種原庫的種子技術

臺大農藝學系種子研究室
郭 華 仁

種原保育不論對於生態環境的維護或是農業的永續經營而言，都相當重要，因此目前不論在國內或國際上，已是相當受到重視的課題。種原保存的目標是針對某一批種原，經常維持一定數量及一定存活率的材料如種子或活的植株，而這些材料所包含的遺傳組成應該與首次採集時沒有兩樣。種原管理的效率則是指運用最低的成本來保存最大的種原批數，而且保存的方式及結果達到標準。不論是目的有否達成，或是工作效率的高低，皆與工作人員的技術有莫大的關係。

種子技術不論是種子生產、種子清理、種子調製、種子檢查、種子儲存等，在近年來進步相當大，而由於穴盤育苗的興起，對種子品質的要求更加提高，因此種子品質提昇的方法益加發達；在這樣的條件下，種原庫所需要的種子技術，除了部份問題尚未克服外，大致可說已經相當成熟。在這樣的環境下來看，種原庫的種子技術自有很多可以借用之處。不過兩者間雖有其相同之處，不同點仍然很多。有關種原庫的種子技術，已出版有相當詳細的手冊可供參考(如Ellis *et al.*, 1985a,b; Hanson, 1985)。這些手冊所提出的工作方法雖然很完備，但是各別種原庫因目的、對象、理念、或者條件的差異，可能不儘能完全按照手冊來執行。因此本文的目的乃是針對種子技術中的主要問題，陳述其原理並且略述這方面近年的研究結果，以便工作人員可以依照種子科學的原理來設計合適於各別種原庫所需要的工作方法。

種子儲存特性與種原保存方式

種原保育一般分爲原地(*in situ*)保育及移地(*ex situ*)保育。原地保育是在種原自生的棲地進行，其工作包括種原植物族群的調查、追蹤、保護、以及復育等；其中復育的工作也常需要以種子技術作爲基礎。移地保育則是將種原材料在原棲地以外的地區進行繁殖並且保存。植物園及樹木園將種原直接栽培於室外田間，種原庫以種子或組織培養的型態來進行室內種原保育，都是移地保育的範疇。室外栽培也常需要瞭解如何由種子培育出幼苗，而本文所專注的則是種原庫以種子爲儲存材料所講求的種子技術。

植物種子的特性因植物種類而有相當大的歧異。有些植物無法產生有活力的種子，只能以田間種植或組織培養的方式來保存；可產生活種子但一般以營養體來繁殖的植物，若爲了

維持其外表型，則不能用種子的型態，而要以無性繁殖來保存，但若以其基因組成爲保存目的，則也可以使用種子。室外栽培需要相當廣闊的空間，因此能保存的種原數有限，而且意外環境引起種原損失的機會也較大。組織培養所需要的空間較小，但也是數倍於種子，而且即使採用低溫方法，材料更新操作的頻率較高，因此成本也遠較種子爲大。

不過並非每種種子都是很容易或是可以低成本的進行保存。許多種子在乾燥低溫的狀況下比較容易保存。然而也有不少的種子既不耐乾燥也畏懼低溫。耐低溫乾燥的種子可稱爲正儲型 (orthodox)，而不耐乾冷的稱做異儲型 (recalcitrant) 種子。以目前的技術，異儲型種子(附表1) 的壽命大抵不超過一、兩年，因此至今仍無法長期的保存。在這兩型之間又有所謂中間型的種子，如木瓜、咖啡、或油棕。異儲型本身也有若干可能是連續性的種類 (Farrant *et al.*, 1988)。甚至於我國許多林木種子的儲存特性可能在西方科學家所提出的儲存類別之外(王等，1995)。這些異於正儲型的種子由於我們迄今所瞭解的相當有限，對其長期保存的技術仍未成熟，因此下文所討論的以正儲型種子爲主，非正儲型種子的儲存技術請參考王等(1995)的大作。

種原庫的種子工作以一批 (accession) 爲基本單位，在定義上有別於種子檢查的一批 (lot)。種子檢查的「一批」，是指可資識別及檢查的一群特定數量的種子，而種原庫的「一批」，則是能代表某品種、某育種系、或是某野外採集到的種子樣品，而這樣品的大小必需足夠反映所代表的族群本身的遺傳變異，並且足夠提供作爲發芽率測定及分送其他單位的使用。種原庫一批種子的數目，依照國際植物遺傳資源委員會 (IBPGR，現已改成 IPGRI，國際植物遺傳資源學院)的建議，對遺傳組成爲均質的物種而言爲4000粒，而遺傳組成爲異質的物種則宜爲12000粒。種原庫的種子儲存，因其目的可分爲長程儲存以及中程儲存。長程儲存是將種子樣品乾燥到 5 ± 1% 含水率，然後密封保存在-18℃的冷凍庫。這種保存方式是用在基本收藏 (basic collection)，非必要時通常不使用。中程儲存的條件通常是溫度約爲 5 ℃，在這種條件下保存的種子稱爲作用收藏 (active collection)，這些樣品可能在幾年內供特性檢查或再生時播種，或者提供其他單位索取，因此保存的時期不會太長，不需很低的溫度，以節省儲存成本。

種原管理的種子流程

種原管理中有關種子的工作從種子的獲得開始。種子樣品可能是由其他單位贈與，或者是種原單位本身自野外採集。不論何種來源，這些種子樣品一進入種原單位(圖1)，首先要做的是檢查樣品有無伴隨著基本資料、該批種子是否爲已有、種子狀況是否好得值得庫藏、需不需要檢疫等，然後再視狀況給于登記。登記之後仔細檢查樣品，是否含有種子外的雜質、被昆蟲或眞菌侵害的種子、或破損甚至於空的種子，這些都要清除焚燬。純淨的種子就可以加以乾燥，以便包裝、儲存；種子數目若不夠則先要繁殖。由於一般正儲型種子在入庫前須要乾燥到預定的含水率，至少需要知道含水率多少，因此需要進行種子含水率的估計或測定。

樣品的含水率知道後，即可將種子乾燥到預設的水準。乾燥後種子又得先測試發芽能力或者存活率，存活率不及格的樣品也需要先行繁殖。及格的種子則包裝好後送入冷藏庫內保存；同時有關該批種子的各項數據，包括種子含水率、種子數量、以及存活率等皆要鍵入資料庫。種子儲存經過一段時間後需要監測存活率是否降低；儲存過程可能因拿來進行種原特性調查、分贈到其他單位、或活力監測而降低儲存量。若種子庫存量不足規定，或者存活率降低到水準(IBPGR的建議是85%)以下，則該批種子得進行繁殖來再生種子，這些重新繁殖的種子又從種子清理開始，進行種原庫的例行工作。

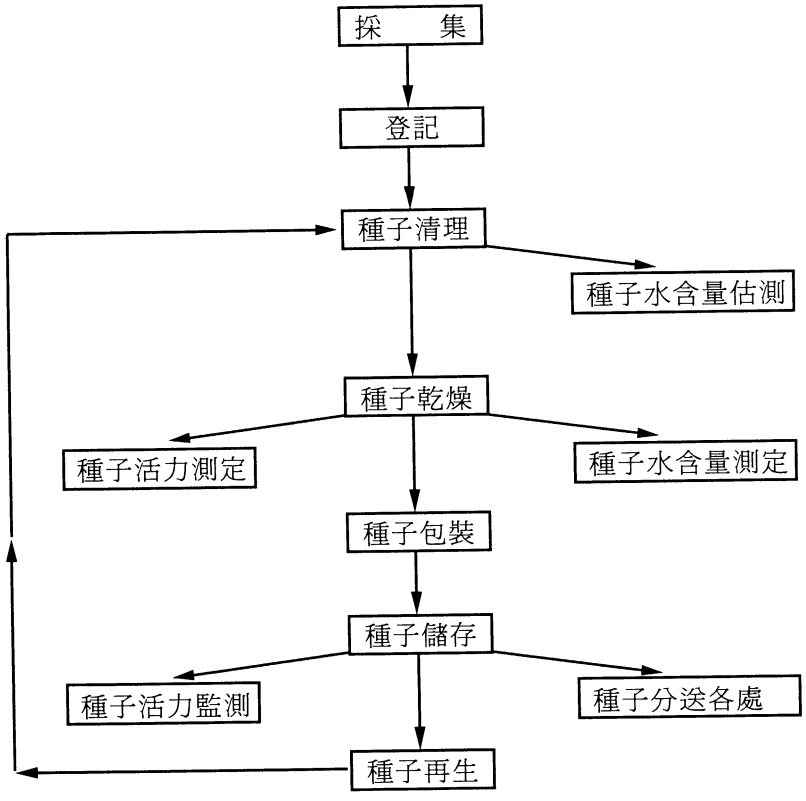


圖 1. 種原管理體系下的種子流程。

前述的種子工作流程中幾乎每個步驟都隱藏一個或一些應該注意的要點，若忽視了這些要點，種原管理工作的效率會下降，甚至於種原保存的目標會因而無法達成。

種原管理工作的過程有一些關鍵會導至種子的遺傳組成改變。最嚴重的是因爲樣品標籤的丟失或掉換，不論是發生在室內操作或是在田間繁殖的過程。田間種植時也很容易因異花粉或異種子的污染，使得採收樣品的遺傳組成有異於父母本者；儲存過程中伴隨著種子存活力的下降，也可能發生遺傳形質的變異而導致遺傳組成的變動。至於種子數目的降低，除了分贈其他單位不算外，種原工作過程也有許多地方容易過度使用種子，而發生不必要的浪費；

不當的浪費種子又因增加再生繁殖的次數，而提高如前述所提的遺傳組成改變的機率。浪費種子的時機除了在測定種子含水率的時候，最主要的是種子活力的監測。活力監測次數若太少，可能因種子品質過度低落而導致遺傳質改變，即使再生也無法挽回；可是若監測過於頻繁，可能在種子仍維持高度活力尚未達再生的水準時，種子量已被過度使用而不足，還是需要繁殖。監測種子活力的發芽試驗本身也可能面臨休眠性的困擾。許多作物的野生種或雜草種具有休眠性，若沒有有效的對策，可能因發芽試驗的結果低估了種子樣品的存活率，而導致需要繁殖的誤判。

經由以上的討論，可以瞭解種原庫運作，與一般種子企業從種子生產到種子調製及種子儲存所講求的，有相同的地方，但是也有若干差異之處。種子企業由於成本的考慮，因此種子不能庫存太久，這是和種原庫最大的不同。其次對種子公司而言，保商業採種的純度要求雖然也很嚴格，但是種原庫的水準還應更高。雖然如此，種原庫的種子技術與種子企業的種子技術一樣，都還是基於共同的科學基礎，分別是種子壽命及種子休眠。因此本文將針對此兩課題的學理先予以說明，然後再據這些學理來討論種原工作的種子流程中，比較需要注意的一些關鍵。

種子壽命

種子活力方程式(Ellis and Roberts, 1981；郭,1984)

正儲型種子在成熟採收之初，具有高度的活力。在固定不變的儲存條件之下經過一段時間之後，其活力仍然維持相當高的狀態，發芽率的降低相當緩慢。然後由某階段開始，發芽率的下降突然趨快，直到整批種子的發芽率相當低時，才又轉緩，直到全部喪失活力爲止(圖 2 之a)。儲存條件越惡劣(即溫度越高、種子含水率越高)，高度活力期越短，發芽率下降的速度也越快(如圖2之b)。此種子存活曲線很接近常態分布的反向累積頻率曲線，亦即表示種子族群在儲存時間內的死亡頻率(或者說壽命頻率)的分布接近常態。圖 2 中a'、b'分別代表存活曲線 a、b 的死亡頻率分布，而 ρ 爲平均壽命，在常態分布的狀況下，也代表發芽率由100％降到50％的儲存時間。壽命頻率分布的標準偏差爲 σ，依統計學的定義亦即發芽率由50％降到15.9％(或84.1％降到50％)所需的儲存時間，因爲這段時間所涵蓋的壽命頻率恰爲34.1％。

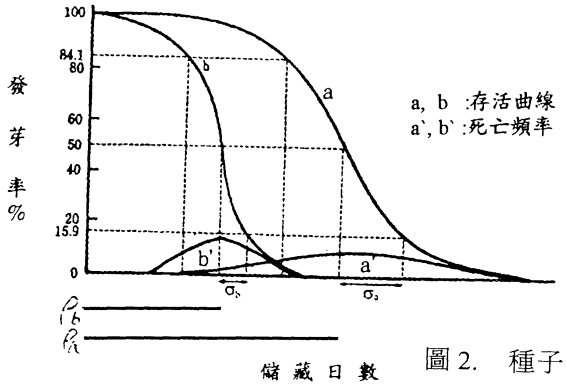


圖 2. 種子儲存過程中發芽率的衰退

常態分布反向累積頻率曲線的數據可用機率值分析(probit analysis)來處理。存活率(發芽率)經機率值轉換後標於縱座標上，則可以將存活曲線化成直線(圖3)。圖3顯示由圖2的二條存活曲線經轉換後的情形。根據圖3可以將種子在儲存過程中壽命的變化用直線方程式來表示：

$$\upsilon = K_i - (1/\sigma)P \quad \cdots\cdots (1)$$

其中 x 軸 P 爲儲存時間，Y 軸 υ 爲儲存P時間後種子存活率(即發芽率)的機率轉換值，$(1/\sigma)$爲直線斜率，σ 恰好是該批種子儲存壽命的標準機差---常態分布的特性。在開始儲存之際，即P=0時，$\upsilon = Ki$，因此Ki爲該批種子起始發芽率的機率值，亦即存活曲線與縱座標的交點。

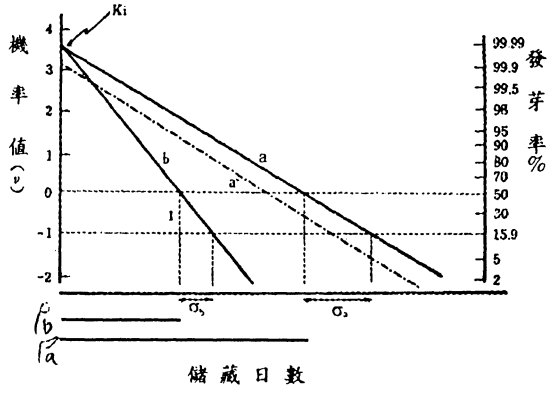


圖 3. 種子存活曲線經機率值轉換後的直線。

由圖3經簡單的幾何推演，可以得到 $\sigma a / \rho a = \sigma b / \rho b = \sigma c / \rho c$，或者

$$\sigma = CV \cdot \rho$$

其中CV爲一常數，亦即壽命分布的變異係數(coefficient of variance)。意即同一批種子分別在不同環境下儲存，儲存條件越好者，則其平均壽命(ρ)越長，而個別種子間壽命的變異(即其分布的標準偏差(σ)越大，但是不同條件下壽命分布的變異係數卻相同。此種子活力方程式明顯地指出，儲存期間影響種子發芽率的三個要點是儲存時間(P)、起始活力(K_i)、以及儲存壽命的標準機差(σ)；這個標準機差又與影響種子壽命的兩大環境因素，即溫度與種子含水率有密切的關係。

影響種子壽命的兩大環境因素

溫度與種子含水率是影響種子儲存壽命最大的環境因素，溫度越高或者含水率越高，種子就越不耐儲存，由種子活力直線方程式的觀點來說也就是直線斜率越大，換句話說就是儲存壽命分布的標準機差(σ)越小。活力方程式要能實際應用來預測種子的儲存期限，或者計

算出合適的儲存條件，必須先將溫度、種子含水率與σ(也就是平均壽命ρ)的關係給予量化。

在相當狹小的範圍內，溫度、種子含水率與平均壽命的關係可能是直線的，因此有所謂的Harrington儲存二訣：「儲存溫度每降低5℃，壽命加倍；種子含水率每減少1%，壽命亦加倍」。此口訣相當好記，可惜只能說明相對的儲存時間，而且適用的範圍太狹窄，只在10～25℃，種子(大麥)含水率6～12%時適用，該等範圍外無法進行較爲準確的估算。根據目前爲止的實驗證據，平均壽命與種子含水率的對數才是直線關係，這個關係在相當廣的含水率範圍內皆成立；至於溫度與平均壽命的關係則是二次的，這個關係在相當廣的含水率範圍也皆成立。將此等關係以方程式表示即爲：

$$\sigma = 10^{Ke-CwlogM-ChT-CqT^2} \quad \cdots\cdots (1)$$

其中M爲含水率，T爲溫度，而Ke、Cw、Ch、Cq爲活力常數，Ch與Cq爲儲存溫度對種子壽命的相對影響力，Cw則爲種子含水率對種子壽命的相對影響力，而Ke則可說是種子的相對壽命，設若兩種不同植物的種子對溫度及含水率的反應相同(即Cw、Ch、Cq等三個常數在兩種種子是等值的)，則Ke越高者其平均壽命就越長。由方程式可以知道溫度越高或含水率越高則σ越小，表示種子的平均壽命越短。

將式(2)帶入式(1)，可以得到完整的種子活力方程式：

$$\upsilon = K_i - (P/10^{Ke-CwlogM-ChT-CqT^2}) \quad \cdots\cdots (3)$$

若Ke、Cw、Ch、Cq等四個活力常數已經固定，則由式(3)可以進行種子儲存行爲的估算，也就是說υ、K_i、P、M、T等五個變數若已知其中任何四個，第五個即可算出。例如有一批已知其起始活力(K_i)的種子，預計若干年後(P)種子的發芽率仍需要維持在某水準(υ)，則可以設計出各種溫度(T)及種子含水率(M)的儲存條件組合。又如一批種子已知其起始活力及含水率，即可預測在某溫度下儲存若干時日後，發芽率還剩下若干。這些計算略爲複雜，特別是發芽率與機率值之間的轉換，還需要查表。爲了方便使用活力方程式，有所謂活力圖譜，可以用尺按圖找答案，不過準確度不高。利用作者(王、郭，1990)以Lotus 1-2-3套裝軟體所編的SAMP巨集程式，則可以很方便迅速地自動運算。由於種子的儲存特性差異相當大，因此其活力常數在不同植物間不盡一致，是可想而知的。要應用活力方程式，必先得將各別的活力常數Ke、Cw、Ch和Cq等求出。這些常數的測定方法是將一批新採收，壽命爲常態分布的種子分別調成不等的含水率，然後密封，再置於各種恆溫箱內進行儲存試驗。溫度範圍可在4-50℃之間，含水率的範圍可在5-15%(油含量高者)或20%(油含量低者)之間；溫度與含水率的組合宜多(50個左右)，至少要超過10種組合，每組合約12-15包樣品，然後在合適的時間由各組合一包一包地取出，進行發芽試驗。取樣的時機每種組合有所不同，以12-15包種子的發芽率平均分配在99.5%之間最爲理想。各組試驗結束後將儲存時間(P)與相對的發芽率(經機率值轉換，即υ)依方程式(1)行迴歸分析，以得到該儲存組合下種子壽命的標準機差(σ)。所有組合的標準機差、溫度及種子含水率依方程式(2)經複迴歸分析，即可以求出該種子的四個活力常數Ke、Cw、Ch和Cq。表一列出一些作物種子的活力常數。

表1. 幾種種子的活力常數

作物	K e	C w	C h	C q
大麥1	9. 983	5. 816	0. 040	0. 000428
洋蔥1	6. 975	3. 470	0. 040	0. 000428
大豆1	7. 748	3. 979	0. 053	0. 000228
豌豆1	8. 690	4. 715	0. 026	0. 000498
雞兒豆1	9. 070	4. 829	0. 045	0. 000324
萵苣2	8. 218	4. 797	0. 049	0. 000365
高粱3	10. 588	6. 305	0. 041	0. 000349
甜瓜4	7. 299	3. 707	0. 037	0. 000473

(1)郭，1984；(2)Kraak and Vos, 1987；
(3)郭等，1990；(4)郭，1991

使用活力方程式的限制

種子活力方程式雖然是目前預測種子儲存壽命的方法中最具理論基礎，功能最多，而且計算上沒有困難的模式，不過在使用時仍有一些限制，以及需要注意的地方。首先是該批種子的壽命應呈常態分布，這是活力方程式的基礎。在經詳細研究的多種作物種子，皆有這種特性是無庸置疑的。一批種子若成熟期間氣候很好，種子採收調製的過程相當小心，使得每粒種子都能接受相同的溫度，以及皆含有同樣的含水率；包裝時未混合其它批種子(不論是否同一品種)，而且在儲存期間整包種子，不論是在與包裝接觸的外緣或是中心部位的種子，皆經歷同樣的溫度。以上的條件皆符合的話，該批種子的壽命分布仍應是常態的；若有一樣不符合，則整批種子壽命的分布可能不符合常態性，應用時準確度會降低。另一個前提則是種子儲存過程中溫度及含水率應是恆定的；若長期儲存過程中有兩個不同的溫度環境，則第一溫度階段結束時，可以用方程式計算出結束時的發芽率 υ ，然後將此 υ 視爲第二溫度階段開始儲存之際的K_i來進行計算。

其次，起始活力(K_i)的精確與否影響預測的結果相當大。由圖3即可看出發芽百分率在50％左右時，一單位的機率值所代表的百分比甚大，約35%；愈接近上(÷100%)下(÷0％)兩端，一單位的機率值所代表的百分比愈小(可能<0.01%)。兩批種子(a與c)的起始活力雖然在百分率的基礎上相差不大(如99.99%與99.98%)，但在機率值的基礎上則約有半個單位，這半個單位的差異經過一段儲存時間(ρ)後，所反映出來的百分率的差值就多達25%。因此活力方程式預測種子的壽命能否準確的關鍵就是K_i夠不夠精確。所謂起始活力是指一批種子開始儲存之際的發芽率，不過若在一批種子儲存前進行發芽試驗，然後將發芽率經機率值轉換

後直接視爲起始活力，所得到的K_i較不精確。這是由於一組發芽試驗有其信賴界限或取樣誤差，若由單一的測定決定K_i，則K_i的上下界限可能相當寬，用來帶入方程式預測的結果出入可能很大。比較合理的K_i估算方法是將一批種子分裝成若干包並且密封，在某恆溫下(如40℃)，進行若干次不同時間的儲存，然後取出進行發芽試驗，將各包的發芽率經機率值轉換後，與儲存時間進行迴歸分析求出直線方程式，再用外插法估算該直線與縱座標交點，即是K_i。若試驗進行的正確，以此方法所求得的K_i應是較精確的。

由於活力常數的估算是採用迴歸法，因此應用活力方程式時要注意兩種限制；第一種限制是：由一批種子所試驗計算出來的常數，能否用在同物種不同品種的種子上。有一些報告指出不同品種的兩批種子在相同的儲存條件下，儲存壽命有相當大的差異，這種說法可能是表像的。有證據顯示這可能只是起始活力的小幅度不等(在發芽百分率上差異不顯著)，而導致壽命顯著的差異，其實兩品種對儲存環境的反應是相同的 (Ellis and Roberts, 1981)。方程式的提出者本來認爲活力常數是種的特性，一經求出即可以用在該物種的不同品種上。有若干數據支持這說法，可是最近他們 (Ellis *et al.*, 1993a) 發現至少同樣的栽培稻中，粳、秈兩亞種種子的最高起始活力就有所不同，證實了張德慈博士 (Chang, 1991) 的觀點。不過由於此兩亞種分化的程度來看，這可以說是活力方程式的特例，尚不足以推翻其假說。但是從學理的觀點，活力常數中既然含有反映種子含水率的一項，而種子含水率與種子含油率之間的關係又很密切，因此或許可以推測：同種作物的兩個品種，若其含油率差異相當大，那麼這兩品種的該項活力常數應有相當大的不同。此推測仍有待實證。總之在尚未有進一步的釐清前，一組活力常數可以仍暫時用在同一群的其他品種上，不過宜注意種子含油量的差異。

第二種限制也是外插法可能發生的錯誤。由於正儲型種子在低含水率(如5%)及低溫(如-20℃)下，儲存壽命根據方程式的計算可能在百年以上而，活力方程式的歷史才25年，很顯然目前能得到的較爲嚴謹的試驗數據，都是在含水率與溫度皆略高的儲存條件下得到的，因此在用外插法預測更低的溫度或是含水率下種子的儲存壽命，可能會有相當程度的不準確。

就含水率而言，證據顯示一般的含量(如11%)以下，種子壽命與含水量的對數呈直線，這個關係在某臨界含水率以上皆成立；但是若比這臨界含水率更低，則對壽命就不再有延長的效果，因此活力方程式不再有效。臨界含水率因種子而異，如豌豆爲6.2%、水稻爲4.43%、油菜爲 2.82%、萵苣爲 2.56%，一般而言含油量高的種子，其臨界點也較低；若換成相對濕度，則不論含油量的多寡，皆是在 7-10% 相對濕度下的種子平衡含水率 (Ellis *et al.*, 1989 ; Ellis *et al.*, 1990)，換算成種子的水勢 (water potential) 約爲-350至-300MPa (Roberts and Ellis, 1989)。若此說法成立，則經費困難的種原庫可以將種子乾燥到臨界含水率，然後密封儲存，可以不採用如-18℃的低溫，在較高的溫度下也可以有頗長的儲存期限。例如用種子活力方程式來計算，大豆種子發芽率由95降到85% 所經過的時間，在含水率7% 及溫度-20℃下是與含水率3% 及溫度9℃下相等的；同樣的情況下，洋蔥種子若含水率由7% 降到3% ，則儲溫可以由-20℃升到14℃而儲存期限相等。不過由熱力學的理論基礎推測，Vertucci and Roos (1990, 1993) 認爲臨界含水率因溫度而會變動，溫度越，臨界含水率就越高，而且他們認爲低

於臨界含水率後種子反而受到傷害。假如這種說法是對的，那麼IBPGR推荐用相當乾燥的種子來保存，就應加以保留。但是 Vertucci 等的試驗並非全無疑問的，例如他們用發芽初期根尖長度乘以發芽率來代表種子活力，就有商榷之處。不過若正儲型與中間型之間是連續性的話，那麼 Vertucci and Roos 的見解也是有可能對的，而且若以-18℃來儲存種子，就實際的關點也不必將種子乾燥到相當低(在R.H.爲10%之下的平衡含水率)，依照 Vertucci and Roos 的建議(在R.H.爲19-27%之下的平衡含水率)，種子的壽命應該也夠久了。倒是無法負擔冷氣的地區用極乾種子來代替是可以認眞考慮的，因爲此時 Vertucci and Roos 的顧慮較少。

含水率另有一高臨界點，在此臨界點以內含水率越高，壽命越短，但若超過該臨界點，而且種子的外圍有足夠的氧氣(如20%)，則含水率越高，壽命反而越長 (Roberts and Ellis, 1989)。這個臨界點的高低也因種子而異，含油率高的種子如萵苣爲15%，而大麥則爲26%，換算後是在90-93%相對濕度下的種子平衡含水率，或是約爲-14至-10MPa的水勢。不過若氧氣不夠，則高含水率就無延長壽命的功能。而在氧氣及水分充足下，除非有休眠性，否則種子容易發芽，因此也不能適用於種子儲存。有些種子在高溫浸潤下會形成休眠狀態，此時可能導致種子壽命的延長。Villiers(1975) 指出這是由於充分浸潤的情況之下，休眠種子自身產生修補作用，可以防止種子老化，但在乾燥儲存中的種子，只有染色體、細胞膜、蛋白質等的破壞，而沒有修補作用，因此種子容易劣變死去。因此雖然在乾燥儲存中，種子含水率越高，壽命越短。但充分浸潤的情況下，在室溫中萵苣的休眠種子，竟可以保存達兩年以上而發芽率不下降。這個在種子儲存上或許意義不是很大，因爲充分浸潤的種子一般需要有些氧氣，因此會造成管理上的不方便。倒是一批品質略差的種子經過短期浸潤後再乾燥回來，可以提高種子的壽命 (Basu, 1977；郭、朱，1986)，這對種原工作而言或許是可以參考使用的。

此外，種子含水率太高時，則儲存溫度在冰點以下易使種子遭受凍害 (Roberts and Ellis, 1989)，導致改良活力方程式高估種壽命。溫度越低種子含水率的凍害發生點就越低，因此儲存室溫度在略低於零度時，特別要注意種子含水量。

就儲存溫度而言，目前所累積的試驗結果中，經試驗過的溫度範圍在-13到+90℃之間，在此範圍內溫度與種子壽命的關係是符合方程式中的二次式的 (Dickie *et al.*, 1990)。不過使用者宜知道，目前已測定出來活力常數的種子當中，試驗溫度範圍在0到-10℃的只有少數，而且與在此低溫下所使用來搭配進行儲存試驗的種子，其含水率多是較高的。僅管如此，在這個範圍溫度內活力方程式應是可用的。Dickie等人(1990)指出，已知的活力常數當中，以Ke及Cw在種間的差異較大，而與溫度有關的Ch與Cq則在種間的差異頗小。因此他們進一步提出論據，說明正儲型種子可以共用相同的Ch與Cq值，各爲0.0329及0.000428。而在估測活力常數時可以只使用一種儲存溫度，而配合較多的種子含水率。不過這種說法目前僅在八種作物詳經研究，能否推廣到大多正儲型種子，似乎還言之過早。

更低的溫度目前僅有間接的證據顯示到-20℃前，活力方程式仍然有效。不過按該方程式的演算，使得壽命最長的儲溫約爲-40到-50℃ (郭,1984; Dickie, *et al.*, 1990)；溫度更低後，壽命反而更低，若在液態氮下(-196℃)，依公式推演種子的壽命會很短，而這是與事實不符

合的，因此現行的活力方程式不應使用來預測-40℃以下乃至於超低溫下種子的儲存壽命。

種子休眠

檢查待儲存或儲存中的種子的發芽能力是種原庫的經常工作，由發芽率的檢定結果來判斷一批種子值得進庫與否，或者一批儲存中的種子其發芽率是否已降到再生的標準。本項工作在一般沒有休眠性的栽培作物品種較無問題，只要參考標準的發芽試驗程序(如Ellis, *et al.*, 1985a; ISTA, 1993)即可；假如樣品中含有休眠的種子，則依照標準程序的試驗結果，可能會低估種子的發芽率，造成錯誤的判斷，因而降低種原庫運作的效率。因此種原庫的種子技術和一般種苗企業一樣，也需要講求種子休眠的解除技術。不過種苗企業的要求只要一批種子的發芽率高的合理就可，而以簡單低成本爲最大考慮。種原庫的要求則是解除效果佳，而且以不能傷及無休眠種子爲最主要的考量。

休眠的定義及分類

休眠的定義嚴格講起來相當困難，其種類非常多，機制也很複雜。不過由過去的研究結果，仍可以加以大概的定義及歸類。所謂種子休眠是指一粒或一批具有生命力的種子，在合適於發芽的環境條件下，仍然不能順利發芽的狀態；所謂合適的環境是指適當的溫度、水份及氧氣，另外有時再加上光照。這個休眠定義最困難的地方就是「合適的」的意思，在此暫時接受循環的(tautological)定義，將之視爲該批種子在完全無休眠的狀態下能使達到最高發芽率的條件。其次，一般而言休眠的分類有兩個方向，第一個方向是就種子的發育及存在的歷程來區分；另一個方向則是依照休眠的部位或方式來區分。就種子的歷程而言，種子剛成熟採收時若具有休眠的特性，就稱爲先天性休眠(innate dormancy)。此種休眠在種子經過一段儲存時間的後熟作用後即逐漸消失，成爲無休眠種子。在這段時間內休眠性的消失是逐漸的，初期種子可以發芽的溫度範圍較爲狹窄，後熟過程中適合發芽的溫度範圍逐漸擴大，等到完全無休眠時可以發芽的溫度範圍最廣；當發芽適溫範圍較窄的時候，種子可以說是處在制約(conditonal)休眠的狀況。强制性(enforced)休眠也可以說是制約休眠的一種，當種子吸足了水在黑暗中卻不能發芽，一但移到到光照處即可發芽，此種種子在黑暗中就是處於强制性休眠的狀況。不過若有一批經後熟可發芽的種子，吸足了水份，卻因爲某種環境的不適(如溫度過高)而不克發芽，可是當種子一旦處在這個不適的環境過久後，雖然將種子移到適宜發芽的環境下，卻已不能發芽，顯示這批種子又進入休眠狀態，需要另一段後熟期後，休眠性才會消失。這種因環境而導致的休眠可稱爲二次(secondary)休眠。二次休眠一般是發生在掩埋於土中的種子，乾藏中的種子通常不會發生。

若依照休眠的部位或方式來區分，則可分爲表皮休眠與內部休眠。表皮休眠是指種子的包覆組織所導致的休眠性，若將這包覆組織破壞，休眠性就會消失。這裏所謂種子是指植物的散播單位，包括植物學上的種子或果實，如菊科的瘦果及禾本科的穎果，甚至於如稻或小

麥的穎果加上內外穎等附屬構造；因此包覆組織汎指胚乳、種皮、果皮、內外穎等，或這些組織的綜合體，依植物而異。包覆組織所以引起種子休眠，原因可能是機械性的，由於包覆構造太堅強，因而抑制胚芽或胚根的生長；或是化學性的，含有發芽抑制物質，也可能存在有某些化學物質或酵素，會消耗氧氣因而胚部無法發芽；或是物理性的，由於包覆構造太緊密，導致種子無法吸水而不能發芽，就是所謂的硬實種子(hardseededness)。表皮休眠的致因也可能是多重的，就是包覆組織具有上述三種方式的兩種以上特性。內部休眠則爲胚部本身所引起，可能是胚部形態的或是生理的障礙，或是兩種方式同時存在所引起的休眠。形態的內部休眠是指雖然種子已完全成熟，胚部發育卻不完整(該植物的特性)，在發芽時需經相當長時間的浸潤期，讓胚部在種子內逐漸發育完全後，胚芽或胚根才透出包覆組織，開始所謂的發芽。嚴格而言這不算是眞正的休眠，不過這類種子播種後常需要很長的時間才會開始發芽。生理休眠是指一批種子胚部發育完全，又無包覆組織的妨礙下，種子在合適的環境下仍然無法發芽。部份的種子可能兼具表皮與內部休眠。

休眠解除方法總論

休眠解除的方法頗多，多少與休眠的種類有關。用在種子企業的休眠解除方法可以歸納成以下數類：

㈠機械處理：將包覆組織進行割傷、磨傷、部份甚或全部去除等手術，適用於表皮休眠的物種。

㈡化學處理：對物理或機械性表皮休眠的種子可以用强酸、有機溶劑等將包覆組織傷害，以利種子吸水；對於化學性表皮休眠的種子，可以用各種不同的化學試劑來促進種子發芽。這些試劑種類頗多，賀爾蒙類的GA最普遍使用，cytokinins、乙烯等也可能有效；生長調節素如fuciccosin對少數種子也有若干作用。含氮化合物如N_3^-、CN^-、NO_2^-、NO_3^-等也有解除的作用。此外一些氧化劑如H_2O_2、$HClO_4$等也有報告指稱其效果。

㈢溫度處理：對硬實種子有時用液態氮急速冷凍及解凍可以破壞表皮；有時燙以熱水或熱砂也有效。其它休眠種子的溫度處理包括(1)乾燥後熟：種子在一般的含水率下乾燥儲存一段時間，休眠性可望逐漸消失；溫度越高所需時間越短，但含水率若太低則解除的速度較慢；(2)低溫層積：許多種子在低溫(0-10℃)下若吸足水分而且有氧氣的狀況下，休眠性也會逐漸消失，此後將種子移到正常溫度下，即可發芽。處理的時間長短不一，一般草本植物的種子所需的時間較短，木本者較久；(3)溫暖層積：種子若爲胚部發育不完整的內部休眠，則需要在較暖和的溫度下浸潤一段時間，讓胚部完全發育後才會發芽；若發育後仍具有生理的障礙，則在一段溫暖層積的期間後，還需要另一段低溫層積，才可望解除休眠。假如這類種子一開始就做低溫層積處理，則胚無法成長，種子會一直處於休眠狀態；(4)變溫發芽：某些種子的發芽溫度環境以日夜溫差較大時發芽率

較高，恒溫下比較容易表現出休眠。

㈣淋洗處理：含有發芽抑制物質而導致休眠的種子有時在流動的水中淋洗若干時辰後，休眠性可望消失。

㈤光照處理：需光種子在黑暗下常無法發芽，因此在進行發芽試驗時應施加光照。

種子構造與休眠解除方法

以上是休眠解除方法的一般論述。由於處理方法頗多，而且每種方法又各有其最適劑量，因此在實際應用於特定種子前，宜參考相關文獻來決定最佳的處理方法。有關此方面的參考資料，ISTA(1993)的檢查規則可以參考，但Ellis et al(1985b)的專著，可能是目前爲止蒐集資料最豐富的。假如該書或新的文獻仍然沒有好的方法，則可以參考筆者(郭，1990)引用B.R. Atwater所寫的論文。該論文指陳種子休眠的機制及其解除方式，似乎與種子的構造有關，或可以根據種子的構造，選擇適宜的方法來克服休眠：

㈠具有胚乳的種子

1. 基部初胚型：種子內部以胚乳佔絕大部位，胚甚小，位於種子基部，分化程度低，被胚乳包圍。毛茛科、罌栗科、五加科、木蘭科、冬青科等可以看到此型的種子。這些種子發芽遲緩主要原因在於胚部需經長期發育，才能開始發芽；而胚乳可能含有抑制物質。Atwater 建議採用淋洗、GA或其他化學試劑處理。發芽溫度宜略低。
2. 軸心線條胚型：胚的相對大小僅略較初胚型大，但仍爲充分發育，居於種子中線底部，子葉薄窄，且較胚根短，四周圍被胚乳包圍。種皮薄，可能具有半透性。種子長度通常爲3～10mm。此型見於茄科、櫻草科、小檗科、石南科、繖形科等。其發芽限制因素，除了胚可能需較長時間的發育外，種皮也可能是其因。解除休眠的方法可嚐試用GA、KNO_3、光照或層積(低溫濕潤)處理。
3. 輔心微胚型：種子甚小，常在1mm以下。種皮脆薄。胚乳較前二型小，不到種子的一半，但仍將胚包著。胚位於軸心，線條型或飯匙型，可見於茄科、玄參科、桔梗科、景天科等。本型休眠性主要爲種子具需光性，解除方法除了光照之外，也可採用GA、KNO_3、或其他組合。
4. 週邊胚型：莧科、藜科、石竹科、馬齒莧科、紫茉莉科、番杏科以及部份的仙人掌科、蓼科等屬之。胚佔種子1/4至。伸長彎曲，一邊緊接種皮，內側將胚乳(大多爲外胚乳)包圍著。種皮薄，但外面可能有包覆組織。種皮或含有抑制物質，或者滲透性略差，可導致休眠。解除方法可去除種皮、淋洗，有時光照也有效。

㈡無胚乳種子

1. 硬實種子：豆科、旋花科、香葉草科、錦葵科、無患子科、鼠李科等常可見到硬實種子。這些種子在發育後期胚乳僅剩下一層薄膜，甚或消失。胚佔絕大部份，飯匙型、彎曲型或折疊型。種皮乾燥後不透水爲其休眠主因。偶而種皮或胚乳也含有抑制物質。濃硫酸、割傷、高壓、剝皮、高溫浸水等爲常用的解除方法。對豆科而言，由於種皮構造的原因，

蝶形花亞科也可以用搖動來撞擊種子以解除休眠，但這種方法對其他兩亞科無效。

2. 種皮具有粘質層：胚爲飯匙型或彎曲型，佔種子大部，胚乳僅剩一層薄膜。種子1～5mm，種皮含有粘質，浸潤時可能將之釋出，粘質防止氧氣的吸收，種子內部因此產生抑制物質而不克發芽。十字花科、唇形科、堇菜科、亞麻科等有之。試用變溫、GA、KNO_3、光照或去種皮等解除方法。
3. 種(果)皮木質化，並具半透性層：薔薇科(草本)、鳳仙花科、柳葉菜科、唇形科、馬鞭草科、紫草科、花蔥科等有之。種子約2～8mm，胚爲飯匙型或鑲嵌型。這類種子的種皮可以吸水，但限制氧氣或抑制物質的進出，導致休眠。促進發芽的方法可用：剝去種皮、淋洗、變溫、光、GA、活性碳、或者各種方法的組合。
4. 果皮多纖維而另附半透性膜狀層，專指菊科種子而言。半透層即其限制部位，試用變溫、後熟、淋洗或將半透層除去。此半透層即其種皮加上薄層的胚乳。

簡易尋找有效解除方法的試驗流程

種子休眠解除方法的研究，雖然時間不短，成就也頗爲可觀，不過植物種類甚多，而且過去的研究報告集中在若干「明星」種子，相對的一些野生植物、作物的野生種的研究就較不積極，而這些植物都是植物種原管理工作中很重要的對象，因此種原庫可能面對爲數不少的種子樣品，而這些樣品的發芽試驗缺乏相關的資訊，更可能不知如何去克服休眠性的問題。若要從頭進行休眠解除的預備試驗，面對這麼多可能方法，勢必曠日費時。針對這個問題，英國皇家植物園Kew設在Wakehurst place的種原庫就設定了簡便找出最佳休眠解除方法的流程，其要點是由第一次的試驗找出較好的發芽條件，然後再由這較好的條件爲基礎，進行更好的處理方法的找尋。Wakehurst place種原庫的科學家能夠進行這樣的流程的設計，是由於過去累積了大量不同植物種子休眠解除方法的試驗，足夠設計出許多科的試驗流程。這些流程由於是在特定的研究室發展出來的，因此其普遍性可能尚嫌不足，特別是熱帶、亞熱帶地區的植物，可能更加不適用，不過仍可以供參考之用。以下列出若干科的Wakehurst流程，其餘的科有資料可循者，如莧科、藜科、旋花科、十字花科、瓜科、大戟科、百合科、錦葵科、桃金孃科、罌粟科、蓼科、芸香科、無患子科、虎耳草科、茄科、田麻科、繖形花科等，請參考Ellis et al(1985b)的專著：

Compositae(菊科)

1. 取三個樣品，各在恆溫11、16及26℃，每天照光12 h下進行發芽試驗，若發芽率不完全，則：
2. 若恒溫發芽率在11℃時最高，另取一樣品在6℃恒溫下試驗；若恒溫發芽率在16或26℃時最高，則另取一樣品在21℃恒溫下試驗。試驗結果若發芽率仍不完全，則：
3. 若恒溫發芽率在6℃時最高，另取一樣品在23/9℃變溫下試驗，每天仍照光12 h。若恒溫發芽率在6℃時並非最高，另取二樣品分別在23/9及33/19℃變溫下試驗。試驗結果若發芽率仍不完全，則：

4.另取一樣品在2-6℃之下預冷，然後在前述已知最適條件下行發芽試驗。結果若發芽率仍不完全，則：

5.另取三樣品，將種皮割傷，然後分別在 $3x10^{-4}$ 、$7x10^{-4}$ 及 $2.6x10^{-4}$ M 的GA_3下試驗。試驗結果若發芽率仍不完全，則：

6.以 TTC 法測驗存活率。若結果顯示前述最佳方法之下未能發芽的種子，其活力已喪失，則以該方法做爲標準試驗程序。若證實有休眠性存在，則宜進一步研究休眠解除方法。

Ericaceae(石南科)

1.在16及26℃恆溫下進行發芽試驗，每天光照12小時，若發芽率結果不佳，則：

2.在 2-6℃之下預冷，然後在前述試驗中發芽率較高的恆溫下進行發芽試驗。

Fagaceae(殼斗科)

1.在21℃恆溫下進行發芽試驗，每天光照12小時，若發芽率不佳，則：

2.在 2-6℃之下預冷8週，然後在21℃恆溫下(光照12小時)進行發芽試驗。某些屬的種子預冷期宜延長。

Gramineae(禾本科)

1.溫帶起源者在16及21℃，熱帶起源者在21及26℃恆溫下進行發芽試驗，若不知起源，則在16、21及26℃下進行；每天光照12小時。若發芽率不高但有明顯的趨勢，則再試以另一極端的恆溫，例如若26℃之下的發芽率較21℃之下爲高，則另行在31℃恆溫下的試驗。若恆溫下發芽率皆不高，則：

2.另取樣品在33/19℃(熱帶)或23/9℃(溫帶)的變溫下(日夜各12小時)行發芽試驗，若不知起源，則兩種變溫皆試。若發芽率仍不佳，則：

3.選前述方法中發芽率最佳者，另加入10^{-3}M的硝酸鉀溶液，進行發芽試驗。若發芽率仍不高，則：

4.取新樣品，對外殼行手術後，以前述方法中最佳者的發芽條件進行發芽試驗。手術前種子宜浸潤吸水。手術的方法爲去殼，若種子太小，可以在胚以外的胚乳部位用針刺傷。手術應避免傷及胚部。試驗結果若發芽率仍不夠高，則：

5.在2-6℃之下預冷8週，然後以前述方法中結果最佳者的發芽條件進行發芽試驗。若需要對種皮動手術，則宜手術後再預冷。本方法若無法達最高發芽率，則：

6.用TTC法來測種子活力。

Labiatae(唇形花科)

1.取三樣品分別在16、21及26℃恆溫下進行發芽試驗，每天光照12小時。若發芽率不佳，則：

2.另取一樣品在發芽率最高的恆溫下，另加入$7x10^{-3}$M的GA_3進行試驗。若發芽率仍未達最高，則：

3.另取一樣品，將種子末端切割，然後在前述方法中發芽率最高的條件下進行試驗。若發芽

率仍然不佳，則：

4.在23/9℃及33/19℃變溫(日夜各12小時)下行發芽試驗。發芽條件爲前述方法中最佳者，GA_3的濃度可再試幾種。若發芽率仍未達最高則：

5.以TTC法測驗種子活力。

Leguminosae(豆科)：

先將種皮遠離胚根的地方部份去除，然後進行以下各項試驗：

1.取樣品分別在11及16℃(溫帶種子)或21及26℃(熱帶種子)的恆溫下進行發芽試驗，每天光照12小時；未知種子起源時，四種恆溫皆試。若發芽率皆不佳，則：

2.在23/9℃(溫帶種子)或33/19℃(熱帶種子)變溫下行發芽試驗，日夜各12小時；未知種子起源時，兩種變溫皆試。若發芽率仍未達最高，則：

3.將種子放在飽合水氣中(在水上)，吸濕氣約四天，溫度爲21℃，然後以前述試驗中發芽率得以最高的條件來進行發芽試驗。若發芽率仍然不佳，則：

4.以TTC法測驗種子活力。

Rosaceae(薔薇科)

草本：

1.取三樣品分別在16、21及26℃恆溫下進行發芽試驗，每天光照12小時。若發芽率不佳，則再依情況增加恆溫處理如6或11℃。若發芽率仍不佳，則：

2.另取樣品，在23/9℃變溫(日夜各12小時)下行發芽試驗。若發芽率仍未達最高則：

3.以TTC法測驗種子活力。

木本：

1.取足夠的樣品三批在2-6℃之下預冷8、12及24週，然後在16及21℃之下進行發芽試驗，每天光照12小時。若發芽率不高，則：

2.另取兩樣品，一者剝去種皮，一者割傷種皮，然後在前述方法發芽率最高的試驗條件下進行發芽試驗。若發芽率仍不高，則：

3.以TTC法測驗種子活力。

Rubiaceae(茜草科)

1.取兩樣品，在16及21℃恆溫下進行發芽試驗，每天光照12小時。若發芽率不高，則再進行其他的恆溫試驗，例如6及11℃(若前述試驗16℃之下的發芽率較26℃之下爲高)，或31℃(若26℃下發芽率較高)，或21℃(若兩者發芽率沒有差異)；每天光照12小時。若各種方法皆無法完全發芽，則：

2.另取樣品，在23/9℃(日夜各12小時)下行發芽試驗。

Theaceae(茶科)

1.取一樣品，先在之2-6℃下預冷8週，然後在26/16℃變溫(日夜各12小時)下進行發芽試驗。

若樣品足夠，則變溫試驗多加23/19℃一種。若發芽試驗結果發芽率不完全，則：

2.另取批樣品，先在26℃之下行溫層積4週，然後於2-6℃下預冷8週，再擇一合適的變溫條件進行發芽試驗。若發芽率仍不完全，則：

3.去種皮後以上述發芽方法中較佳的條件下試驗。

種子流程中的關鍵

如前所述，種原保存技術的目標即是針對某一批種原，經常維持一定數量及一定存活率以上的種子，而這些種子所包含的遺傳組成應該與首次採集時沒有兩樣；其中遺傳組成的維持不變是最重要的。種原遺傳組成的改變有兩個原因，第一是工作流程中標籤的誤置。要避免這種錯誤，除了建立完善的例行工作流程並且確實執行外，也要避免過度使用庫存的種子，節省不必要的種原更新-清理-乾燥-包裝-入庫等步驟，以減少錯誤發生的機會。第二個原因是種子儲存過程中伴隨著存活率的逐漸下降，胚部DNA的變異逐漸增加，若不講求種子技術，未能及時更新，會使得這些變異永久地存在樣品中。在這些考慮的要點中，需要强調種子最高起始活力以及種子活力旅程(郭1988)的兩個概念。這兩個概念是前節種子活力方程式理論的延伸，所引申的實際問題是：如何盡量延長種子從入庫到存活率下降到標準(例如85%)以前的保存期限。最高起始活力於下一段說明，活力旅程則是種子活力下降的過程，此過程是種子的生理時間，而不是儲存的日數。一批種子分成兩包，假若第一包種子儲存的條件較差(即溫度高、含水率高)，雖然經過相同的儲存時間，可是活力下降的幅度卻較第二包大；因此可以說第一包種子走過較長的活力旅程。

種子採收

由方程式(2)，可以得知達到某發芽率標準(υ)的儲存時間P，

$$P = \sigma (K_i - \upsilon)$$

由此式可以看出，延長保存期限的兩個方法是提高 σ 或者 K_i。提高 σ 的方法就是降低儲溫及種子含水率如前所述的；K_i 越高種子能夠保存的期限就越久。因此在採收種子時，若能在種子起始活力達最高(即 K_i 最大)時進行，對於延長儲存期限無疑是最有利的。成熟過程中的種子何時達到最高活力，一般都引用Harrington (1972)的說法，認爲是當種子乾物質剛好累積到最高點的時候，這個時期就稱爲生理成熟期(physiological maturity)；這個名詞有些不宜，最好改稱爲充實成熟期(filling maturity,郭1985)或質量成熟期(mass maturity, Ellis and Pieta Filho, 1992)，而種子在田間自然乾燥到含水率不再下降時則稱爲收穫成熟期(harvest maturity)。

近幾年的研究顯示Harrington最高活力在種子達到充實成熟期的說法，可能與事實有所出入。Ellis等人近年在溫室進行的試驗報告中指出，不論是乾果類的水稻(Ellis and Hong, 1994)、珍珠粟(Kameswara Rao *et al.*, 1991)、大麥、小麥(Ellis and Pieta Filho, 1992)、大豆

(Zanakis *et al.*, 1994)，以及漿果類的番茄、辣椒、美國南瓜等(Demir and Ellis, 1992a,b,c)，種子剛進入充實成熟期時，都尚未具備最高起始活力，通常要在充實成熟期之後的一段時間，如大豆的10天、稻的12-19天後才達到，而漿果類的種子在果實成熟採收後再經若干天的後熟種子才會達到最高起始活力。此外他們的數據也證實採種環境可能會影響最高起始活力的程度，例如粳稻台北309號的種子在達到充實成熟後若置在高溫(32/24℃)下，則最高起始活力較低，若在低溫(28/20℃)下則可以達到更高的起始活力；這個差異在供試的秈稻是沒有的(Ellis *et al.*, 1993)。因此他們認爲慎選更新繁殖的地點可能是很重要的。另一方面，雖然他們的數據顯示達到最高活力後，種子在母體上可以維持一段時間的最高K_i期，不過他們的試驗是在設施栽培環境下完成的，若在田間，成熟的種子容易因環境，如下雨或是晨間的露水的影響而有損其品質，因此也不宜放在田間過久。因此田間採收最適期宜參考以上的學理，配合田間實際狀況來決定。

當然一般在栽培採種時是不會在充實成熟期採收，因爲此時種子含水率仍太高。不過若在野外採種，因爲無法在採集地長期停留，而且許多野生種子成熟時甚至於臨成熟前即會散播出去無法採到。因此野外種子的採集通常無法等到最高起始活力；採集的若是漿果類的果實，而且體積不太大，則可以考慮置在營地若干天後再將種子取出。

種子調製過程

種子採收後，要經過一連串的調製、含水率及發芽率測定、以及包裝等耗時的過程，加上種原庫經手的種原批數甚多，因此許多樣品皆要等待一些時間才能開始處理，所以種子採收後進入種子庫以前所經過的時間可能不短。這段時間對種子而言也是經歷一段儲存的過程，這個過程若爲時太長、溫度太高以及(或)種子含水率太高，則種子入庫開始儲存時的起始活力可能已降低了不少，也就是說已經過了一大段的活力旅程，這會大大地縮短庫存的時間，因此在入庫前種子放置的準備室應儘量維持低溫及低濕度，例如15℃及40%R.H.。在這種環境下種子若放在紙袋內，在等待處理過程中含水率仍會緩慢的下降。

種子含水率的測定在種原庫與種子檢查時所用的方法沒有兩樣，可以參考ISTA(1993)的種子檢查規則。通常是大粒的種子先經研磨，小粒的則免；含油率低的種子常用103℃烘16小時，含油率高的種子則在131℃下烘2(禾穀類)、4(玉米)、或1 (其他種)小時。

種子乾燥

種子乾燥方法的考慮與一般種子生產業者有相當大的不同，不過乾燥的原理是一致的：種子在大氣中會自空氣吸收水分，同時種子本身的水分也會向空氣擴散。當種子相當潮濕時，本身水分向外擴散(即脫附作用desorption)的速率大於自外面環境吸收水分(即吸附作用absorption)的速率，因此種子含水率逐漸下降，直到水分釋放及吸收的速率達到平衡時種子含水率不再變動，此時稱爲種子已達到平衡含水率(equilibrium moisture content，圖4)。與乾燥相反，當原來種子已相當乾燥但是放在較潮濕的大氣中時，脫附作用的速率小於吸附作

用的速率，因此種子含水率逐漸上昇，直到平衡含水率爲止後不再增加，雖然此時水分的進出仍在進行。按這樣的敘述，固定的大氣相對濕度的環境下，特定的種子應只有一特定的平衡含水率。可是由於至今仍不完全瞭解的原因，在相同的大氣相對濕度下，當某種子因脫附作用較大(即種子原來較潮濕)而達到平衡時，其平衡含水率卻大於該種子因吸附作用較大(種子原來較乾)而達到平衡的平衡含水率。這種歧異稱作遲滯現象(hysteresis)。

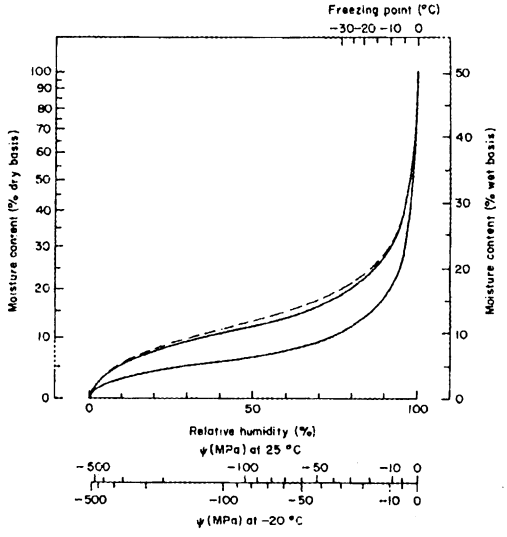


圖 4. 種子平衡含水率與大氣相對濕度的關係；實線分別爲萵苣(下)及大麥(上)以吸附作所測定，虛線爲大麥以脫附作用所測定。(Roberts and Ellis, 1989)

影響種子平衡含水率的第二個因素是溫度。溫度分別對大氣相對濕度及種子的平衡含水率皆會影響。一個維持在標準氣壓的固定體積及固定溫度的系統中，能夠含有的飽和水蒸汽是一定的。而當時該系統所擁有的實際水蒸汽量對飽和水蒸汽的比值(×100)即是該溫度下的大氣相對濕度。若這個系統的其他條件都不變，則溫度昇高10℃時該系統能夠含有的飽和水蒸汽量約加倍，因此其大氣相對濕度就約減爲半。溫度對種子的平衡含水率的影響則是：當種子含水率在較高溫度下達平衡時，所達到的平衡含水率較低，反之則較高。第三個影響因素則是種子含油率，在固定的大氣相對濕度下，含油率低的種子所達到的平衡含水率較高，反之則較低。附表2列出一些種子在特定狀況下所測出來的平衡含水率。

由以上的敘述可以知道乾燥種子的原理就是把種子放在相對濕度較低的環境下，使種子達到較低的平衡含水率；而乾燥種子的方法則依如何降低大氣相對濕度而有所不同，用化學或電氣來除濕是一個方向，另一個方向則是提高溫度。種子生產者都是採用提高溫度的方式如加熱、電氣烘乾或者陽光晒乾等。這類方法種原工作者較不宜採用，因爲溫度一高則種子活力旅程的前進就較快。化學除濕一般適用於樣品較少時，而目前的已有低溫(10℃)低濕(10-15%)的電力乾燥箱，可以供種原工作使用於較大量的樣品。若這乾燥箱的濕度無法下降到這樣低，又想快速完成乾燥時，較好的方式是先在低溫下將種子儘量乾燥到平衡含水率，

然後用提高溫度的方法降低相對濕度來乾燥種子，避免在種子含水率還相當高時就用高溫來乾燥種子。此外，縮短乾燥速度的方法則是提高送風的速度，種子以單層平鋪爲原則，但風速只能提高速度，卻無法把含水率降的更低。如何知道種子含水率已降低到目標，以便立刻將種子包裝後送入冷藏庫，也是很重要的關鍵，特別是當乾燥溫度相當高時，不必要的處理時間也會加速活力旅程的進行。用預估法可以計算乾燥中種子含水率的變動：

$$F_f = F_i \cdot (100 - M_i) / (100 - M_f)$$

其中F_f爲最後鮮重，F_i爲最初鮮種，M_i爲最初含水率，M_f爲最後含水率。開始乾燥前取小樣品測量最初的含水率，同時將要乾燥的樣品稱量其最初的鮮重，然後根據公式將樣品達到最後含水率時的最後鮮重計算出來。因此乾燥的過程取出樣品稱重，就知到該樣品是否已達到所設定的含水率。這裡可能發生的誤差是乾燥中樣品經手的過程若遺落種子或有外物進入，皆會影響估算的準確度。若要減少乾燥過程中稱重的次數，可以針對個別的物種先試驗繪出乾燥速率圖，由圖可以大略瞭解一批樣品乾燥所需的時間(如圖5)。但是由於實驗的可能誤差，達到最後鮮重的樣品，其含水率可能與預期的水準有所出入，因此若要很精確地預估種子儲存時間，那麼種子的最後含水率還是要準確地再測定一次，不過這會消耗一些樣品。

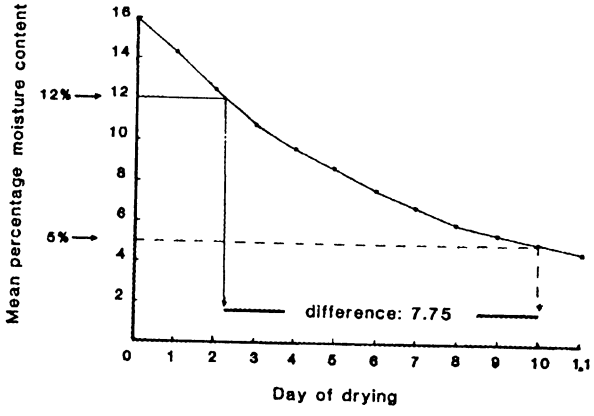


圖 5. 種子的乾燥曲線。(Hanson, 1985)

發芽試驗

發芽試驗的結果可靠與否事關種原管理的成敗，因此需要要求最高的試驗品質，並且注意可能影響試驗的所有因素。發芽試驗基本上可以參考國際種子檢查協會(ISTA)所採用的方法，而要特別注意以下數點：

- 取樣技術需要講求，以能逢機取樣爲最高考慮。樣品中若含有空種子之虞，須要用X 光偵測其數目，用來計算眞正的存活百分率。
- 種原儲存通常將種子含水率降到相當低。低含水率的種子在接觸到水分時，若吸水速度太快會傷及種子，因此可能低估樣品的發芽率。所以種子在行發芽試驗前，先放在濕度較高

的環境中(如相對濕度80-100%)回潮，以避免此種誤差。

- 發芽試驗時要供給最適的溫度、水分、氧氣、及光照的條件，以及最好的休眠解除方法。這些條件與方法在ISTA所定的規則僅能供爲參考，但該規則所描述的常不是最適狀況。工作者可以參考Ellis et al (985b)所搜錄及推荐的方法，以及更新的文獻，必要時應先行預備試驗。

種子包裝

種子假若沒有加以密封，儲存過程含水率仍會受環境的影響；即使儲存室有相當低的濕度控制，一但偶而斷電室內相對濕度很快上昇，會導致種子含水率跟著提高。若工作者沒有查覺含水率的提高，再因斷電導致室內高溫時，種子活力即有急速下降之虞。因此種原庫的種子儲存一般以密封爲宜。密封包裝通常用鐵罐或鋁箔袋較易密封及再密封，但是若密封失敗則較不易查覺。

種子儲存中的活力監測

爲了確保儲存中的種子仍具有標準以上的存活率，因此需要在某些時候進行發芽率試驗或者活力試驗來檢查。這些檢查方法除非是非破壞性的，否則會消耗種子樣品，而可能在種子活力仍然很高時種子數量已不足，必須更新，因而喪失活力監測的原始意義。非破壞性的活力試驗目前仍未成熟，不過電導度法是可能的方法，因例如大豆種子電解質滲漏量與密封種子的老化時間呈正相關(Kuo and Wang, 1991)，因此用電導度法來表示儲存中種子的活力旅程是可以發展的。目前仍需使用破壞性檢查的情況下，要節省種子有兩個方向，第一個是謹慎選擇檢查的時機，避免不必要的發芽率試驗；第二是採用逐步檢定法(sequential test)來節省種子。這兩種方法配合使用，可以最有效率的監測種子活力的變遷。

謹慎選擇檢查的時機，最客觀可行的方法就是採用活力方程式來預測種子活力的下降期。以已知活力常數的樣品爲例，一批起始活力約98%的種子在儲存溫度與種子含水率皆爲已知的情況下，若設定種子再繁殖的水準的時機爲發芽率降到約85%時，則由活力方程式可以很快地計算出發芽率降到85%前所經過的時間。就一般正儲型的種子而言，這個時間在基本收藏的狀況下通常不會少於數十年；若根據種子活力方程式的估計，在種子含水率5%、溫度-18℃的條件下，洋蔥的種子發芽率由95%降低到85%需要經過225年，而大豆的種子則長達1160年！不過因爲這是經過外插法計算出來，尚未經過證實，因此就種原庫而言若對該方程式未能放心，每一個物種甚或亞種、群，可以額外準備一批數量相當大的種子樣品，分裝成116包(以大豆爲例)，伴隨著所有大豆種原在相同的條件下儲存，而在較短的時間間隔(如每10 年)取一小包種子來測試發芽率，作爲安全的措施來驗證活力方程式，以便萬一發現活力方程式高估種子儲存期限時，可以對正式的樣品提前測試活力。

逐次檢定法是二次世界大戰中美國爲了對昂貴的槍械做非破壞性品質檢查，所發展出來的節省樣品的取樣方法。一般的取樣檢查是取用固定的樣品大小，以種原庫爲例，例如原某

植物的更新標準是85%，當試驗顯示發芽能力高於85%時，該批種原可以繼續儲存；若低於85 %則應該拿出來繁殖種子。然而試驗結果經常有機會誤判，即本來應該進行更新的，檢查出來的發芽率可能高於85%；反之的可能也有。減少誤判的方法是提高檢查的種子數目，可是這對種原保存而言可能是不實際的。此外在儲存初期種子活力下降的相對速度較緩，這段期間種子的發芽率距離更新標準還相當高，因此檢查樣品的數目即使小一點，誤判的機率仍然較小。此時採用逐次檢定法是可以節省種子的。以表2爲例，設若更新標準爲發芽率85%，每組以50粒種子供發芽試驗用，則第一次拿50粒種子做發芽試驗，若可發芽的種子數爲49粒或以上，則該批種原的發芽能力高於85%的機率有0.95，因此可以繼續庫存；若可發芽的種子數爲38粒或以下，則該批種原的發芽能力低於85%的機率有0.95，因此需要儘快予以更新。設若種子數在39-48之間，則無法作可靠的研判，因此再另拿50粒種子試驗，把結果累計起來對照表。這樣的試驗策略使得發芽率還相當高的樣品只需要用掉100粒甚或50粒的種子，而非標準的400粒，就足以確定不用更新。逐次檢定法設定每次檢定後唯有三個結果：更新、繼續儲存、或不確定；當然理論上是有可能永遠不確定，不過此時該批種原的發芽能力離更新標準也不會太遠，因此可以在檢查總數達400粒時，就中止檢定，視該批爲需要更新。各別種原庫可就本身的考慮來決定更新標準、每組粒數、或取捨機率，然後對照適當的表(Ellis et al., 1985a)來設計逐次檢定的流程。

表2. 發芽率的逐次檢定程序。設定更新標準爲發芽率85%，每組以50粒種子供發芽試驗用，(Ellis *et al.*, 1985a)

檢查組數	受檢種子累積數	發芽種子累積數若小(等)於本欄則需更新	發芽種子累積數在本欄之間則再測另一組	發芽種子累積數大(等)於本欄則繼續儲存
1	50	38	39 - 48	49
2	100	82	83 - 92	93
3	150	126	127 - 136	137
4	200	170	171 - 180	181
5	250	214	215 - 224	225
6	300	257	258 - 267	268
7	350	301	302 - 311	312
8	400	345	346 - 355	356

引用文獻

王世彬、林讚標、簡慶德 1995 林木種子儲藏性質的分類。林業試驗所研究報告季刊 10:

待印中。

王裕文、郭華仁 1990 種子分析巨集程式。台灣大學農藝學系。

郭華仁 1984 種子的壽命與其預測。科學農業 32:361-369.

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 1988 提高種子品質的研究策略。林俊義、陳培昌主編，園藝種苗產銷技術研討會專刊。種苗繁殖場，頁147-158。

郭華仁 1990 觀賞植物種子休眠的解除方法。種苗通訊 (3): p.3.

郭華仁 1991 甜瓜種子儲藏壽命的預估。台大農院研報 31: 22-29.

郭華仁、朱鈞 1986 浸潤脫水處理對水稻種子儲藏特性的延長效果:處理的條件。中華農學會報(新)133: 16-23.

郭華仁、沈明來、曾美倉 1990 溫度與種子水份含量對蜀黍種子儲藏壽命的影響。中華農學會報 149: 32-41.

Aldridge, C.D., and R.J. Probert 1993 Seed development, the accumulation of abscisic acid and desiccation tolerance in the aquatic grasses *Porteresia coarctata* (Roxb.) Tateoka and *Oryza sativa* L. Seed Science Research, 3: 97-103.

Basu, R.N. 1977 Seed treatment for vigour, viability and productivity. Indian Farming, 27:27-28.

Chang, T.T. 1991 Findings from a 28-yr seed viability experiment. International Rice Research Newsletter, 16:5-6.

Chaudhury, R., and K.S.P. Chandel 1994 Germination studies and cryopreservation of seeds of black pepper (*Piper nigrum* L.)--a recalcitrant species. CryoLetters, 15:145-150.

Demir, I. and R.H. Ellis, 1992a Changes in seed quality during seed development and maturation in tomato. Seed Science Research, 2:81-87.

Demir, I. and R.H. Ellis, 1992b Development of pepper (Capsicum annuum) seed quality. Annals of Applied Biology, 121:385-399.

Demir, I. and R.H. Ellis, 1992c Changes in potential seed longevity and seedling growth during seed development and maturation in marrow. Seed Science Research, 3:247-257.

Dickie,J.B., R.H. Ellis, H.L. Kraak, K.Ryder and P.B. Tompsett 1990 Temperature and seed storage longevity. Annals of Botany, 65:197-204.

Ellis, R.H., and T.D. Hong 1994 Desiccation tolerance and potential longevity of developing seeds of rice (*Oryza sativa* L.). Annals of Botany, 73:501-506.

Ellis, R.H. and C. Pieta Filho 1992 The development of seed quality in spring and winter cultivars of barley and wheat. Seed Science Research, 2:9-15.

Ellis, R. H. and E.H. Roberts 1981 The quantification of aging and survival in orthodox seeds. Seed Science and Technology, 9:373-409.

Ellis, R.H., T.D. Hong and E.H. Roberts 1985a Handbook of Seed Technology for Genebanks.

Vol.1, Principles and Methodology. International Board for Plant Genetic Resources, Rome.

Ellis, R.H., T.D. Hong and E.H. Roberts 1985b Handbook of Seed Technology for Genebanks. Vol.2, Compendium of Specific Germination Information and Test Recommendations. International Board for Plant Genetic Resources, Rome.

Ellis, R.H., T.D. Hong and E.H. Roberts 1989 A comparison of the low-moisture-content limit to the logarithmic relation between seed moisture and longevity in twelve species. Annals of Botany,63:601-611.

Ellis,R.H., T.D.Hong, E.H. Roberts and K.L. Tao 1990 Low moisture content limits to relations between seed longevity and moisture. Annals of Botany, 65:493-504.

Ellis,R.H., T.D. Hong and E.H. Roberts 1992 The low-moisture-content limit to the negative logarithmic relation between and longevity and moisture content in the three subspecies of rice. Annals of Botany, 69:53-58.

Ellis, R.H., T.D. Hong and M.T. Jackson 1993 Seed production environment, time of harvest, and the potential longevity of seeds of three cultivars of rice (*Oryza sativa* L.). Annals of Botany, 72:583-590.

Farrant, J. M., N. W. Pammenter and P. Berjak. 1988 Recalcitrance- a current assessment. Seed Science and Technology, 16:155-166.

Finch-Savage, W.E., S.K. Pramanik and J.D. Bewley 1994 The expression of dehydrin protein in desiccation-sensitive (recalcitrant) seeds of temperate trees. Planta, 193:478-485.

Gee, O.H., R.J. Probert and S.A. Coomber 1994 'Dehydrin-like' proteins and desiccation tolerance in seeds. Seed Science Research, 4:135-141.

Hanson, J. 1985 Procedures for Handling Seeds in Genebanks. IBPGR, Rome.

Harrington, J.F. 1972 Seed storage and longevity. In (T.T. Kozlowski, ed.) Seed Biology, Vol. III, pp. 145-245. Academic Press, New York.

ISTA 1993 International Rules for Seed Testing. Seed Science and Technology, Vol.21, supplement. (農委會1987漢譯本爲ISTA的1985版)

Justice, O.L. and L.N. Bass 1978 Principles and Practices of Seed Storage. USDA Agricultural Handbook no. 506.

Kameswara Rao, N., S. Appa Rao, M.H. Mengesha and E.H. Ellis 1991 Longevity of pearl millet (Pennisetum glaucum R.Br.) seeds harvested at different stages of maturity. Annals of Applied Biology, 119:97-103.

Kraak, H.L. and J. Vos 1987 Seed viability constants for lettuce. Annals of Botany, 59:343-349.

Kuo, W.H.J. and Wang, Y.W. 1991 Changes of the population parameters of electrolyte conductivities during imbibition of soybean seeds. Chinese Agronomy Journal, 1: 57-68.

Oliveira, L.M.Q., and I.F.M. Valio 1992 Effects of moisture content on germination of seeds of *Hancornia speciosa Gom.* (Apocynaceae). Annals of Botany, 69:1-5.

Roberts, E.H. (ed.) 1972 Seed Viability. Chapman and Hall, London.

Roberts, E.H. and R.H. Ellis 1989 Water and seed survival. Annals of Botany, 63:39-52.

Vertucci, C.W. and E.E. Roos 1990 Theoretical basis of protocols for seed storage. Plant Physiology, 94:1019-1023.

Vertucci, C.W. and E.E. Roos 1993 Theoretical basis of protocols for seed storage II. The influence of temperature on optimal moisture levels. Seed Science Research, 3:201-213.

Villiers, T.A. 1975 Genetic Maintenance of seeds in imbibed storage. In (O.H. Frankel and J.G. Hawkws, eds.) Crop Genetic Resources for Today and Tomorrow. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 297-315.

Zanakis, G.N., R.H. Ellis and R.J. Summerfield 1994 Seed quality in relation to seed development and maturation in three genotypes of soybean (*Glycine max*). Experimental Agriculture, 30: 139-156.

附表 1. 異儲型種子。(本表主要取自 Hofmann & Steiner，1989 所製作的異儲型種子名錄，該其中僅有屬名者並不表示該屬所有的種皆爲異儲型，附有*號者已有報告認爲是正儲型，而木瓜、咖啡則是中間型。附括號者爲新增的部份，(1) Aldridge & Probert, 1993；(2)Chaudhury & Chandel, 1994；(3) Finch-Savage et al, 1994；(4) Gee et al, 1994；(5) Oliveira & Valio, 1992；(6) 王等，1995。其中王等(1995)的資料大多引用林試所多年的實際經驗，是否眞爲異儲型仍有待驗證。

Acer psudoplatanus(3)
Acer saccharinum
Acer saccharum*
Acorus calamus
Acrocomia aculeata
Aesculus californica
Aesculus glabra
Aesculus hippocastanum
Aesculus spp.
Agathis macrophylla*
Aleurites fordii
Aleurites montana
Annona muricata*
Antelaea azadarichta
Anthurium spp.
Araucaria angustifolia*
Araucaria columnaris*
Araucaria heterophylla
Araucaria hunsteini*
Areca catechu
Artocarpus communis
Artocarpus heterophyllus
Artocarpus integer
Artocarpus spp.
Averrhoa carambola
Avicennia marina
Baccaurea motleyana
Barringtonia racemosa
Betula alleghaniensis
Betula lenta
Betula papyrifera
Betula poputifolia
Bixa orellana*
Blighia sapida
Bombax ceiba(6)
Bruguiera gymnorrhiza
Bruguiera spp.
Butomus umbellatus
Caltha palustris
Camellia oleifera(6)
Camellia sinensis
Carica papaya*
Carpinus caroliniana
Carya glabra
Carya illinoinensis
Carya ovata
Carya spp.
Castanea crenata
Castanea dentata
Castanea mollisima
Castanea sativa
Castanea spp.
Castanopsis chrysophylla
Castanopsis hystris(6)
Castanopsis sempervirens
Castanospermum australe
Ceratophyllum demersum
Chrysalidocarpus lutescens
Chrysophyllum cainito
Cinnamomum iners
Cinnamomum osmophloeum(6)
Cinnamomum philippinense(6)
Cinnamomum subavenicum(6)
Cinnamomum verum
Citrus aurantifolia*
Citrus aurantium*
Citrus iyo
Citrus jambhiri
Citrus karna
Citrus limon*
Citrus limonia
Citrus maxima
Citrus natsudaidai
Citrus otachibana
Citrus paradisi
Citrus reticulata
Citrus sinensis
Citrus spp.
Citrus sulcata
Citrus tamurana
Clausena lansium
Cocos nucifera
Coffea arabica*
Coffea canephora
Coffea liberica
Coffea spp.
Coffea stenophylla
Cola nitida
Corylus americana
Corylus avellana
Corylus spp.
Couepia polyandra
Crinum bulbispermun
Cyclobalanopsis gilva(6)
Cyclobalanopsis glauca(6)
Cyclobalanopsis morii(6)
Cymbopetallum baillonii
Cyphomandra betacea*
Dimocarpus longan
Diospyros confertiflora
Diospyros kaki
Diospyros virginiana
Dipterocarpus obtusifolius
Dipterocarpus turbinatus
Dovyalis hebecarpa
Dryobalanops aromatica
Duranta ercta*
Durio zibethinus
Dysoxylum cauliflorum
Elaeis guineensis*
Elaeocarpus japonicus(6)
Eleocharis calva
Elettaria cardamomum
Eriobotrya japonica
Eriocaulon septangulare
Erythroxylum coca
Eugenia cordata
Eugenia dombeyi
Eugenia uniflora
Eutrema wasabi
Fagus grandifolia
Fagus spp.
Fagus sylvatica*
Flacourtia indica
Fortunella margarita
Garcinia mangostana
Garcinia subelliptica(6)
Glyceria striata
Guilfoylia monostylis
Hancornia speciosa(5)
Hevea brasiliensis
Hibiscus sabdariffa
Hopea helferi
Hopea odorata
Hyophorbe amaricaulis(6)
Ixora javanica
Juglans californica
Juglans cinerea
Juglans nigra
Juglans regia
Juglans spp.
Landolphia kirkii
Lansium domesticum
Lindera megaphylla(6)

Liriodendron tulipifera
Litchi chinensis
Lithocarpus densiflorus
LItsea acuminata(6)
Livistona chinensis
Lobelia dortmanna
Macadamia ternifolia
Macadamia tetraphylla
Machiluis kusanoi(6)
Machiluis thunburgii(6)
Machiluis zuihoensis(6)
Malpighia glabra
Malus spp.
Mangifera indica
Monihot esculenta
Manilkara zapota
Mauritia spp.
Melicoccus bijugatus
Michelia champaca
Mimusops elengi
Montezuma speciosissima
Murraya paniculata*
Myrciaria cauliflora
Myrica rubra(6)
Myristica fragrans
Najas flexilis
Najas gracillima
Najas marina
Najas minor
Nectandra ambigens
Neolitsea acuminatissima(6)
Neolitsea konishii(6)
Neolitsea parvigemma(6)
Neolitsea nariabillima(6)
Nephelium lappaceum
Nephelium malaiense
Nothaphoebe konishii(6)
Nymphaea tuberosa
Nymphozanthus variegatus
Nyssa aquatica
Nyssa spp.
Nyssa sylvatica
Orontium aquaticum
Oxalis spp
Palaquium formosanum(6)
Peltandra virginica
Persea americana
Piper nigrum
Podocarpus henkellii
Podocarpus nagi(6)
Podocarpus macrophyllus(6)
Poncirus trifoliata
populus tremuloides
Porteresia coarctata(1)
Potamogeton amplifolius
Potamogeton foliosus
Potamogeton praelongus
Pouteria sapota
Quercus acutissima
Quercus alba
Quercus cerris
Quercus coccinea
Quercus falcata var. pagodaefolia
Quercus ilex
Quercus macrocarpa
Quercus mongolica
Quercus nigra
Quercus nuttallii
Quercus petraea
Quercus pubescens
Quercus robur
Quercus rubra
Quercus shumardii
Quercus spinosa(6)
Quercus spp.
Quercus suber
Quercus velutina
Quercus virginiana
Rhizophora mangle
Rhizophora mucronata
Roystonea regia*
Roystonea spp.
Sabal spp.
Saccharum officinarum*
Sagittaria latifolia
Salix discotor
Salix nigra
Sassafras albidum
Sassafras randaiense(6)
Scadoxus membranaceus
Scadoxus puniceus
Scheelea martiana
Schoenoplectus lacustris
Sechium edule
Shorea acuminata
Shorea leprosula
Shorea ovalis
Shorea talura
Swiltenia sp.
Symphonia globulifera
Syzygium jambos
Syzygium paniculatum
Syzygium spp.
Taxus baccata
Taxus brevifolia
Taxus canadensis
Taxus celebica(6)
Taxus spp.*
Ternstroemia gymnanthera(6)
Theobroma cacao
Thrinax spp.
Trachycarpus fortunei(6)
Trapa natans
Ulmus americana
Vallisneria americana
Vallisneria sp.
Veitchia merillii
Zizania aquatica
Zizania latifolia(4)
Zizania palustris(4)
Zizania texana(4)

表2. 種子在各種相對濕度下的平衡含水率

植物	測定狀況	相對濕度 (%)																
		10	15	20	25	30	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95
洋蔥 *Allium cepa*	^25	4.6		6.8		8.0		9.5			11.2			13.4				
蔥 *Allium fistulosum*	^25	3.4		5.1		0.6		9.4			11.8			14.0				
旱芹 *Apium graveolens*	^25	5.8		7.0		7.8		9.0			10.4			12.4				
落花生 *Arachis hypogae*	^25		2.6			4.2		5.6						9.8			13.0	
	^30										7.2		7.0	8.0	9.3	11.3	14.3	20.0
**	#	3.0		3.9		4.2	5.1		5.9		7.0		8.5		11.1		17.2	
燕麥 *Avena sativa*	#	5.5		7.2		8.8	10.2		11.4		12.5		14.0	15.2	17.0		22.6	
甜菜 *Beta vulgare*	A	4.7		7.0		8.6	9.8		10.1		12.7		14.6					
	^25	2.1		4.0		5.8		7.6			9.4			11.2				
	#	4.4		6.3		8.0	9.8		10.7		12.0		13.3	14.5	16.6		20.5	22.5
芥菜 *Brassica juncea*	^25	1.8		3.2		4.6		6.3			7.8			9.4				
油菜 *Brassica napus*	#	3.1		3.9		4.5	5.2		6.0		6.9		8.0	8.6	9.3		12.1	15.3
甘藍 *Brassica oleracea*	^25	3.2	4.6	5.4				6.4			7.6			9.6				
	A	3.4		4.7		5.5	6.3		7.1		8.1		9.7					
蕪菁 *Nrassica rapa*	^25	2.6		4.0		5.1		6.3			7.4			9.0				
辣椒 *Capsicum annum***	^25	2.8		4.5		6.0		7.8			9.2		11.0		12.0			
西瓜 *Citrullus vulgaris*	^25	3.0		4.0		5.1		6.3			7.4			9.0				
胡瓜 *Cucumis sativus*	^25	2.6		4.3		5.6		7.1			8.4			10.1				
印度南瓜 *Curcubita maxima*	^25	3.0		4.3		5.6		7.4			9.0			10.8				
果園草 *Dactylis glomerata***	^25									9.8		10.5	11.0	12.0	13.4	14.9		
胡蘿蔔 *Daucus carota*	^25	4.5		5.9		6.8		7.9			9.2			11.6				
	A	4.2		5.8		7.0	7.9		8.9		10.0		11.9		16.0			
喬麥 *Fagopyrum esculentum*	^25	6.7			9.1		10.8			12.7			15.0			19.1		24.5
高狐草 *Festuca arundinacea***	^23									10.5		11.9	12.5	13.2	15.0	17.3		
紫羊茅 *Festuca rubra*	A	3.8		7.2		8.9	10.0		11.7		13.4		16.5		18.8			
高白蠟樹 *Fraxinus elatior*	A	4.1		6.0		7.4	8.8		10.3		12.0		13.9					
大豆 *Clycine max*	^25		4.3			6.5		7.4			9.3			13.1			18.8	
**	#			5.5		6.5	7.1		8.0		9.3		11.5		14.8		18.8	
棉花 *Gyssypium hirsutum***	#	3.7		5.2		6.3	6.9		7.8		9.1		10.1	13.1	12.9		19.6	
黃秋葵 *Hibiscus esculentus*	^25	3.8		7.2		8.3		10.0			11.2			14.4				
大麥 *Hordeum vulgare*	^25		6.0			8.4		10.0			12.1			9.6			19.5	
萵苣 *Lactuca sativa*	^25	2.8		4.2		5.1		5.9			7.1							
	A	3.1		4.2		5.0	5.9		6.7		7.6		9.1					
亞麻 *Linum usitatissimum*	^25		4.4			5.6		6.3			7.9			10.0			15.2	
**	#	3.3		4.9		5.6	6.1		6.8		7.9		9.3		11.4		15.2	
黑麥草 *Loium perenne*	A	4.3		6.9		8.7	10.3		11.9		13.8		16.1		18.6			
	#	4.6		7.0		9.1	10.9		12.3		13.2		14.3	15.0	16.0		22.5	

植物	測定狀況	相對濕度（%）																
		10	15	20	25	30	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95
百脈根 *Lotus japonica***	^23												8.3	10.4	13.9	17.2		
羽扇豆 *Lupinus hirsutus*	#	4.2		6.2		7.8	9.1		10.5		11.7		13.4	14.5	16.7			
番茄 *Lyopersicon esculentum*	^25	3.2		5.0		6.3		7.8			9.2			11.1				
紫花苜蓿 *Medicago sativa*	A30	4.8		6.4		7.8	9.0		10.0		11.7		14.0		15.0			
稻 *Oryza sativa*	D25	4.6		6.5		7.9	9.4		10.8		12.2		13.4		14.8		16.7	
	A25	3.9		5.3		6.8	7.9		9.2		10.4		11.8		13.6		16.6	
美國防風 *Pastinaca sativa*	^25	5.0		6.1		7.0		8.2			9.5			11.2				
萊豆 *Phaselous limensis*	^25	4.6		5.6		7.7		9.2			11.0			13.8				
菜豆 *Phaselous vulgaris*	A	4.2		7.1		8.7	10.9		12.2		14.5		17.9					
(雲彩) *Picea excelsa*	A	2.5		4.2		5.5	6.7		7.8		9.0		10.4					
豌豆 *Pisum sativum*	A	4.0		7.0		8.8	10.2		12.0		13.9		16.2		20.5		28.4	
	#	5.3		7.0		8.6	10.3		11.9		13.5		15.0	15.9	17.1		22.0	26.0
肯達基藍草 *Poa pratensis***	^23									9.7		10.8	11.3	12.7	14.0	14.5		
蘿蔔 *Raphanus sativus*	^25	2.6		3.8		5.1		6.8			8.3			10.2				
黑麥 *Secale cereale*	^25		7.0			8.7		10.5			12.2			14.2			20.6	
	#	6.9		8.2		9.6	10.9		12.2		13.5		15.1	16.2	17.5		21.6	24.5
茄子 *Solanum melongena*	^25	3.1		4.9		6.3		8.0			9.8			11.9				
高粱 *Sorghum vulgare*	^25		6.4			8.6		10.5			12.0			15.2			18.8	
菠菜 *Spinacea olercea*	^25	4.6		6.5		7.8		9.5			11.1			13.2				
大麥 *Triticum vulgare*	A35	4.0		5.6		7.0	8.3		9.8		11.1		12.8		14.5		19.5	
	D35	5.5		7.2		8.5	9.8		11.0		12.2		13.4		15.1		19.5	
	D25	6.0		8.0		9.3	10.6		12.0		13.2		14.7		16.3		21.5	
蠶豆 *Vicia faba*	A					8.5	10.0		11.5		13.2		15.0		19.7			
	#	4.7		6.8		8.5	10.1		11.6		13.1		14.8	15.9	17.2		22.6	27.2
玉米 *Zea mays*	A30	4.5		6.3		7.6	8.9		10.1		11.5		13.0		14.9		19.5	
	D30	5.6		7.5		8.9	10.2		11.3		12.6		14.0		15.8		20.0	
	#	6.2		7.9		9.3	10.7		11.9		13.1		14.6	15.5	16.5		20.7	25.0
(甜玉米)**	^25	3.8		5.8		7.0		9.0			10.6			12.8	14.0			

測定狀況

^ ：約

30：溫度(℃)

：變動溫度下(可能是15-25℃之間)

A ：吸濕作用(absorption)

D ：去濕作用(desorption)

文獻：

** ：參閱Justice and Bass (1978)所列的文獻，pp.40-43.

其他：參閱Roberts(1972)所列的文獻，pp.430-433.