

樹木種子的發芽與休眠

◎林業試驗所育林組·簡慶德 (chien@tfri.gov.tw)

育林為林業經營首要的工作項目，依序從造林樹種選擇、母樹結實調查、成熟種子採收與處理、種子發芽移植、小苗撫育管理至苗木出栽造林為止，每個環節必須小心謹慎，如同照顧幼兒，才能生產品質優良健壯的苗木。本報告將探討育林學中的一個小環節，樹木種子播種後發芽和不發芽的問題。然這個問題經常困擾林業界和園藝界的朋友們，例如一些樹種的種子不容易發芽，無法大量培育樹苗，致放棄育苗造林的機會。

種子沒有休眠是指種子成熟時胚發育完全，(發芽前胚大小與原新鮮種子胚一樣)，水分容易進出種皮，在適宜的環境(日光/溫度等)下發芽時間短，從幾天至30天。如果種子發芽所需的時間超過30天，我們認為此種子是休眠的。種子休眠分為五大類：形態的休眠(morphological dormancy, MD)、生理的休眠(physiological dormancy, PD)、形態生理的休眠(morphophysiological dormancy, MPD)、結構的休眠(physical dormancy, PD)和組合的休眠(結構休眠+生理休眠)。

一、形態的休眠

胚已分化(differentiated)(子葉和胚根已形成)但發育不完全(underdeveloped embryo)，即胚小，胚要在種子內生長到一定長度後，胚根才會突破種皮發芽。形態休眠的種子，其胚在適宜的發芽環境下30天內發芽完畢。臺灣樹木種子具形態休眠者，例如昆欄樹(*Trochodendron aralioides*)、蘭嶼羅漢松(*Podocarpus costalis*)、烏心石(*Michelia compressa*)等。

二、生理的休眠

種子胚沒有足夠力量，或稱胚生長潛力(embryo growth potential)低，不能突破胚覆蓋層的機械阻力，如胚乳、種皮、果皮等。根據不同的樹木種子，低溫(0.5~10°C)濕潤層積、暖溫(> 15°C)濕潤層積、或暖低溫濕潤層積組合處理，皆能打破種子的生理休眠。生理休眠的種子發芽時間需要30天以上。臺灣產種子具生理休眠者相當多，例如櫻屬(*Prunus*)、臺灣黃蘗(*Phellodendron amurense* var. *wilsonii*)、楊梅(*Myrica rubra*)、槭樹屬(*Acer*)、欒大花楸(*Sorbus randaiensis*)、玉山假沙梨(*Photinia niitakayamensis*)等樹木種子。

三、形態生理的休眠

即形態休眠和生理休眠的組合。形態生理休眠的種子包括發育不完全胚(胚小)和生理的休眠，此二種休眠必須被打破，胚根才會突破種皮發芽。種子發芽時間需要30天以上。形態生理休眠的種子可利用暖溫或暖低溫濕潤組合層積處理予以打破。就植物演化，具形態和形態生理休眠種子的植物是較原始的(primitive species)，如裸子植物銀杏(*Ginkgo biloba*)、蘇鐵科(Cycadaceae)(圖1)、紅豆杉科(Taxaceae)、粗榧科(Cephalotaxaceae)、羅漢松科(Podocarpaceae)，被子植物昆欄樹、蘭科(Orchidaceae)、虎皮楠科(Daphniphyllaceae)、八角科(Illiciaceae)、五味子科(Schisandraceae)、冬青科(Aquifoliaceae)，以及較進化的忍冬科(Caprifoliaceae)等。

表 1 5,084種樹木種子休眠性和無休眠性的生物地理

Vegetation zone	Number of species	Dormancy profile (%)					
		ND	MD	MPD	PD	PY	(PY+PD)
TROPICAL							
Evergreen rainforests	2056	48	3	15	25	9	<0.5
Montane	207	21	2	18	48	10	1
Semievergreen	1092	45	1	7	35	12	<0.5
Deciduous	224	32	0	3	37	28	0
Savannas	412	34	2	4	24	35	1
Hot deserts	56	14	2	2	9	71	2
TEMPERATE							
Sclerophyllous	185	53	1	1	35	9	1
Broad-leaved	175	34	2	16	40	8	0
Deciduous	475	15	0	7	70	3	5
Steppes	7	43	0	0	57	0	0
Boreal/subalpine	77	27	0	3	70	0	0
Montane	85	26	0	3	71	0	0
Woodland	33	36	0	0	64	0	0

註1：形態的休眠(MD)、形態生理的休眠(MPD)、生理的休眠(PD)、結構的休眠(PY)、組合的休眠(PY+PD)和無休眠性(nondormancy, ND)。

註2：Savannas：熱帶和亞熱帶大草原。如果樹木少，可稱為grass savanna；如果樹木多，可稱為tree savanna。Sclerophyllous：指葉厚多蠟質葉樹林，生長在潮濕溫暖的氣候，大部份發現於北半球溫帶地區和澳洲，以及地中海氣候區的森林。Steppes：溫帶草原。Boreal：北極圈針葉樹林。

(摘錄自Baskin and Baskin 2010)

四、結構的休眠

種子發芽受阻是因為水分不能通過種皮，導致胚無水不能發芽。此不通透性是由於種皮或內果皮有一層或多層木質化的柵欄細胞(palisade cells)，或大量的硬化細胞(macrosclereids)所造成的。這類種子只要將種皮磨破處理即可發芽，例如豆科(Leguminosae)、無患子科(Sapindaceae)等樹木種子。檢測種子是否有結構休眠的方法是利用吸水試驗(water uptake test or imbibition test)，即種子置於濕潤濾紙之培養皿，蓋上蓋子，在室溫(25°C)下分

別於1、2、3、4、6、8、24、48、72、96、144 hr稱重，若24 hr後重量沒有增加，表示種子不吸水，稱此種子具有結構的休眠。

五、組合的休眠

種子無法吸水，加上胚有生理的休眠，且發芽時間需要30天以上。截至目前臺灣樹木的種子尚未發現有此組合的休眠。

調查過去已發表的熱帶和溫帶5,084樹木種子，發現沒有休眠的種子從熱帶的常綠雨林48%、半常綠林45%至熱沙漠區14%。換言之，全世界超過半數的樹木種子是休眠



圖1 臺東蘇鐵種子有形態生理的休眠(簡慶德 攝)

的(表1)。休眠的樹木種子中以生理的休眠最多，其次是結構的休眠和形態生理的休眠，組合的休眠最少。根據過去的研究報告，臺灣樹木種子的休眠性仍以生理休眠為最多。

我們推測臺灣近600種樹木中也許約50%的種子是有休眠的。如果種子是休眠的，但它已經被確認水分可以自由進出種皮，即無結構的休眠，下一步如何做？首先，我們需要查看種子散佈的時間與樹木生育地季節的相關性，或許假設它們需要暖溫或低溫濕潤層積處理，以打破休眠。然而，又有一些樹木種子在發芽前需要先暖溫接著低溫濕潤層積處理。其次，因為休眠種子需要暖溫、低溫或暖低溫濕潤層積組合處理，為何不用一個簡單的試驗，用最少量的種子，以確定將使用哪種層積處理。此方法稱「往前移動試驗，move-along experiment」，即雙向的發芽物候試驗(Baskin and Baskin 2003)。其步驟如下：

- 一、從溫度5°C(有時用變溫5/1°C) 冬天開始，層積時間8週，接著移至15/6°C早春，層積時間4週，接著移至20/10°C晚春，層積時間8週，接著移至25/15°C夏天，層積時間12週，接著移至20/10°C早秋，層積時間8週，接著移至15/6°C晚秋，層積時間4週(以上時間可依生育地氣溫調整)。如果種子仍未發芽，依照上述移動溫度再從5°C開始，不要太早放棄試驗。
- 二、從25/15°C夏天開始，層積時間12週，接著移至20/10°C早秋，層積時間8週，接著移至15/6°C晚秋，層積時間4週，接著移至5°C冬天，層積時間8週，接著移至15/6°C早春，層積時間4週，接著移至20/10°C晚春，層積時間8週。如果種子仍未發芽，依照上述移動溫度再從25/15°C開始。往前移動試驗的對照組是5、15/6、20/10和25/15°C等固定式溫度試驗。



圖2 臺灣粗榧新鮮種子胚及大量的雌配子體(左)，種子發芽前胚長度增加(中)，胚根突破種皮生長出來(右)(簡慶德 攝)



圖3 小葉莢蒾新鮮種子胚及大量的胚乳(左)，種子發芽前胚長度增加(中)，胚根突破種皮生長出來(右)(簡慶德 攝)

往前移動試驗能告訴我們幾件事情：(1) 如果種子沒有休眠，它們置放在上述這些溫度裡將迅速地獲得很高的發芽率。(2)如果低溫5°C層積處理打破種子的休眠，種子將在冬天移到春天後發芽。(3)如果暖溫層積打破種子的休眠，種子將在夏天移到秋天後發芽，即在20/10°C或15/6°C階段時能獲得很高的發芽率。(4)如果暖低溫層積組合處理打破種子的休眠，種子將在一連串移動從夏天到秋天到冬天，然後在春天發芽。例如最近我們發現臺灣粗榧種子需要先暖溫接著低溫層積處理，最後在暖溫階段同時打破種子形態和生理休眠，使胚長度增加，種子發芽(Yang et al. 2011)(圖2)。此外，種子若有形態生理休眠

及上胚軸休眠(epicotyl dormancy)的問題，則發芽機制更為複雜。例如莢蒾屬種子，從夏天到秋天，將於秋天發根，但不抽芽，其上胚軸需要冬天的層積，直到隔年春天時莖才會突破種皮露出地面。因此，莢蒾屬種子夏秋天的暖溫層積打破第一階段的形態生理休眠，使胚在種子內生長及胚根露出種皮，冬天低溫打破第二階段的生理休眠，使幼芽在春天生長(Chien et al. 2011)(圖3)。