第二章　雜草種子生態學

郭華仁
國立臺灣大學農藝學系

一、前言

雜草管理方法的妥善研擬，應事先研究草類生態。種子是植物主要的繁殖器官，雖然有時進行無性繁殖，有時則兩者兼備。就有性繁殖而言，種子是雜草個體生命循環的起點，也是終點。瞭解種子的生態特性乃是研擬管理雜草方法的第一步。

雜草開花形成種子之後，種子會散播而遺留於土壤，因農地的耕犁或動物的攜帶而進入土中。種子的生命循環包括種子的形成、散播、入土、以及在土中發芽而形成新個體。土壤中的種子面臨若干命運，發芽的種子可以長成新的個體，但若埋土太深，發芽後可能來不及見到陽光而夭折。土中種子的發芽需要種子休眠特性及土壤環境兩者的配合；不發芽的種子若沒有因其他生物的侵襲，就會留在土中形成種子庫 (soil seed bank)。土中種子庫的組成雖然不一定能完全地反映在下一季所萌芽的雜草，但是仍然足供參考之用，因此雜草種子生態學的研究，有其必要。

二、種子的繁殖與壽命

(一)種子繁殖

種子的生產量因物種、地點及耕作措施而有極大的差異。一般而言，一年生雜草分配於繁殖器官的比例 (reproductive allocation)常較多年生者高，草本植物生長於開放地者，其比例也常較生長於密閉棲地者高。表 1 列舉一些各案研究的結果。

(二)土中種子的壽命

在沒有新種子的加入之下，Roberts and Feast (1973)發現土中特定植物的種子數目逐年遞減，呈現負指數的關係；遞減模式為 $S = S_o \times e^{-gt}$，其中 S_o 是種子起始數目，g 是在某環境下該種子的每年減少速率，S 是第 t 年後的種子數目。此模式不但在英國成立，日本、美國、法國等也有學者得到同樣的結論。

這個指數模式預設種子減少速率每年是固定的，表示前面幾年減少的數量較多；年代越久，每年減少的數目越小。然而也有若干例外的案例。至於每年減少速率(g)則因不同物種而有相當大的差異，例如 Mark and Nwachuku (1986)即指出熱帶地區如奈幾利亞的雜草，較溫帶的雜草在土壤中更易死去。因此一個棲地的土壤中，種子庫大小是動態的，受到新入土種子、發芽種子、死亡種子的數目等三個因素的影響；此三個因素雖然常是因年因月而異，然而仍存在一些規則。

表 1. 耕地雜草的種子生產量的個例。

地區	雜草	種子量 m^{-2}	栽培法
英國	大穗看麥娘 *Alopecurus myosuroides*	6,500	冬季穀類
美國	反枝莧 *Amaranthus retroflexus*	1,038,000	施肥區
		415,800	不施肥區
	馬齒莧 *Portulaca oleracea*	78,600	
	匍伏麥草 *Elytriga repens*	634	
加拿大	稷 *Panicum miliaceum*	42,600	豆類
		3,400	玉米
		150	大麥
芬蘭	卷莖蓼 *Polygonum convolvulus*	543	
印度	蒼耳 *Xanthium strumarium*	250	

三、土中雜草種子庫

土中種子種類及數目的差異，因氣候、土壤狀況等環境因素與植被、動物等先前經歷而有所不同。而土中種子數目和種類等數據的正確估計，則是瞭解種子動態最基本的手段。

(一)種子庫的預估方法

由於土地質地及表土深度不一，地上植物種類、數目的差異，以及空間分佈的不均勻，使得種子數目和種類的估計難有統一的方法；而不同的方法所得到的數據其代表的意義也不盡相同。

估計技術的要點在於取樣方法及種子數目的計算方式。決定取樣方法主要的考慮，是樣品數及每個樣品大小兩者間如何調節，以及總土樣大小與研究人、物力間的取捨。如何在研究資源與取樣代表性間取得平衡，是在進行取樣前就必須決定的。樣本數的多寡學者間看法不一，在 1,000 m^2 的農田中，由 50 到 500 個不等。

取得樣品後即可計算種子種類及數目。目前常用來預估種子庫的方法有兩種：

1.分離計數法

分離計數法是以物理方法把種子自土壤分離出來，直接計數種子。研究者所用的過程大致相同 (Tsuyuzaki 1994)，都以篩選或漂浮方法分離種子，僅使用設備不一樣。篩選使用風力或選別機，將種子從風乾後的樣本中分離出來，此法可能無法區分與土壤顆粒同大小或同重的種子，特別是小種子容易丟失。漂浮方法則是用 K_2CO_3、$NaHCO_3$、$MgSO_4$ 等水溶液與土樣相混；種子與土壤分離後，再用篩選或過濾的方式來分離出種子；也可將土壤樣本放入細孔尼龍袋，懸吊在水桶內，動搖而沖掉土壤。此法較簡單，但種子小於孔徑者易流失。

種子分離出後，通常都在解剖鏡下辨認各類植物的種子，並分別計數。種子的活力測定，則是用鉗子挾著種子然後施加壓力，能抵抗壓力者視為具有活力的種子 (Ball and Miller 1989)。此法可能會誤將死種子而仍略堅硬者算入。分離法把土壤與種子分離，因此樣

品體積降低很多，在空間不夠時可以採用。

2.土壤發芽法

土壤發芽法是把土壤樣本放在一容器，移置到溫室讓幼苗出土，計算幼苗的種類及數目。空間夠時可以直接在溫室加水，讓土壤中的種子發芽；發芽後定期辨認和計算幼苗(Egley and Williams 1990)。此法雖操作較易，但是各種雜草的種子所需的發芽條件可能大不相同，部份活種子可能不發芽(Standifer 1980)。針對此缺點，可以俟幼苗萌發停止後，將土樣予以各種休眠解除處理，一段時間後重做試驗，或給予不同的發芽條件。

就兩種方法的比較而言，Ball and Miller(1989)探討不同耕犁方法和除草劑處理對雜草種子庫的影響，發現兩者都適合使用。而郭與陳(2003)在調查稻田鴨舌草種子庫時，則採用兩者的混合法。

(二)土中種子庫的組成與大小

種子庫的大小因地點、狀況的不同而很很大的差異(表 2)，反映出棲地環境、不同的作物與栽培方法的影響。譬如，在英國 Warwick 的蔬菜輪作園，土壤中 *Poa annua* 種子含量為每平方公尺 3,120 粒 (Roberts and Stokes 1965)；而在 Nr Oxford 的大麥，玉米和胡蘿蔔田區，其土壤中種子含量則較少，分別為 1,100～1,700、1,500 和 1,600 粒(Roberts and Neilson 1981)。臺北每平方公尺水田中鴨舌草種子的數目，可因季節而由 0 到 23,638 粒不等(郭及陳 2003)。

1.耕犁之影響

減少雜草種子庫種子數目的方法有輪耕、休耕及其他作物管理法等。Schweizer and Zimdahl (1984b)綜合過去 50 年的作物管理研究發現，無論那一種

表 2. 各種土壤內種子庫大小的個例。

地區	植被型態	種子數 m^{-2}	土深(cm)
台灣	水稻田	23,638	17
美國	農地	4,255 到 29,974	3
	草原	287 到 27,400	
	濕地	50 到 255,000	4-3
	阿拉斯加水分中等的苔原	779	13
日本	草原	23,430	
澳洲	常綠森林	588	5
	半落葉森林	1,069	5
新幾內亞	平地森林	398	5
泰國	低地山地森林	161	5
	荒地	59	5
烏干達	燃燒過的熱帶稀樹草原	520	2
貝里斯	牧場	7,786	4

栽培作業(休閒、減少耕犁、單作、輪作和除草劑處理的耕作)，若無雜草種子的引入，雜草種子庫的種子數目大多數都在 1～4 年內減少。

若休耕田完全不耕犁，任意雜草滋生，土壤會增加許多雜草種子。但是偶爾的耕犁，可使土中雜草種子發芽，若能避免雜草種子再度產生，則能有效地減少土中雜草種子。同是休耕地，一年耕犁兩次，減少土中種子數目的效果比施用除草劑更大 (Roberts and Dawkins 1967, Bridge and Walker 1985)。

經深耕、淺耕或淺耕加底土耕犁後，種子的分佈集中於土壤中層，而深耕能將較多的雜草種子埋在土壤深層。旋轉式犁並無翻轉土壤的作用，僅將土壤予以切碎，因此使雜草種集中於土壤最上層。不同的耕犁方法對雜草相亦有影響。譬如經六年的蔬菜輪作，在經旋轉式犁處理的土壤，早熟禾(*Poa annua*)的族群明顯的增加。若田間有此情形，可偶而採用深耕，以減少此問題。

2.除草劑之影響

持續使用除草劑可降低土中雜草種子數目。Schweizer and Zimdahl (1984a)指出，在玉米單作田區連續六年使用草脫淨(atrazine)，雜草種子可減少 98%。若草脫淨只施用於前三年，後二年不再施用，土中雜草種子的數目會回升至本來密度。而無論是密集(施用量或次數較多)或適度(標準施用量或次數)的雜草管理系統，兩者減少土中雜草種子數目的結果沒有差異(Schweizer and Zimdahl 1974b, Bridges and Walker 1983)。Schweizer and Zimdahl (1984b)認為當土壤有一龐大的雜草種子庫時，前幾年應該施行密集的雜草管理系統；當雜草種子數目降低至某一程度，則可持續地採用適度的管理系統。

(三)土中種子庫的型態

由於種子的散播與發芽經常有季節性，因此對於土中種子的種類及數目的調查，若不考慮季節性的變遷，則無法得到土中種子庫動態的完整數據。Thompson and Grime (1979)在英國十個地區進行詳盡的週年調查，根據所得到的數據，將溫帶地區草本植物的種子庫分成暫時性與持續性兩大類。暫時性(transient)種子庫指某類種子在土中，僅在一年的部份時期出現，另外的時期則無；持續性(persistent)種子庫指整年皆存可在存於土中者。

在乾燥的或是被干擾棲地中的禾草，如硬繩柄草(*Catapodium rigidum*)、鼠大麥(*Hordeum murinum*)、或黑麥草(*Lolium perenne*) 等，常可形成暫時性種子庫。這類種子夏秋季成熟落土後，短暫的時間內無法發芽；隨後休眠性逐漸消失而在土中發芽，以致在冬天土中種子已全部消失，直到下一季新種子落土為止。另外某些常在早春發芽的草本植物，如峨參(*Anthriscus sylvestris*)與有腺鳳仙花(*Impatiens glandulifera*)等，這類種子的休眠性稍長，土中種子在晚春後始全部消失。

持續性種子庫如細弱剪股穎(*Agrostis tenuis*)、鵝不食草(*Arenaria seropyllifolia*)與絨毛草(*Holcus lanatus*)等，主要在秋季發芽，但整年中至少保持小部份的無休眠種子於土中。另外如整年皆可在土中維持數量較龐大的種

子，常為草本或灌木類植物，如紅葉藜(*Chenopodium rubrum*)與繁縷(*Stellaria media*)等。持續型分為短持續型及長持續型兩類，種子在土中持續存在一至五年者為前者，持續存在至少滿五年才稱為長持續型。長持續型者在植被遭受破壞或消滅時，藉著土中種子而再生的機會最高。

就已知的資料而言，種子的形態、大小、表面質地等與種子庫的類型有關。一般而言，小種子常為持續型，而大種子常為暫時型(Thompson *et al.* 1993)，但發芽特性也會影響，例如種子大者若具有硬實特性，則可能為持續型。Grime (1989)繪製種子庫檢索圖(圖1)，根據種子的大小及發芽特性，可以依圖預測該種子究竟屬於何種種子庫型態。

四、種子的休眠與萌芽

雜草種子常具休眠性，可確保植物在惡劣環境下新植物個體不致於全軍覆沒。休眠用來指稱適合種子發芽環境條件的寬窄。活種子若全無可發芽的條件，可說是絕對的休眠；若發芽的條件最寬廣時，則為無休眠的狀態。從發生學的角度，種子成熟後即具有的休眠稱為先天性休眠(郭 1985)，先天性休眠的種子經過一段後熟時期，休眠性逐漸消失，最後呈現無休眠狀態。種子從完全的休眠到無休眠的期間，可說是處在制約(conditional)休眠。

休眠的程度，是相對於種子與發芽環境的關係而言。當種子處於完全休眠時，表示沒有任何的環境條件，包括溫度，水分及氧氣狀況，足以讓該活種子發芽；當種子處於無休眠時，表示該種子能發芽的環境(例如發芽溫度範圍)最寬廣。處在制約休眠的種子則僅在某特定的環境(如溫度)範圍中才可以發芽，而此範圍較無休眠種子者窄。休眠種子在後熟的過程中，該範圍逐漸擴大。剛成熟的種子則可能是在完全休眠或是無休眠的狀態，也可能在某程度的制約休眠狀態。

種子進入土壤以後，四周環境對種子具有兩個方向的影響。土壤環境，包括溫度、光照、各種有機或無機化合物、以及氧等各類的氣體等，皆可能直接決定種子能否發芽；例如好低溫發芽的種子不會在夏天長出幼苗，而需光種子在深土中也不易發芽。無休眠的種子若處在不合適的環境下，如溫度過高時，也不會發芽。一般土中的種子若翻犛於土表上，當溫度與水分合適，見光則發芽。

由於種子經常處於土壤中，因此也會因這些環境因素的影響，而逐漸改變其休眠狀態，這也是土中種子常顯現休眠循環的原因。由於這些環境因素，特別是土溫隨著季節而變，因而導致種子的季節性萌發。

由此可知有兩因素決定某種子何時自土中發芽，其一是當時的環境因素，其二是種子的休眠狀態，即當時該種子對於環境的需求。環境因素的變動在較大的尺度上，常是可預期且容易測量；種子發芽能力的季節性變遷雖然也有其規律，但各種植物，甚至不同族群皆有所不同，而且在測定上也較麻煩。

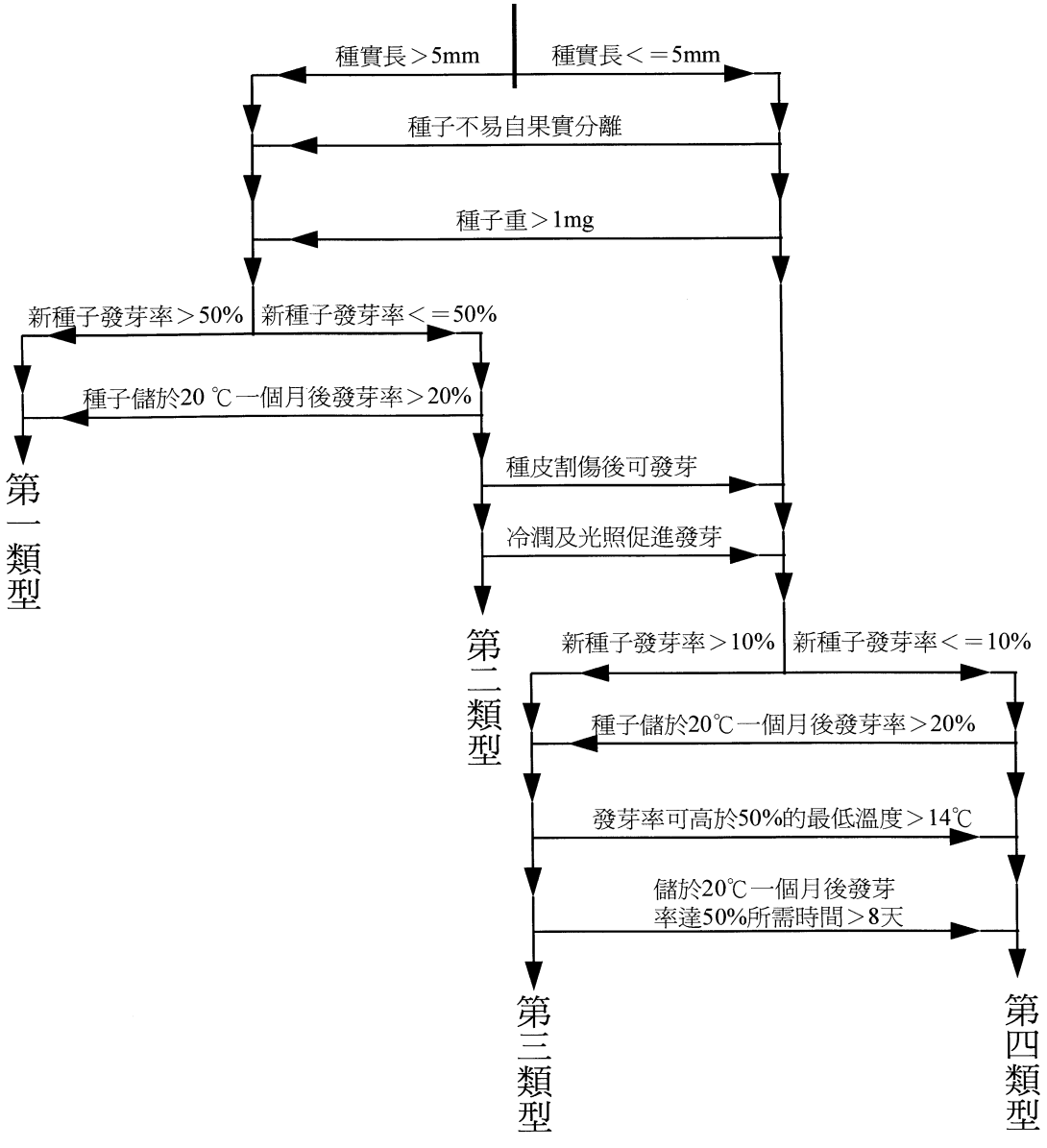


圖 1. 土中種子庫型態檢索圖 (摘仿自 Grime 1989)。

(一)種子休眠循環之測量

測量種子的休眠循環，常先將種子分批放入網袋後，再將各袋種子埋入盛土的黑色塑膠容器內，然後將整個塑膠容器埋入田間，土壤深度 5~10 公分處。所以深埋，是要讓無休眠的種子因環境不適合而不能發芽，讓這些種子有機會去進行休眠性的變遷。否則一經發芽，就不復是種子了。

種子定時取出，取出時要避免塑膠容器中的種子受到光線的刺激，以免試驗結果發生改變；同時將塑膠容器從田間運送至實驗室的過程中，必須使用黑色塑膠袋覆蓋 (Brouwmeester and

Karssen 1992)，以徹底隔絕光線。對於要進行黑暗處理發芽試驗的種子，必須使用這種埋土方法，因為對某些種子而言，種子出土短暫的曝光就具有促進發芽的能力(Scopel *et al.* 1994, 陳 1995)。通常試驗的進行以月為單位，每月定期取出部分種子；種子分成若干小樣品，在各種溫度與光照環境下進行發芽試驗，以瞭解各時期所挖出的種子，在不同環境條件下的發芽能力。

發芽試驗的控制變因有兩項，一為光照，一為溫度。光照處理分為兩種，分別為黑暗處理及每日給予約 8-14 小時光照的處理，以模擬土壤深處及土表種子兩種不同的受光狀況。而溫度的調控則分別採用高低不同的溫度處理，以發芽適溫範圍的寬窄來探知種子的休眠狀態。黑暗處理者，先在綠色安全光暗室中將種子置入培養皿中，外包以鋁箔以隔絕光線，然後放入溫箱中。計數種子或幼芽時亦在綠光下進行。

(二)土中種子發芽能力的變遷

種子休眠程度周年循環的研究，以 Baskin and Baskin (1988, 1989a)之成果最為豐碩。Baskin and Baskin (1988)之研究報告歷時二十餘年，對於美國肯達基及田納西兩州 311 種草本及灌木植物種子進行研究，得到一些休眠變遷的通則。他們將不同植物依其種子發芽季節的不同，大致分為下列數類：

1.夏季一年生植物

以萹蓄(*Polygonum aviculare*)為例(圖 2)，11 月開始埋土試驗時，萹蓄種子在兩種溫度處理下發芽率都接近 0%，埋土一個月後發芽率逐漸上升；此時種子在高溫下發芽率較高，低溫下較低。三月時出土的種子在各溫度下皆有很高的發芽率，五月後，低溫下的發芽率開始下降，但高溫下仍維持高發芽率。到八、九月時發芽率都降的很低，顯示出種子發芽能力的周年循環，在春季時(三月)處於無休眠的狀態，夏季時(八月)處於休眠的狀態，而春夏交接(六月)與秋冬(十二月)則處於制約休眠的狀態。這類植物常於春季發芽夏天開花。

2.絕對冬季一年生植物

以野芝麻屬的 *Lamium purpureum* 為例(圖 3)，五月剛埋於土中的種子處於完全休眠的狀態，在各種溫度下皆不發

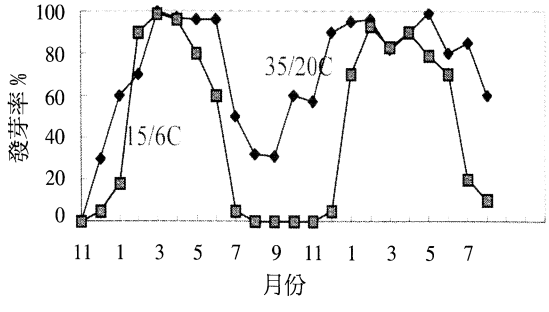


圖 2. 土中萹蓄 (*Polygonum aviculare*)種子發芽能力的週年變遷(數據摘自 Baskin and Baskin 1990)。

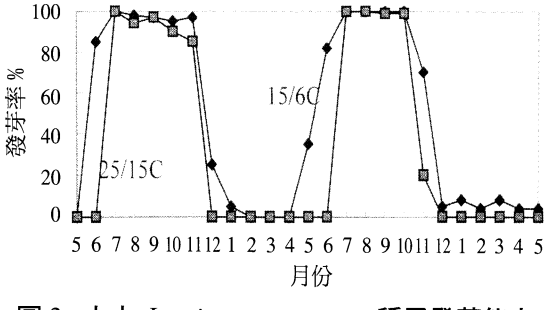


圖 3. 土中 *Lamium purpureum* 種子發芽能力的週年變遷(數據摘自 Baskin and Baskin 1984)。

芽。其後發芽率隨之上升，若在低溫下測發芽率，其上升較快，在高溫下則較慢，與蔊菜恰好相反。七、八月夏天時出土的種子在各溫度下皆有高發芽率，顯示此時種子是無休眠狀態。三月左右種子則處於休眠狀態，而在春夏(五或六月)及秋冬交替時(十一月)則呈現制約休眠。這類植物常在秋天發芽，冬春之際開花結子而後死去。

3.兼性冬季一年生植物

在美國肯達基州，薺菜(*Capsella bursa-pastoris*)種子剛埋土時還是完全休眠(圖 4)，經過一段時間後，低溫發芽能力先上升，十月後冬天出土的種子在高溫下也可以發芽，所以這時種子是處於無休眠的狀態。此後的一兩個月內，種子皆可在低溫下發芽，但是在高溫下的發芽能力則有周期性。一般而言，在秋季時為無休眠狀態，在每年春、夏季時處於制約休眠的狀態。

與春季發芽的一年生夏季植物不同的是，此類兼性冬季一年生植物，種子在春夏季時較低的發芽溫度下仍能發芽，為制約休眠的狀態。絕對冬季一年生的植物則不同；在春夏季種子休眠的期間，無論何種溫度處理，發芽率都接近 0 %的休眠狀態。因此，絕對冬季一年生植物是進行著「休眠–制約休眠-無休眠-制約休眠-休眠」的週期循環，而兼性冬季一年生植物則進行著制約「休眠-無休眠-休眠」的周期循環。兼性冬季一年生植物至少在當地，主要是秋天萌芽，但春天亦有部份種子可以自土中萌發。

4.一年四季都可以發芽的多年生植物

以皺葉酸模 (*Rumex crispus*)的種子為例(Baskin and Baskin 1985)，自一月埋入土中後，二月取出的種子在 15/6℃處理下發芽率為 0%，而在其他溫度處理下，發芽率介於 75~90%之間，顯示種子於剛入土時是處於制約休眠的狀態。但埋入土中四個月後取出的種子，在各種溫度處理下的發芽率皆為 85~100%，顯示制約休眠已解除。同時直到試驗結束，不論種子何時自土壤中取出，發芽率都在 80%以上。這種類型的植物種子落入土中，一旦制約休眠解除後，就一直維持在無休眠的狀態，所以一年四季都具有發芽能力。但是這類植物仍在某些季節才自然萌芽，這是因為還有環境的季節性變遷在控制種子萌芽。

(四)土中種子的萌芽

1.土溫與種子的萌芽季節

土內種子的休眠狀態有一定的變遷方式。休眠狀態的變化顯現在種子發芽適溫範圍的變寬或變窄。適溫範圍的變化，存在有一些規律，例如冬季一年生植物的種子常需要高溫來解除休眠，而夏季一年生者則需要低溫(層

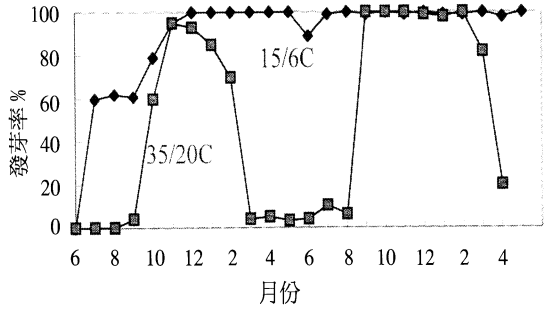


圖 4. 土中薺菜(*Capsella bursa-pastoris*)種子發芽能力的週年變遷 (數據摘自 Baskin and Baskin 1989b)。

積)。實際上田間自然狀態下，種子能否萌芽，除了受到種子休眠狀態的左右外，田間的溫度有無落在發芽適溫內，更是決定的因素。

以夏季一年生植物扁蓄而言，在冬春兩季出土的種子皆可在最高的溫度下發芽，顯示此期間最高發芽溫度(T_{max}，如 35℃)是固定的。在此之前的秋天出土的種子表現出休眠性，表示其適溫範圍甚窄，意即此時最低發芽溫度(T_{min})很高，可說與 T_{max} 同高(圖 5)。然而秋天土溫已降到 20℃，落在發芽適溫範圍(35℃)之外，因此不能發芽。

隨著休眠逐漸解除，發芽適溫範圍逐漸擴大，種子越來越能在低溫下發芽，表示 T_{min} 逐漸降低，直到二、三月無休眠狀態時 T_{min} 達到最低(如 15℃)，形成最大的發芽適溫範圍。不過此時冬天尚未結束，土溫仍在 10℃左右，落在發芽適溫範圍(15~35℃)之外；因儘管種子的休眠程度最低，還是不能發芽。

此後土中種子的休眠性逐漸增加，種子越來越不能在低溫下發芽，表示 T_{min} 逐漸升高，即發芽適溫範圍又逐漸縮小。不過在三至五月春天時土溫已上升，會落在發芽適溫範圍內，因此扁蓄的種子僅在春天發芽。

兼性冬季一年生的植物如薺菜，除了剛成熟之外，終年皆可在低溫下發芽，表示其 T_{min} 不變(圖 6)。夏天出土的種子處在高溫下不能發芽，表示其 T_{max} 很低，幾與 T_{min} 相同 (如 12℃，在台北為 23/13℃，見郭及蔡 1997)。而夏天土溫又偏高，種子當然不可能自行萌長。

入秋後出土的種子可發芽的溫度越來越高，表示 T_{max} 逐漸上升，發芽適溫範圍漸漸擴大。不過需要等到土溫降到發芽適溫範圍之內時，也就是晚秋，種子才可能由土中自行發芽。隆冬之際，種子逐漸步入制約性休眠，發芽適溫範圍漸窄，但是土溫已降到近 0℃，低於 T_{min}，因此種子不能萌芽，不過春天有短暫的土溫上昇，而且落在適溫範圍內，因而在春季也有一小段時期可以發芽。

同理，絕對冬季一年生植物及春夏季發芽的夏季一年生植物，也可經由試驗的結果，推測其適溫範圍。以絕對冬季一年生植物 *Lamium purpureum* 為例，其 T_{min} 在夏秋季是固定的，冬季時

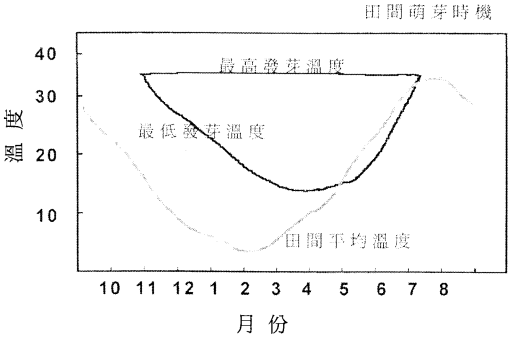


圖 5. 一年生夏季植物的自然萌芽時期(摘仿自 Probert 1992)。

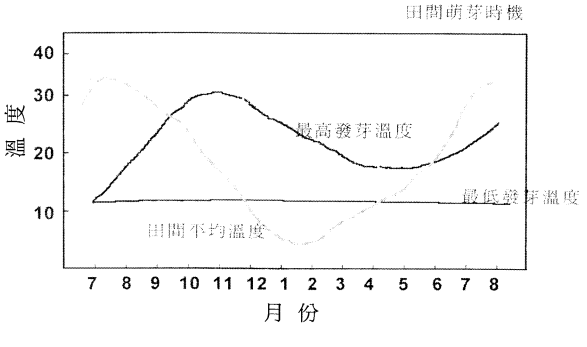


圖 6. 一年生兼性秋季植物的自然萌芽時期(摘仿自 Probert 1992)。

處於休眠狀態，發芽適溫範圍最窄。隨著休眠的解除，T_{max} 漸漸上升，直到秋季時，發芽適溫的範圍最大。因此在秋季時，田間溫度會落在發芽適溫範圍。

夏季一年生植物 *Solanum sarrachoides* (Baskin and Baskin 1983)，T_{max} 是固定的，在春夏季無休眠的狀態，發芽適溫的範圍最大，隨著制約休眠的來臨，T_{min} 漸漸升高，直到冬季時，T_{min} 最高，發芽適溫範圍最小。田間溫度在春夏季時落在可發芽的範圍內，因而在春夏季發芽。

在沒有發芽的情況下，土壤內許多種子呈現出週年性的休眠循環。休眠循環不外是種子休眠性的逐漸解除與逐漸進入所造成；而造成土中種子休眠狀態改變的因素，除了種子本身的韻律外，主要是外界環境如溫度的影響(Bouwmeester and Karssen 1992)。造成無休眠或制約休眠種子的萌芽，則還是溫度、水勢等環境因素。Totterdell and Roberts (1979)提出假說，認為種子休眠程度是同時受到種子埋土以來所經歷的高、低溫度的控制。Bouwmeester and Karssen (1992)根據此假說提出數學模式，以春蓼種子休眠週年循環的數據，以及各月份的溫度來適配與預測休眠的變遷，得到良好的結果。國內則以無休眠的類地毯草(*Axonopus affinis*)、兩耳草(*Paspalum conjugatum*)(楊 2001)，與小花曼澤蘭(*Mikania micrantha*)(余 2003)，根據溫度與水勢與種子發芽速率、幼苗成長速率的數學關係，提出模式。利用播種後每天的土溫與土壤水勢數據，可以有效地預測幼苗出土的速率。

五、種子生態與雜草管理

(一)人為干擾地的草相管理

近代農法採用除草劑的化學防除，有效地降低生產成本，並且有助於產量的提高。但是除草劑的普遍使用，雖導致雜草種類銳減，雜草的問題卻仍然存在，每季種植仍皆須噴灑。Jordan (1992)提出最低密度的雜草管理法(Threshold management)，強調雜草密度在低於該門檻以下時，對作物產量影響不大。此時雜草防除的成本大於其利潤，因此可以不施用除草劑。此種方法的採用，需要考慮當前的成本(本期雜草對作物的減產)以及將來的成本(不防除所產生雜草種子對於下季作物可能的影響)。進行此雜草管理方法前，對於雜草種子生產、入土、種子田間萌芽時機與數量，及種子數與雜草密度的關係等資訊，皆需要有所瞭解與掌握。

以 Forcella *et al.* (1993)的報告為例，說明如何運用種子生態的知識來減少化學藥劑的使用。在美國米里蘇達州測量 204 塊田的種子庫，發現土中種子數目約在 200 到 16,000 粒 m^{-2} 之間，平均是 2,081 粒 m^{-2}；不過中值為 944 粒 m^{-2}，就是說約有 102 塊田其種子密度在 944 粒 m^{-2} 以下。作者認為這一半的農地在當季皆不需要使用除草劑，用耕犁除草，就可以將雜草族群控制在不影響作物產量的程度。

氏等試驗顯示，雜草密度只要控制在 40 幼苗 m^{-2} 以下，大豆就不至於減產。其次，土中雜草種子中能發芽長成苗的比率約為 40%。由於播種前的耕犁會將剛長出的幼苗除去；越慢耕犁，雜

草種子發芽的越多，因而所降低的土中種子數目就越大。例如延遲到六月耕犁，該地土中種子只剩 10%。

由以上的資訊可知，雜草種子密度在 1,000 粒 m^{-2} 以下(40÷0.4÷0.1)者，調整耕犁期就可以控制雜草的危害，不必使用農藥。不過在當地的狀況，太晚播種本身也會減產，因此需要在機械除草的前提下，就雜草危害與晚耕減產間估算出最適的耕犁期。此研究顯示，若能瞭解田間埋藏的雜草種子的種類與數目，以及其發芽率季節性變化的模式，有助於土壤中雜草種子的控制，達成作物低生產成本及省工栽培的目標。

隨著經濟環境的變遷，人為干擾的土地除了是農地外，其它新的土地用途，包括大型工廠的周邊綠地、道路邊緣草皮、都會公園、球場、馬場、野餐場、鄉村公園、休閒農場等的面積，近年來已急速增加。就已開發國家而言，傳統上這些草皮以種植綠色的單純草相為主，是較密集的管理。但是管理的成本頗大，因此近年來興起了野花草地，其特點是粗放管理、草相較雜、而且包含各種野花物種來增加觀賞或教育的價值。

野花草地基本上是生產本地野花種子，配合地區的環境特性選擇植物，以一定比例的種子混種，並做適當的管理。在先進國家野花草皮已行之有年，而且造就一定的野花種子市場(Brown 1989, 郭 1995)。有關種子生態習性的瞭解，可以提供植物種類選擇及播種管理上的參考，也有助於種子公司生產品質較高的種子。新竹鄉間二期稻作收割後，不需犁田，田間自然長出早苗蓼(*Polygonum lappathifolium*)，草相單純，在開花期造成較為美觀的農村景觀。這種自播性的植物，並非每年必可出現，可能與田間管理的技術有關。早苗蓼種子冬季大量落土時具有制約休眠特性，在水稻栽培期間土壤湛水缺氧狀態下更不能發芽，但可以保持生命力；而到了二期稻作收穫後，由於土壤不再積水，土溫合適於發芽，而且當時種子已呈無休眠狀態，更不再有水稻植體的遮蔭，因此土壤表層中大量的種子就自行發芽，形成壯麗的單一植被景觀，生質量也頗大(蘇 1995)。

早苗蓼充做綠肥，其效果與傳統物種相當(蘇 1995)。鑑於非豆科的大菜、油菜等也是傳統的綠肥，具有自播性的早苗蓼(蘇等 1996)，不需種子及播種費用，因此此種「自播性綠肥」應是值得研究推廣的。早苗蓼易於防除，植株淹水即死；而在旱田下，埋得較深的種子在夏天以後已無休眠性，而且逐漸在黑暗中也可發芽。因此進入秋冬以後，種子大多已在土中發芽死去，不致於累積成持續性的種子庫，因而在推廣上會形成頑強雜草的問題較少。

(二)自然植被的復建與管理

由於耕地、道路、工業區等的不斷擴充，環境植被的復建及管理的工作需求日見增加。植被的復建，講求的是當地野生植物群落的再現，並非單純植相的栽培工程所能比擬。

高歧異度草相的復建，需要種類繁多的植物繁殖體，比較保險的方法是生產、採集野生植物種子做人為播種，或逕做移植，因而必需累積大量的採種及

種苗生產的技術，才能順利完成。澳大利亞礦區的當地植物復育，就累積了這方面豐富的資料(Langkamp 1987)。此法雖最可靠，然而有時植材不易取得，而且所費不貲。這些資料對於其他地區也不見得能全盤接受；環境不同的地區，植物不一樣，有關的技術還是應在當地自行發展。

由於植物種類甚多，這些技術不一定容易獲得，可能也沒有種苗商供應更如此多的植物。因此若要進行本地植物的復建，不論是做為食用、畜牧用、或是水土保持，或是景觀的需要，最簡單的方式是順其自然，讓野生植物的種子經由散播而重新形成群落。不過由於人為的因素，近來許多地區受隔離的情況日益嚴重，因此自然散播越行緩慢而且不易預期。

另一個方法則是善用土壤中的種子，只要土壤中含有所需要的種子，數量也足夠，配合適當的管理措施，來讓這些種子在適當的時期自行長出。

利用土中種子庫進行植被復育的案例，在近年逐漸增多(Leck *et al.* 1989)。例如 Wade 取部份的森林表土(Pascoe 1994)，可以作為原生植物復育工作的材料；礦區或濕地在被變更使用前，也可以將表土刮移到需要復建之處(Valk and Pederson 1989)。直接利用原地的種子庫作為復建之用，則與植被破壞的年限以及種子在土中的壽命有關。土中種子一旦消失，當然就無法進行復建。

土中種子庫不但可用來復建本地植物，也可藉以控制既有植被的組成與結構。火燒、過度放牧、乾旱、淹水等造成地上植物毀滅，藉由土中種子再生出新植被的例子不少；藉由人為的管理來達到相同效果的例子較少，以美國為例，有草原用火燒的方法，去除現有的外來種植被，然後依靠土中種子庫自行恢復原來族群。

淡水濕地也可以定時放水降低水位，以便由土中再生所需要的植物，這方面在美國中西部做的研究相當多(Valk and Pederson 1989)。研究顯示，在進行各種管理措施之前，宜先調查土中種子庫的狀況。而土中種子庫的調查也可以用來預測將來植被的組成。

六、結語

種子生態學是植物生態學的一個部門。除了無性生殖外，植物個體皆始於土中種子的萌芽。植物個體種子經重力、彈跳、旋鑽等自主性散播，或藉風力、水力及動物等藉物性散播。離開母體後，再經由耕犁、土壤隙縫或動物的助力而埋於土中。土中的種子發芽成新植物個體，完成其生命循環，但也可能因動物吞食、微生物侵入或本身劣變而死亡。發芽或死亡都會減少土中的種子數目—所謂土壤種子庫，留存於土中的活種子則可能處於各種休眠的狀態。影響土中種子的種類及數目的因素甚多，包括氣候、土壤狀況等環境因素，與植被、動物等先前經歷等。土壤種子庫的估計方法一般可分為兩類，即土壤發芽與分離計數；取樣技術包括樣品大小、樣品數目及取樣時間等，皆須經周詳的考慮。就草本植物而言，根據土中種子數目的週年變遷，可將土壤種子庫

分成持續性與暫時性等兩大類型。持續性者整年皆有種子，常為需光性的小種子，發芽環境較狹窄；暫時性者在某些月份土中無種子，種子常較大，發芽所需的溫度及光照條件較寬鬆。種子在土中發芽與死亡之間，可能歷經休眠循環。完整的休眠循環是「休眠--制約性休眠-無休眠-制約性休眠-休眠」。無休眠的種子能否發芽，以及種子如何進入各階段的休眠循環，皆是受到環境因素，如水分、氣體、光照，特別是溫度的影響。種子休眠型態的週年變遷，符合植物的生長習性，如冬季一年生植物、夏季一年生植物、兼性冬季一年生植物、多年生植物等。種子生態習性的研究，有諸多應用的可能，如野生蔬菜及自播性綠肥的生產，雜草、牧場、閒置地、野花草坪的管理，以及保育地、濕地的植物復健等。

種子生態學的歷史雖然不短，然而主要的內容卻是近二十年才逐漸累積起來；和其它領域相比，可以說仍屬於相當年青的學門。由種子生理生態探討，可以瞭解種子在各類棲地上植被更新演替上的功能，在植被管理上，種子生態學的探討也有很大的貢獻。

臺灣本島氣候地形極其多樣，植物種類的範圍非常廣泛；站在植物生態學學術研究的立場，可說是蘊量甚豐的寶藏。種子生態的研究，當有助於全區生態體系的建構。而因為經濟環境的變遷，不論是無農藥的有機栽培雜草管理方法，或是各類保育地、新興草地、甚至於休閒農地的植相管理的技術，皆迫切需要發展，種子生態的應用研究當有相當的助益。

由於種子生態學的範圍相當遼闊，限於能力，本文僅就其中的部份內容介紹，冀能拋磚引玉，使這門學問在我國得以充分的發展。

七、參考文獻

余宣穎。2003。小花蔓澤蘭種子發芽生態學之研究。國立臺灣大學農藝學系碩士論文。台北市。

郭華仁。1985。充實期間環境因素與成熟種子發芽能力。科學農業 33: 9-13。

郭華仁。1995。野花種子：英國的經驗。種苗通訊 22:3-5。

郭華仁、陳博惠。2003。水田土中鴨舌草種子數目的季節性變化。中華民國雜草學會會刊 24：1-8。

郭華仁、蔡新舉。1997。土中薺菜種子發芽能力的週年變遷。中華民國雜草學會會刊 18:19-28。

楊軒昂。2001。類地毯草及兩耳草種子的發芽生態學。國立臺灣大學農藝學系碩士論文。台北市。

陳博惠。1995。鴨舌草種子發芽與休眠之生理生態學研究。國立臺灣大學農藝學系碩士論文。台北市。

蘇育萩。1995。水稻田用早苗蓼作為綠肥之研究。國立台灣大學農化學系博士論文。台北市。

蘇育萩、鍾仁賜、黃振增、郭華仁、林鴻淇。1999。早苗蓼在浸水土壤中的礦化作用。中國農業化學會誌 37: 215-224。

Ball, D.A. and D. Miller.1989. A comparison of techniques for estimation of arable soil seed banks and their relationship to weed flora. Weed Res. 29: 365-373.

Baskin, C.C. and J.M. Baskin. 1988. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. Amer.

J. Bot. 75:286-305.

Baskin, J.M. and C.C. Baskin. 1983. Field emergence and temperature requirements for germination in *Solanum sarrachoides* Sendt. Weed Res. 23:247-252.

Baskin, J.M. and C.C. Baskin. 1984. Role of temperature in regulating timing of germination in soil seed reserves of *Labium purpureum*. Weed Res. 24: 341-349.

Baskin, J.M. and C.C. Baskin. 1985. Does seed dormancy play a role in the germination ecophysiology of *Rumex crispus*? Weed Sci. 33:340-344.

Baskin, J.M. and C.C. Baskin.1989a. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. p.53-66. *In*: Ecology of Soil Seed Banks. M.A. Leck , V.T. Parker and R.L.Simpson, eds. Academic Press, San Diego, CA.

Baskin, J.M. and C.C. Baskin. 1989b. Germination responses of buried seeds of *Capsella bursa-pastoris* ecposed to seasonal temperature changed. Weed Res. 29:205-212.

Baskin, J.M. and C.C. Baskin. 1990. The role of light and alternating temperatures on germination of *Polygonum aviculare* seeds exhumed on various dates. Weed Res. 30:397-402.

Bouwmeester, H.J. and C.M. Karssen. 1992. The dual role of temperature in the regulation of the seasonal changes in dormancy and germination of seeds of *Polygonum persicaria* L. Oecologia 90: 88-94

Bridges, D.C. and R.H. Walker. 1985. Influence of weed management and cropping system on sicklepod (*Cassia obtusifolia*) seed in soil. Weed Sci. 33: 800-804.

Brown, R.J. 1989. Wildflower seed mixtures: Supply and demand in the horticultural industry. p.201-220. *In*: Biological Habitat Reconstruction. G.P. Buckley, ed. Belhaven Press, London.

Egley, G.H. and R.D. Williams. 1990. Decline of weed seeds and seeding emergence over five years as affected by soil disturbances. Weed Sci. 38:504-510.

Forcella, F., K. Eradat-Oskoui and S.W. Wagner. 1993. Application of weed seedband ecology to low-input crop management. Ecol. Appl. 3:74-83.

Grime, J.P. 1989 Seed banks in ecological perspective. p.xv-xxii. *In*: Ecology of Soil Seed Banks. M.A. Leck, V.T. Parker and R.L.Simpson, eds. Academic Press, San Diego.

Jordan, N. 1992. Weed demography and population dynamics: Implications for threshold management. Weed Technol. 6:184-10.

Langkamp, P.J. ed. 1987. Germination of Australian Native Plant Seed. Inkata Press, Melbourne, Sydney.

Leck, M.A., V.T. Parker and R.L. Simpson. eds. 1989. Ecology of Soil Seed Banks. Academic Press, San Diego, CA.

Marks, M.K. and A.C. Nwachuku. 1986. Seed-bank characteristics in a group of tropical weeds. Weed Res. 26:151-157.

Pascoe, F. 1994. Using soil seed banks to bring plant communities into classroom. Amer. Biol. Teacher 7:429-432.

Probert, R.J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. p.285-325. *In*: Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities. M. Fenner, ed. CAB International, Wallingford, UK.

Roberts H.A. and J.E. Neilson. 1981. Changes in the soil seed bank of four long-term crop/herbicide experiments. J. Appl. Ecol. 18: 661-668.

Roberts, H.A. and F.G. Stokes. 1965. Studies on the weeds of vegetable crops. V, Final observations on an experiment with different primary cultivations. J. Appl. Ecol. 2:307-315.

Roberts, H.A. and P.A. Dawkins. 1967. Effect of cultivation on the numbers of viable weed seeds in soil. Weed Res. 7:290-301.

Roberts, H.A. and P.M. Feast. 1973. Changes in the numbers of viable weed seeds in soil under different regimes. Weed Res. 13:298-303.

Schweizer, E.E. and R.J. Zimdahl. 1984a. Weed seed decline in irrigated soil after six years of continuous corn (*Zea mays*) and herbicides. Weed Sci. 32:76-83.

Schweizer, E.E. and R.J. Zimdahl. 1984b. Weed seed decline in irrigated soil after rotation of crops and herbicides. Weed Sci. 32:84-89.

Scopel, A.L., C.L. Ballare and S.R. Radosevich. 1994. Photostimulation of seed germination during soil tillage. New Phytologist 126:145-152.

Standifer, L.C. 1980. A technique for estimating weed seed populations in cultivated soil. Weed Sci. 28:134-138.

Thompson, K. and J.P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. J. Ecol. 67:893-921.

Thompson, K., S.R. Band and J.G. Hodgson. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. Func. Ecol. 7:236-241.

Totterdell, S. and E.H. Roberts. 1979. Effects of low temperatures on the loss of innate dormancy and the development of induced dormancy in seeds of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. Plant Cell Environ. 2:131-137.

Tsuyuzaki, S. 1994. Rapid seed extraction from soils by a flotation method. Weed Res. 34:433-436.

Van der Valk, A.G. and R.L. Pederson. 1989. Seed banks and the management and restoration of natural vegetation. p.329-346. *In*: Ecology of Soil Seed Banks. M.A. Leck, V.T. Parker and R.L. Simpson, eds. Academic Press, San Diego, CA.