



# 從種子到森林： 種子傳播與植物更新的生態連結



文／謝光普<sup>1\*</sup>、陳建帆<sup>2</sup>  
圖／謝光普



圖1 長吻松鼠 (*Dremomys pernyi owstoni* Thomas) 取食大葉石櫟 (*Lithocarpus kawakamii* (Hayata) Hayata) 種實。

**達**爾文在1859年出版的《物種起源》(On the Origin of Species)一書中，闡述了植物種子如何跨越海洋傳播，進而解釋島嶼植物的來源，他還進行了實驗，檢驗種子在海水中的浮力和存活能力，以支持他的理論。這些觀察和實驗支持了達爾文的自然選擇理論，說明了植物是否能在新環境中生存並繁衍，往往取決於其傳播能力。種子傳播 (seed dispersal) 是指種子脫離母體植物移動至新生育地的過程，亦可定義為個體遠離母體而不具方向性的移動。這一階段在多數植物的生活史中扮演關鍵角色，不僅攸關植物族群的繁衍與適應，也深刻影響物種的空間分布與群落結構。種子傳播的過程，對於植物族群在新生育地或擾動環境中的定殖 (colonization)、遺傳多樣性的維持、以及區域物種組成的動態均有重要意義。藉由促進族群間的基因流動與擴散，種子傳播有助於解釋生態學、親緣地理學與保育生物學中的核心議題。更進一步地，它連結了成熟植株的繁殖與後代的建立，進而影響植物族群的空間結構與森林的更新機制，是理解區域性群落與生態系統動態的關鍵。

<sup>1</sup>林業試驗所蓮華池研究中心

<sup>2</sup>林業試驗所森林生態組

\*通訊作者 (malus@tfri.gov.tw)

熱帶森林高達70~90%的植物仰賴動物協助進行種子傳播。因此，種子傳播在維護生物多樣性與棲地完整性、推動物種保育等方面的重要性不言而喻。本文將介紹種子傳播生態學的觀念，期望提供讀者瞭解植物繁殖策略與森林結構之間關聯的視角。

### 完善種子傳播循環： 重構植物生活史的拼圖

Wang and Smith (2002) 在其論文《Closing the seed dispersal loop》中指出，在野外實際追蹤與整合種子傳播循環的各個階段，仍存在諸多挑戰。原因之一是種子從產生到發展為成熟樹木之間，涉及一連串複雜的生態過程，這些過程往往難以在單一研究中完全觀察或量化。研究者常需專注於特定環節，並透過推論補足其他未觀察的部分重構整體過程。另一個挑戰在於時間尺度。種子傳播相關的動態，會受到果實可得性與傳播動物豐度在季節與年際變化的影響。多數研究雖能涵蓋季節性變異，但對年際變化所造成的長期影響卻理解不足，進而可能低估其對群落結構與更新機制的深層影響。此外，種子從母株到定著地點（deposition）之間的實際移動軌跡，在野外往往難以追蹤。過往的技術限制使得研究者難

以掌握種子在空間上的具體傳播路徑與命運。為了釐清種子傳播的全貌，Wang and Smith 建議從兩種互補的研究策略著手：第一為順向研究（forward approach），係指從母本體植物出發，依循種子傳播的自然路徑，追蹤果實消耗、種子移動、定著地點與後續存活的過程。此法強調生態過程的觀察，特別聚焦於與傳播者行為相關的部分。然而，由於動物行為的不確定性與追蹤難度，此類研究常面臨資訊斷裂的問題。第二為逆向研究（reverse approach），從森林中現存的種子、幼苗（seedling）、幼樹（sapling）與成熟樹木的空間分布著手，反推種子傳播過程對這些分布模式的影響。此法較著重於模式的分析與推論，有助於補足順向研究中難以獲得的資訊。

圖2（修改自Wang and Smith 2002）展示了種子傳播循環的整體架構，其中紅色字體代表順向研究所關注的過程與機制，藍色字體則為逆向研究所分析的結果與分布模式。圖中同時呈現出可觀察的生態樣式（方框）與促成這些樣式的生態歷程（粗體字）。需注意的是，「種子傳播過程」與「種子傳播循環」有所不同。前者通常指的是種子從果實中釋出到定著地點於新環境的這段傳播旅程；後者則涵蓋從種子產出到最終發展為成熟個體的整體生命歷

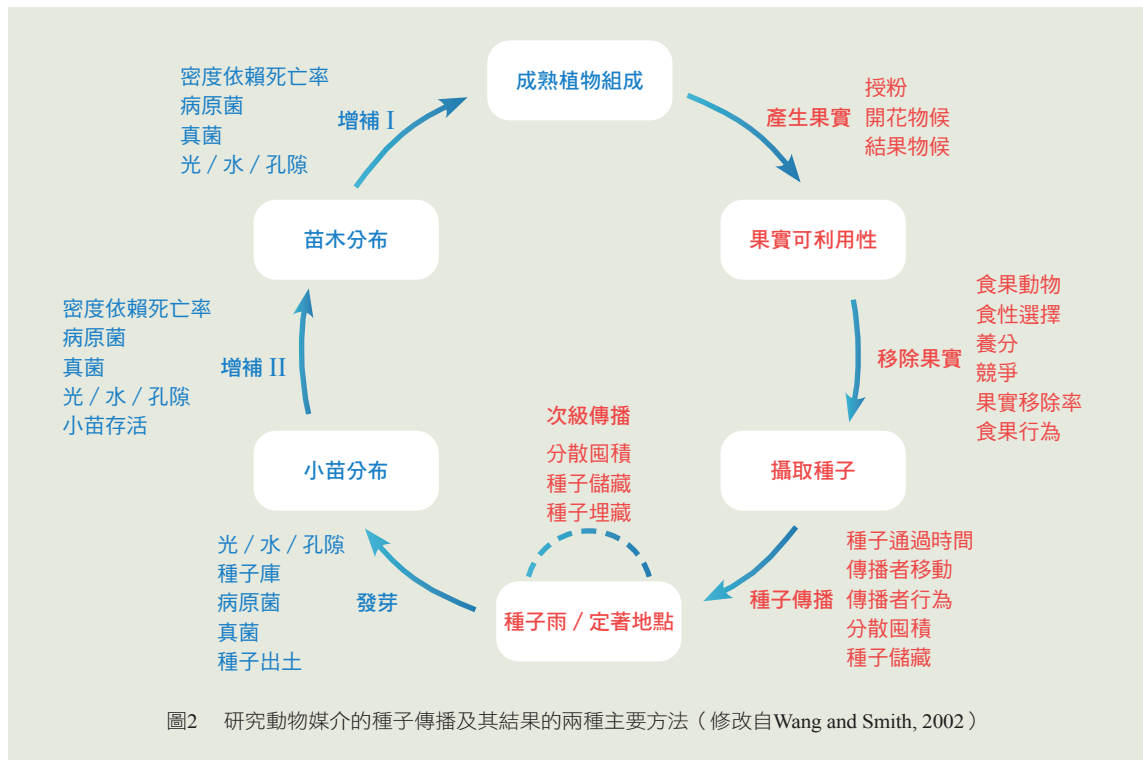


圖2 研究動物媒介的種子傳播及其結果的兩種主要方法（修改自Wang and Smith, 2002）

程，是植物族群維持與更新的核心。種子傳播的初始條件，例如果實在空間與時間上的可得性，會受到成年樹種組成、開花與結果的物候時序影響。而食果動物的行為，包括覓食選擇、果實造訪頻率與種子移除率，亦直接決定了種子是否能被有效傳播。進一步而言，傳播後種子是否能成功萌芽與建立，還需仰賴適當的微環境條件（如光線、水分、孔隙度等），並面對病原體、真菌及其他生物性或非生物性的干擾。此外，幼苗的建立與存活也需克服競爭作用造成的死亡，同時也是種子傳播循環的關鍵環節。

### Janzen-Connell 假說： 物種共存的關鍵機制

熱帶森林中的多樣性往往高得令人驚訝。為何眾多植物物種能夠長期共存，而不被少數優勢物種所獨占？Janzen（1970）與 Connell（1971）兩位學者提出了關鍵的解釋，這就是生態學上著名的「Janzen-Connell 假說」，又稱負密度依賴假說（negative density dependence, NDD）。該假說的核心概念為：植物母株周圍的種子與小苗因為密度較高，更容易受到天敵（如植食性動物與病原體）的攻擊，死亡率也較高；而隨著距離母株越遠，這些天敵的影響減弱，種子存活與更新的機率便隨之上升。該機制促進了不同物種之間的共存，進而維持了森林中的高物種多樣性。這個理論點出種子離

開母株、分布到不同距離所受到的生存壓力差異，對族群更新與群落結構具有深遠的影響，並成為現代熱帶森林多樣性研究的基石。

### 幼苗階段：植物生活史中的關鍵瓶頸

幼苗階段被認為是樹木生活史中最關鍵的瓶頸之一，尤其是當種子傳播距離有限、幼苗聚集分布於母株周邊時，更容易受到病原體或植食性動物的影響而導致死亡。此外，幼苗還須與周遭的成年植株進行資源競爭，例如光照、水分與土壤養分，死亡風險隨之升高。這些因素皆使得更新成功的植物個體，必須通過層層關卡，才能順利進入後續的生活史階段。以臺灣楠溪森林動態樣區的研究為例，翁其羽博士的研究成果指出有蹄類植食性動物在幼苗建立的早期階段對其具有顯著的攝食壓力。研究發現，不同物種的幼苗對這類壓力的抵抗能力差異顯著，林下的鄰近喬木或草本植物可能會產生濃密遮蔽、與幼苗競爭養分，或產生護育植物效應，其存活率顯著高於裸露環境下的幼苗。這些動物對幼苗選擇性攝食的行為，會進一步影響物種相對豐度，甚至改變群落組成與更新趨勢。

### 傳播表徵：果實性狀與動物選擇的共演化

果實性狀是由其主要種子傳播者在長期演化下共同塑造，Van der Pijl（1969）在其著作《Principles of Dispersal in Higher Plants》中提出「傳播表徵」（dispersal syndrome）的概念，指出植物果實的大小、形狀、顏色、氣味與結

構等特徵，會影響動物的覓食選擇與行為，進而決定哪些動物可能成為有效的傳播者。以鳥類為例，由於喙部構造限制，其偏好體型較小、易吞食的果實；而大型哺乳動物則可處理更大的果實。這些生理與行為限制導致動物對果實性狀施加選擇壓力，進而影響植物果實特徵的演化方向。Valenta and Nevo（2020）的文章指出動物對果實的選擇不僅影響當代植物的繁殖成功，亦可能造成世代間的演化改變。舉例來說，巴西大西洋沿岸雨林的研究顯示，在移除大型鳥類之後，當地的棕櫚植物食用菜椰（*Euterpe edulis* Mart.）的種子大小於短短數十年間明顯縮小。類似的案例亦見於馬來群島：仍保有大型食果動物的島嶼，其果實平均大小普遍大於已失去這些動物的島嶼。這些現象皆說明植物與種子傳播者之間的交互關係，不僅影響植物的繁衍與分布，也對物種形質與群落結構產生深遠影響。

### 結語：理解種子傳播，連結森林未來

種子傳播是植物生殖與擴散的核心機制，更牽動著森林動態與生物多樣性的維持。它不只是植物繁衍的延伸過程，更是種子與環境互動、植物與動物共演化的縮影。在全球快速變遷的環境中，理解並重視種子傳播的過程，有助於我們面對森林復育、物種保育及生態系管理上的諸多挑戰。透過持續的研究與跨領域整合，我們得以更深入掌握這些複雜而細緻的自然機制，也為保護我們所倚賴的森林生態系統提供更有力的科學基礎。🌱