

林木種子的休眠和解除休眠的方法

恒春分所 | 簡慶德

山櫻花的果實

種子休眠(seed dormancy)這個名詞是指具有活力的種子，當被放置在適當的發芽條件下仍然沒有發芽的跡象。在大自然的環境下，種子休眠代表著一種重要的保護模式，目的在阻止種子在不適宜的時期發芽，確保植物小苗的存活；換言之，種子若在低溫或過高的溫度發芽，會導致苗木的死亡。台灣本島有許多林木種子表現出休眠的現象，其中有休眠性的闊葉樹種類要比針葉樹多。這些休眠的種子若缺乏事先處理或處理的時間、方法不對，將有可能使苗圃裡的育苗數量短缺，造林預定案延後，造成重大損失。種子休眠的原因大致可歸類下列五項：

(一) 結構上的休眠 (physical dormancy)。硬實種皮對水和空氣之不通透性，例如許多豆科植物的種子，因種皮厚硬，吸水困難，導致發芽緩慢和發芽不整齊。種皮厚薄程度因樹種不同，或相同樹種但在生長環境之氣候條件不同有關。

(二) 化學上的休眠 (chemical dormancy)。種皮或胚乳含有一些酚類和離層酸(abscisic acid)等化學物質，抑制種子的發芽。例如最近發現流蘇樹種子上有上胚軸休眠現象，而上胚軸休眠主要原因乃是種子胚乳內含有一些水溶性，且帶有糖類的酚類物質，這類物質會減緩上胚軸細胞分裂的速度，使得上胚軸生長

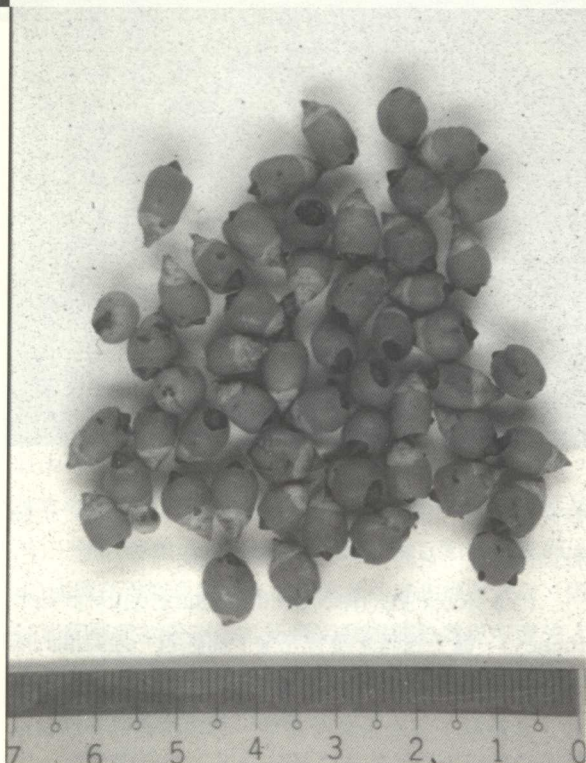
較胚根緩慢。結果當胚根突破種皮生長出來時，上胚軸仍被種皮所包裹，未見莖葉部分長出。

(三) 未成熟胚的休眠 (rudimentary embryo dormancy)。種子胚尚未發育完全，需經過一段時間的成長，例如台灣紅豆杉，果實在11月假種皮轉紅後採收，此時種子胚尚未發育完全，必須再經過一段暖溫層積時間給予發育生長，研究發現在這段暖溫期間種子胚增長為原來的1.5~1.7倍。

(四) 生理上的休眠 (physiological dormancy)。種子胚的代謝活力仍低，一些酵素、植物荷爾蒙、可溶性代謝物質等尚未足夠促使種子發芽。通常這類種子需要低溫層積處理，處理的時間約為2-3個月。例如珊瑚樹的種子經低溫層積2-3個月後，可完全打破休眠。

(五) 組合性的休眠 (combined dormancy)。部分樹種種子具有雙重的休眠現象，典型例子如臺灣紅豆杉種子結合了未成熟胚休眠和生理休眠二種。

另外，尚有所謂的「第二次休眠」(secondary dormancy)。即種子的休眠性被解除後，由於在加工儲藏的過程，種子因乾燥過度，或發芽條件處理不當，溫度過高等，皆有可能造成第二次的休眠。本島山櫻花種子，在解除休眠後若再給予乾燥處理，並進

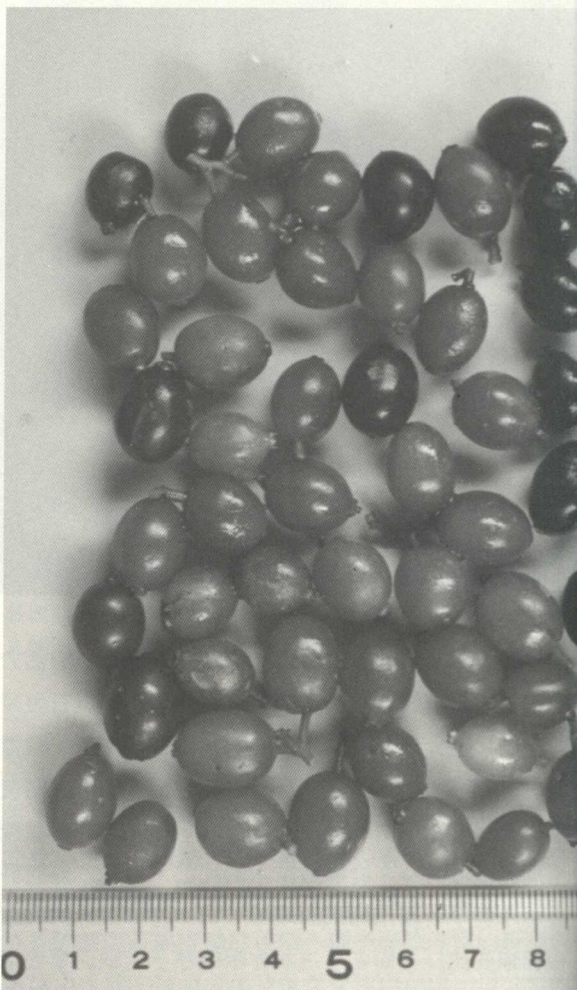


台灣紅豆杉的果實

行儲藏，其結果是儲藏的種子會慢慢回復到原有的休眠特性，必須再次暖低溫層積處理，解除它的休眠性。本文並無意對「第二次休眠」加以闡述討論，因為在林木種子方面對「第二次休眠」的研究並不多。

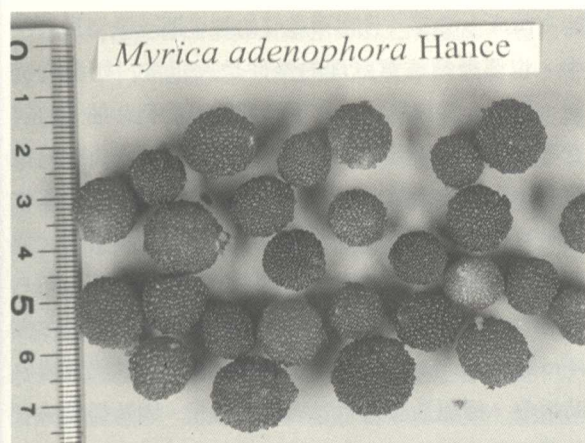
解除結構休眠的方法

硬粒種子休眠解除的方法有磨破處理、熱水處理、濃硫酸處理、化學藥劑處理和暖溫層積處理等。例如，相思樹種子以沸水 100°C 處理（沸水量為種子的2-3倍），在其自然冷卻後可獲得高發芽率，且發芽均一整齊；至於用硫酸或用較低溫度處理種子，皆沒有用沸水處理來得好。在此提醒使用者用濃硫酸處理時，應小心行之，且處理後的種子必須再用自來水沖洗，直到沒有殘留的硫酸為止。化學藥劑處理，例如

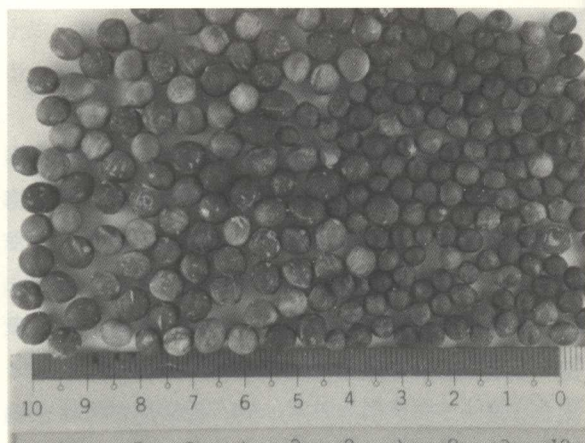


珊瑚樹的果實

利用過氧化氫(H_2O_2)打破樟樹種子的休眠性是最近被發現的好方法。樟樹種子具有種皮不通透性，未經預處理的種子發芽率約為10%，成熟的果實在去除果肉後，將種子用15%過氧化氫處理25~30分鐘，可增加發芽率至60%左右。樟樹種子在處理過程中會產生氣泡（氧氣）和不時聽到種皮破裂的聲音，倒掉過氧化氫溶液後，種子用清水沖洗數次，直到沒有氣泡再產生為止。由於過氧化氫是強氧化劑，使用前戴上手套，避免接觸皮膚，受到傷害。另外，台灣檫樹種子也有休眠性，新鮮種子先在 5°C 層積至少7個月，然後將此低溫層積後的種子浸泡在15%過氧化氫25分鐘，同樣地可以打破種子休眠，促進發芽。



恆春楊梅的果實



樟樹的種子

解除化學休眠的方法

由於這類樹種的種子在種皮或胚乳內含有一些抑制物質，可利用低溫層積處理數個星期，或移除胚乳的方法解除休眠。例如流蘇樹種子可在胚根突破種皮，在土壤內生長後，將種皮和胚乳拿掉，數天後上胚軸長出初生莖和葉；然而實驗已證實低溫層積處理無法解除流蘇樹種子的休眠。

解除未成熟胚休眠的方法

種子未成熟胚必須讓其在暖溫條件下(10°C以上)繼續成長，直到胚發育完全後，此休眠性才能解除。然種子未成熟胚的休眠常伴隨著其他的休眠性(雙重休眠)，如生理休眠，必須進一步低溫層積處理，才能使種子發芽。

解除生理休眠和組合性休眠的方法

解除種子生理休眠的方法，主要有低溫層積處理和激勃素GA3、GA4/7處理等二種，而解除組合性休眠的方法一般在本島最常見的是暖低溫組合層積處理，使未成熟胚和生理之雙重休眠得以解除。

一、低溫層積處理 (cold moist stratification)

低溫層積處理是目前最被廣為使用的技術。層積時種子必須混合一些介質，如水苔、砂、蛭石和泥炭土等，然後放入5°C處理。低溫層積處理有下列幾個好處：(一)能打破種子休眠，促進發芽；(二)促進種子發芽整齊度和苗木早期的生長發育；(三)擴大種子發芽的適溫範圍；(四)降低種子發芽時對光的需求；(五)減少種子因處理、加工之損傷或發芽環境不良等所造成發芽上的差異；(六)增加無休眠性種子的發芽速率和發芽率，並促使種子發芽整齊，減少對溫度和光的需求。

本島許多林木種子，包括針、闊葉樹，經5°C低溫層積處理後皆能提高發芽率，且發芽迅速和整齊。針葉樹種子經數星期不等的低溫處理，有利於種子的發芽，如台灣冷杉、台灣雲杉、華山松、杉木、台灣杉、香杉等；闊葉樹種子如烏心石的種子，在5°C層積4個月可提高發芽率，而樟樹種子若先經5°C層積3-4個月，然後再用過氧化氫處理，發芽率可再提高20%左右。其他如珊瑚樹、墨點櫻桃、杜英、森氏櫟、赤皮、高山新木薑子和土肉桂等種子，皆可利用5°C層積，促進種子發芽，只是所需最少低溫層積時間有長短之差別，如珊瑚樹和墨點櫻桃需時3個月，杜英種子

需時6個月以上。

二、植物荷爾蒙--激勃素gibberellins(GAS)處理

過去有研究發現一些休眠的種子可經由植物荷爾蒙乙烯(ethylene)、細胞分裂激素(cytokinins)和激勃素等處理發芽。最近林業試驗所針對激勃素與種子發芽做了一連串相關性的試驗，結果顯示激勃素僅對少數林木種子有打破休眠的效果，對大部分種子而言皆無太大作用。利用激勃素能促進新鮮恆春楊梅或楊梅種子的發芽，而使用激勃素GA4/7能排除台灣紅豆杉所需要的低溫層積時間而得良好的結果，若未用激勃素則需低溫時間3個月。

三、暖低溫組合層積處理(warm plus cold stratification)

本島一些中高海拔樹種種子其休眠現象不單只有一個因素，可能是雙重或多重休眠組合。例如胚未完全成熟型態休眠與生理休眠的組合，或是堅硬種皮造成的結構休眠與生理休眠的組合等。台灣紅豆杉種子經6個月暖溫層積和3個月的低溫層積，能完全打破種子休眠，促進發芽；若只有單一暖溫層積或低溫層積不會使種子發芽。另外，山櫻花種子、楊梅種子和杜英種子等皆有同樣處理的效果，但其處理所需要的時間較短。研究發現暖溫層積階段，若採用變溫溫度如30/20°C或25/15°C，其最後發芽效果皆較定溫溫度佳，且在低溫層積階段，5°C溫度被認為是最方便獲得，具有與其他低溫溫度(10°C以下)同等的效果。

至於台灣紅豆杉種子為何一定要經過5°C層積處理3個月才會發芽，其原因初步研究發現，可能與植物荷爾蒙激勃素(gibberellins)有關，因為GA4/7可以取代5°C層積，使種子發芽。

種子休眠對苗圃經營者而言是一項重大的挑戰。首先採回來的種子必須先進行打破休眠處理，然後才

能在苗床上發芽，且在預處理的數星期至數個月過程中，也要時常注意處理的條件是否正常，如溫度控制，層積介質濕度檢查和層積期間可能發芽種子的調查等，這些瑣碎繁雜事情常導致苗木培育人員放棄栽培有休眠性的樹種。國外有研究報告，種子提早採收有時可避免硬實種皮的形成，或化學抑制物質的大量產生，降低種子的休眠程度。例如歐洲角木(*Carpinus betulus*)、槭樹類(*Acer campestre*)、歐洲白楊(*Fraxinus excelsior*)等，當果實在夏末初秋仍為綠色時採收，播種後第二年春天即見發芽，因為提早採收的種子其休眠作用尚未全部完成，休眠性較低。提早採收亦能干擾種子內抑制物質的生化合成，使其濃度降低，縮短發芽時間。然而，提早採收可能會造成種子不發芽或發芽率降低的窘境。林業試驗所未來對休眠種子的樹種，考慮進行提早採收的試驗，觀察果實顏色變化，採收時間和發芽率測試，來決定是否有益於提早採收。

結論

台灣位處亞熱帶，高溫多雨，高山林立，地形複雜，熱、溫、寒三型氣候皆有。因此樹種種類繁多，種子特性複雜。過去幾年研究發現台灣樹種種子有幾個休眠類型，即結構休眠、化學休眠、未成熟胚休眠和生理休眠等，並且有些種子表現上述二種之雙重休眠性。結構休眠可利用割傷、磨破或部分切除等解除休眠，或用強酸(H₂SO₄)、氧化劑(H₂O₂)等處理；化學休眠可利用低溫層積或胚乳去除方法解除休眠；未成熟胚休眠可利用暖溫層積解除休眠，而生理休眠則利用低溫層積法。由於未成熟胚休眠常伴隨著生理休眠(雙重休眠)，因此暖低溫層積組合解決了台灣一些中高海拔有休眠問題的種子，而低溫層積處理也提高了許多林木種子的發芽效果。