

洋落葵的花部發育及胚珠位置之探討

廖國娛 吳啓智 郭長生*

國立成功大學生物學系

摘要

以落葵科的洋落葵(*Anredera scandens* Moq.)為材料，研究其花部發育，並特別著重於雌器的胎座部位，結果顯示，洋落葵的基生胚珠是由花部頂端產生，非由心皮而來，與同科植物落葵相似。由洋落葵之花式圖觀之，基本構造與落葵幾乎相同：同樣具有一枚大苞片、二枚側生苞片、二枚總苞片、五枚花被片、五枚雄蕊、三心皮構成之一枚雌蕊和一基生胚珠。從花部發育的結果兩相比較，洋落葵之總苞片基部與花被片癒合而落葵則為花被片癒合成筒狀，除上述中期發育階段時的癒合情形有差別外，其各花部始原出現順序及各輪的器官數等早期發育非常相似。我們依據花部中期發育階段時的差別，將洋落葵和落葵分置不同族。洋落葵成熟雄蕊之花藥中具有兩型花粉為該屬首次被發現，文中僅就其形態加以描述。

關鍵詞：洋落葵、花部發育、胎座、胚珠、兩型花粉

緒言

被子植物所有分類群的雌器其胎座和胚珠均源自心皮，為心皮型的(carpellate)，或是有些分類群的雌器具莖生的胎座和胚珠，為非心皮型的(acarpellate)，至今仍有爭議(Sharma, 1961; Croizat, 1962; Sattler, 1974; Sattler and Lacroix, 1988)。Eckardt(1955)和Sharma(1961)認為落葵科(*Basellaceae*)的落葵屬(*Basella*)及落葵薯屬(*Anredera*)的雌器具三心皮而胚珠是由其中之一的基部形成，屬於心皮型的雌器，但 Sattler(1974)則認為胚珠是源自花莖先端，為非心皮型，可是以上的觀點均無發育的資料佐證。Sattler 和 Lacroix(1988)以落葵(*Basella rubra* L.)為材料進行基底胎座的發育研究，結果顯示落葵的基生胚珠是由花部頂端產生，即被子植物的

雌器，其胚珠也可源自於心皮之外的構造。

洋落葵(*Anredera scandens* Moq.)原產熱帶美洲，1975年引進台灣栽培，為落葵科蔓性的多年生草本(楊, 1984)。落葵科主要分兩群，一為 *Baselleae*，如落葵屬之落葵，花苞時期花絲向上直立並具螺旋扭曲之胚；另一為 *Boussingaultieae*，如落葵薯屬之洋落葵，花苞時期花絲向外彎曲且具環形胚(Takhtajan, 1997)。Nowicke(1996)曾以花粉形態探討落葵科和 *Didiereaceae* 及馬齒莧科 *Portulacaceae* 間之關係，文中述及落葵科花粉大多為多溝孔，具各種頂蓋層，而落葵薯屬表面有刺和小孔，落葵屬則種間變化較多。花部發育早期和晚期之間的變化和相對時期的訂定，有其演化上的資訊(Tucker, 1996a; 1996b)，而早期與晚期花部發育之比較可供分類之依據。因此本研究以洋落葵為

*通信作者(corresponding author)：郭長生(Chang-Sheng Kuoh)；FAX: 886-6-2742583；E-mail: kuohpopo@mail.ncku.edu.tw

材料進行研究，探討其花部發育，並特別著重於雌器的胎座部份，以供上述議題之進一步佐證。

材 料 與 方 法

自 1994 年 8 月起，陸續採取栽培於國立成功大學生物系館溫室中的洋落葵花序，以福馬林、醋酸及乙醇混合液(F.A.A., formalin-acetic acid-alcohol)固定 24 小時，再換至 70%乙醇中，接著進行下列處理：

掃描式電子顯微鏡檢—將花序置於解剖顯微鏡下解剖，挑選不同發育階段的花苞及盛開的花朵(150 朵)，再以乙醇系列及丙酮脫水，經臨界點乾燥器(Hitachi HCP-2 型)以 CO₂ 乾燥，再以銅膠帶黏貼於鋁台上，經真空蒸著器(Sigma 201m 型)鍍上鉑，再於掃描式電子顯微鏡(Hitachi-2500) 25KV 下觀察並拍照。

光學顯微鏡檢—挑選盛開的花或即將開放的花苞(50 朵)，一部份經第三丁醇系列脫水及石蠟(熔點 56°C)包埋，再以轉動式切片機切成 10 μ m 厚之切片，經蘇木紫染色，製成永久標本片；另一部份以 3%NaOH 處理，經番紅染色，製成透明標本片(蔡, 1975)。標本片均置於光學顯微鏡(Nikon HFX-II 型)下觀察維管束分布情形並拍照。

花粉活性測試—剝取花藥之花粉置於載玻片上，以 Alexander's stain 染色並稍微加熱，或以 Lactophenol-aniline blue stain 染色，蓋上蓋玻片後，放置五分鐘，於光學顯微鏡下觀察花粉呈色。

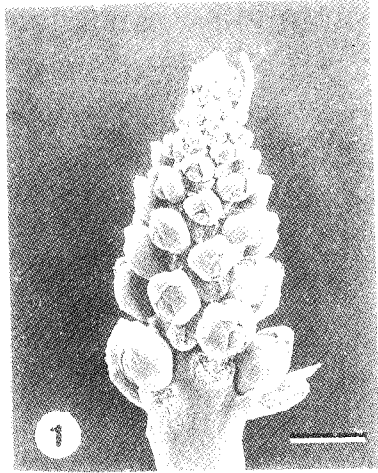
結 果

花序及成熟的花部特徵

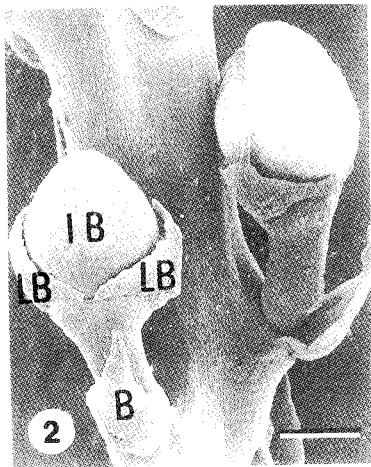
洋落葵的花小，數朵螺旋狀排列成總狀花序，向尖成熟(圖一)。近成熟的花苞，由近軸面及遠軸面的二枚總苞片(involutal bracts)包住，外側基部有二枚側生苞片(lateral bracteoles)，花梗基部具一枚大苞片(subtending bract)(圖二)。花的組成，由外向內依序為：花被片(tepals)五枚、雄蕊(stamen)五枚、雌蕊(pistil)一枚，具一基生胚珠(ovule)；二枚側生苞片基部癒合，偶有分離者，總苞片與花被基部癒合，花被片基部癒合，雄蕊花絲基部與花被癒合，三枚心皮癒合成一雌蕊，子房上位(圖三)。盛開的花，花絲向外反折，花藥縱裂(圖四 a)。花粉有大小兩型，大型花粉具多溝，直徑約 29 μ m，花粉壁具小刺及圓孔(圖四 c, d)，經活性測試，可見細胞質染色深，呈活性反應；小型花粉不具溝，表面有小刺和網紋，直徑約 10 μ m(圖四 b)，活性測試結果染色淺，不具活性反應。雌蕊具三柱頭，細胞呈乳突狀(圖四 e)；花柱為閉合型，中央的引導組織(transmitting tissue)細胞質濃；子房內有一枚彎生胚珠(圖四 f)。

花部始原及發育特徵

洋落葵花序上各始原出現的順序為大苞片、側生苞片、總苞片、花被片、雄蕊、雌蕊，最後為胚珠。花序發育的早期，首先長出大苞片始原，接著由大苞片腋部長出一花部始原，此花部始原基部再長出兩個相對的側生苞片始原(圖五 a)；繼而與其互生處，遠軸面及近軸面先後形成兩個相對的總苞片始原(圖五 b)；發育早期側生苞片部分蓋住花苞，而總苞片則完全包住花苞。花部始原隨即先後長出五個花被始原，其中遠軸面兩側生花被先出現，隨之近軸面兩側生花被及

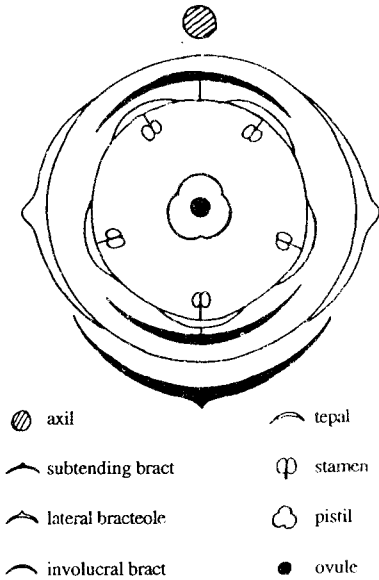


圖一、總狀花序，向尖成熟，bar=400μm。
Figure 1. Lateral view of the raceme showing acropetal growth of floral buds. bar=400μm.



圖二、近成熟的花苞，B：大苞片；LB：側生苞片；IB：總苞片，bar=400μm。
Figure 2. Lateral view of the floral buds near anthesis. B: subtending bract; LB: lateral bracteoles; IB: involucre bracts. bar=400μm.

遠軸面花被也出現。接著與花被對生處，先後出現五個雄蕊始原(圖五 c)；花部始原繼續分化形成三個心皮始原(圖五 d)；繼而雄蕊始原開始分化出藥囊；中央的花部始原變成基生胚珠始原(圖五 e, f)。隨著發育，雄蕊始原逐漸分化成花絲與花藥，三個心皮始原逐漸分化成一個子房及三個花柱(圖五 g)；



圖三、花式圖
Figure 3. Diagram of a mature flower with legend showing subtending bract, 2 lateral bracteoles, 2 involucre bracts, 5 tepals superposed to 5 tetrasporangiate stamens, and a tristigmate gynoeceum enclosing a single basal ovule.

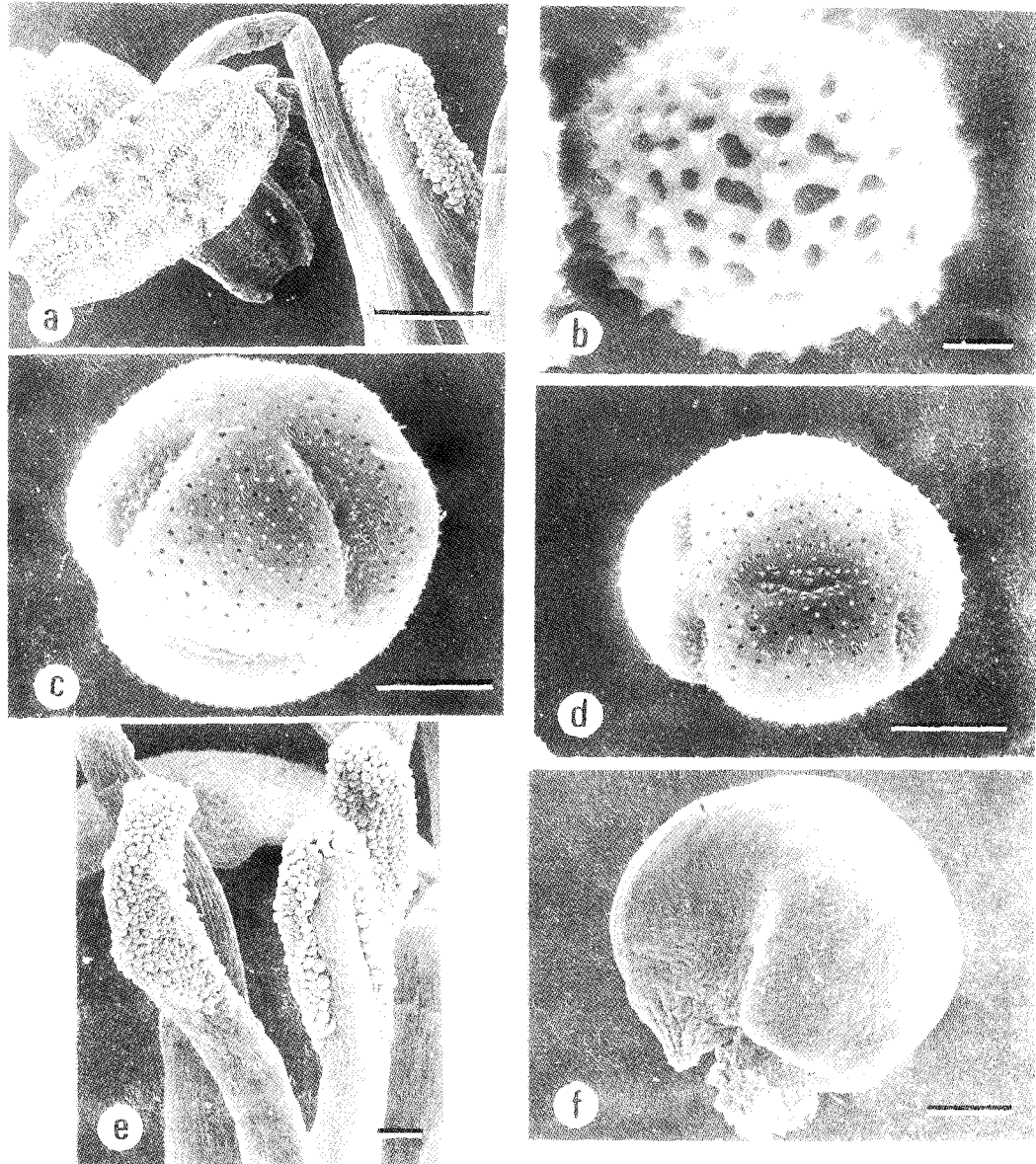
發育晚期花絲折疊，藥囊朝外，花柱上端近軸面形成具乳突狀細胞的柱頭(圖五 h)。

花部的維管束分化

由花梗上來的維管束首先分出兩束至三枚側生苞片中，之後可分為兩個類型：第一型為中軸先分出六束到總苞片或花被、雄蕊中(圖六 c)，往上再分出三束維管束到三張心皮，最後分布到胚珠中(圖六 f)。其中六束到總苞片或花被、雄蕊中的維管束：一束到近軸面的總苞片中(圖六 d)；一束再分成兩束，一到遠軸面總苞片中(圖六 d)，另一則又分成兩束各到一枚花被及一枚雄蕊中；其他四束則各再分成兩束，分別到花被及雄蕊中(圖六 a-h)。第二類型為中軸先分出五束到總苞片或花被、雄蕊中(圖六 b'-c')，往上再分出三束維管束到三張心皮，最後分布到

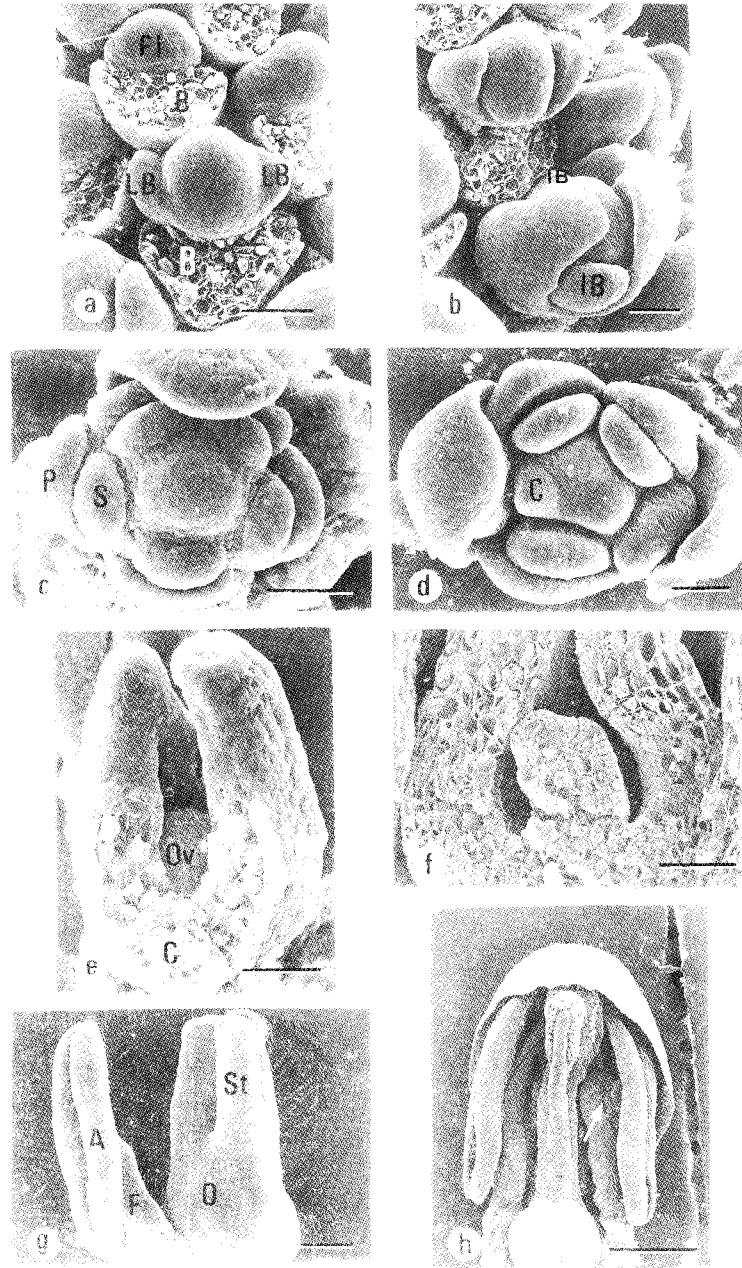
胚珠中(圖六 f)。五束到總苞片或花被、雄蕊中的維管束：其中有兩束為一束再分成兩束，一到總苞片中(圖六 d-f)，另一則又分

成兩束各到一枚花被及一枚雄蕊中；其他三束則各再分成兩束，分別到花被及雄蕊中(圖六 a-h)。



圖四、成熟的花部特徵：a. 盛開的花，花絲向外反折，花藥縱裂，bar=300 μ m。b. 小型花粉，bar=2 μ m。c, d. 大型花粉，bar=10 μ m。e. 雌蕊具三柱頭，細胞呈乳突狀，bar=100 μ m。f. 彎生胚珠，bar=100 μ m。

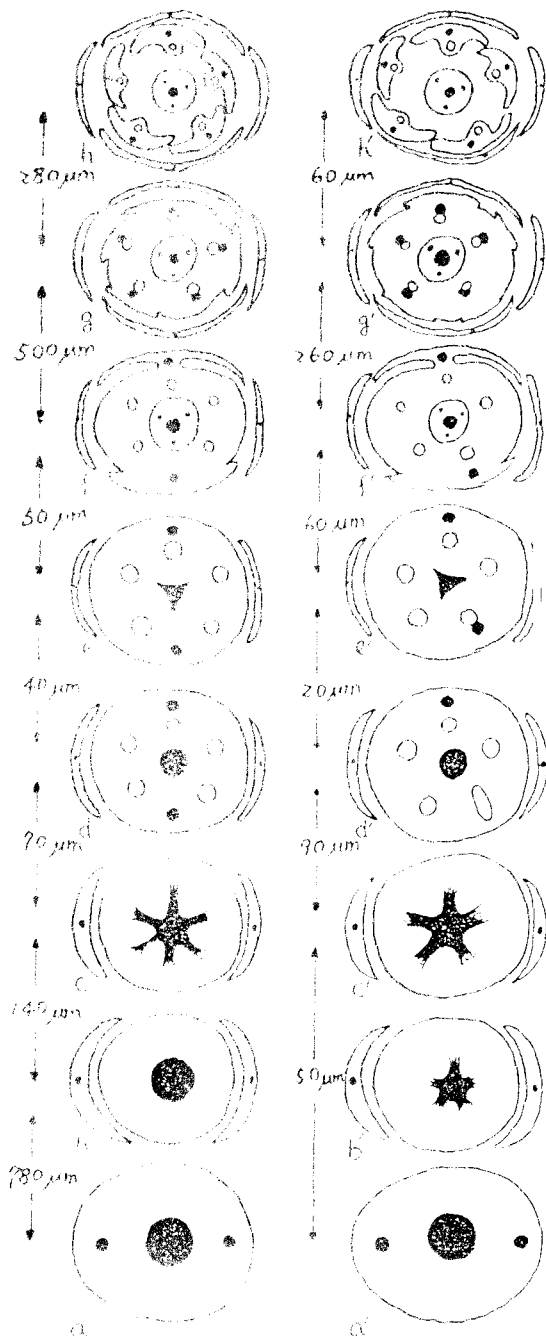
Figure 4. Diagnostic characteristics of flower at anthesis: a. Parts of blooming flower with reflex filament and longitudinal dehiscent anther sacs, bar=300 μ m. b. Small size pollen of the dimorphic pollen, bar=2 μ m. c, d. Large size pollen of the dimorphic pollen, bar=10 μ m. e. The pistil having three stigma with papillate surface, bar=100 μ m. f. The campylotropous ovule, bar=100 μ m.



圖五 花部的發育：a. 剝去大苞片(B)，可見花部始原(FI)，下方較成熟者，可見兩個側生苞片始原(LB)形成，bar=50 μ m。b. 兩個總苞片始原(IB)形成，bar=50 μ m。c. 雄蕊始原(S)與花被始原(P)對生，bar=50 μ m。d. 三個心皮始原(C)形成，bar=50 μ m。e. 剝去一個心皮，露出胚珠(Ov)，bar=40 μ m。f. 子房縱剖面觀，可見基生胚珠形成，bar=40 μ m。g. 分化中的雄蕊與雌蕊，A：花藥；F：花絲；O：子房；St：花柱，bar=100 μ m。h. 開花前花苞內雄蕊的花絲折疊(←)，bar=500 μ m。

Figure 5. Early development of flower. a. Removing subtending bract (B) showing floral primodium (FI), the lower more mature one with two lateral bracts (LB). bar=50 μ m. b. Two involucre bracts (IB) forming on floral apex, bar=50 μ m. c. Some tepals has been partially removed to show stamen primordium (S) superposed to tepal primordium (P), bar=50 μ m. d. Top view of flower showing three carpels (C), bar=50 μ m. e. Removing one carpel to show the ovule (Ov). bar=40 μ m. f. Median longitudinal section to show the cauline ovule, bar=40 μ m. g. Lateral view of flower showing the differentiate stamen and pistil. A: anther; F: filament; O: ovary; St: stigma, bar=100 μ m. h. Lateral view of flower showing enfold filament inside the floral bud (←), bar=500 μ m.

討 論



圖六、花部連續橫切片維管束示意圖：(a)~(h)為一朵盛開的花橫切片；(a')~(h')為一朵近成熟的花橫切片。花序軸位於下方。

Figure 6. Diagram of serial cross sections through a bloomed flower(a-h) and a nearly mature flower(a'-h') showing the vasculature from the bottom up. Noted that the axil of the inflorescence was located on the bottom of floral bud

洋落葵之雌器雖然是由三心皮構成，但是胚珠一枚為基生。不論由發育的觀點看胚珠始原的產生或視胚珠的維管束來源，結果均顯示洋落葵的基生胚珠並非由心皮所產生的，而是由花部頂端產生的，即莖生的 (cauline)，和洋落葵同科的落葵也有相同的情形。此點支持 Sattler(1974)的看法，即被子植物之雌器除源自心皮外也有非源自心皮者。一如 Sattler 和 Lacroix(1988)所闡述，心皮為雌器之附屬物，不一定需產生胚珠。

Takhtajan(1997)用於落葵科分族的主要依據均為晚期甚至是開花時之特徵；其依花苞時期花絲向上直立並具螺旋扭曲之胚而將落葵置於 *Baselleae* 族；又依花苞時期花絲向外彎曲且具環形胚之特徵，將洋落葵置於 *Boussingaultiae* 族中(Takhtajan, 1997)。

Tucker(1984)曾提出，花部發育與各分類階有一定關係之假說。Tucker(1992)以比較豆科花部發育為例，進一步確認花部發育的識別特徵及其相對表現時期和分類的層級系統有顯著關係。可供區分屬以上分類群 (suprageneric taxa) 之識別特徵，通常於發育早期就確定，包括各花部始原出現順序及各輪的器官數等；用於區分種之識別特徵，則通常於發育晚期才表現，包括花色之呈現、柱頭及花柱的分化等。

Lacroix 和 Sattler (1988)曾作過落葵花部的研究，由其花式圖觀之，基本構造與洋落葵幾乎相同；同樣具有一枚大苞片、二枚側生苞片、二枚總苞片、五枚花被片、五枚雄蕊、三心皮構成之一枚雌蕊和一枚基生胚珠。從花部發育的結果兩相比較，洋落葵中期發育階段時總苞片與花被基部癒合而落葵則為花被片癒合成筒狀，然而各花部始原出現順

序及各輪的器官數等早期發育非常相似。因此我們認為 Takhtajan(1997)只依據均為晚期甚至是開花時之特徵就落葵科分族的處理尚有待商榷。

從洋落葵花的外部形態可觀察到總苞片與花被基部有癒合的情形，而由維管束走向則可見兩枚或其中一枚總苞片的維管束與花被及雄蕊的維管束同源。由此觀之，似乎所謂的總苞片可稱為萼片，花被片則相當於花瓣，但仍需就落葵屬之其他物種進行比較解剖，進一步確認。

依 Nowicke(1996)之研究，落葵科之花粉變異大，但落葵屬的 11 種則相當類似，花粉為多溝(6-9-12 溝)，表面有刺和小孔，其涉及種類也包括洋落葵，但未報導其具有兩型花粉。本次所觀察到洋落葵具有兩型花粉，大型花粉形態與 Nowicke(1996)之研究結果相似，而小型花粉之外壁雕紋和大型花粉不同，且經活性測試，小型花粉無活性反應，其功能有待瞭解。

誌 謝

感謝何瑞雯同學於實驗初期多方的協助，黃憶汝同學及吳倣安同學協助圖片繪製，謹此致謝。

參 考 文 獻

- Croizat, L. 1962. Space, Time, Form. The Biological Synthesis. Caracas, Venezuela (Published by the author)
- Eckardt, T. 1955. Nachweis der blattbürtigkeit ("Phyllosporie") grundständiger samenanlagen bei centrospermen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 68: 167-182.
- Lacroix, C. and R. Sattler. 1988. Phyllotaxis theories and tepal-stamen superposition in *Basella rubra*. *Amer. J. Bot.* 75(6): 906-917.
- Nowicke, J. W. 1996. Pollen morphology, exine structure and the relationships of *Basellaceae* and *Didiereaceae* to *Portulacaceae*. *Systematic Botany* 21(2): 187-208.
- Sattler, R. 1974. A new approach to gynoecial morphology. *Phytomorphology* 24: 22-34.
- Sattler, R. and C. Lacroix. 1988. Development and evolution of basal cauline placentation: *Basella rubra*. *Amer. J. Bot.* 75(6): 918-927.
- Sharma, H. P. 1961. Contributions to the morphology and anatomy of *Basella rubra* Linn. *Bull. Bot. Soc. Bengal.* 15: 43-48.
- Takhtajan, A. 1997. Diversity and Classification of Flowering Plants. Columbia University Press, New York.
- Tucker, S. C. 1984. Origin of Symmetry in Flowers. in R. A. White, W. C. Dickison, eds. Contemporary problems in plant anatomy. Academic Press. New York.
- Tucker, S. C. 1992. The role of floral development in studies of legume evolution. *Can. J. Bot.* 70(4): 692-700.
- Tucker, S. C. 1996a. Trends in evolution of floral ontogeny in *Cassia sensu stricto*, *Senna*, and *Chamaecrista* (*Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae: Cassiinae*): a study in convergence. *Am. J. Bot.* 83: 687-711.
- Tucker, S. C. 1996b. Stamen structure and

development in legumes, with emphasis on poricidal stamens of caesalpinoid tribe *Cassieae*. in W. D'Arcy, R. Keating, eds. The anther. Cambridge University Press, Cambridge.

楊恭毅 1984. 楊氏園藝植物大名典Ⅲ。中國花卉雜誌社，台北市，345-346。
蔡淑華 1975. 植物組織切片技術綱要。茂昌圖書有限公司。

(接受日期：1998.11.3)

Floral Development and Ovule Position in *Anredera scandens* Moq.

Gwo-Ing Liao, Chi-Chih Wu and Chang-Sheng Kuoh*

Department of Biology, National Cheng-Kung University
Tainan, Taiwan

ABSTRACT

In Taiwan, *Anredera scandens* is a cultivated and naturalized plant of *Basellaceae*. We observed the floral development and checked the ovule position in *A. scandens* by using scanning electron microscopy. The cauline nature of the ovule and the acarpellate origin in *A. scandens* is similar to *Basella rubra*. The basal fusion of involueral bracts with tepals in *A. scandens* and the fusion of tepals into tube in *B. alba*, is the major difference in midstage of flower development, while the initiation and the numbers of each whorl of floral organs are similar in early developmental stage of both *A. scandens* and *B. alba*. We treat *A. scandens* and *B. alba* into different tribe of *Basellaceae* based on the differences in midstage development of flower. The dimorphism of pollen in *A. scandens* is first reported, and the morphology of both pollens is illustrated.

Key words: *Anredera scandens*, Dimorphic pollen, Floral development, Ovule, Placentation