

研究報告

珊瑚樹小孢子的發育

張焜標¹ 許秋容² 張雯婷³

【摘要】珊瑚樹花藥壁層的發育屬於雙子葉型，花藥內壁層於花粉成熟時細胞壁呈徑向加厚。營養層則為分泌型，且由單核之細胞所組成。小孢子之發育可分為雄蕊始原期、小孢子母細胞期、減數分裂期、四分體期、液胞化與自由小孢子期、雙細胞花粉粒期和花粉成熟與開花期等 7 個階段。小孢子母細胞減數分裂後行同時型之胞質分裂，產生之四分體呈四面體形，外圍由胼氈質圍繞。成熟之花粉粒具三溝孔，且表面為不規則之網紋。

【關鍵詞】珊瑚樹、胼氈質、花粉粒、營養層、四分體

Research paper

Microspore Development of *Viburnum odoratissimum* Ker

Kun-Piao Chang¹ Chiou-Rong Sheue² Wen-Ting Chang³

【Abstract】The development of anther wall layers in *Viburnum odoratissimum* belonged to dicotyledonous type and the cell wall endothelial layer showed radial thickening during pollen maturation. The tapetum was a secretory type and composed of single nucleate cells. The development of microspores could be divided into seven stages that were stamen primordial stage, microspore mother cell stage, meiosis stage, tetrad stage, vacuolated and free microspore stage, two-cellular pollen grain stage, and pollen maturation and anthesis stage. Microspore mother cells undertook meiosis with cytokinesis simultaneously to produce tetrahedral tetrads enclosed within callose wall. The surface of mature pollen grains was tricoporate with irregular reticulate sculptures.

【Key words】Callose, pollen grain, tapetum, tetrad, *Viburnum odoratissimum*.

1. 國立屏東科技大學森林學系教授，912 屏東縣內埔鄉學府路 1 號。

Professor, Department of Forestry, National Pingtung University of Science and Technology, 1 Hseuh Fu Rd., Neipu 912, Pingtung Taiwan.

2. 國立中興大學生命科學系副教授，402 台中市南區國光路 250 號。

Associate Professor, Department of Life Sciences, National Chung Hsing University, 250, Kuo Kuang Rd., Taichung 402, Taiwan.

3. 通訊作者，屏東林區管理處技士，900 屏東市民興路 39 號。

Corresponding Author, Technical Specialist. Pingtung Forest District Office. 39 Ming Hsin Rd., Ping Tung 900, Taiwan.

一、前言

珊瑚樹 (*Viburnum odoratissimum* Ker) 為台灣之原生樹種，主要分布於恆春半島，尤其以高士佛、南仁山一帶分布較多，屬於忍冬科 (Caprifoliaceae)，莢迷屬 (*Viburnum*)。全世界之忍冬科植物約 18 屬 450 種，其中莢迷屬植物全世界約有 200 種，台灣分布有 15 種 (Yang and Chiu, 1998)。

台灣忍冬科植物四屬中，接骨木屬 (*Sambucus*) 與金銀花屬 (*Lonicera*) 主要供為藥用，供觀賞用的主要為莢迷屬中之多種植物外，尚有六道木屬 (*Abelia*) 之糯米條 (*A. chinensis*) 等 (吳國芳等, 1992)。研究指出珊瑚樹葉片與花萃提取物含有雙萜類 (Diterpenes) 與三萜類化合物，可抵抗人類胃部腫瘤細胞 (Shen *et al.*, 2002)、小枝萃提取物含有三萜類脂肪酸酯 (triterpenoid fatty acid esters) 化合物，亦可抵抗人類胃部與口腔之腫瘤細胞 (Shen *et al.*, 2003)。此外，珊瑚樹花呈白色且為圓錐狀聚繖花序，成串之果實成熟時呈紅色，具有誘鳥、誘蝶、賞花與觀果等多項特性，亦多栽培為庭園綠籬植物 (張焜標, 1994; 劉業經等, 1994)。

由於莢迷屬植物為歐美地區重要的生態物種，且具有種子休眠之特性，故過去多著重於生態方面 (Jones and Wheelwright, 1987, Krannitz and Manu, 1990) 與種子休眠解除與發芽之研究 (陳舜英等, 1999; 簡慶德等, 2002; 張焜標、張雯婷, 2007)，相對的在其餘生物特性方面之研究與資料則較匱乏。本研究主要以利用石蠟切片、塑膠切片與掃描式電子顯微鏡的使用，觀察珊瑚樹花藥組織的分化與小孢子的發育等，期可做為日後分類系統與植物演化關係的依據。

二、材料與方法

珊瑚樹之開花期多集中於 11 月下旬至翌年 4 月下旬期間，試驗期間所使用之材料係採自屏東縣車城鄉保力林場境內。採集之不同發育時期的花苞以 FAA (formalin : acetic acid :

50% alcohol (v/v) = 1 : 1 : 18) 進行抽氣固定並放置過夜，再經 50% 酒精清洗數次，最後於 70% 酒精中保存備用 (蔡淑華, 1975)。

(一) 掃描式電子顯微鏡 (scanning electron microscopy, SEM) 鏡檢

將樣品於解剖顯微鏡 (Carl Zeiss Stemi DV4) 下稍做修整後，先以 2.5% glutaraldehyde - 0.1 M 磷酸緩衝溶液 (pH 7.4) 進行前固定，再以 1% OsO₄ - 0.1 M 磷酸緩衝溶液進行後固定，經酒精-丙酮系列脫水後，以 Hitachi HCP-2 型臨界點乾燥機進行臨界點乾燥 (critical point drying, CPD)，再將樣品黏貼於載台上進行鍍金 (陳家全等, 1991)，最後置於 Hitachi S-3000N 掃描式電子顯微鏡下觀察並照像記錄之。

(二) 石蠟切片之觀察

石蠟切片之製作係自保存液中取出樣品，經第三級丁醇 (tertial butyl alcohol) 系列脫水後，並以石蠟包埋。以轉動式切片機 (Shibuya Optical Co., Ltd. Tokyo, Japan) 切取 5-6 μm 之連續切片，再利用黏附劑 (Tissue Section Adhesive, 1% Sta-On, Surgipath, USA) 張貼於載玻片上，經二甲苯溶蠟後，以 1% safranin-O 及 0.5% fast green 進行雙重染色後封片 (蔡淑華, 1975)。製成的永久玻片利用光學顯微鏡 (Carl Zeiss Axiostar) 觀察並以 Nikon COOL-PIX5000 相機照相記錄之。

(三) 塑膠厚切片之觀察

不同時期之花藥其固定與脫水方法與前述之 SEM 鏡檢相同，當樣品脫水至 100% 之丙酮後，再以低黏度膠 (Spurr's resin) 將丙酮置換，使其完成滲透並將材料包埋於膠中，最後置於 70°C 烘箱經 8 小時完成聚合 (Spurr, 1969)。

使用超薄切片機 (RMC MT-X Ultramicrotome)，以玻璃刀切取 900 nm 之半薄切片，以竹籤撈取置於滴上蒸餾水之玻片上，並利用氯仿 (Chloroform, CHCl₃) 微燻使切片展平，再以 1% 甲苯氨藍 (Toluidine blue in 1% Sodium Borate) 進行染色 1 分鐘後，以蒸餾水洗去多餘之染劑，烘乾後利用光學顯微鏡 (OLYMPUS

BX51) 觀察並以 OLYMPUS C-7070 相機照相記錄之。

(四) 組織化學染色檢定

將不同發育階段的花藥與成熟花粉粒所製得之石蠟切片，以不同染色劑進行胼氫質 (callose)、蛋白質 (protein)、澱粉 (starch) 與脂質 (lipid) 含量測定，測定之方法如下：

1. 胼氫質

將切片以 1% 苯胺藍 (Aniline blue in 1 N $K_3PO_4H_2O$) 於室溫中進行染色 10 分鐘，再以蒸餾水清洗乾淨後，蓋上蓋玻片而成臨時玻片，於螢光顯微鏡 (Nikon E400) 下觀察並照像記錄之。胼氫質在苯胺藍染色後，於螢光顯微鏡下會呈現螢光反應 (簡萬能, 1995)。

2. 蛋白質

先將切片置於 7% 醋酸 (acetic acid) 中 2 分鐘，再置於 1% 考馬斯亮藍 (Coomassie brilliant blue) 於 60°C 下染色 20 分鐘後，再以 0.1% 的醋酸處理 1 分鐘，經水清洗後蓋上玻片，於光學顯微鏡下觀察並照像記錄之。花粉粒經考馬斯亮藍染色後，含有蛋白質者會呈現藍色反應 (簡萬能, 1995; O'Brien and McCully, 1981)。

3. 澱粉

將切片置於 1% 碘-碘化鉀 (I_2 -KI) 溶液中 2 分鐘，並以蒸餾水清洗乾淨後蓋上玻片，於光學顯微鏡下觀察並照像記錄之。花粉粒經染色後，含有澱粉者會呈現紅褐色或深藍色反應 (Gahan, 1984)。

4. 脂質

將切片置於 70% 酒精溶液中 1~2 分鐘，再以 0.3% 蘇丹黑 B (Sudan black B in 70% Ethanol) 於 40~60°C 下染色 30 分鐘後，再置於 70% 酒精數分鐘後，以蒸餾水清洗後即可觀察。花粉粒經蘇丹黑 B 染色後，含有脂質者會呈現深藍色反應 (簡萬能, 1995; Gahan, 1984; Cho et al., 2001)。

三、結果

(一) 花藥與小孢子之發育

珊瑚樹花藥與小孢子的發育經由切片觀察可分為雄蕊始原期 (stamen primordial stage)、小孢子母細胞期 (microspore mother cell stage)、減數分裂期 (meiosis stage)、四分體期 (tetrad stage)、液胞化與自由小孢子期 (vacuolated and free microspore stage)、雙細胞花粉粒期 (two-cellular pollen grain stage) 與花粉成熟與開花期 (pollen maturation and anthesis stage) 等 7 個階段，茲將各階段說明如下：

1. 雄蕊始原期

由花藥之橫切面可知，花藥始原 (anther primordium) 最初由一層原始表皮細胞層 (epidermal layer) 以及中央未分化的細胞團 (central cell mass) 開始發育 (圖 1a)。接著原始表皮細胞發育為表皮 (epidermis)，表皮內側有一排列整齊的下皮層 (hypodermal layer) (圖 1b)。隨著花藥的發育，下皮層細胞不斷行平周分裂，產生外層初級側壁層 (outer primary parietal layer) 與內層初級側壁層 (inner primary parietal layer) 兩層細胞 (圖 1c)。此時由於花藥始原不斷進行細胞分裂，使花藥始原漸漸呈現出四稜的形狀，並且內層初級側壁層漸形成體積較大的孢原細胞 (archesporial cell) (圖 1d)。而外層初級側壁層則繼續行平周分裂，形成內外兩層細胞，即為外層次級側壁細胞 (outer secondary parietal cell) 與內層次級側壁細胞 (inner secondary parietal cell) (圖 1d)。最後，外層次級側壁細胞則再行平周分裂，形成位於外層的花藥內壁 (endothecium) 與位於內層的中間層 (middle layer)，而內層次級側壁細胞則形成營養層 (tapetum) (圖 1e)。

2. 小孢子母細胞期

孢原細胞形成後便不斷地分裂，形成初生造孢細胞 (primary sporogenous cell) (圖 1e)，此後造孢細胞則逐漸膨大成為小孢子母細胞 (microspore mother cell)，此期細胞緊密鑲嵌，大部分均為多角形。此期之花藥壁已分化明顯，由外而內包括表皮細胞、花藥內壁、中間層與營養層 (圖 2a)。由橫切面觀之，表皮細胞

呈不規則形；花藥內壁為不規則之長方形或方形，且不斷行細胞分裂。中間層之細胞較為細長形，細胞明顯小於其他各層；營養層亦為不

規則之長方形，具有一明顯細胞核且與中間層易於區別(圖 1e~圖 2a)。

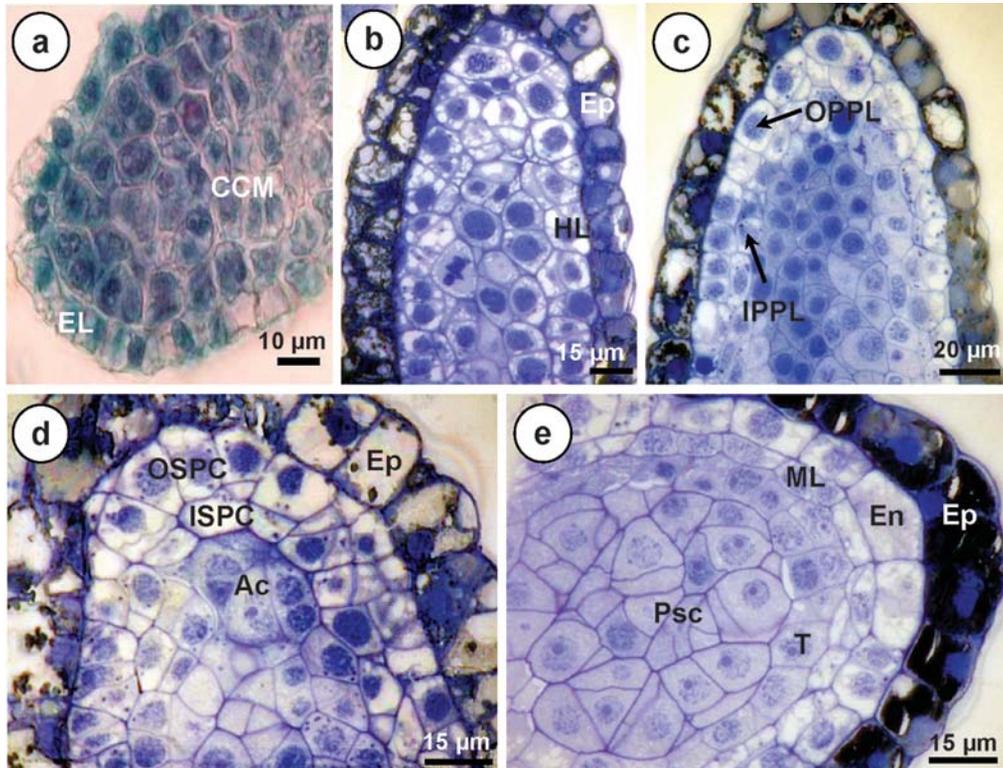


圖 1. 珊瑚樹小孢子發育早期階段-1

a~c：為花藥縱切面；d~e：為花藥橫切面。a~d 為雄蕊始原期；e 為小孢子母細胞期 (Ac:孢原細胞；CCM:中央細胞團；EL:表皮細胞；En:藥室內壁；Ep:表皮細胞；HL:下皮層；IPPL:內層初級側壁層；ISPC:內層次級側壁細胞；ML:中間層；OPPL:外層初級側壁層；OSPC:外層次級側壁細胞；Psc:初生造孢細胞；T:營養層；Te:四分體)。

Fig.1. The early stages of microsporogenesis of *Viburnum odoratissimum* (1). a~c showed longitudinal sections of anthers. d~e showed cross sections of anthers. a~d: Stamen primordial stage. e: Microspore mother cell stage (Ac: archesporial cells; CCM: central cell mass; EL: epidermal layer; En: endothecium; Ep: epidermis; HL: hypodermal layer; IPPL: inner primary parietal layer; ISPC: inner secondary parietal cell; Mmc: microspore mother cells; ML: middle layer; OPPL: outer primary parietal layer; OSPC: outer secondary parietal cell; Psc: primary sporogenous cells; T: tapetum; Te: tetrad).

3. 減數分裂期

分裂初期細胞仍為多角形，並可觀察到染色體於不同細胞分裂時期的配對與移動等現象

(圖 2b)。此期花藥表皮細胞與前一期相似，內部為單寧所填滿；花藥內壁較前一時期略為增厚；中間層於此階段仍明顯可見且易於區分；

而營養層則繼續進行分裂且具一細胞核。此外，此階段於小孢子母細胞經第一次分裂為二分體 (dyads)，經苯胺藍化學染色後，於螢光顯微鏡下則呈現些許的螢光反應，可知周圍已開始有胼胝質的堆積 (圖 2c-d)。

4. 四分體期

經第一次減數分裂所產生的小孢子二分體 (圖 2c) 再經過第二次的分裂，形成四分體 (tetrads) 小孢子 (圖 2e)。於花藥各層中，此一階

段之中間層則完全瓦解消失，營養層開始產生變化，而花藥內壁細胞之細胞壁則開始出現初始徑向加厚之變化。此一時期由於胼胝質完整的堆積，可將四分體小孢子完全區分為四個小孢子。珊瑚樹四分體小孢子之排列為四面體型 (tetrahedral type)，外圍披覆之胼胝質經苯胺藍化學染色後，於螢光顯微鏡下呈現出較減數分裂時期更強的螢光反應 (圖 3a)。

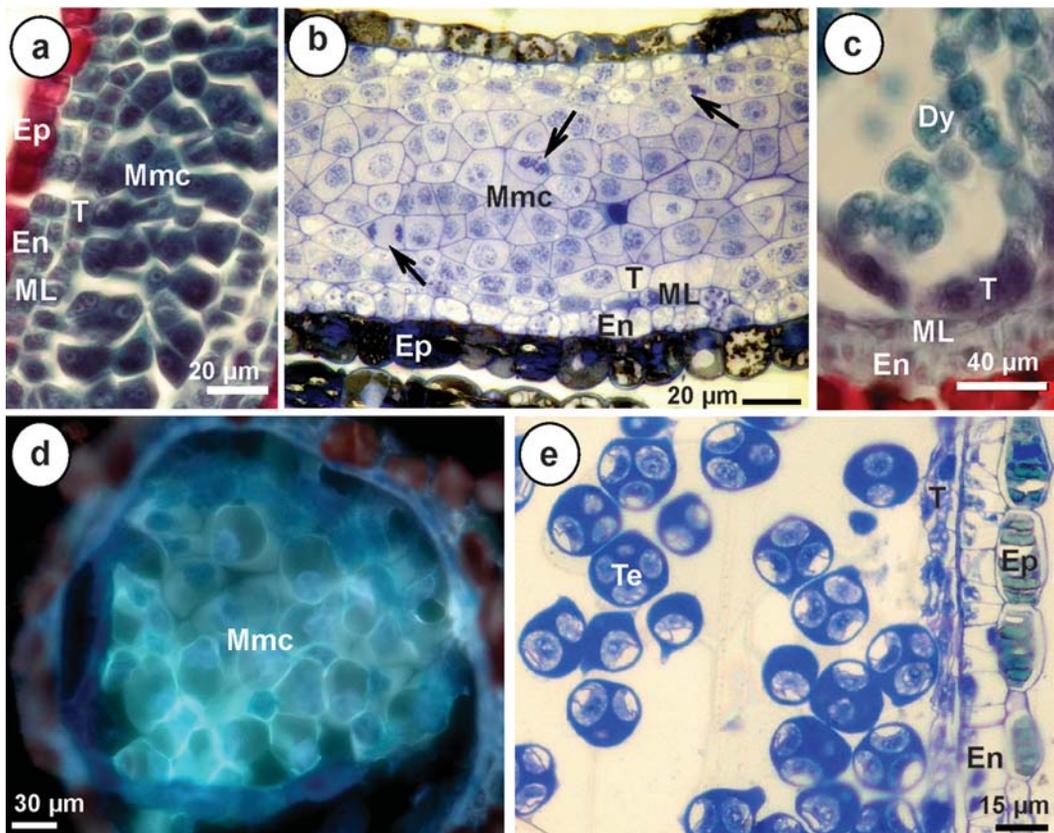


圖 2. 珊瑚樹小孢子發育早期階段-2

a~b、e：花藥縱切面；c~d：花藥橫切面

a~d 為減數分裂期，b 圖可觀察到染色體移動 (箭號)；e 為四分體期 (En:藥室內壁；Ep:表皮細胞；Dy:二分體；ML:中間層；Mmc:小孢子母細胞；T:營養層；Te:四分體)。

Fig. 2. The early stages of microspore development in *Viburnum odoratissimum* (2).

a~b, e: Longitudinal sections of anthers. c~d: Cross sections of anthers. a~d: Meiosis stage. b: Movements of chromatin (arrows). e: Tetrad stage (En: endothecium; Ep: epidermis; Dy: dyads; ML: middle layer; Mmc: microspore mother cells; T: tapetum; Te: tetrad).

5. 液胞化與自由小孢子期

胼胝質開始瓦解時，即結束小孢子四分體期。當胼胝質瓦解後，小孢子則被釋放到花藥腔中，則為液胞化與自由小孢子期。此時期藥囊中的小孢子壁較薄，具有一顯著的細胞核，細胞質的染色較淡，並含有一液胞或許多的小液胞(圖 3b)。從極面觀察，此階段之小孢子已發育出三溝孔 (tricolporate)，也可明顯看出小孢子表面具有之不規則網紋(圖 3b-c)。此時花藥內壁已明顯呈徑向加厚，營養層可明顯觀察到含有許多小油滴等物質，當胼胝質瓦解之初，營養層尚未移動至小孢子之間(圖 3b)，但隨著胼胝質的瓦解，營養層細胞則以原生質體的形式分散於花藥腔中的小孢子周圍(圖 3c)。

6. 雙細胞花粉粒期

雙細胞兩核花粉粒期之小孢子明顯具有二個細胞，即分別為生殖細胞 (generative cell) 與營養細胞 (vegetative cell)。此時營養層幾乎完全瓦解消失，只剩下一些殘骸依附在花粉壁表面；花藥表皮層明顯有些微的皺縮，且內容物大量減少；而花藥內壁細胞之細胞壁則明顯有

纖維狀徑向加厚現象產生(圖 3d)。

7. 花粉成熟與開花期

花粉成熟期細胞質較為濃厚，內容物不易觀察，此時花藥內壁細胞之細胞壁呈纖維狀徑向加厚(圖 3e-f)，且於兩藥囊相鄰之背、腹間藥壁具有加厚現象，此種情形則有助於藥囊之開裂，最後藥隔 (septum) 消失使之形成一室(圖 3f)，花藥以縱向開裂的方式將花粉粒釋出(圖 3g)。發育成熟的藥囊其表皮細胞之形態呈不規則小圓凸塊狀(圖 3h)，而成熟花粉粒的表面具不規則之網狀花紋 (irregular reticulate sculpture) (圖 3i)。

(二) 組織化學之測定

在蛋白質之測定上，成熟花粉粒經由考馬斯亮藍染色後，呈現深藍色之正反應，顯示成熟之花粉粒含有蛋白質(圖 4a)。澱粉之測定經碘液染色並無呈現紅褐或深藍色的反應，顯示成熟花粉粒無澱粉存在(圖 4b)。脂質之測定經由蘇丹黑 B 染色後，呈現藍黑色之正反應，顯示成熟之花粉粒含有脂質(圖 4c)。

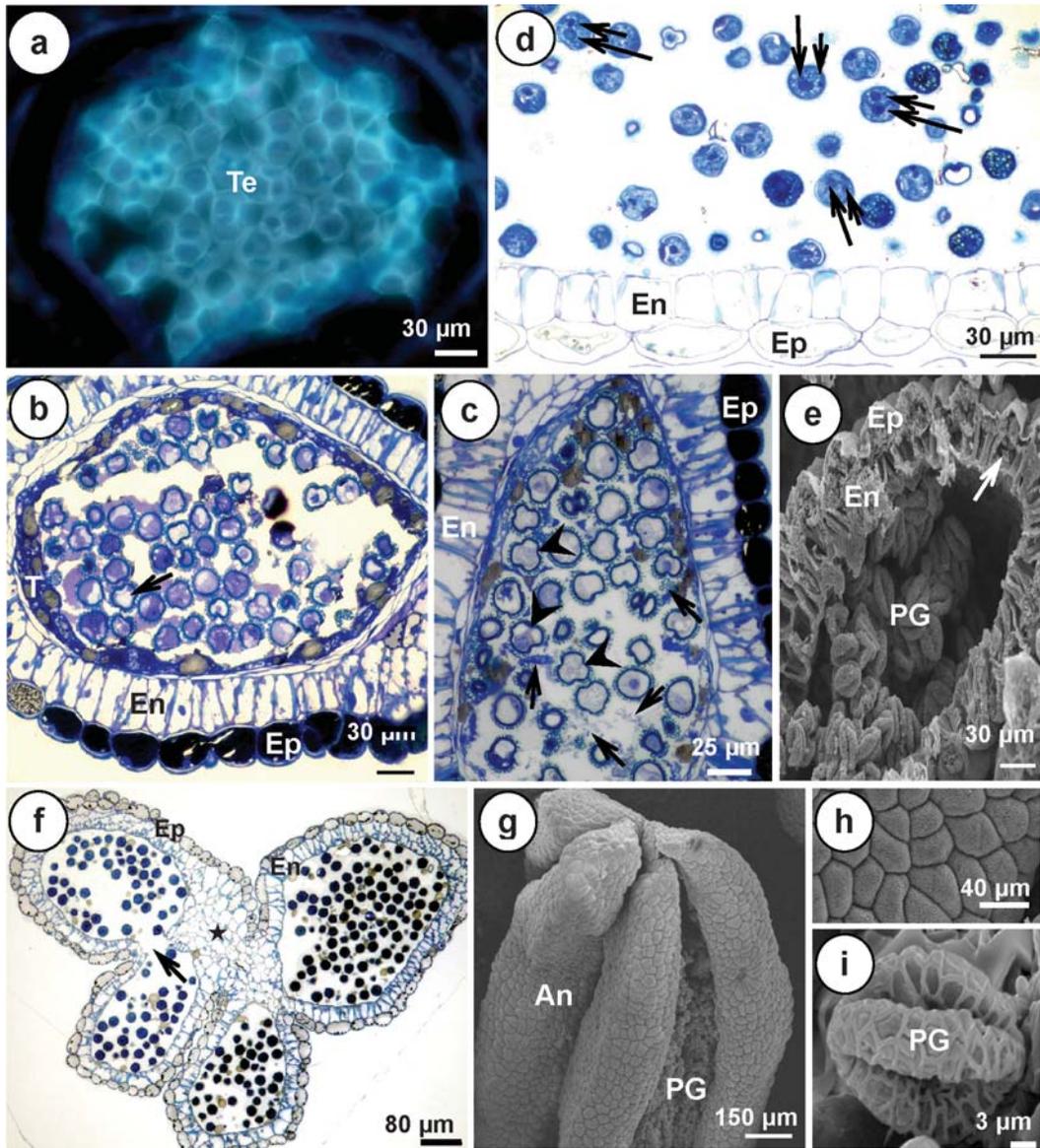


圖 3. 珊瑚樹小孢子發育後期階段

a~c、e~f：為花藥橫切面；d：為花藥縱切面；e、g~i：花藥與花粉掃描式電顯圖片

a 為四分體期之小孢子周圍具有胼胝質；b~c 為液胞化與自由小孢子期，營養層分散於小孢子之間(箭號)，且小孢子具三溝孔(箭頭)；d 為雙細胞花粉粒期，小孢子具有生殖細胞與營養細胞(箭號)；e 於花藥內壁之細胞壁呈纖維狀加厚(箭號)；f 為花粉成熟與花藥開裂期，藥隔瓦解使藥囊聯合(箭號)；g 顯示花藥為縱向開裂；h 為花藥之表面形態；i 為花粉粒外觀 (An: 花藥；En: 藥室內壁；Ep: 表皮細胞；PG: 花粉粒；Te: 四分體)。

Fig. 3. The late stages of microspore development in *Viburnum odoratissimum*.

a~c, e~f: cross sections of anthers. d: longitudinal section of anthers. e, g~i: scanning electron micrographs of anthers and pollen grains.

a: Microspore tetrads were enclosed in callose envelopes. b~c: Vacuolated and free microspore stage. The tapetal cells dispersed between microspores (arrows), and microspores appeared as tricolpate (arrowheads). d: Bicellular pollen grain stage. Note that microspores with generative cells and vegetative cells (arrows). e: Cell wall of endothecium showed fibrous thickening. f: Pollen maturation and anther dehiscence stage, septum disorganized and two anther sacs coalesced together (arrow). g: Longitudinal dehiscence of an anther. h: Surface morphology of an anther. i: External view of a pollen grain (An: anther; En: endothecium; Ep: epidermis; PG: pollen grain; Te: tetrad).

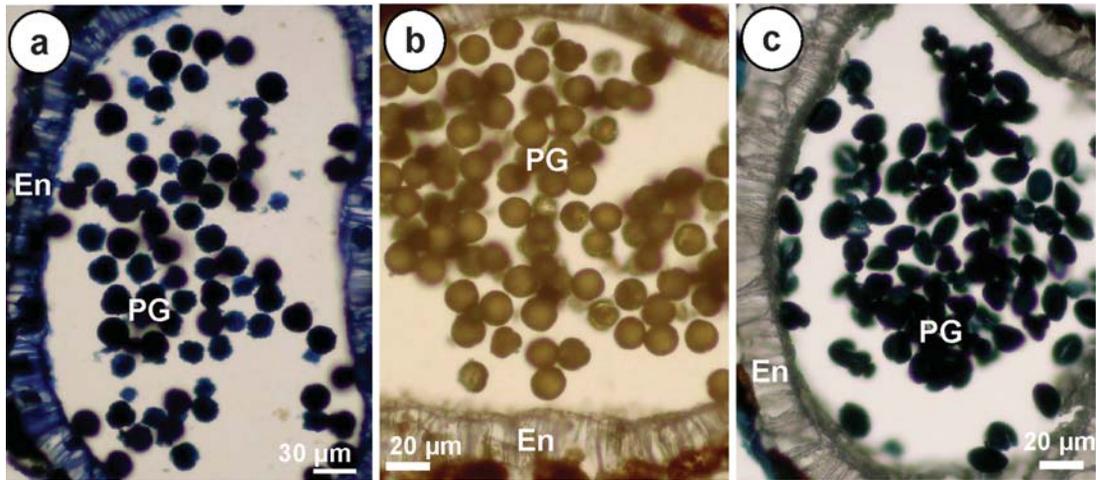


圖 4. 珊瑚樹成熟花粉粒組織化學測定

a~c：為花藥橫切面；a：花粉粒經考馬斯亮藍染色呈深藍色反應，表示含有蛋白質、b：花粉粒經碘液染色呈淡褐色反應，表示無澱粉存在、c：花粉粒經蘇丹黑 B 染色呈深藍色反應，表示含有脂質 (En:藥室內壁；PG:花粉粒)。

Fig. 4. Histochemistry test of mature pollen grains in *Viburnum odoratissimum*.

a~c: cross sections of anthers.

a: Brilliant blue of pollen grains stained by coomassie blue represented the inclusion of protein.
b: Light brown of pollen grains stained by I2-KI represented no starch.
c: Deep blue of pollen grains dyed by Sudan Black B represented the inclusion of lipid (En: endothecium; PG: pollen grain).

四、討論

依據次級側壁層 (secondary parietal layer) 可將花藥壁的發育過程分為：基本型、單子葉型、雙子葉型與退化型等四種類型 (Davis, 1966)。一般而言，各科的植物其花藥壁的發育均有其特有的類型，如蝶形花亞科 (Faboideae)、木藍屬 (*Indigofera*) (Ashrafunnisa and Pullaiah,

1995, Liu and Huang, 2003)，均與本研究之珊瑚樹花藥壁層之發育同屬於雙子葉型。此外，亦有些科之花藥壁發育則是同時具有兩個類型，如鴨跖草科 (Commelinaceae) 花藥壁的發育則是具有基本型與單子葉型 (Hardy and Stevenson, 2000)。

本研究珊瑚樹之花藥於發育後期，可觀察

到花藥內壁細胞之細胞壁開始有纖維狀加厚的現象，Esau (1977) 報告指出花藥內壁不連續加厚之現象有利於花藥的開裂。此外，通常認為花藥內壁增厚的物質為纖維素，但有些物種則有木質化的現象，或者是有胼胝質的累積 (Manning, 1996)。中間層的細胞層數目常因植物種類之不同而有所不同，如苗栗野豇豆 (*Dumasia miaoliensis*) 具有 2 層 (Liu and Huang, 2003)；胡桃 (*Juglans regia*) 則具有 3 層 (Luza and Polito, 1988) 等，本研究之珊瑚樹則僅具有單層，這些特徵均具有科或屬的專一性。

Pacini *et al.* (1985) 報告指出營養層可區分為分泌型 (secretary or glandular type) 與變形蟲型 (amoeboid type) 兩種類型，前者營養層在整個發育過程中始終維持在原來的位置；後者之營養層則是在發育過程中細胞壁瓦解，原生質體呈偽足狀 (plasmodium) 突出並移動至藥室內，且與小孢子直接接觸。珊瑚樹之營養層在小孢子發育各階段中，於自由小孢子時期，小孢子周圍之胼胝質瓦解消失後，可觀察到營養層以原生質體的形式分散於藥腔內之小孢子周圍，可知珊瑚樹是屬於變形蟲型的營養層。此外，依同屬於忍冬科之金銀花 (*Lonicera japonica*) 其營養層之類型，亦與珊瑚樹同屬此類型 (劉茂森, 1997)。大多數雙子葉植物營養層類型屬於分泌型，例如土沉香 (*Excoecaria agallocha*) (陳蓉蓉, 2000)、毛茛科白頭翁屬之多年生草本植物 *Pulsatilla chinense* (Sun and Wang, 1984) 等；單子葉植物亦有此一類型營養層，如林投 (*Pandanus odoratissimus*) (Periasamy and Amalathas, 1991)。依早期文獻指出分泌型的營養層是較原始的，而變形蟲型則是較為後起的 (Sporne, 1973)。因此，依本研究初步結果，珊瑚樹的營養層類型屬變形蟲類型，研判其較他雙子葉植物為後起。

有些植物的營養層始終為單核，珊瑚樹之營養層細胞在減數分裂時期亦可觀察到單核的現象；但有些物種之營養層於發育過程中並非全只有單核，如蓖麻 (*Ricinus communis*) 於減

數分裂時期則具有雙核 (吳淑安等, 1998)；而有些則行核分裂而不行胞質分裂所形成的多核情形，如省藤屬 (*Calamus*) 的 *C. stoloniferus*、*C. gamblei*；或是發育初期為單核，成熟時則變為雙核，如 *C. nagbettaii*、*C. rotang* 等 (Krishna Kumar and Ramaswamy, 2003)。

小孢子母細胞經由減數分裂後所產生的四個單倍體的小孢子，依其細胞質分裂的情形可分為連續型 (successive type) 與同時型 (simultaneous type) (胡適宜, 1990)。連續型為小孢子母細胞在第一次減數分裂後即產生細胞壁，形成的二分體再經第二次分裂形成四分體。其中異型紡錘軸 (heterotypic spindle axis) 若為平行排列，則四分體的排列多為左右對稱形 (isobilateral) 或線形 (linear)；反之，若呈直角狀則四分體多為十字形 (decussate) 或 T 形 (T-shaped) (Johri and Bhatnagar, 1955)。同時型之小孢子母細胞則在第一次減數分裂後不形成細胞壁，至第二次分裂後才在小孢子間形成細胞壁成為四分體。其紡錘體在第一次與第二次分裂時呈交錯狀，故四分體多為四面體形 (tetrahedral) (Furness *et al.*, 2002)。大多數的雙子葉植物多屬於同時型，本研究之珊瑚樹亦不例外。通常一種植物的四分體只具有特定的一種排列方式，但有時也會產生兩種或以上的型式出現等特例，如棉花 (*Gossypium arboreum*) 的四分體有四面體形與左右對稱形；花紋馬兜鈴 (*Aristolochia elegans*) 則具有上述之五種排列形式的四分體 (胡適宜, 1990；Johri and Bhatnagar, 1955, Furness *et al.*, 2002)。

於珊瑚樹小孢子發育期間，小孢子母細胞進行減數分裂時期，可明顯觀察到胼胝質的堆積。在目前已知的研究中，大部分的被子植物如金銀花、胡桃等在小孢子母細胞行減數分裂之前，均有胼胝質的堆積。但亦有例外，如林投之小孢子於形成過程中則無法觀察到胼胝質堆積之現象 (Periasamy and Amalathas, 1991)。

五、結論

珊瑚樹小孢子之發育過程可觀察到雄蕊始原時期、小孢子母細胞時期、減數分裂時期、四分體時期、液胞化與自由小孢子時期、雙細胞花粉粒時期、花粉成熟與開花時期等 7 個階段。花藥壁之發育型式屬於雙子葉型，且表皮層永存，藥內壁於後期則具呈纖維狀徑向加厚之細胞壁，營養層則為分泌型，至花藥發育後期才完全瓦解消失。此外，小孢子母細胞之減數分裂為同時型，四分體為四面體形，外圍具胼氫質圍繞。珊瑚樹之花藥為縱向開裂，釋出之成熟花粉粒具三溝孔，且表面具有不規則之網紋。

六、謝誌

感謝陳滄海老師、蘇文勝君於玻璃製刀上的協助，以及彭紹宏、魏翠蘋、張秀琴諸君於切片上的協助，謹表誠摯謝意。

七、參考文獻

- 吳淑安、廖國嫻、郭長生 1998 蓖麻的花部發育。師大生物學報 33(2)：105-113。
- 吳國芳、馮志堅、馬煒梁、周秀佳、郎奎昌、胡人亮、王策箴、李茹光編著 1992 植物學 (第二版) 下冊。高等教育出版社。324-325 頁。
- 胡適宜 1990 被子植物胚胎學。曉園出版社。307 頁。
- 陳家全、李家維、楊瑞森 1991 生物電子顯微鏡學。國科會精儀中心編印 109-131 頁。
- 陳舜英、簡慶德、陳昱成、張萬龍 1999 珊瑚樹種子之休眠與發芽促進。植物種苗 1(2)：101-110。
- 張焜標 1994 恆春半島原生樹種綠化苗木培育。國立屏東技術學院森林資源技術系。64 頁。
- 張焜標、張雯婷 2007 珊瑚樹種子非深度形態生理休眠與發芽。台大實驗林研究報告 21(3)：181-192。
- 陳蓉蓉 2000 台灣產土沉香屬 (大戟科) 之花部發育。國立成功大學生物學研究所碩士論文。175 頁。
- 劉茂森 1997 金銀花花部發育、小孢子形成與花粉壁發育之研究。國立台灣大學植物學研究所碩士論文。97 頁。
- 劉業經、呂福原、歐辰雄 1994 台灣樹木誌。國立中興大學農學院出版委員會。278-281 頁。
- 蔡淑華 1975 植物解剖學。國立編譯館出版。257-271 頁。
- 簡萬能 1995 台灣蘆竹之胚胎學。國立台灣大學植物學研究所博士論文。1-81 頁。
- 簡慶德、陳舜英、張萬龍 2002 四種台灣林木種子之層積與激勃素處理。台灣林業科學 17(1)：51-57。
- Ashrafunnisa, Pullaiah T. 1995. Embryology of *Indigofera* (Fabaceae). *Taiwania* 40: 391-402.
- Cho CH, Lin TP, Kuo-Huang LL. 2001. Ultrastructural study on the recalcitrant seeds of *Machilus thunbergii* Sieb. & Zucc. *Taiwania* 46: 125-134.
- Davis HG. 1966. Systematic Embryology of Angiosperms, John Wiley and Sons, New York.
- Esau K. 1977. Anatomy of Seed Plant. John Wiley and Sons. New York. p.375-408.
- Furness CA, Rudall PJ, Sampson BF. 2002. Evolution of microsporogenesis in angiosperms. *International Journal of Plant Science* 163: 235-260.
- Gahan PB. 1984. Plant Histochemistry and Cytochemistry: An Introduction. Academic Press Inc., London. p.185-244.
- Hardy CR, Stevenson DW. 2000. Development of the gametophytes, flower, and floral vasculature in *Cochliostema odoratissimum* (Commelinaceae). *Bot J Linn Soc.* 134: 131-157.
- Johri BM, Bhatnagar SP. 1955. A contribution to the morphology and life history of

- Aristolochia. *Phytomorphology* 5: 123-137.
- Jones E, Wheelwright NT. 1987. Seasonal changes in the fruits of *Viburnum opulus*, a fleshy-fruited temperate-zone shrub. *Can J Bot* 65: 2291-2296.
- Krannitz PG, Manu MA. 1990. An experimental study of floral display size and reproductive success in *Viburnum opulus*: importance of grouping. *Can J Bot* 69: 394-399.
- Krishna Kumar HN, Ramaswamy SN. 2003. Contributions to the study of microsporogenesis in *Calamus* L. (Arecaceae). *Taiwania* 48: 180-193.
- Liu CC, Huang TC. 2003. Anther and pollen wall development in *Dumasia miaoliensis* Liu and Lu (Fabaceae). *Taiwania* 48: 273-281.
- Luza JG., Polito VS. 1988. Microsporogenesis and anther differentiation in *Juglans regia* L.: A developmental basis for heterodichogamy in walnut. *Bot Gaz* 149: 30-36.
- Manning JC. 1996. Diversity of endothelial patterns in the angiosperms. In: D'arcy W. G., and Keating R. C. (eds.). *The anther: form, function and phylogeny*. Cambridge University Press. p.136-158.
- O'Brien TP, McCully ME. 1981. *The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods*. Termarcaphi Pty Ltd., Melbourne.
- Pacini E, Franchi GG, Hess M. 1985. The tapetum: its form, function, and possible phylogeny in Embryophyta. *Pl Sys and Evol* 149: 155-185.
- Periasamy K, Amalathas J. 1991. Absence of callose and tetrad in the microsporogenesis of *Pandanus odoratissimus* with well-formed pollen exine. *Ann Bot* 67: 29-33.
- Shen YC, Prakash CVS, Chien CT, Hung MC. 2002. New vibsane diterpenes and lupine triterpenes from *Viburnum odoratissimum*. *J. Nat. Prod.* 65: 1052-1055.
- Shen YC, Prakash CVS, Wang LT, Chien CT, Hung MC. 2003. New triterpenoid fatty acid esters from small twigs of *Viburnum odoratissimum*. *J. Chin. Chem. Soc.* 50: 297-302.
- Sporne KR. 1973. A note on the evolutionary status of tapetal types in dicotyledons. *New Phytol* 72: 1173-4.
- Spurr AR. 1969. A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultra. Res.* 26: 31-43.
- Sun AC, Wang FH. 1984. Megasporogenesis and microsporogenesis in *Pulsatilla chinense*. *Phytomorphology* 34: 232-237.
- Yang KC, Chiu ST. 1998. Caprifoliaceae. In: Editorial Committee of the Flora of Taiwan (ed.) *Flora of Taiwan*. 2nd ed. Vol. 4. Department of Botany, National Taiwan University, Taipei. p.738-759.

