株存活率未有差異，但在實際操作上，移植及疏苗各有其優劣，移植的優勢是穴格拆開後，可大量移開苗株，故可產出更多種苗，但較易傷及根系，技術程度需求較高；而疏苗的優勢是不易傷及根系，故植株恢復速度快，但因同穴格中僅留下一株，生產效率較差。

而馴化光度除了 $180 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 較不適合外，光度 $60\text{-}120 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的環境下皆適合蘇鐵蕨的馴化及生長。此與陽性蕨類 *Dicksonia sellowiana* Hook 幼孢子體喜歡較弱光度 (Suzuki, 2005) 的情形類似。

葉片數的數據，則可明顯看出葉片數較多(3片)的處理存活率較高，且三個因子中，葉片數為最明顯影響存活率的因素，顯示葉片數，也就是植體大小為最主要影響存活率的因素。而本試驗依存活率的數據推薦以使用3片葉孢子體移植苗，在 $80 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光度下馴化。

葉片數與馴化光度有交感，顯示植株葉片數及光度彼此影響。結果暗示了蘇鐵蕨葉片越多則在高光下越不受抑制，存活率越高；反之，葉片較少的植株越不能忍受高光，光度明顯影響其存活率。

五、 光度對蘇鐵蕨幼孢子體生長之影響

對於植物而言，累積碳對生長來說是一個基礎且明顯的需求，植物累積碳的主要方式是行光合作用，而光合作用得到能量的來源即為植物所吸收的陽光。而不同植物或不同生長時期喜歡不同的光度 (Hew and Wong, 1974; Ludlow and Frederick, 1975; Suzuki, 2005)。陽性蕨類 *Dicksonia sellowiana* Hook 的幼孢子體喜歡較成株時弱的光度(Suzuki, 2005)，且除了蕨類以外，很多森林裡的植物在幼年期也都較耐且喜歡低光度。

圖 11 顯示第一周時不同光度處理之葉片的 Fv/Fm 值，其 Fv/Fm 值下降到第四

天後開始回復，顯示植株對光的利用效率開始回升，此結果與其他植物受光逆境時的回復情形類似 (褚, 2004)。

由圖 12 可看出各處理間的新葉數差異不明顯，但具光度越低則新葉數越多之趨勢。由總葉數和新葉數之差可知在高光下的葉片老化較快，低光下的葉片較不易老化。表 8 可知蘇鐵蕨的葉片的長、寬、厚的特徵皆與前人研究的陽性、陰性蕨類的差異類似，亦即陽光下的葉片與陰暗下的葉片相較之下較小、較厚。且圖 12 及表 8 則顯示在不同光度下長期生長的葉片 SPAD、總葉片數、新生葉片數、最大葉長、葉寬、葉厚及羽片數等數值與 *D. sellowiana* 結果類似，同樣是陽性的樹蕨，其小苗皆在低光下的生長量較高 (Suzuki, 2005)。此結果顯示即使屬於陽性蕨類，小苗時期亦不能在高光生長良好。試驗數據顯示蘇鐵蕨小苗的最適光度為 $60 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，其 SPAD、總葉片數、新生葉片數、最大葉長、葉寬及羽片數等值皆最高。

六、 蘇鐵蕨成熟孢子體之光合作用測定

大多數的植物光合作用在早上較為旺盛 (Taiz and Zeiger, 2006)，而圖 13 顯示蘇鐵蕨的光合作用亦是在早上較為旺盛，且在 10 點左右的光合作用值最高。

蘇鐵蕨因原生環境而被歸類於陽性蕨類，在高光下生長，但因幼孢子體的光度試驗顯示在 $60 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下的生長量較為良好，故量測成熟蘇鐵蕨 (具產孢能力的孢子體) 之光合作用光度以供栽培參考。

因蕨類即使屬於陽性的蕨類，其能接受的高光亦不如一般的植物，例如 *Dicksonia sellowiana* 是蕨類中一般被認為是較偏陽性的樹蕨，但其在較高光度的平地，約 50% 及 75% 的陽光下植株皆無法存活，顯示即使是陽性的樹蕨亦不能在高光下生長 (Suzuki et al., 2005)。另，前人研究中顯示一般的陰性蕨類的光補償點

約 $10-20 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之間，光飽和點為 $160-300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之間，而陽性蕨類的光補償點約 $10-30 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之間，光飽和點為 $300-500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之間(Ludlow and Frederick, 1975; Nasrulhaq-Boyce and Haji Mohamed, 1987)。而圖 14 的數據顯示蘇鐵蕨的光補償點在 $30.25 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，而光飽和點則是約在 $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右，與其他的陽性蕨類表現類似，且此試驗與試驗五的數據可顯示蘇鐵蕨與 *Dicksonia sellowiana* Hook 一樣(Suzuki, 2005)，為具耐陰幼孢子體的陽性蕨類。

結論 (Conclusion)

蘇鐵蕨生產上，建議撒播密度為每 cm^2 15 顆孢子，使用濃度 50% 之強生氏養液以及在光度 $47 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PPF 下栽培至具三片葉，移植前以 $180 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光度下馴化 2 周，栽培於低光環境至植株具產孢能力。

參考文獻 (References)

- 王幸美. 1998. 孢子繁殖與溫度，光度和無機養分對鐵線蕨，密葉鐵線蕨和腎蕨生長之影響. 國立台灣大學園藝學研究所碩士論文. 台北.
- 王玥、趙金博、王金娟、王晓楠. 2007. 烏毛蕨科3種植物配子體發育的研究. 植物研究 27 (3):269-274.
- 林信雄. 2007. 蘇鐵蕨之物候、孢子繁殖與溫度及養液濃度對生長之影響. 國立台灣大學園藝學研究所碩士論文. 台北.
- 郭城孟. 1997. 台灣維管束植物簡誌第一卷. 行政院農委會. 台灣.
- 郭城孟. 2001. 蕨類圖鑑. 遠流出版事業股份有限公司. 台灣.
- 郭城孟. 2010. 蕨類圖鑑 2. 遠流出版事業股份有限公司. 台灣.
- 郭建瑞、吳鴻、陳霞、李勇. 2008. 蘇鐵蕨配子體發育的研究. 熱帶亞熱帶植物學報 16:160-164.
- 翁韶良. 1998. 蘇鐵蕨植群生態及配子體發育之研究. 國立中興大學森林學系碩士論文. 71 pp.
- 高秀雲. 2000. 鐵線蕨孢子播種繁殖與孢子形成之研究. 國立台灣大學園藝學研究所碩士論文. 台北.
- 高秀雲、葉德銘. 2003. 脆鐵線蕨孢子無菌撒播繁殖體系之建立. 台灣林業科學 18:33-42.
- 黃曜謀、翁韶良、邱文良. 2003. 蕨類植物孢子的收集與保存. 臺灣林業科學 18:75-79.
- 敖金成、蘇文華、張光飛、姜維、楊慧. 2010. 對馬耳蕨光合作用對生境光強增加的響應. 西北植物學報 30(11): 2265- 2271.
- 葉德銘. 1987. 波斯頓腎蕨與台灣山蘇花之生長習性及溫度、無機養分和栽培介質對生長之影響. 國立台灣大學園藝學研究所碩士論文. 台北.
- 葉德銘、李晔. 1989a. 無機養分對台灣山蘇花生長之影響. 中國園藝 35:29-37.
- 葉德銘、李晔. 1989b. 台灣山蘇花孢子發芽與配子體發育之研究. 中國園藝 36:43-54.
- 葉德銘、李晔. 1989c. 溫度與無機養分對波斯頓腎蕨生長之影響. 中國園藝

35:103-111.

褚昱均. 2004. 出瓶光度與培植時期對數種天南星科植物組培苗出瓶後生長之影響.

國立台灣大學園藝學研究所碩士論文. 台北.

Al-Hamdani, S. H. and J. J. Ghazal. 2009. Selected physiological responses of *Salvinia minima* to various temperatures and light intensities. *Amer. Fern J.* 99(3):155-161.

Aragon, C. and E. Pangua. 2004. Spore viability under different storage conditions in four rupicolous *Asplenium* L. taxa. *Amer. Fern J.* 94(1):28-38.

Ashcroft, C. J. and E. Sheffield. 2000. The effect of spore density on germination and development in *Pteridium*, monitored using a novel culture technique. *Amer. Fern J.* 90(3):91-99.

Behera, Y. N. and B. Biswal. 1990. Leaf senescence in fern: effect of duration, intensity and quality of light. *Environ. Expt. Bot.* 30:181-186.

Beri, A. and S. S. Bir. 1993. Germination of stored spores of *Pteris vittata* L. *Amer. Fern J.* 83(3):73-78.

Boardman NK. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:355-377.

Brady, N. C. and Well R. R. 2002. The nature and properties of soils. 13th ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, N. J.

Brum, R. F. and Á. M. Randi. 2002. High irradiance and temperature inhibit the germination of spores of the fern *Rumohra adiantiformis* (Forst.) Ching (Dryopteridaceae). *Revista Brasil. Bot.* 25:391-396.

Bull, J.J. 1981. Evolution of environmental sex determination from genotypic sex determination. *Heredity.* 47:173-184.

Camloh, M. 1999. Spore age and sterilization affects germination and early gametophyte development of *Platyserium bifurcatum*. *Amer. Fern J.* 89(2):124-132.

Carafa, A.M. 1990. Gametophyte development of *Woodwardia radicans* (L.) Sm.: effect of population density and antheridiogen on sex expression. *Giorn. Bot. Ital.* 124:571-580.

Conover, C. A. and R.T. Poole. 1986. Nitrogen source effects on growth and tissue content of selected foliage plants. *HortScience* 21:1008-1009

Cousens, M.I. and H.T. Horner Jr. 1970. Gametophyte ontogeny and sex expression in *Dryopteris ludoviciana*. *Amer. Fern J.* 60:13-27.

- DeSoto, L., L. G. Quintanilla and M. Mendez. 2008. Environmental sex determination in ferns: effects of nutrient availability and individual density in *Woodwardia radicans*. *J. Ecol.* 96:1319-1327.
- Döpp, W. 1950. Eine die Antheridienbildung bei Farnen fördernde Substanz in den Prothallien von *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 63:139-159.
- Dyer, A.F. 1979. Apples, p. 235–305. In: A.F. Dyer (ed.) *The culture of fern gametophytes for experimental investigation. The experimental biology of ferns.* Academic Press, London.
- Etzold, H. 1965. Der Polarotropismus und Phototropismus der Chloronemen von *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. *Planta* 64:254-280.
- Fernández, H., A. Kumar and M. A. Revilla. 2010. *Working with Ferns.* 1st ed. Springer, New York, N.Y.
- Fiori, C. C., M. Santos and Á. M. Randi. 2009. Aspects of gametophyte development of *Dicksonia sellowiana* Hook (Dicksoniaceae): an endangered tree fern indigenous to south and central America. *Amer. Fern J.* 99:207-216.
- Haupt, W. 1985. Effects of nutrients and light pretreatment on phytochrome-mediated fern-spore germination. *Planta.* 164:63-68.
- Hamilton, R.G. and R.M. Lloyd. 1991. Antheridiogen in the wild: the development of fern gametophyte communities. *Functional Ecol.* 5:804-809.
- Hevly, R. H. 1963. Adaptations of cheilanthoid ferns to desert environments. *J. Arizona Acad. Sci.* 2:164-175.
- Hew, C.-S. and Y. S. Wong. 1974. Photosynthesis and respiration of ferns in relation to their habitat. *Amer. Fern J.* 64:40-48.
- Holub, P. and I. Tuma. 2010. The effect of enhanced nitrogen on aboveground biomass allocation and nutrient resorption in the fern *Athyrium distentifolium*. *Plant Ecol.* 207:373-380.
- Hoshizaki, B. J. and R. C. Moran. 2001. *Fern grower's manual.* Timber Press., Portland, Oregon. 604pp.
- Huang, T.C. 1994. *Brainea*, p. 268-270. In: Editorial Committee of the Flora of Taiwan (eds.). *Flora of Taiwan. Second Edition. Vol.1.* Taipei, Taiwan.
- Huang, Y. M., H. M. Chou and W. L. Chiou. 2004. Density affects gametophyte growth and sexual expression of *Osmunda cinnamomea* (Osmundaceae: Pteridophyta). *Annu. Bot.* 94:229-232

- Hvoslef-Eide, A. K. 1991(a). The effect of temperature, daylength and irradiance on the growth of mother plants of *Nephrolepis exaltata* (L.) Scoot and on the subsequent growth in vitro of runner tip explants. *Sci. Hort.* 47:137-147
- Hvoslef-Eide, A. K. 1991(b). Mother plant temperature effects on growth of in vitro propagated daughter plants of *Nephrolepis exaltata* (L.) Scoot. *Sci. Hort.* 47:149-156.
- Jampeetong, A. and H. Brix. 2009. Nitrogen nutrition of *Salvinia natans*: Effects of inorganic nitrogen form on growth, morphology, nitrate reductase activity and uptake kinetics of ammonium and nitrate. *Aquat. Bot.* 90:67-73.
- Johnson, G. N., E. J. Rumsey, A. D. Headley and E. Sheffield. 2000. Adaptations to extreme low light in the fern *Trichomanes speciosum*. *New Phytol.* 148:423-431.
- Kiss, H. G. and J. Z. Kiss. 1998. Spore Germination in Populations of *Schizaea pusilla* from New Jersey and Nova Scotia. *Intl. J. Plant Sci.* 159: 848-852.
- Klekowski, E. J. Jr. 1969. Reproductive biology of the Pteridophyta. II. Theoretical considerations. *Bot. J. Linn. Soc.* 62:347-359.
- Klekowski, E. J. Jr. 1970. Reproductive biology of the Pteridophyta, IV. An experimental study of mating systems in *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brong. *Bot. J. Linn. Soc.* 63:153-169.
- Korpelainen, H. 1998. Labile sex expression in plants. *Biol. Rev.* 73:157-180.
- Kozai, T. 1991. Invited Review-Photoautotrophic micropagation. *In Vitro Cell. Dev. Biol.* 27:47-51.
- Kuriyama, A., T. Kobayashi, S. Hayashi and M. Maeda. 2004. Medium composition for the production of sporophyte of the fern *Adiantum capillus-veneris*. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 73(6):590-582.
- Leong, T.-Y., D. J. Goodchild and J. M. Anderson. 1985. Effect of light quality on the composition, function, and structure of photosynthetic thylakoid membranes of *Asplenium australasicum* (Sm.) Hook. *Plant Physiol.* 78:561-567.
- Lloyd, R.M. and T. L. Gregg. 1975. Reproductive biology and gametophyte morphology of *Acrostichum danaeifolium* from Mexico. *Amer. Fern J.* 65: 105-120.
- Liao, J. X., M. X. Jiang and H. D. Huang. 2008. Effects of soil moisture on ecophysiological characteristics of *Adiantum reniforme* var. *sinensis*, an endangered fern endemic to the three gorges region in China. *Amer. Fern J.*

98(1):26-32.

- Life, A. C. 1907. Effect of light upon the germination of spores and the gametophyte of ferns. Missouri Botanical Garden Annual Report. 18:109-122.
- Lindborg, R. 2006. Recreating grasslands in Swedish rural landscapes- effects of seed sowing and management history. Biodiversity and Conservation. 15:957-969.
- Ludlow, C. J. and F.T. Wolf. 1975. Photosynthesis and respiration rates of ferns. Amer. Fern J. 65(2):43-48.
- Mahlberg, P. G. and S. Yarus. 1977. Effects of light, pH, temperature, and crowding on megaspore germination and sporophyte formation in *Marsilea*. J. Expt. Bot. 28:1137-1146.
- Maloof, J.N., J.O. Borevitz, D. Weigel and J. Chory. 2000. Natural variations in phytochrome signaling. Cell Dev. Biol. 11:523-530.
- Menéndez, V., M.A. Revilla, P. Bernard, V. Gotor and H. Fernandez. 2006. Gibberellins and antheridiogen on sex in *Blechnum spicant* L. Plant Cell Rep. 25:1104-1110.
- Miller, J. H. and P. M. Miller. 1961. The effect of different light conditions and sucrose on the growth and development of the gametophyte of the fern, *Onoclea sensibilis*. Amer. J. Bot. 48:154-159.
- Miller, J.H. 1968. Fern gametophytes as experimental material. Bot. Rev. 34:361-440.
- Mitchell, J. 1932. The origin, nature and importance of soil organic constituents having base exchange properties. J. Amer. Soc. Agron. 24:256-275.
- Morgan, D. L. and B. W. Hipp. 1979. Nitrogen requirements for *Nephrolepis exaltata* (L.) Scoot. 'Rooseveltii'. HortScience 14:159-166.
- Nasrulhaq-Boyce A, Haji Mohamed MA. 1987. Photosynthetic and respiratory characteristics of Malayan sun and shade ferns. New Phytol. 105:81-88.
- Näf, U. 1958. On the physiology of antheridium formation in the bracken fern (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). Physiol. Plant. 11:728-746.
- Näf, U., K. Nakashini, and M. Endo. 1975. On the physiology and chemistry of fern antheridiogens. Bot. Rev. 41:315-359.
- Nell, T. A. and J. E. Barrett. 1994. Production temperatures influence growth and physiology of leatherleaf fern. Hortscience 29:67-70.
- Nondorf, S., M. Dooley, M. Palmieri, and L. J. Swatzell. 2003. The effects of pH, temperature, light intensity, light quality, and moisture levels on spore germination in *Cheilanthes feei* of southeast Missouri. Amer. Fern J. 93(2):56-69.

- Nowak, J., S. Sroka and B. Matysiak. 2002. Effects of light level, CO₂ enrichment, and concentration of nutrient solution on growth, leaf nutrient content, and chlorophyll fluorescence of Boston Fern microcuttings. *J. Plant Nutr.* 25:2161-2171.
- Pia, W-L., G. Neumann, F. Bangerth and C. Engels. 1999. Rapid effects of nitrogen form on leaf morphogenesis in tobacco. *J. Exp. Bot.* 51:227-237.
- Pillai, R. S. and B.-L. Ong. 1999. Effects of inorganic nitrogen availability on the sporophytes of *Acrostichum aureum* L. *Photosynthetica* 36:259-266.
- Poole, R.T. and C. A. Conover. 1978. Fertilization of maidenhair fern, *Adiantum raddianum* K. *HortScience* 16:556-557.
- Prada, C., V. Moreno and J. M. G. Y. Galán. 2008. Gametophyte development, sex expression and antheridiogen system in *Pteris incomplete* Cav. (Pteridaceae). *Amer. Fern J.* 98(1):14-25.
- Quintanilla L.G., J. Amigo, E. Pangua and S. Pajarón. 2002. Effect of storage method on spore viability in five globally threatened fern species. *Annu. Bot.* 90:461-467.
- Quintanilla L.G., S. Pajarón, E. Pangua and J. Amigo. 2000. Effect of temperature on germination in northernmost populations of *Culcita macrocarpa* and *Woodwardia radicans*. *Plant Biol.* 2:612-617.
- Raghavan, V. 1989. Developmental biology of fern gametophytes. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Raven, P. H., R.F. Evert and S.E. Eichhorn. 2003. Biology of plants. 6th ed. Whfreeman, N.Y.
- Rechenmacher, C., J.L. Schmitt, and A. Droste. 2010. Spore germination and gametophyte development of *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) under different pH conditions. *Braz. J. Biol.* 70(4):1155-1160
- Rubin, G. and D. J. Paolillo Jr. 1983. Sexual development of *Onoclea sensibilis* on agar and soil media without the addition of antheridiogen. *Amer. J. Bot.* 70:811-815.
- Rubin, G., D. S. Robson and D.J. Paolillo Jr. 1985. Effects of population density on sex expression in *Onoclea sensibilis* L. on agar and ashed soil. *Annu. Bot.* 55:205-215.
- Saldaña, A. O., C. Hernández, R. E. Coopman, L. A. Bravo and L. J. Corcuera. 2010. Differences in light usage among three fern species of genus *Blechnum* of contrasting ecological breadth in a forest light gradient. *Ecol. Res.* 25: 273-281
- Sayers, A. and R. G. Hamilton. 1995. The effect of neighbors on gametophyte development in *Ceratopteris richardii*. *Amer. Fern J.* 85(2):47-53.

- Schedlbauer, M. D. 1976. Specificity of the antheridogen from *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. *Plant Physiol.* 57:666-669.
- Schulz, C., D. P. Little, D. W. Stevenson, A. Nowogrodzki, and D. Paquiot. 2010. Growth and care instructions of a new model species-the Lycophyte *Selaginella apoda*. *Amer. Fern J.* 100(3):167-171.
- Simabukuro, E. A., A. F. Dyer and G.M. Felipe. 1998. The effect of sterilization and storage conditions on the viability of the spores of *Cyathea delgadii*. *Amer. Fern J.* 88(2):72-80.
- Somer, M., R. Arbesú, V. Menéndez., M. A. Revilla and H. Fernández. 2010. Sporophyte induction studies in ferns in vitro. *Euphytica* 171:203-210.
- Suzuki, C. C. L. F., M. T. Paulilo and Á. M. Randi. 2005. Substrate and irradiance affect the early growth of the endangered tropical tree fern *Dicksonia sellowiana* Hook. (Dicksoniaceae). *Amer. Fern J.* 95(3):115-125.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2006. *Plant physiology*. 4th ed. Sinauer, Sunderland, MA.
- Takeno, K. and M. Furuya. 1987. Sporophyte formation in experimentally-induced unisexual female and bisexual gametophytes of *Lygodium japonicum*. *Bot. Mag. Tokyo* 100:37-41.
- Voeller, B. R. 1964. Gibberellins: Their effect on antheridium formation in fern gametophytes. *Plant Physiol.* 53:875-879.
- Voth, P. D. 1943. Effects of nutrient-solution concentration on the growth of *Marchantia polymorpha*. *Bot. Gaz.* 104:591-601.
- Wan, X. M., M. Lei, Z.C. Huang, T. B. Chen and Y. R. Liu. 2010. Sexual propagation of *Pteris vittata* L. influenced by pH, calcium, and temperature. *Intl. J. Phytoremediation* 12:85-95.
- Weinberg, E. S., and B. R. Voeller. 1969. External factors inducing germination of fern spores. *Amer. Fern J.* 59:153-167.
- Wright, R.D. 1984. The pour-through method: A quick and easy way to determine a medium's nutrient availability. *Amer. Nurseryman* 160:109-111.
- Wright, R.D. 1986. The pour-through nutrient extraction procedure. *HortScience* 21:227-229.
- Wu, H., P. T. Chen, L. P. Yuan and L. Q. Chen. 2009. An efficient method for surface sterilization and sowing fern spores in vitro. *Amer. Fern J.* 99(3):226-230.
- Yeh, D. M. and H. M. Wang. 2000. Effects of irradiance on growth, net photosynthesis

and indoor performance of the shade-adapted plant, maidenhair fern. J. Hort. Sci. Biotechnol. 75:293-298.

Ziirich, J. J. S. 1979. Biosystematic investigations on the lady fern (*Athyrium filix-femina*). Pl. Syst. Evol. 132:255-277.



附錄 (Appendix)

附錄 1. Johnson's solution 配方 (摘錄自 Epstein, 1972)

Appendix 1. Composition of Johnson's solution. (adapted from Epstein, 1972)

Chemical composition	Concentration(mM)
Macro nutrient	
KNO ₃	6
Ca(NO ₃) ₃ · 4H ₂ O	4
NH ₄ H ₂ PO ₄	2
MgSO ₄ · 7H ₂ O	1
Micro nutrient	
KCl	0.05
H ₃ BO ₃	0.025
MnSO ₄ · H ₂ O	0.005
Fe-EDTA	0.004
ZnSO ₄ · 7H ₂ O	0.002
CuSO ₄ · 5H ₂ O	0.0005
H ₂ MoO ₄	0.0001

附錄 2. 配子體長、寬之示意圖



附錄 3. 蘇鐵蕨人工繁殖時程表

收集孢子

↓

撒播前處理(乾淨容器、無菌水、經高溫消毒的培養土)

↓

撒播(撒播孢子密度 $15-22.5\text{spores}/\text{cm}^2$ 、日夜溫 $25/20-30/25^\circ\text{C}$ 、光度約 $50-60\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、密閉環境、穴盤外施養液 50% Johnson's solution 浸潤)

↓

約 6-9 周時間長出第一片孢子葉

↓

約 12-16 周時可以移植/間拔法挑選具有 3 片葉以上之植株在光度 $120\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下馴化

↓

馴化約 2 周後移至光度 $60-80\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、日夜溫 $25/20-30/25^\circ\text{C}$ 、每周施用一次 50% Johnson's solution 或 12 mM 氮之肥料的环境中，在這些條件下即可持續栽培至穴盤苗出貨

↓

至具產孢能力之植株時，光度需求提高到 $400-800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，溫度及養分需求變動不大

