



國立臺灣大學生物資源暨農學院園藝暨景觀學系

碩士論文

Department of Horticulture and Landscape Architecture

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis

鼠尾草屬植物之花器生物學、生殖系統與種間雜交

The Floral Biology, Breeding System, and
Interspecific Hybridization of *Salvia* spp.

徐駿逸

Chun-Yi Hsu

指導教授：葉德銘教授

Advisor: Prof. Der-Ming Yeh

中華民國 104 年 7 月

July, 2015

致謝 Acknowledgement



本論文承蒙恩師 葉德銘老師從大學至今的教導，予我自由揮灑研究內容，並於論文寫作期間的批閱、指正。論文稿成之初承蒙羅筱鳳老師、沈榮壽老師及陳彥銘老師悉心斧正，並惠與諸多寶貴意見，致使論文更臻完整。感恩張育森老師及張耀乾老師於研究及學業上的幫助、陳香君老師指點切片觀察，特致卷首以表謝意。

感恩謝明憲學長及 Kenji 學長引領我一窺育種世界，炎炎夏日在你們的溫室中揮灑汗水，聽你們分享育種心路歷程，激起我對育種的興趣並一頭栽入。感恩信雄學長提供阿鼠相關材料及資訊。感恩 pipi 學長於學業、試驗及生活上的幫助與諸多建議；蕙心學姐在我迷惘時開導、指點迷津。感恩雁子、群哲及慈華學長姐傳承許多寶貴經驗。感恩憲哥從大學便帶我認識各式各樣的植物，至研究所亦給予諸多支持；超哥、Ella 哥教我溫室管理、儀器操作及試驗上各種幫助，讓我快速起動研究生模式；涵茵學姐教我神奇的滲透潛勢測定，使我的論文更具特色。感恩好泓、砲爺、爾璇及妙禎等學長姐的諸多照顧，好喜歡與你們天南地北亂聊。

感恩 YOYO、小狐、佩君、大牛、澤延、季珈等所有花卉館同窗、B98 夥伴、R02 同學及 R01 學弟妹，研究生活因你們充滿歡笑。特別感恩楊婕、雅婷、維娟、雅晶及瑄斐等當初陪我上陽明山愛護阿鼠；彩葉草雅婷、菊花 Connie 及洋桔梗信文，忙亂之際仍容忍我在一旁轉來轉去、擾亂你們的思緒及工作；老倪及賴賴在研一升研二暑假幫忙管理植材、做切片等；煥耿、世哲、庭安、以萱、昌昌及于賢等學弟妹為實驗室帶來青春與歡樂。感恩小賴學姐及 YOYO 陪我愛泰泰。也謝謝韶好、昱均、小侯、明显、采依、好泓及仁伯伯等學長姐照看花卉館大小事務。

最後，感恩我的家人——爸爸、媽媽及老哥，謝謝你們總順著任性的我，支持我走在園藝的道路上，無怨無悔的照顧與付出，讓我得以無後顧之憂地埋首研究。僅將這本論文獻給親愛的家人、同學、朋友及師長。

駿逸 July 27, 2015



摘要

鼠尾草屬(*Salvia* L.)約有 900 多種物種，含括一、二或多年生草本或灌木，約有 140 個栽培種，但僅有少數鼠尾草有商業生產或應用於景觀，可藉由種間雜交育成鼠尾草新品種。本研究以紅花鼠尾草(*S. coccinea* Juss. ex Murr.)、本屬少見黃花且為臺灣特有之黃花鼠尾草[*S. nipponica* Miq. var. *formosana* (Hayata) Kudo]、長蕊鼠尾草(*S. patens* Cav.)及一串紅(*S. splendens* Sell. ex Roem. & Schult)為材料，觀察花器構造、傳粉機制與花粉離體萌發。進行自交及雜交，觀察花粉管生長、小堅果及其內部發育，以瞭解本屬物種間之雜交能力。另調查種間雜交後代之性狀，供後續種間雜交選育參考。

紅花鼠尾草‘Snow Nymph’花朵之可育藥室距柱頭近，雄蕊無槓桿運動功能。黃花鼠尾草為典型槓桿狀雄蕊，可育藥室位於上唇瓣內，不育之藥隔下臂阻擋傳粉者取食花蜜。一串紅‘Vista Red’具可育藥室距柱頭近及遠之花朵，雄蕊無槓桿運動功能。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’於無傳粉者環境下可自花結實，而黃花鼠尾草則須傳粉者幫忙傳粉，此三種鼠尾草均無自交不親合性。

於含 0.1%酪蛋白水解物之修改過 Brewbaker 和 Kwack 培養基中，添加蔗糖及聚乙二醇-3350 (polyethylene glycol-3350, PEG)可改善本屬植物花粉萌發及花粉管生長情形。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’花粉適合添加 5%-10%蔗糖+30% PEG；黃花鼠尾草花粉適合添加 10%蔗糖+20% PEG；而一串紅‘Vista Red’花粉適合添加 0%蔗糖+30% PEG 或 10%蔗糖+20% PEG，‘Vista White’花粉適合添加 0%-15%蔗糖+30% PEG 或 10%蔗糖+20% PEG。本屬植物花粉適合之培養基滲透潛勢為-2.45 MPa 至 -1.42 MPa。蔗糖有利花粉萌發但並非萌發之必要成分。

以含 10%蔗糖+20% PEG 之培養基培養花粉，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista White’於開花後 1 天之花粉有最佳萌發率，黃花鼠尾草於開花當天有最佳萌發率，而一串紅‘Vista Red’於開花後 1 天至開花後 2 天有最佳萌發率。紅花鼠

尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及一串紅‘Vista Red’於花朵開放當天柱頭即可接受花粉，無雄蕊先熟現象。

觀察本屬種間雜交花粉管生長情形，以紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草或一串紅‘Vista Red’為種子親(♀)，與紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(♂)、黃花鼠尾草(♂)、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’及一串紅‘Vista Red’(♂)雜交，除紅花鼠尾草‘Snow Nymph’之花粉管無法穿入黃花鼠尾草之柱頭，及長蕊鼠尾草‘Blue Angel’之花粉管於授粉後 2 天才見於黃花鼠尾草之花柱末端外，其餘組合皆可於授粉後 1 天在花柱末端觀察到有花粉管螢光。種間雜交組合中，僅紅花鼠尾草‘Coral Nymph’(♀)或‘Snow Nymph’(♀)與一串紅‘Vista Red’(♂)或‘Vista White’(♂)雜交可得成熟種子；以黃花鼠尾草(♀)與長蕊鼠尾草‘Blue Angel’(♂)或與一串紅‘Vista Red’(♂)雜交之小堅果未膨大；多數雜交小堅果均僅部分膨大，本屬種間雜交多有受精後障礙。

黃花鼠尾草之雌配子體受特化珠被細胞包圍，其自交後胚及胚乳發育較雌配子體無特化珠被細胞包圍之一串紅及紅花鼠尾草慢。若種間雜交胚及胚乳敗育，則小堅果於授粉後 8-16 天基部褐化及/或皺縮。雜交組合中僅有以紅花鼠尾草‘Coral Nymph’或‘Snow Nymph’為種子親(♀)，與一串紅‘Vista Red’(♂)雜交可得近成熟雜交胚，與黃花鼠尾草(♂)雜交之雜交胚可發育達球胚至心臟胚早期。以一串紅‘Vista Red’為種子親(♀)，與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’(♂)或‘Snow Nymph’(♂)雜交僅得發育達魚雷期之雜交胚，與黃花鼠尾草(♂)雜交者，於授粉後 4 天胚及胚乳已敗育。

紅花鼠尾草(♀)與一串紅(♂)雜交之小苗具生長弱勢現象，本研究中僅有紅花鼠尾草‘Snow Nymph’× 一串紅‘Vista Red’及紅花鼠尾草‘Snow Nymph’× 一串紅‘Vista White’生長至開花階段。二種間雜交組合後代具新植株外觀及花序形態，花朵性狀多介於兩親本之間，且每輪小花數較一串紅多。雜交後代之萼片帶有灰橘、紅或紫色，花冠為橘紅色，此外，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’× 一串紅‘Vista White’之花瓣具白色斑塊。雜交組合後代之花粉具多形性且稔性低，經自交或與親本回交均無法結實。

Abstract



Salvia L. is a large genus comprised of 900 species of annual, biennial, or perennial herbs, or shrubs. Although about 140 species are in cultivation, only a few salvias are commonly found in commerce and gardens. Interspecific hybridization could contribute more *Salvia* cultivars. *Salvia coccinea* Juss. ex Murr., yellow-flowered Taiwan-endemic *S. nipponica* Miq. var. *formosana* (Hayata) Kudo, *S. patens* Cav., and *S. splendens* Sell. ex Roem. & Schult were collected and studied. The objectives of the study were to determine the floral structure, pollination system, in vitro pollen germination, and hybridization crossability. Pollen tube and nutlet growth were observed after self- or interspecific pollination. Interspecific hybrids of *S. coccinea* × *S. splendens* were obtained, and progeny traits were investigated.

Observation revealed that *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ had homostylis flowers and immovable stamens. *Salvia nipponica* var. *formosana* had typical lever-like stamens, with fertile theca concealed in the upper lip and the sterile lower connective arm restricted access to nectar. *Salvia splendens* ‘Vista Red’ had pin and homostylis flowers and immovable stamens. *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ and *S. splendens* ‘Vista Red’ could set seeds without pollinators, while *S. nipponica* var. *formosana* must require pollinators for pollination. All these three salvias were self-compatible.

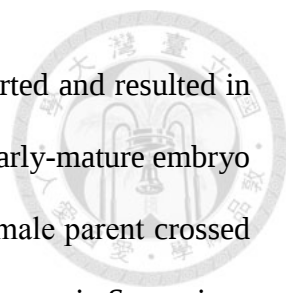
Supplement of sucrose and polyethylene glycol-3350 (PEG) in the modified Brewbaker and Kwack medium with 0.1% casein hydrolysate could improve pollen germination and tube growth of *Salvia*. Highest pollen germination was recorded in medium containing 5%-10% sucrose + 30% PEG for *S. coccinea* ‘Snow Nymph’, 10% sucrose + 20% PEG for *S. nipponica* var. *formosana*, 0% or 10% sucrose + 20% PEG for *S. splendens* ‘Vista Red’. However, pollen of ‘Vista White’ germinated well with media

containing 0%-15% sucrose + 30% PEG or 10% sucrose + 20% PEG. The optimum osmotic potential for pollen germination ranged from -2.45 to -1.42 MPa. In these three salvias investigated, sucrose benefited but was not necessary for pollen germination.

Effect of flower age on pollen germination rate was measured with medium containing 10% sucrose + 20% PEG. In both *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ and *S. splendens* ‘Vista White’, pollen had the highest germination rate at 1 day after anthesis. In *S. nipponica* var. *formosana*, pollen had the highest germination rate at anthesis. Highest germination rate of *S. splendens* ‘Vista Red’ was obtained at 1 and 2 d after anthesis. Stigma had become receptive at anthesis in *S. coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. nipponica* var. *formosana*, and *S. splendens* ‘Vista Red’, indicating these plants were not protandrous.

Among all cross combination tested in this study, pollen tubes were observed in the style base at 1 d after pollination when *S. coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. nipponica* var. *formosana*, or *S. splendens* ‘Vista Red’ were crossed with *S. coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. nipponica* var. *formosana*, *S. patens* ‘Blue Angel’, or *S. splendens* ‘Vista Red’, respectively. Pollen tubes of *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ were arrested on stigma of *S. nipponica* var. *formosana*. Pollen tubes of *S. patens* ‘Blue Angel’ were not observed in style base of *S. nipponica* var. *formosana* until 2 d after pollination. Mature seeds were obtained only when *S. coccinea* ‘Coral Nymph’ or ‘Snow Nymph’ as female parents crossed with *S. splendens* ‘Vista Red’ or ‘Vista White’. Nutlets did not enlarge when *S. nipponica* var. *formosana* was crossed with *S. patens* ‘Blue Angel’ or *S. splendens* ‘Vista Red’. In most cross combinations, hybrid nutlets showed only partial development indicating that post-fertilization barriers existed.

The megagametophyte of *S. nipponica* var. *formosana* was, but those of *S. splendens* and *S. coccinea* were not, surrounded by a differentiated integumental cell layer. Selfed-embryo and endosperm of *S. nipponica* var. *formosana* developed slower than *S.*



splendens and *S. coccinea*. Most hybrid embryo and endosperm aborted and resulted in basal shrinking and/or browning nutlet at 8-16 d after pollination. Nearly-mature embryo was obtained in *S. coccinea* ‘Coral Nymph’ or ‘Snow Nymph’ as female parent crossed with *S. splendens* ‘Vista Red’. Embryo reached globular to early-heart stage in *S. coccinea* ‘Coral Nymph’ or ‘Snow Nymph’ as female parent crossed with *S. nipponica* var. *formosana*. Embryo most reached torpedo stage in *S. splendens* ‘Vista Red’ crossed with *S. coccinea* ‘Coral Nymph’ or ‘Snow Nymph’. In contrast, embryo and endosperm aborted 4 d after pollination when *S. splendens* ‘Vista Red’ crossed with *S. nipponica* var. *formosana*.

Hybrid weakness was observed in *S. coccinea* × *S. splendens* progenies. In this study, only progenies of *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ × *S. splendens* ‘Vista Red’ and *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ × *S. splendens* ‘Vista White’ grew and flowered. Both hybrid progenies had new plant and inflorescence appearance. Most flower characteristic traits of both hybrid progenies were between two parents. The selected progenies had more nodal florets than *S. splendens*. Both hybrid progenies had green with gray-orange, red or purple calyx and orange-red corolla. Corolla had white blotch in progenies of *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ × *S. splendens* ‘Vista White’. Both hybrid progenies had pollen polymorphism with low fertility and could not set seed after self-pollination or backcross with both parents.

目錄



摘要	i
Abstract.....	iii
目錄	vi
表目錄	viii
圖目錄	x
前言 (Introduction).....	1
前人研究 (Literature Review)	3
一、鼠尾草屬植物簡介	3
(一) 觀賞用及臺灣原生鼠尾草屬之重要種源	3
(二) 鼠尾草屬植物花器多樣性、傳粉模式與演化	5
(三) 染色體數、親緣關係與種間雜交性	10
(四) 胚與胚乳發育(附錄 3).....	12
(五) 花色素及花色遺傳	14
(六) 鼠尾草屬植物花粉核型、形態、活力及雄不稔	16
(七) 雜交後代稔實性及後代表現	20
二、花粉活力及萌發檢測	21
(一) 花粉體外萌發檢測	21
(二) 花粉體內萌發檢測	26
(三) 花粉化學染色法	27
三、種間雜交障礙	28
(一) 受精前障礙	28
(二) 受精後障礙	29
四、鼠尾草屬草花育種目標	32
材料與方法 (Materials and Methods).....	33

試驗一、鼠尾草屬植物之花器觀察及對傳粉模式之影響	33
試驗二、培養基添加不同濃度之蔗糖對四種鼠尾草花粉萌發之影響	34
試驗三、培養基添加不同濃度之 PEG 對四種鼠尾草花粉萌發之影響.....	35
試驗四、鼠尾草屬植物之雄蕊與雌蕊功能	36
1. 不同花齡之鼠尾草花粉萌發變化	36
2. 不同花齡之鼠尾草柱頭接受花粉能力變化	36
試驗五、鼠尾草屬植物自交或種間雜交授粉之花粉管觀察	37
試驗六、鼠尾草屬植物自交或種間雜交之小堅果生長與切片觀察	38
試驗七、鼠尾草屬植物種間雜交後代性狀表現	39
結果 (Results).....	43
試驗一、鼠尾草屬植物之花器觀察及對傳粉模式之影響	43
試驗二、培養基添加不同濃度之蔗糖對四種鼠尾草花粉萌發之影響	44
試驗三、培養基添加不同濃度之 PEG 對四種鼠尾草花粉萌發之影響.....	45
試驗四、鼠尾草屬植物之雄蕊與雌蕊功能	46
1. 不同花齡之鼠尾草花粉萌發變化	46
2. 不同花齡之鼠尾草柱頭接受花粉能力變化	46
試驗五、鼠尾草屬植物自交或種間雜交授粉之花粉管觀察	47
試驗六、鼠尾草屬植物自交或種間雜交之小堅果生長與切片觀察	48
試驗七、鼠尾草屬植物種間雜交後代性狀表現	52
討論 (Discussion).....	142
參考文獻 (References).....	153
附錄 (Appendix).....	173



表目錄

表 1. 人工授粉對紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及一串紅‘Vista Red’結實之影響	58
表 2. 二次蒸餾水或添加不同濃度蔗糖於含 0.1%酪蛋白水解物及 30% PEG-3350 之修改過BK培養基對紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’及‘Vista White’花粉萌發率之影響	59
表 3. 添加不同濃度PEG-3350 於含 0.1%酪蛋白水解物及 10%蔗糖之修改過BK培養基對紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’及‘Vista White’花粉萌發率之影響	64
表 4. 花齡對紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’及‘Vista White’花粉萌發率之影響	69
表 5. 鼠尾草屬植物自交及種間雜交組合之花粉於柱頭萌發、花粉管生長進入柱頭及花粉管生長至花柱末端生長情形及種子形成	81
表 6. 鼠尾草屬植物自交或種間雜交小堅果生長與切片觀察之二年度組合	82
表 7. 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’自交及與黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’雜交之胚發生	102
表 8. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’自交及與黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’雜交之胚發生	103
表 9. 黃花鼠尾草自交之胚發生	104
表 10. 一串紅‘Vista Red’自交及與黃花鼠尾草、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、‘Coral Nymph’雜交之胚發生	105
表 11. 鼠尾草屬植物種間雜交及自交之授粉花朵數、結實率、每朵花種子數及發芽率	106
表 12. 鼠尾草屬植物種間雜交之發芽數、短胚根率、畸形下胚軸率、子葉無法展開率、子葉正常展開率及存活率	107
表 13. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、一串紅‘Vista Red’及其種間雜交後代之花序每節小花數、萼片、花冠及下唇瓣性狀	111
表 14. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、一串紅‘Vista White’及其種間雜交後代之花序每節小花數、萼片、花冠及下唇瓣性狀	112

表 15. 鼠尾草屬植物親本及其種間雜交後代之花冠下唇瓣相對於花冠筒方向性 狀、萼片外部主要顏色、花冠筒外部主要顏色、上唇瓣外部主要顏色、下 唇瓣內部主要顏色及花冠下唇瓣內部次要顏色	113
表 16. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、一串紅‘Vista Red’、一串紅‘Vista White’及其 雜交後代於開花當日之花粉萌率及未敗育率	117
表 17. 鼠尾草屬植物種間雜交後代自交或與親本回交之結實率	122
表 18. 鼠尾草品種性狀調查表(草稿)	123
表 19. 鼠尾草品種性狀調查表填列說明(草稿)	132

圖目錄

圖 1. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’植株外觀、花器縱剖面及雄蕊構造。	55
圖 2. 黃花鼠尾草植株外觀、花器縱剖面及雄蕊構造	56
圖 3. 一串紅‘Vista Red’植株外觀、花形、花器縱剖面及雄蕊構造	57
圖 4. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’花粉在僅有二次蒸餾水或添加不同蔗糖濃度於含 0.1%酪蛋白水解物及 30% PEG-3350 之修改過BK培養基萌發情形	60
圖 5. 黃花鼠尾草花粉在僅有二次蒸餾水或添加不同蔗糖濃度於含 0.1%酪蛋白水解物及 30% PEG-3350 之修改過BK培養基萌發情形	61
圖 6. 一串紅‘Vista Red’花粉在僅有二次蒸餾水或添加不同蔗糖濃度於含 0.1%酪蛋白水解物及 30% PEG-3350 之修改過BK培養基萌發情形	62
圖 7. 一串紅‘Vista White’花粉在僅有二次蒸餾水或添加不同蔗糖濃度於含 0.1%酪蛋白水解物及 30% PEG-3350 之修改過BK培養基萌發情形	63
圖 8. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’花粉在添加不同PEG-3350 濃度於含 0.1%酪蛋白水解物及 10%蔗糖之修改過BK培養基萌發情形	65
圖 9. 黃花鼠尾草花粉於含 0.1%酪蛋白水解物及 10%蔗糖之修改過BK培養基添加不同濃度PEG-3350 濃度之萌發情形	66
圖 10. 一串紅‘Vista Red’花粉於含 0.1%酪蛋白水解物及 10%蔗糖之修改過BK培養基添加不同濃度PEG-3350 濃度之萌發情形	67
圖 11. 一串紅‘Vista White’花粉於含 0.1%酪蛋白水解物及 10%蔗糖之修改過BK培養基添加不同濃度PEG-3350 濃度之萌發情形	68
圖 12. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’開花前一天(A)、開花當天(B)、開花後一天(C)、開花後二天(D)、開花後三天(E)及開花後四天(F)之花粉萌發情形。花粉壁稍不明顯之花粉粒(►)。	70
圖 13. 黃花鼠尾草開花前一天(A)、開花當天(B)、開花後一天(C)、開花後二天(D)、開花後三天(E)及開花後四天(F)之花粉萌發情形	71
圖 14. 一串紅‘Vista Red’開花前一天(A)、開花當天(B)、開花後一天(C)、開花後二天(D)、開花後三天(E)及開花後四天(F)之花粉萌發情形	72
圖 15. 一串紅‘Vista White’開花前一天(A)、開花當天(B)、開花後一天(C)、開花後二天(D)、開花後三天(E)及開花後四天(F)之花粉萌發情形	73

圖 16. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’之不同花齡柱頭可授性	74
圖 17. 黃花鼠尾草之不同花齡柱頭可授性	75
圖 18. 一串紅‘Vista Red’之不同花齡柱頭可授性.....	76
圖 19. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (A)、黃花鼠尾草(B)及一串紅‘Vista Red’ (C)於 開花前一天及開花當天之柱頭外觀	77
圖 20. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (A)、黃花鼠尾草(B)、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ (C)及一串紅‘Vista Red’ (D)之花粉授於紅花鼠尾草‘Snow Nymph’之柱頭後 1 天花粉管生長情形	78
圖 21. 黃花鼠尾草(A)、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (B)、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ (C)及一串紅‘Vista Red’ (D)之花粉授於黃花鼠尾草之柱頭後 1 天(A、B、D) 或 2 天(C)花粉管生長情形	79
圖 22. 一串紅‘Vista Red’ (A)、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (B)、黃花鼠尾草(C)及 長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ (D)之花粉授於一串紅‘Vista Red’之柱頭後 1 天 花粉管生長情形	80
圖 23. 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’自交或與黃花鼠尾草、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ 及一串紅‘Vista Red’種間雜交之小堅果發育	83
圖 24. 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’自交或與黃花鼠尾草、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ 及一串紅‘Vista Red’種間雜交之小堅果長度變化.....	84
圖 25. 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’開花當天且未授粉(A)及自交 2 天(B)、4 天(C)、 8 天(D)及 16 天(E)之子房切片	85
圖 26. 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’與黃花鼠尾草雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C) 及 16 天(D)之子房切片	86
圖 27. 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’與一串紅‘Vista Red’雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片	87
圖 28. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’自交或與黃花鼠尾草、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ 及一串紅‘Vista Red’種間雜交之小堅果發育.....	88
圖 29. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’自交或與黃花鼠尾草、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ 及一串紅‘Vista Red’種間雜交之小堅果長度變化.....	89
圖 30. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’開花當天且未授粉(A)及自交 2 天(B)、4 天(C)、 8 天(D)及 16 天(E)之子房切片	90

圖 31. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’與黃花鼠尾草雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片	91
圖 32. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’與一串紅‘Vista Red’雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片	92
圖 33. 黃花鼠尾草自交或與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’及一串紅‘Vista Red’種間雜交之小堅果發育	93
圖 34. 黃花鼠尾草自交或與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’及一串紅‘Vista Red’種間雜交之小堅果長度變化	94
圖 35. 黃花鼠尾草開花當天且未授粉(A)及自交 2 天(B)、4 天(C)、8 天(D)及 16 天(E)之子房切片	95
圖 36. 一串紅‘Vista Red’自交或與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及長蕊鼠尾草‘Blue Angel’種間雜交之小堅果發育	96
圖 37. 一串紅‘Vista Red’自交或與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及長蕊鼠尾草‘Blue Angel’種間雜交之小堅果長度變化	97
圖 38. 一串紅‘Vista Red’開花當天且未授粉(A)及自交 2 天(B)、4 天(C)、8 天(D)及 16 天(E)之子房切片	98
圖 39. 一串紅‘Vista Red’與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片	99
圖 40. 一串紅‘Vista Red’與紅花鼠尾草‘Snow Nymph’雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片	100
圖 41. 一串紅‘Vista Red’與黃花鼠尾草雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片	101
圖 42. 紅花鼠尾草自交(A)及與一串紅雜交(B-G)之種子播種後二周外觀。種間雜交小苗子葉可展開但較自交者小，且下胚軸扭曲(B)、子葉未增大、下胚軸扭曲且胚根短(C)、子葉未增大、無下胚軸且胚根短(D)、子葉互相包覆無法展開且胚根短(E)、子葉未增大且下胚軸扭曲(F)、子葉部分增大但無法展開(G)及子葉可展開但下胚軸扭曲(H)	108
圖 43. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、一串紅‘Vista Red’及其種間雜交後代之植株外觀	109

圖 44. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、一串紅‘VistaWhite’及其種間雜交後代之植株外觀	110
圖 45. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、一串紅‘Vista Red’及種間雜交之花朵側視及正面圖	114
圖 46. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、一串紅‘Vista White’及種間雜交之花朵側視及正面圖	115
圖 47. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (A)、一串紅‘Vista Red’ (B)、一串紅‘Vista White’ (C)、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ × 一串紅‘Vista Red’(D)及紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ × 一串紅‘Vista White’(D、E)於開花當日之花藥外觀	116
圖 48. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (A)、一串紅‘Vista Red’ (B)、一串紅‘Vista White’ (C)、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ × 一串紅‘Vista Red’或紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ × 一串紅‘Vista White’(D)於開花當日花粉萌發情形(左欄)及以乳酸酚棉藍染劑染色情形(右欄)	118
圖 49. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ × 一串紅‘Vista Red’或紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ × 一串紅‘Vista White’之萌發花粉.....	錯誤! 尚未定義書籤。
圖 50. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ × 一串紅‘Vista Red’之花粉形態.....	120
圖 51. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ × 一串紅‘Vista White’之花粉形態	121

前言 (Introduction)



鼠尾草屬(*Salvia* L.)為唇形科(Lamiaceae)之一、二或多年生草本、常綠、落葉灌木或攀緣性植物(Griffiths, 1994)，其為重要之花壇作物(Anella, 2000)，美國年產值可達約 3.9 億美元(USDA, 2009)。本屬植物種原豐富(Clebsch, 1997)，其中約有 140 個栽培種(Griffiths, 1994)，然實際商業生產或景觀應用者少(Anella, 2000)，可藉種間雜交育成鼠尾草新品種(Ogden and Ogden, 2010)。

本屬植物花器及雄蕊形態多樣(Claßen-Bockhoff et al., 2004a；Walker and Sytsma, 2007；Wester and Claßen-Bockhoff, 2007, 2011)，且某些物種有異形花柱(heterostyle) (Barrett et al., 2000；Haque and Ghoshal, 1981；Miyajima, 1996, 2001；Neisess, 1984)及/或雄蕊先熟(protandry)現象(Barrett et al., 2000；Cruden, 1977；Grant and Grant, 1964；Jorge et al., 2015；Navarro, 1997；Visco, 1970)，傳粉機制複雜，瞭解本研究參試鼠尾草之傳粉機制及雌雄蕊功能，有利雜交工作進行。

花粉之活力與萌發能力影響受精作用與結實(Widerlechner et al., 1983)，因此人工授粉前有必要對花粉活力進行評估(Stone et al., 1995)。鼠尾草屬植物之正常成熟花粉為 6 溝、具三核(庄等, 2008；李, 2003；Erdtman 1967；Özler et al., 2011)，三核型花粉不易離體培養(Brewbaker, 1957)。前人研究指出三核型花粉離體培養基滲透潛勢需低(Shivanna and Sawhney, 1995)，添加高濃度蔗糖或聚乙二醇(polyethylene glycol, PEG)有助於三核型花粉萌發(Alcaraz et al., 2011；Ferrari and Wallace, 1975；Sakhanokhoa and Rajasekaran, 2010；Shivanna and Sawhney, 1995；Zhang et al., 1997)，目前尚無適合本屬植物花粉體外萌發相關研究。

種間雜交障礙可能發生而無法獲得雜交後代，受精前障礙(per-fertilization barrier)包含花粉於柱頭不萌發，萌發後無法穿入柱頭或生長異常，甚至無法釋出精核等(Kho and Baër, 1968；Williams et al., 1982, 1986)；而受精後障礙(post-fertilization barrier)則包含胚乳提早降解、胚發育不正常、雜交後代具生長弱勢或無生殖能力等

(Barone et al., 1992 ; De Jeu and Jacobsen, 1995 ; McNaughton and Harper, 1960) 。本屬人為種間雜交成功率低，種子敗育率高，顯示本屬種間雜交有受精後障礙(Haque and Ghoshal, 1981 ; Putievsky et al., 1990 ; Tychonievich and Warner, 2011) ，本屬種間雜交是否有受精前障礙及種間雜交胚乳及胚之形態發生尚待研究。

故本論文以數種鼠尾草商業品種與臺灣特有之黃花鼠尾草[*S. nipponica* Miq. var. *formosana* (Hayata) Kudo]為材料，進行以下研究：

- 一、瞭解鼠尾草屬植物之花器構造及傳粉模式。
- 二、比較蔗糖濃度及 PEG 濃度對鼠尾草屬植物花粉萌發率之影響，並進一步探討雄蕊與雌蕊功能。
- 三、探討自交及雜交是否有受精前之不親合，並藉由胚及胚乳之生長發育觀察，以瞭解本屬種間雜交時可能發生之受精後障礙。
- 四、探討種間雜交後代之生長、性狀表現與後續育種利用可能性。



前人研究 (Literature Review)

一、鼠尾草屬植物簡介

鼠尾草屬(*Salvia* L.)為唇形科(Lamiaceae)薄荷族(Mentheae)中僅具 2 個雄蕊，且藥隔(connective)延長使雄蕊成槓桿狀之植物(Claßen-Bockhoff et al., 2003；Walker and Sytsma, 2007)。本屬植物多具藥用特性，屬名由 *salvare* 及 *salvus* 衍生而來，*salvare* 為治癒、挽救之意，*salvus* 則有未受傷、完好之意(Clebsch, 1997)。本屬有 900 餘種，廣泛分布於美洲、歐洲及亞洲一帶，主要種原中心有三，分別為中南美洲、中亞及地中海、東亞地區(Clebsch, 1997；Walker et al., 2004)。鼠尾草屬植物葉片對生，四方莖，可能因成熟老化、木質化而成圓形，輪生聚繖花序組合成頂生總狀、圓錐花序或形成獨立花莖，花冠具二唇(lip)，上、下唇瓣大小不一；花萼亦具二唇，上唇全緣或 2-3 齒(teeth)，下唇多為二齒。雄蕊分兩藥室(thecae)，由延長之藥隔分隔。基生花柱(gynobasic style)，柱頭不均等兩裂。子房具二室，每室深裂為 2 瓣，果實為分果(schizocarp)，由四個分果瓣(mericarp)組成，唇形科植物之分果瓣特稱為小堅果(nutlet)，卵形或橢圓形，每 1 個小堅果含 1 粒種子(楊等，2001；Clebsch, 1997；Özkan et al., 2009)。

(一) 觀賞用及臺灣原生鼠尾草屬之重要種源

1. 紅花鼠尾草(*S. coccinea* Juss. ex Murr.)

紅花鼠尾草原生於墨西哥(Clebsch, 1997)，其種名為緋紅色之意。目前商業品種花色以緋紅、粉紅、白色為主，亦有橘紅、淡橘色及雙色等變化(Clebsch, 1997)。全株具絨毛，株形直立，株高 0.6-1.3 m，株寬可達 0.8 m，葉片為卵形至寬卵形，葉柄長 1-3 cm，葉長 2-4 cm，葉寬 1.5-3 cm，葉基截形(truncate)或近心臟形(subcordate)，葉尖急尖或鈍形，葉緣細鋸齒。花序之小苞葉(bracteoles)長 4-5 mm，狹卵圓形、先端漸尖；小花梗長 2-3 mm；花萼筒鐘狀，長 7-8 mm，花冠邊緣披有



微毛，筒內具毛環。小堅果橢圓形，長約 1.5 mm (Huang and Wu, 1975)。以播種或扦插繁殖，商業生產多用種子繁殖之品種(Clebsch, 1997)。

2. 粉萼鼠尾草(*S. farinacea* Benth.)

粉萼鼠尾草原生於美國德州(Texas)中部及東部、新墨西哥州(New Mexico)至墨西哥科阿韋拉州(Coahuila)海拔 50-1800 m 地區，原生地多為含石灰岩地帶(Clebsch, 1997)。種名為麵粉之意，指遠觀其花序，似有粉狀物附於其上(Clebsch, 1997)。株高 1-1.3 m，株寬 0.6 m，葉長 7-10 cm，葉寬約 2.5 cm 或更寬，花序長約 15 cm。多以種子繁殖，亦可以扦插繁殖之(Clebsch, 1997)。臺灣常見品種為 Victoria 系列，年產量約 172.3 萬株，為冬季花壇植物之第五名(陳等，2011)。

3. 黃花鼠尾草[*S. nipponica* Miq. var. *formosana* (Hayata) Kudo]

黃花鼠尾草為臺灣特有種，主要分布於北臺灣低海拔山區(Huang and Wu, 1975)，分布於陽明山族群之花期為 8 月底至 11 月底(魏，1997)。全株具絨毛，株高約 60 cm，葉片可達 10 cm，葉身長 3-8 cm，葉寬長 2-4 cm，葉片為三角狀卵圓形或三角狀戟形，葉銳形至漸尖形，葉緣鋸齒，葉背面具腺點。花序長 15 cm 以上，小苞葉卵圓形，長 5-10 mm，小花梗長 4-6 mm，花萼筒鐘狀，長 7-8 mm，黃色唇狀花，花冠筒基部具環毛，花冠長約 2-3.5 cm，上唇瓣長橢圓二裂，長 4-6 mm，下唇瓣三裂，中間裂瓣微寬卵圓形，長 2-4 mm，寬 5-6 mm，側瓣寬卵圓形，寬 2 mm。小堅果倒卵圓、圓形，微扁，長約 2 mm (楊等，2001；Huang and Wu, 1975)。

4. 長蕊鼠尾草(*S. patens* Cav.)

長蕊鼠尾草原生於墨西哥中部(Clebsch, 1997)，種名形容下唇瓣開張、平展，此構造有利傳粉者傳粉(Clebsch, 1997)。具塊根之多年生草本植物，全株具絨毛，株高約 30-60 cm，株寬 30-60 cm，花序可長達 15-30 cm 以上，但花序節間長，約 2.5 cm 以上，花萼長 1.3 cm，有藍色、淡紫色及白色等花色(Clebsch, 1997)。
‘Cambridge Blue’曾獲英國皇家園藝協會(Royal Horticultural Society)庭園之光獎項(Award of Garden Merit)。以播種、扦插或分株繁殖(Clebsch, 1997)。

5. 一串紅(*S. splendens* Sell. ex Roem. & Schult)

一串紅原生於巴西海拔 2000-3000 m 之溫暖潮濕地區(Clebsch, 1997)，種名為閃閃發光、璀璨光明之意，形容其紅花序璀璨如火。原生種之一串紅為草本植物至矮灌木，株高可達 1.5 m，花期為夏秋兩季，性喜溫暖、陽光充足之環境(Clebsch, 1997；Griffiths, 1994)。早期品種多似高性灌木，如 Louis Benoit Van Houtte 育成之‘Van Houttei’株高與株寬可達 1.0-1.3 m (Clebsch, 1997)。目前市面上之一串紅似一年生草本植物，依株高分為 (1) 矮性種，約 20-30 cm，有 Fuego、Hot Stuff、Sizzler 系列、Vista 系列等品種、(2) 中性種，約 30-40 cm，有 Carabiniere 系列、Cleopatra 系列等品種、(3) 高性種，大於 40 cm，有 America、Early Bonfire 和 Rambo 等品種(Armitage, 1994)。以播種或扦插繁殖，商業生產多用種子繁殖之品種(Clebsch, 1997)。臺灣一串紅年產量達 287 萬株，為冬季花壇植物之第四名(陳等，2011)。

一串紅之花芽由花序最下端之中央小花開始向上依次分化，每節單邊含一個聚傘花序，每個花序可開出 3 朵小花，側生小花原基與中心小花原基之分化時間相差 15-30 天，隨花序節位升高，中央小花與側生小花之分化時差縮短(李等，2007)。一串紅之小花敗育主要集中於花序中部及上部，僅極少數節位可開出 3 朵花，一般僅有 1-2 朵花開放，其餘小花於花芽形成過程中即敗育，可能是中央小花發育時佔用大量營養物質，造成側生小花之營養缺乏，使其退化或脫落(李等，2007)。

(二) 鼠尾草屬植物花器多樣性、傳粉模式與演化

本屬植物之花冠長度種間差異明顯(4.5-130 mm)、形態及顏色多變(Wester and Claßen-Bockhoff, 2011)，雄蕊形態及結構具多樣性(Claßen-Bockhoff et al., 2004a；Walker and Sytsma, 2007)。草地鼠尾草(*S. pratensis* L.)為最早記錄具槓桿狀雄蕊之鼠尾草(Sprengel, 1793)，雄蕊槓桿機制之定義為包括雄蕊形態為槓桿狀、可反覆運動及和其他花器構造參與花粉之傳播(Claßen-Bockhoff et al., 2004b)，雄蕊槓桿機制之演化可能為促進鼠尾草屬物種分化及適應之關鍵(Claßen-Bockhoff et al., 2004b)。



1. 雄蕊之發育與構造(附錄 1)

鼠尾草屬植物之 4 個雄蕊原基僅背軸(abaxial)之 2 個雄蕊原基充分發育，而另外 2 個向軸(adaxial)雄蕊原基則成退化雄蕊(staminodes)。可育(fertile)雄蕊於發育早期，花藥之兩藥室大小即不同，之後藥隔組織增長，將兩個藥室分開。較大之藥室位於藥隔上臂，發育完全可產生花粉；較小之藥室位於藥隔下臂，可發育或發育遲滯，發育者可產生花粉或僅具花粉囊但無花粉。雄蕊花絲基部較粗，植入花冠內壁，花絲上端較細，與藥隔接合部位發育形成扭力關節(joint)，使雄蕊具槓桿運動功能(Claßen-Bockhoff et al., 2004a)。

2. 雄蕊構造之演化與多樣性(附錄 2)

由葉綠體基因 *rbcL* 及 *trnL-F* 片段對鼠尾草屬植物作親緣分析，顯示本屬在演化上有 3 個主要之分支(Walker and Sytsma, 2007；Walker et al., 2004)，槓桿狀雄蕊於各分支內平行演化(Walker and Sytsma, 2007；Wester and Claßen-Bockhoff, 2006a, 2007, 2011)，在不同演化分支內，槓桿狀雄蕊之形態均由藥隔輕度增長演化至顯著增長、再至下臂藥室退化，最後至藥隔下臂融合，雖然雄蕊形態及類型多樣，但不同分支內某些雄蕊類型極具相似性(Walker and Sytsma, 2007)。

3. 傳粉機制類型及演化

鼠尾草屬植物多為蟲媒花，本屬中為鳥媒花者僅佔約四分之一，且多分布於新世界(Wester and Claßen-Bockhoff, 2006a)，傳粉模式可能由蟲媒進化為鳥媒，且發生多次獨立進化(Wester and Claßen-Bockhoff, 2007；2011)，鳥媒鼠尾草中，雄蕊失去槓桿功能是較雄蕊仍具槓桿功能晚才演化出之性狀(Wester and Claßen-Bockhoff, 2006b；2007)。

蟲媒鼠尾草之傳粉者以蜂類為主(Wester and Claßen-Bockhoff, 2011)，少數則有蝶、蠅或蛾類傳粉(Celep et al., 2014；Faegri and van der Pijl, 1979；Wester and Claßen-Bockhoff, 2011)。蟲媒鼠尾草除經傳粉者背部(dorsal or nototribic)傳粉外(Claßen-

Bockhoff et al., 2003 ; Faegri and van der Pijl, 1979) , 亦可經傳粉者身體側面或腹部傳粉(Claßen-Bockhoff et al., 2004b) 。鳥媒鼠尾草之傳粉者以蜂鳥為主，亦有以太陽鳥及綠繡眼傳粉之記錄(Wester and Claßen-Bockhoff, 2006a) 。部分鳥媒鼠尾草物種之雄蕊具槓桿功能，如墨西哥鼠尾草(*S. leucantha* Cav.) (Wester and Claßen-Bockhoff, 2007) , 有些物種之雄蕊則因花形或雄蕊結構改變而失去槓桿功能，如紅花鼠尾草及一串紅(Wester and Claßen-Bockhoff, 2006b ; 2007) 。

鼠尾草屬植物無自交不親合性(Haque and Ghoshal, 1981 ; Miyajima, 1999, 2001 ; Morton, 1972 ; Navarro, 1997 ; Owens and Uberta-Jiménez, 1992) , 槓桿狀雄蕊被認為是促進異交(out-crossing)之機制(Claßen-Bockhoff et al., 2004b) , 且雄蕊槓桿結構對傳粉者具阻攔作用，降低傳粉者在不同植株間移動之相對代價，促使其提前飛離、拜訪其他植株，進而降低同株異花授粉之機會(Ohashi, 2002) 。

本屬某些物種具有異形花柱(heterostyle) (Barrett et al., 2000 ; Haque and Ghoshal, 1981 ; Miyajima, 1996, 2001 ; Neisess, 1984)現象。可育藥室與柱頭相對位置因物種、品種、不同植株而異，甚至於同一植株內亦不同(Haque and Ghoshal, 1981) 。一串紅之可育藥室與柱頭距離差異，是因花絲著生於花冠處至花冠基部距離不同，或花冠長度不同導致(Miyajima, 2001) 。於無傳粉者環境下，一串紅因可育藥室可觸及柱頭(homostyle) , 而自花授粉結實(Miyajima, 1996 ; 2001) 。*S. brandegeei* Munz 分為雄蕊短於雌蕊(長花柱型, pin)及雄蕊長於雌蕊(短花柱型, thrum)二族群，長花柱花朵具短雄蕊，而短花柱花朵具長雄蕊，兩型花柱之自花授粉、同型花柱間雜交或兩型花柱間雜交之結實率均無差異，兩型花柱彼此間親合(Barrett et al., 2000) , 然而Neisess (1984)於二型花柱族群共存之花園中可見其結實，然若僅有單一型花柱之族群則未見結實，顯示本屬植物之不同型花柱與親和性無關，但會限制自然自交結實率。

唇形花科常見雄蕊先熟現象(Faegri and van der Pijl, 1979) , 本屬中亦有雄蕊先熟現象(Barrett et al., 2000 ; Cruden, 1977 ; Grant and Grant, 1964 ; Jorge et al., 2015 ;

Leshem et al., 2011 ; Navarro, 1997 ; Visco, 1970)。Grant 和 Grant (1964)提及 *S. apiana* Jeps.雄蕊尚未枯萎時，柱頭已具接受花粉能力，雄蕊枯萎後柱頭尚可接受花粉；而 *S. mellifera* Greene 雄蕊枯萎時，雌蕊才伸長、具可授柱頭，當花朵褐化萎凋時，柱頭可能尚可接受花粉。Visco (1970)指出 *S. carduea* Benth.於開花前一天花藥已開裂，但花粉未沾黏於柱頭，花朵開放當天雌蕊較雄蕊短，之後雌蕊伸長超過雄蕊，並於雌蕊先端形成可授之二叉柱頭，隨雌蕊成熟，花藥內之花粉量減少；*S. dorrii* (Kellogg) Abrams 之情況類似於 *S. carduea*；*S. columbariae* Benth.花朵開放當天雌蕊位於雄蕊下方，之後雌蕊先端分叉形成可授柱頭，此時可見一些花粉沾黏於二叉柱頭，隨花柱組織失水，花柱向上方捲曲並經過花藥，使花粉沾黏於柱頭。*S. hierosolymitana* (Boiss.)隨雌蕊成熟，柱頭瓣(stigmatic lobe)打開、蜜液量增加、花粉活力下降，一花序中花朵由下往上開放，下方花朵達雌蕊期(female phase)時花蜜量多，而上方花朵為雄蕊期(male phase)、花蜜量少，誘使傳粉者拜訪雌蕊期之花朵，增加授粉成功量，當傳粉者由花序下方往上方取食時，可能會因上方花蜜量較少而提前飛離植株，提高異交率(Leshem et al., 2011)；*S. verbenaca* L.之花藥於花朵開放當天即開裂，花柱於開花後一天伸長，花粉離體培養萌發率及柱頭可授性皆於開花後2天達最高，並無法避免自交(Navarro, 1997)；*S. sclareoides* Brot.花朵開放當天花藥開裂，但花粉於柱頭上萌發率低，開花後一天二叉柱頭才打開且可授性達最高，花粉萌發率亦達最高，雌蕊成熟時柱頭瓣向後捲並觸碰到雄蕊，無法避免自發性自花授粉(Jorge et al., 2015)。本屬植物具雄蕊先熟現象，但若雄蕊期及雌蕊期互相重疊，無法有效避免自花授粉，且本屬植物同一時期具不同開花天數之花朵，亦無法有效避免同株異花授粉。

此外，在鼠尾草屬 *Heterospace* 節中之植物具閉花受精(cleistogamy)及花冠多形現象(polymorphism)之特性(Walker and Elisens, 2001)。早春時之花朵大且行開花受精(chasmogamous)，至晚春及夏天時，花朵漸小並轉為閉花受精，秋天時花朵逐漸變大，由閉花受精漸轉為開花受精，開花受精花朵之結實率低於閉花受精花朵之結實率(Walker and Elisens, 2001)，高溫可能為誘導 *Heterospace* 節鼠尾草產生閉花

受精和花朵多形現象之因子(鄭，2012)。



4. 鼠尾草屬自然種間雜交及演化

同域(sympatric)鼠尾草物種間主要以花形、花器結構或比例之不同形成機械生殖隔離(mechanical isolation)，少因不同花期而相互隔離(Claßen-Bockhoff et al., 2004b；Dieringer et al., 1991；Grant and Grant, 1964)。觸發本屬植物雄蕊槓桿運動所需作用力小(Claßen-Bockhoff et al., 2004b；Reith et al., 2006)，同域物種可共用傳粉者提高授粉率，又因雄蕊之結構、比例等使花粉精確附於傳粉者身體不同部位而不混雜(Claßen-Bockhoff et al., 2004b)。塗抹效應(smear effect)會降低花粉附於傳粉者上之精確性，增加花粉著落之面積可提高柱頭接觸花粉之機率，且對花朵大小或比例變異大之鼠尾草及不同傳粉者間有補償作用，進而提高傳粉成功機率，然塗抹效應亦增加本屬種間雜交之機率(Wester and Claßen-Bockhoff, 2006b)，如同域且花期相同之 *S. orbignaei* Benth. 與 *S. haenkei* Benth.，兩者花朵大小、形狀、顏色及雄蕊位置均不同，且 *S. orbignaei* 雄蕊具槓桿運動功能，*S. haenkei* 雄蕊則不具槓桿運動功能，但於野外可見兩者間之種間雜交後代(Wester and Claßen-Bockhoff, 2006b)。本屬植物因槓桿狀雄蕊傳粉之精確性高，促進本屬植物物種分化，但因塗抹效應而有自然種間雜交後代產生。

分布於同一區域之鼠尾草屬植物可見天然種間雜交後代(吳，1973；Epling, 1938, 1947；Grant and Grant, 1964)，其中以 *S. apiana* 和 *S. mellifera* 之種間雜交研究最詳盡。*S. apiana* 和 *S. mellifera* 之天然種間雜交後代少見於天然環境，而是局限分布於人為干擾地區(Anderson and Anderson, 1954；Epling, 1947)，此係因兩物種原生環境無足夠空間可供種間雜交後代生存(Anderson and Anderson, 1954)。*S. apiana* 和 *S. mellifera* 主要以機械隔離為主，亦有行為隔離(ethological isolation)、生態隔離(ecological isolation)、花期隔離，及種間雜交子代部分雄不稔、種子活力低與花形無合適之傳粉者之隔離(Grant and Grant, 1964)。顯示本屬雖有許多雜交組合可形成自然種間雜交後代，然種間雜交後代之生存及演化受限於許多因子，而使物

種種化(speciation)存續。

(三) 染色體數、親緣關係與種間雜交性

鼠尾草屬植物之染色體數目，從 $2n = 12$ 、 14 、 16 、 18 、 20 、 22 、 24 、 26 、 28 、 30 、 32 、 34 、 36 、 38 、 42 、 44 、 46 、 48 、 60 、 66 、 84 、 86 及 240 均有之(Harley et al., 2004)，染色體基數為 6 、 7 、 8 者可能為原始起源之鼠尾草，而染色體基數高者為二次起源之鼠尾草(Haque, 1981)。紅花鼠尾草染色體數為 $2n = 22$ ($n = 11$) (Bhattacharya, 1978 ; Gill, 1971 ; Haque, 1981 ; Harley and Heywood, 1992)、 $2n = 2x = 22$ 加有或無一條 B 染色體(Alberto et al., 2003)，但亦有 $2n = 20$ (Harvey, 1966 ; Sugiura, 1936)、 $2n = 24$ ($n = 12$) (Kumar, 1942)之記錄，而‘Crimson King’為 $n = 22$ (Gill, 1971)，‘Coral Nymph’染色體數為 $2n = 2x = 22$ (Kobayashi et al., 2008)。粉萼鼠尾草染色體數為 $2n = 18$ ($n = 9$) 或 20 ($n = 10$) (Bir, 1978 ; Gill, 1971 ; Haque, 1981 ; Haque and Ghoshal, 1980 ; Harley and Heywood, 1992 ; Sugiura, 1936)，或 $2n = 20$ 加有或無一條 B 染色體(Alberto et al., 2003)。黃花鼠尾草染色體數為 $2n = 16$ (宓, 2007)。長蕊鼠尾草染色體數為 $2n = 2x = 18$ (Kobayashi et al., 2008)。一串紅染色體數從 $n = 16$ (Carlson and Stuart, 1936)、 $2n = 44$ ($n = 22$) (Bhattacharya, 1978 ; Haque, 1981)或 $2n = 4x = 44$ 加有或無一條 B 染色體(Alberto et al., 2003)；亦有 $n = 8$ (Gill, 1971)之記錄，洪等人(2011)指出一串紅‘Vista Red’染色體數為 $2n = 44$ 。

鼠尾草屬之自然種間雜交後代中，有親本染色體數相同及不同之種間雜交組合。*S. apiana* ($2n = 30$)與 *S. mellifera* ($2n = 30$)可相互雜交(Epling, 1947 ; Epling et al., 1962 ; Grant and Grant, 1964)，*S. munzii* Epl. ($n = 16$)和 *S. apiana* ($n = 16$)雜交之後代染色體數亦為 $n = 16$ (Epling et al., 1940)，而 *S. nemorosa* L. [$2n = 14$ (Haque, 1981)]與草地鼠尾草 [$2n = 16$ (Haque, 1981)或 18 (Boşcaiu et al, 1998)]雜交，雖親本染色體數不同，仍可形成 *S. × sylvestris* L. (von Marilaun, 1891)。由粉萼鼠尾草(*S. farinacea*) [$2n = 18$ (Haque, 1981)或 $2n = 20$ (Alberto et al., 2003)]和 *S. longispicata* M.Martens & Galeotti [$2n = 22$ (Mercado et al., 1988)]雜交所得之 *S. ‘Indigo Spires’*，亦是之親本染

色體數不同但可得後代(Clebsch, 1997)。

Haque 和 Ghoshal (1981)以紅花鼠尾草‘Pink Pearl’、‘Red Indian’、‘White Dove’ [$2n = 22$ (Haque, 1981)]與 *S. grahamii* Benth. [$2n = 22$ (Haque, 1981)]雜交之結實率均高(約 57%-80%)。而紅花鼠尾草‘Red Indian’和一串紅‘Fireball’ [$2n = 44$ (Haque, 1981)]雜交之結實率低且種子發育不全(Haque and Ghoshal, 1981)。Putievsky 等人(1990)以 $2n = 14$ 之鼠尾草(*S. officinalis* Linn.)、三裂鼠尾草(*S. fruticosa* Mill.)及 *S. tomentosa* Mill.雜交，*S. officinalis* 和 *S. fruticosa* 正反交組合雜交結實率分別達 36%與 34%；*S. tomentosa* 和 *S. officinalis* 之雜交結實率僅 0%-2%；*S. fruticosa* × *S. tomentosa* 雜交結實率為 0%；*S. tomentosa* × *S. fruticosa* 之雜交結實率為 21%且雜交種子全數發芽，然其後代均無存活至開花(Putievsky et al., 1990)。Tychonievich 和 Warner (2011)以 9 種鼠尾草植物進行種間雜交，23 個組合之種子在成熟前即敗育，僅 *S. greggii* A. Gray ($2n = 22+1$) × *S. involucrata* Cav. ($2n = 22$)、*S. guarantica* A. St.-Hil. ex Benth. ($2n = 88$) × *S. involucrate* ($2n = 22$)、*S. transsylvanica* Schur ex Griseb ($2n = 16$) × *S. involucrate* ($2n = 22$)、*S. transsylvanica* ($2n = 16$) × *S. nemorosa* ($2n = 14$)及 *S. nemorosa* ($2n = 14$) × *S. transsylvanica* ($2n = 16$)成功獲得成熟種子，其中 *S. transsylvanica* × *S. involucrata* 之雜交後代為異源多倍體。本屬種間雜交後代對非整倍體(aneuploidy)之忍受力高，親本染色體數目不同並非造成鼠尾草種間雜交障礙之絕對因子(Tychonievich and Warner, 2011)。

由上述可知本屬植物雖有許多自然雜交記錄，但人為種間雜交之種子常發育不全及有正反交差異，尚無人探討種子敗育之階段及成因，且無法以染色體數目預測種間雜交能否成功。

依據 Walker 等人(2004)之鼠尾草屬植物親緣分析，*S. transsylvanica* 和 *S. involucrata* 分屬第一分支(主要為舊世界之鼠尾草)和第二分支(主要為新世界之鼠尾草)，兩分支間之鼠尾草可互相雜交(Tychonievich and Warner, 2011)。

(四) 胚與胚乳發育(附錄 3)

本屬植物之雌配子體依有無珠被細胞(integumental cell)特化之表皮細胞層(epithelial layer)包圍雌配子體可分為二類，分別為具表皮細胞層之 *Salvia mellifera* type (M type)，及無表皮細胞層之 *Salvia splendens* type (S type) (Carlson and Stuart, 1936)。

1. *Salvia mellifera* type (M type)

以 *Salvia mellifera* 為代表之 M type 之雌配子體較為瘦長，可能稍微彎曲或不彎曲。成熟之雌配子體可分為二部分，近維管束端形狀較細長或成圓柱形，為珠被細胞特化之表皮細胞層包圍，反足細胞於此部分之端點，胚乳核(endosperm nucleus)位於此部分之近珠孔端；近珠孔端部分無表皮細胞層，且形狀較為寬胖，此部分長度約為一串紅大孢子母細胞長度之三分之二(Carlson and Stuart, 1936)。雌配子體屬於此型之鼠尾草屬植物尚有草地鼠尾草、*S. apiana*、*S. columbariae* 及 *S. glutinosa* L. (Carlson and Stuart, 1936；Schnarf, 1917)。

M type 之胚囊中已受精之胚乳核第一次行縱向分裂，近珠孔端之子胚乳核進入無表皮細胞層之胚囊區，行一次分裂後形成珠孔端吸器並發育深入、破壞珠被細胞；另一子胚乳核再行一次縱向分裂，近合點端之子核進入合點端部分之端點再行一次分裂形成合點端吸器。受精後離胚較遠部分之懸柄細胞不分裂，但持續延長將原胚推入受表皮細胞層包圍之幼胚乳，懸柄壽命較 S type 短(Carlson and Stuart, 1936)。

2. *Salvia splendens* type (S type)

以一串紅為代表之 S type 雌配子體，其長度約為寬度之二倍，位於珠柄遠端，卵細胞及初級胚乳細胞核較大，合點端位於維管束(vascular bundle)末端，含三個反足細胞核(antipodal nuclei)，凸出狀，珠孔端凹陷，屬於 S type 之鼠尾草屬植物尚有墨西哥鼠尾草、*S. greggii*、*S. azurea* Michx. ex Lam. 及 *S. lanceolata* Lam. (Billings,

1909；Carlson and Stuart, 1936)。

S type 之胚囊中已受精之胚乳核行第一次行縱向分裂，兩細胞為一橫向細胞壁分隔，位於核點端之子胚囊核只再行一次分裂後構築成合點端吸器，並延伸至維管束終點；位於珠孔端之子胚囊核再行一次縱向分裂，近珠孔端之子核分裂形成二核或三核之珠孔端吸器，另一子核則持續分裂形成胚乳主體，胚乳細胞一開始會先迅速發育深入珠被組織，爾後橫向發育取代珠孔端吸器。合子形成之短懸柄一端延伸將原胚推入幼胚乳組織，另一端則深入珠孔端吸器(Carlson and Stuart, 1936)。

M type 及 S type 之胚與胚乳發育有 3 項差異：1. S type 之懸柄短、高活性，具將珠孔端吸器吸收之養分運輸至胚之功能、2. S type 無表皮細胞層限制胚乳發育，其胚乳早期即發育且深入至珠被；M type 胚乳發育受表皮細胞層限制，其遠離胚部分之懸柄無細胞分裂但延伸至珠孔端吸器，似乎不具連接珠孔端吸器與胚之功能、3. M type 及 S type 兩者均具合點端吸器及珠孔端吸器，M type 之珠孔端吸器位於珠孔溝(micropylar canal)及胚乳中間，而 S type 之珠孔端吸器在胚乳細胞單一側向發育過程中會被擠到側向，約與珠孔溝平行(Carlson and Stuart, 1936)。

依親緣關係分類，同為第一分支，草地鼠尾草之雌配子體型為 M type，而 *S. lanceolata* 之雌配子體型為 S type (Walker et al., 2004；Will and Claßen-Bockhoff, 2014)；同為 subg. *Calosphace*，屬於第二分支之 *S. apiana*、*S. columbariae*、*S. mellifera*，雌配子體型為 M type，而一串紅、墨西哥鼠尾草、*S. greggii* 及 *S. azurea* 之雌配子體型則為 S type；而雌配子體型為 M type 之 *S. glutinosa* 則屬第三分支(分布於東亞之鼠尾草) (Billings, 1909；Carlson and Stuart, 1936；Schnarf, 1917；Walker and Sytsma, 2007；Walker et al., 2004；Will and Claßen-Bockhoff, 2014)，無法以不同分支判斷鼠尾草之雌配子體型，鼠尾草之雌配子體型可能亦於各分支內平行演化，不同之雌配子體型受精後發育速率不同，可能會影響種間雜交之成功與否。



(五) 花色素及花色遺傳

1. 鼠尾草屬植物花色素(附錄 4)

花色素(anthocyanins)大量存在於花色為紅色或紫色之鼠尾草屬植物中(Asen, 1961; Lu and Foo, 2002; Shibata et al., 1966), 一串紅花葵苷(salvianin)為花葵素雙葡萄糖苷(pelargonidin diglucoside), 並含咖啡酸(caffeic acid)及丙二酸(malonic acid)基團。一串紅花葵苷結構為 pelargonidin 3-(6-caffeoylglucoside)-5-(4, 6-dimalonylglucoside) (1) (Kondo et al., 1989), 及其 mono-和 bis-demalonyl 衍生物(2、3) (Kondo et al., 1989; Tomas-Barberan et al., 1987)。

一串紅花葵苷之 caffeoyl 基團可替換為 *p*-coumaroyl 基團, 成為 pelargonidin 3-(6-*p*-coumaroylglucoside)-5-(4, 6-dimalonylglucoside)或 monardaein (4)與其去二丙酸衍生物(5、6) (Tomas-Barberan et al., 1987)。Pelargonidin 糖苷之核心花色素可替換為 cyanidin 和 delphinidin, 形成 cyanidin 和 delphinidin 3-(6-caffeoylglucoside)-5-(dimalonylglucosides)或 3-(6-*p*-coumaroylglucoside)-5-(dimalonylglucosides) (7、10、13、16), 以及其去二丙酸衍生物(8、9、11、12、14、15、17、18), 以上均可見於花色為紅色、紫色及藍色之鼠尾草屬植物(Kondo et al., 1989; Takeda et al., 1986; Tomas-Barberan et al., 1987)。pelargonidin 糖苷之核心花色素亦可被 malvidin 取代, 形成 salviamalvin [malvidin-3-(6-*p*-coumaroylglucoside)-5-(6-malonylglucoside)] (20)。藍花之粉萼鼠尾草則分離出 salviamalvin 和 malonylawobanin (17) (Kondo et al., 1989)。Haque 等(1981)指出十種鼠尾草屬植物中, 花色為紅色、緋紅色及粉紅色之品種, 其花色素含 pelargonidin, 而藍色和紫色系之鼠尾草之花色素為 cyanidin 衍生物(Haque et al., 1981)。藍色花之 *S. uliginosa* 花瓣中含乙醯化之花色素 delphinidin 3-(6-*p*-coumaroylglucoside)-5-(4-acetyl-6-malonylglucoside) (19) (Ishikawa et al., 1999)。長蕊鼠尾草之藍色素 protodelphin 則由花色素之 malonylawobanin [delphinidin-3-(6-*p*-coumaroylglucoside)-5-(6-malonylglucoside)] (17)、黃酮(flavone)類之 apigenin 7, 40-diglucoside 及鎂離子共同組成(Takeda et al., 1994)。



2. 一串紅之花色基因

一串紅原種或野生種花色為紅色，引進園藝栽培後不久獲得紫色及白色之變異株一串紅(Bailey, 1976)，目前流通品種花色更有玫瑰色、鮭魚色、粉紅色或雙色等變化(Robertson and Ewart, 1990)，花色主要由 *B*、*E*、*Int*、*L*、*P*、*R* 及 *V* 等基因控制(Hendrychová-Tomková, 1964；Robertson and Ewart, 1990)。

(1) 完全顯性基因

影響紅色系之基因有 *R*、*L* 及 *Int* 基因，其中 *R* 基因為顯性時花朵顏色較隱性者強，*L* 基因控制色素分布之均勻度，帶有顯性 *L* 基因時，色素均勻分布於花朵各部位，若為隱性同質結合，則色素主要分布於花冠外表皮，內表皮則近乎白色，使花朵顏色感覺較淡；而 *Int* 基因控制顏色強度，顯性 *Int* 基因對顯性 *R* 基因或顯性 *L* 基因無影響。例如基因型 *R_L_* 為紅色、基因型 *rrL_* 為玫瑰色、基因型 *R_ll* 為鮭魚色、基因型 *rrll* 則為粉紅色，當 *Int* 基因為隱性同質結合與基因型 *R_L_* 產生之花色亦為玫瑰色(Hendrychová-Tomková, 1964；Robertson and Ewart, 1990)。

(2) 不完全顯性基因

V 基因會使花色轉為紫色，基因型 *VV* 為紫色花、基因型 *Vv* 為紫紅色花。當 *L* 基因為隱性同質結合時會稀釋 *V* 基因之作用，產生淡紫色花，*Int* 基因為隱性同質結合時亦會與 *V* 基因有交互作用，基因型 *VVL_IntInt* 為紫灰色、基因型 *VVL_intint* 為玫瑰紫灰色，而 *R* 基因對 *V* 基因無影響(Hendrychová-Tomková, 1964；Robertson and Ewart, 1990)。

B 基因使花色產生紫色色偏，當 *R*、*L* 及 *Int* 基因均為顯性時，基因型 *BB* 使花色由紅色轉為酒紅色，基因型 *Bb* 使花色為偏紅之酒紅色。*V* 基因不受 *B* 基因影響。當花色為淡色系，如鮭魚色及粉紅色時，無法區分 *BB* 及 *Bb* 基因型(Robertson and Ewart, 1990)。

E 基因可稀釋 *R*、*L*、*Int*、*V* 及 *B* 基因產生之顏色，基因型 *ee* 為深色調，基因型 *Ee* 為淡色調，而基因型 *EE* 之花色最淡(Robertson and Ewart, 1990)。Robertson 和 Ewart (1990)於參試之一串紅品種中，僅於橘色花品種中發現顯性之 *E* 基因。

(3) 花色素抑制基因

P 基因控制植株有無花色素形成，基因型 *pp* 為白色花，對 *R*、*L*、*Int*、*E* 基因為隱性上位，*P* 基因與 *V* 基因連鎖(Hendrychová-Tomková, 1964; Robertson and Ewart, 1990)。

總結上述各基因效果，原始一串紅色花色之基因型為 *PPvvbbRRLLIntIntee*，當 *R*、*L* 及 *Int* 基因突變為隱性且同質結合時，會產生不同之紅色。當 *P* 基因突變為隱性且同質結合時，花色素生合成受抑制，使花色呈現白色。當 *V* 基因突變為顯性時，花色轉為紫色。當 *B* 基因突變為顯性時，花色轉為酒紅色。當 *E* 基因突變為顯性時，花色為橘色。此外，*E*、*Int*、*L* 基因具有稀釋花色之效應，可能會使花色變淡(Hendrychová-Tomková, 1964; Robertson and Ewart, 1990)。

3. 紅花鼠尾草之花色基因

Kumar (1942)於 1936 年在自家花園近 300 株之紅花鼠尾草中獲得花色突變單株，其花冠外部為淡粉紅色、唇瓣內部為鮭魚色至粉紅色，此單株之自交後代花色與原突變株相同，其他性狀均與原紅色花之紅花鼠尾草相同，且染色體數與原紅色花之紅花鼠尾草相同，均為 $2n = 22$ ($n = 11$)，突變只影響花色基因(Kumar, 1942)，且花色基因突變為隱性(Kumar, 1943)。

(六) 鼠尾草屬植物花粉核型、形態、活力及雄不稔

1. 花粉核型及形態與花粉活力之相關性

花粉於花藥開裂後，依生殖核(generative nucleus)是否已分裂為二個精核，可分為雙核(binucleate)及三核(trinucleate)型花粉。雙核型花粉粒落於柱頭萌發後生殖

核才行有絲分裂成二精核；三核型花粉於花藥開裂時生殖核已分裂為二精核(Brewbaker, 1957)。依 Brewbaker (1967)調查 265 科共 2000 種開花植物，其中 70% 之植物花藥開裂時花粉均僅具雙核，179 科植物之花粉為雙核型，54 科之植物之花粉為三核型，另有 32 科植物之花粉則包含雙核型及三核型。同屬植物之花粉核型大多相同，然而虎耳草屬(*Saxifraga* L.) 77.4%之物種花粉為雙核型，22.6%之物種花粉為三核型(Zhang and Gornall, 2011)。冷子番荔枝(*Annona cherimola* Mill.)之花粉於花藥開裂前輕微脫水，可促進花粉第二次有絲分裂及促進澱粉分解(Lora et al., 2012)，而花粉發育溫度由 15°C 提高至 25°C 時，花藥開裂時三核型花粉佔總花粉比例由 4%提高至 63% (Lora et al., 2009)。同屬植物花藥開裂時之花粉核型多相同，Lora 等人(2009)指出少數三核型植物因第二次減數分裂時間與近花藥開裂時間相近，使花藥開裂後有二核及三核花粉共存，花粉發育之溫度亦會影響花藥開裂時三核花粉之比例。

花粉核型會影響花粉萌發之情形，相較於雙核型花粉，三核型花粉因粒線體發育良好(Hoekstra, 1979)，呼吸作用與新陳代謝速率高(Hoekstra, 1979；Hoekstra and Bruinsma, 1975, 1978, 1979)，花粉粒壽命較雙核型者短(Brewbaker, 1967；Heslop-Harrison, 1979；Hoekstra and Bruinsma, 1975；Leduc et al., 1990)，也較難離體培養(Brewbaker, 1957)，然花粉萌發速率及花粉管生長速率較快(Lora et al., 2009；Mulcahy and Mulcahy, 1988)。雙核型依花粉萌發花粉管時可分為二階段，第一階段為花粉管剛萌發至尚未形成胼胝質(callose)栓塞(plug)時，生長之營養源自花粉粒本身，為自營(autotrophic)階段，此階段花粉管生長緩慢，當花粉管形成胼胝質栓塞後，花粉管生長快速，由花柱提供花粉管生長所需養分，為異營(heterotrophic)階段(Mulcahy and Mulcahy, 1988)。而三核型花粉萌發時，花粉管生長速率亦有先低後高之情形，但兩階段均為異營(Mulcahy and Mulcahy, 1988)。

唇形科物種之成熟花粉同時有雙核型及三核型(Erdtman, 1957；1969)，雙核型之成熟花粉通常具三溝，少數為四溝，而三核型之成熟花粉則多為六溝(Erdtman,

1957), Erdtman (1967) 及 Özler 等人 (2011) 亦指出鼠尾草屬植物之正常成熟花粉為 6 溝。日本紫花鼠尾草 (*S. japonica* Thunb.) 及一串紅之成熟花粉粒為三核型 (庄等, 2008; 李, 2003)。然而日本紫花鼠尾草與阿里山紫花鼠尾草 (*S. arisanensis* Hayata) 部分族群具巨大花粉粒之存在 (吳, 1973; Wu and Huang, 1975), 此巨大花粉具活力, 但溝數為 7 或 8 溝, 花粉溝之排列無規律, 且花粉活力較無巨大花粉粒之族群或其他臺灣原生鼠尾草屬植物低, 花粉染色體數亦為無巨大花粉粒之族群或其他臺灣原生鼠尾草屬植物之二倍, 吳 (1973) 推測巨大花粉粒之形成為四倍體所造成。紅花鼠尾草 'Coral Nymph' 經秋水仙素誘導產生四倍體植株, 其花粉粒大小較二倍體植株之花粉粒大, 且四倍體植株具稔實性 (Kobayashi et al., 2008)。李 (2003) 指出日本紫花鼠尾草不具活力花粉粒有粒徑非常小及稍小二種, 前者為 4 溝, 占所有花粉之 23.51%, 且內無染色質, 而後者粒徑較正常有活力者稍小, 亦為 6 溝, 由外部形態不易與有活力者區分, 於花藥開裂後即喪失活力, 可能與澱粉粒於花藥開裂後迅速分解有關 (李, 2003)。墨西哥鼠尾草不正常或失去原形之花粉粒, 具有 4、5、7、8、9、10 及 11 溝等多種類型, 其花粉具多型性 (Gupta and Sharma, 1990), 墨西哥鼠尾草多數花朵為雄不稔 (Haque and Ghoshal, 1981)。Maurizio (1956) 指出多倍體化或染色體數增加可能是導致鼠尾草花粉溝數異常之原因, 例如一串紅二倍體個體之花粉粒為 6 溝, 三倍體個體花粉粒多為 6 溝, 為 7 溝者少, 四倍體個體花粉粒多為 7、8 溝, 為 6、9 及 10 溝者少, 八倍體個體花粉粒多為 8 溝, 為 7 及 9 溝者少, 一串紅中以四倍體個體之花粉粒最大, 而三倍體及八倍體個體之花粉粒則近似於二倍體者, 且隨倍體數增加, 缺陷花粉 (defective pollen) 如空心或敗育之花粉比例愈高 (Maurizio, 1956)。草地鼠尾草二倍體個體之花粉粒為 6 溝, 四倍體個體之花粉粒多為 8 或 9-10 溝, 為 6、7、11 或 12 溝之花粉粒較少, 四倍體個體之花粉粒體積大於二倍體者, 且缺陷花粉之比例亦較高 (Maurizio, 1956)。整體而言, 花粉粒大小隨花粉溝數增加有增加趨勢 (Gupta and Sharma, 1990)。Erdtman (1969) 提出倍體化增加除了造成花粉體積增加外, 會造成花粉溝數增加之觀點, 然而 Saggoo 和 Bir (1983) 則提出反證, 指出鼠尾草屬植物之花粉粒大小與染色體數目無關, 有

些具有自然之種內染色體數量變異之物種，不論是多倍體或非整倍體，其花粉溝特徵會維持不變。此外，Erdtman (1969)提及種間雜交後代之花粉具多形性，並提出若一物種之花粉有異質、多形或敗育現象，此物種本身可能是種間雜交種。本屬可由花粉粒大小、溝數推論植株之倍體數及染色體數是否異常。

2. 雄不稔

一串紅雄不稔系統有二，1962 年於一串紅‘Harbinger’族群中觀察到雄不稔單株，控制此雄不稔性狀之基因為 *S* 顯性基因，基因型 *S*_ 為雄不稔(Ewart, 1976)。而 1967 年於一串紅‘Bonfire Early Strain’族群中也獲得雄不稔單株，並將控制雄不稔之基因命名為 *F*，基因型 *ff* 導致雄不稔(Ewart, 1976)。以顯性雄不稔系統建立之 *F*₁ 品種有 1972 年之‘Hot Pants’、1975 年之‘Torch’及 1976 年之‘Trail Blazer’與‘Tallyho’ (Ewart, 1976)。丹參(*S. miltiorrhiza* Bunge)雄不稔突變 Sh-B 品系之基因型為 *MSms* (Shu et al., 2012)，產生雄不稔原因為花藥內壁(endothecium)加厚，花藥無法正常開裂、小孢子母細胞周圍無或極少胼胝質產生、絨氈層(tapetum)發育異常及花粉粒畸形，在花藥發育過程中各個階段均會產生不稔之小孢子或花粉粒(舒等，2006)。*S. nemorosa* 花藥內無花粉，減數分裂於粗絲期(pachytene)發生異常，染色體及細胞內含物敗育，原生質失去結構、細胞膜萎縮、細胞核崩潰；*S. officinalis* 則於減數分裂間期(interphase)發生異常，造成部分或完全敗育之花粉粒(Linnert, 1955)，減數分裂異常會造成本屬植物花粉敗育率增加(Haque and Ghosal, 1980；Wu and Huang, 1975)。此外，墨西哥鼠尾草花朵多為雄不稔，不論開放授粉或人工授粉均未結實，可能為其無可稔花粉(Haque and Ghoshal, 1981)。造成本屬雄不稔之原因有花藥無法開裂、花藥發育異常及配子體發育異常，可利用雄不稔系建立鼠尾草屬 *F*₁ 品種。

染色體數為 $2n = 14$ 之 *S. officinalis*、三裂鼠尾草及 *S. tomentosa* 相互雜交，存活至開花之 *S. officinalis* × *S. fruticosa*、*S. fruticosa* × *S. officinalis* 及 *S. tomentosa* × *S. officinalis* 種間雜交後代小孢子母細胞減數分裂期間，雖可見 7 組配對正常之二價染色體，但於胞減數分裂結束、四分體期時敗育率為 50%-70%，且所有雜交組

合後代之花粉活力與結實率均遠低於親本(Putievsky et al., 1990)。親本染色體數均為 $2n=30$ 、染色體核型相近之 *S. apiana* 和 *S. mellifera* 之種間雜交，小孢子母細胞減數分裂時可見染色體橋及斷裂(Epling et al., 1962)，種間雜交花粉具活力但低於親本(Meyn and Emboden, 1987)；而染色體數為 $n=16$ 之 *S. munzii* 和 *S. apiana* 雜交，種間雜交後代染色體數為 $n=16$ ，種間雜交花粉活力亦低於親本(Epling, 1940)。自然種間雜交之粉萼鼠尾草 [$2n=18$ (Haque, 1981) 或 $2n=20$ (Alberto et al., 2003)] 和 *S. longispicata* [$2n=22$ (Mercado et al., 1988)] 雜交之後代雄不稔(Clebsch, 1997)，顯示種間雜交後代花粉活力低，可能與花粉減數分裂過程異常有關。

由以上可知本屬植物正常花粉粒為 6 溝花粉，當染色體倍化、染色體數異常、減數分裂過程異常及花藥發育異常時，異常花粉粒比率增加、花粉活力低，甚至造成雄不稔，可由花粉之多型性推論花粉稔性，雄不稔有助於生產 F_1 品種。

(七) 雜交後代稔實性及後代表現

Tychonievich 和 Warner (2011) 研究中 5 個成功鼠尾草屬種間雜交組合中，親本染色體基數相同之雜交後代不具稔實性，親本染色體基數不同之雜交後代則具稔實性，其中 *S. transsylvanica* $\times$ *S. involucrata* 之雜交後代為異源多倍體(Tychonievich and Warner, 2011)，而自然種間雜交中，親本染色體基數不同之 *S. $\times$ sylvestris* 亦具稔實性(von Marilaun, 1891)。然而本屬種間雜交之稔實性無法完全僅依親本染色體基數判斷，例如染色體數相同之 *S. officinalis*、三裂鼠尾草及 *S. tomentosa* 雜交，種間雜交後代可結實，但自然結實率遠低於親本(Putievsky et al., 1990)；染色體數相同且核型相似之 *S. apiana* 和 *S. mellifera*，其種間雜交後代亦具稔實性(Epling, 1947; Epling et al., 1962; Grant and Grant, 1964)。種間雜交 F_1 開放授粉結實率低，可能為種間雜交 F_1 因花形介於兩親本，導致種間雜交 F_1 缺乏合適之傳粉者，此外，種間雜交 F_1 以人工授粉與兩親本回交，雜交胚多萎縮無活力，僅得少數具活力之種子(Grant and Grant, 1964)。

由前人研究推測種間雜交後代稔實性低可能原因有三：1. 種間雜交後代於自然界缺乏傳粉者，使自然結實率低、2. 配子體減數分裂異常及 3. 種間雜交後代授粉後之受精胚敗育。

S. nemorosa × *S. transsylvanica* 之自交 F₂ 世代株高與花朵長度、分支數、到花日數、葉長成正相關，但相關性低，仍可從 F₂ 世代中選出株型矮小、花朵大、分支數多、到花日數少之植株(Tychonievich and Warner, 2011)。

二、花粉活力及萌發檢測

受精作用為有性生殖必需步驟，花粉活力、萌發能力及花粉管生長影響受精作用及結實(Widerlechner et al., 1983；Williams et al., 1982)，而花粉活力受基因、溫度、濕度、花朵年齡及植株生理狀態等影響(Adhikari and Campbell, 1998；Johri and Vasil, 1961)，花粉檢測可分為體內(in vivo)萌發檢測、離體(in vitro)萌發檢測及化學染色法(Shivanna and Rangaswamy, 1992)。

(一) 花粉體外萌發檢測

花粉離體萌發檢測為以固態或液態之培養基進行花粉培養，不同植物適合之培養基組成分不同，多數植物僅需硼酸(boric acid)、鈣離子(Ca²⁺)與蔗糖即可萌發(Shivanna and Rangaswamy, 1992)，然少數植物花粉可於水中萌發，如菸草(*Nicotiana tabacum* L.)、山茶(*Thea sinensis* L.)等(Loo and Hwang, 1944)，且同屬不同種之花粉是否可於去離子水中萌發亦不同，如岩桐屬(*Sinningia* Nees)之斷崖女王[*S. leucotricha* (Hoehne) H.E. Moore]、美花岩桐(*S. eumorpha* H.E. Moore)及香岩桐[*S. conspicua* (Seem.) Nicholson]之花粉於去離子水中無法萌發，而艷桐草[*S. cardinalis* (Lehm.) H.E. Moore]、*S. aggregata* 與超迷岩普希拉[*S. pusilla* (Mart.) Baill]之花粉可於去離子水中萌發(林, 2010)；鳳仙花屬(*Impatiens* L.)之棣華鳳仙花(*I. devolii* Huang)及非洲鳳仙花(*I. walleriana* Hook.f. 'Accent Rose')之花粉於去離子水中無法萌發，

然以去離子水培養黃花鳳仙花(*I. tayemonii* Hayata)及紫花鳳仙花(*I. uniflora* Hayata)之花粉，有少量花粉萌發(王，2011)。

硼酸可促進花粉對蔗糖之吸收及花粉管生長(O'Kelley, 1957)、促進花粉萌發(Subbaiah, 1984; Voyiatzi, 1995)，並可降低花粉粒與花粉管之爆裂(bursting)現象(Ferrari and Wallace, 1975; Vasil, 1987)；鈣離子為花粉萌發及花粉管生長所需物質，且可克服花粉萌發之群體效應(population effect)，而提高花粉萌發率(Brewbaker and Kwack, 1963)。

蔗糖可調節培養基之滲透壓(Brink, 1924)，亦為培養基中花粉萌發之能量來源(O'Kelley, 1955)。當培養基中蔗糖濃度過低，可能導致花粉粒或花粉管爆裂、生長能量不足而降低花粉萌發率(Adhikari and Campbell, 1998; Brink, 1924; O'Kelley, 1955)。不同植物之花粉體外萌發適合之蔗糖濃度可能不同(Shivanna and Rangaswamy, 1992)，如彩葉芋(*Caladium × hortulanum* Birdsey)花粉萌發僅需 5%蔗糖之培養基(Deng and Harbaugh, 2004)；鵝鑾鼻燈籠草(*Kalanchoe garmbiensis* Kudo) (侯和朱，2004)及韭蘭屬植物(*Zephyranthes* Herb.) (留，2008)花粉萌發適合含 5%-10%蔗糖之培養基；飛燕草屬植物(*Delphinium* L.) (Honda et al., 2002)及山龍眼科植物(*Banksia menziesii* R. Br.) (Magurie and Sedgley, 1997)花粉萌發適合含 15%蔗糖之培養基；大花山茱萸(*Cornus florida* L.) (Craddock et al., 2000)、鳳梨科植物(Bromeliaceae) (Parton et al, 2002)及大白菜(*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) (Sato et al., 1998)花粉則在含 20%蔗糖濃度之培養基中有較佳萌發率。

同屬不同種之花粉體外萌發適合之蔗糖濃度不同，如石竹屬(*Dianthus* L.)之美國石竹(*D. barbatus* L.)適合含 15%蔗糖之培養基，巴陵石竹(*D. palinensis* S.S. Ying)適合含 20%蔗糖之培養基，而瞿麥[*D. superbus* L. var. *superbus* (Masamune) Liu & Ying]於 15%-20%蔗糖之培養基花粉萌發率較佳(彭，2007)；岩桐屬之美花岩桐及香岩桐於含 10%蔗糖之培養基萌發率較佳，艷桐草於含 15%蔗糖之培養基中萌發率最佳，而斷崖女王及超迷岩普希拉適合含 10%-15%蔗糖之培養基(林，2010)；鳳

仙花屬之非洲鳳仙花於含 0%-5%蔗糖之培養基中萌發率較佳，紫花鳳仙花適合含 0%-10%蔗糖之培養基，而棣華鳳仙花及黃花鳳仙花則適合含 10%-15%蔗糖之培養基(王，2011)。同種不同品種之花粉離體培養適合之蔗糖濃度亦可能不同，如玫瑰(*Rosa hybrida*)之品種‘Ferry Porche’、‘B. Masterpiec’、‘Q. Elizabeth’、‘John F. Kennedy’之花粉最適離體培養基蔗糖濃度為 15%，而‘Lady X’之花粉於含 20%蔗糖之培養基花粉萌發率較佳(Voyiatzi, 1995)。

花粉萌發之最適溫度依物種/品種不同而不同，原生於北溫帶(north temperate zone)至北帶凍原(north frigid zone)地區之飛燕草屬植物，八種飛燕草屬植物中，*D. ajacis* L.之花粉於 15°C 下萌發率最高，而其餘之飛燕草花粉則於 15-20°C 下萌發率最佳 (Honda et al., 2002)。主要分布於熱帶至亞熱帶地區之岩桐屬植物，*Sinningia aggregate*、斷崖女王及超迷岩普希拉之花粉萌發適溫較高，約為 28 至 30°C，然艷桐草、香岩桐及美花岩桐之花粉花粉萌發適溫較低，約為 25-26°C (林，2010)。酪梨(*Persea americana* Mill.)不耐寒之西印度種‘Maoz’之花粉僅於 30°C 有最佳萌發率，而較耐寒之瓜地馬拉種、墨西哥種及兩者間雜交種，五個品種之花粉於 20-30°C 萌發率均良好(Alcaraz et al., 2011)。花生(*Arachis hypogaea* L.) ICGV 1236 及 55-437 品系之花粉萌發適溫為 36.5°C，然 Kadiri 3 及 ICGV 92116 品系之花粉可萌發最高溫為 37.5°C (Kakani et al., 2002)。而棉花(*Gossypium hirsutum* L.) ST 4793 R 及 ST 4892 BR 品系之花粉萌發適溫分為 28.4°C 及 35.4°C (Kakani et al., 2005)。

花朵年齡會影響花粉活力與萌發率，*S. verbenaca* 之花藥於花朵開放當天即開裂，但花粉萌發率於開花後 2 天達最高(Navarro, 1997)；*S. sclareoides* 花朵開放當天花藥開裂，但花粉於柱頭上萌發率低，開花後 1 天花粉萌發率達最高(Jorge et al., 2015)。艷桐草花朵開放當天之花粉萌發率高達 54%，開花第 3 天之花粉萌發率僅 11% (林，2010)；洋蔥(*Allium cepa* L.)花朵開放當天至開花後 1 天之花粉有最佳萌發率，隨開花天數增加，花粉萌發率顯著下降(Chang and Struckmeyer, 1976)。

成熟花粉粒之核數亦會影響花粉離體培養難易度，三核型花粉較雙核型花粉

不易離體培養(Brewbaker, 1957)。三核型花粉離體培養基之滲透潛勢需低(Shivanna and Sawhney, 1995)，鼠尾草屬植物之成熟花粉為三核型(庄等，2008；李，2003；Erdtman 1967)，且柱頭為乾型、無乳突細胞(papillae) (Owens and Uberta-Jiménez, 1992)，三核型花粉於乾型柱頭上之水分吸收(hydration)較緩慢且受柱頭調節(Bar-Shalom and Mattsson, 1977)，不若花粉為雙核型物種之柱頭具分泌物可提供花粉萌發之養分及適當滲透壓(Elleman et al., 1992)。

聚乙二醇(polyethylene glycol, PEG)為良好之滲透壓調節劑(Read et al., 1993a；Shivanna and Sawhney, 1995)，不會穿越細胞膜進入細胞干擾細胞生理代謝(Powell, 1980)，有助於花粉萌發及花粉管之生長(李等，1989；Ćalić et al., 2013；Leduc et al., 1990；Sakhanokhoa and Rajasekaran, 2010；Shivanna and Sawhney, 1995；Shivanna et al., 1997)。於培養基中添加高濃度蔗糖或 PEG 可降低培養基滲透潛勢，提高三核型花粉萌發率，且降低花粉粒及花粉管之爆裂現象(Alcaraz et al., 2011；Ferrari and Wallace, 1975；Sakhanokhoa and Rajasekaran, 2010；Shivanna and Sawhney, 1995；Zhang et al., 1997)。倍利星辰花(*Limonium perezii* L.)花粉於含 10%蔗糖之培養基中再添加 20% PEG-20000，花粉粒爆裂比率由 100%下降至 2% (Zhang et al., 1997)。油菜(*Brassica napus* L.) ‘Westar’花粉於含 5%或 10%蔗糖加 15% PEG-4000 之萌發率，與僅含 20%蔗糖之培養基相似(Shivanna and Sawhney, 1995)。

PEG 可能較蔗糖為更理想之滲透壓調節物質(Subbaiah, 1984；Zhang and Croes, 1982)。於相同滲透潛勢下，矮牽牛(*Petunia ×hybrida* Hort. Vilm. Andr.)花粉於 PEG 培養基中之花粉萌發率雖略低於蔗糖培養基，但花粉管長度較長且較似體內萌發之形態，培養花粉前後，蔗糖培養基之滲透潛勢較 PEG 培養基滲透潛勢差異大，且花粉粒細胞膜滲漏之程度為蔗糖培養基大於 PEG 培養基(Zhang and Croes, 1982)。介壽果(*Anacardium occidentale* L.)花粉於含 35%蔗糖之培養基中萌發率不超過 75%，且花粉管畸形，若添加不同濃度之 PEG-4000 並降低蔗糖濃度維持相同滲透壓條件，其花粉於含 20%蔗糖加 30% PEG-4000 培養基萌發率可達 90%以上

(Subbaiah, 1984)。此外，醣類容易進入細胞，可能會干擾花粉生理代謝而降低花粉萌發率(李等，1984；Goode and Hegarty, 1965；Subbaiah, 1984)。

同屬不同物種或不同品種之花粉最適之含蔗糖加 PEG 濃度組合之培養基可能不同，西番蓮屬(*Passiflora* L.)之花粉於含 0%蔗糖加不同濃度之 PEG-3350 無法萌發，若培養基中含蔗糖在加入 PEG，則可顯著增加花粉萌發率，百香果‘臺農一號’(*P. edulis* Sims × *P. edulis* f. *flavicarpa* Deg. ‘No. 156’)花粉於含 20%蔗糖加 15% PEG-3350 之培養基中，萌發率由 0%升至 25.7%；紫百香果(*P. edulis*) ‘No. 127’花粉於含 20%蔗糖加 10% PEG-3350 之培養基中，萌發率由 0%提升至 49.1%；大花西番蓮(*P. caerulea* L.)花粉於含 20%蔗糖加 15% PEG-3350 之培養基中，萌發率由 3.0%提升至 38.8%；然若培養基中 PEG 濃度過高也可能抑制花粉萌發(李等，1989)。芸薹屬(*Brassica* L.)之芥菜(*B. juncea* L.)、油菜及白菜(*B. campestris* L.)之三核型花粉分別適合含 5%蔗糖加 20% PEG-4000、10%蔗糖加 10% PEG-4000 與 10%蔗糖加 15% PEG-4000 之培養基(Shivanna and Sawhney, 1995)。然對某些為三核型花粉之物種而言，蔗糖並非必要培養基成分(Bar-Shalom and Mattsson, 1977；Leduc et al., 1990)，如薺菜[*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.]花粉於無蔗糖加 12% PEG-4000 之培養基中，萌發率可達 47%；於含 4%蔗糖卻不加 PEG 之培養基萌發率較低，且花粉管長度亦較短(Leduc et al., 1990)。培養基添加之 PEG 分子量亦會影響花粉萌發率，如薺菜花粉於含相同莫爾濃度之 PEG-4000、PEG-1500、PEG-600 或 PEG-400 之培養基，以添加 PEG-4000 之花粉萌發率最佳(Leduc et al., 1990)。

PEG 雖可改善花粉粒與花粉管之爆裂及畸形，但有些花粉仍會長出畸形花粉管，雙核型花粉如菸草花粉培養於含純化之 PEG 之培養基，可減少花粉管之爆裂，但培養 6-8 小時後花粉管仍出現糾結及尖端腫脹(swollen tip)現象(Read et al., 1993a)，使用未純化之 PEG 雖可使菸草花花粉長出正常粉管，但會抑制花粉生殖核分裂為精核(Read et al., 1993b)，若於含純化之 PEG 之培養基中額外添加 CuSO_4 或 FeSO_4 可改善此些現象，且使花粉管形態與於柱頭萌發之形態相似(Read et al.,

1993a)；而三核型花粉如倍利星辰花之花粉培養於含 PEG 之培養基，花粉管有尖端腫脹、花粉管分歧(branched)及單顆花粉粒長出二花粉管之現象(Zhang et al., 1997)。此外，未純化之 PEG 含對植物具毒性之雜質(Janes, 1974；Lagerwerff et al., 1961)，可能會造成花粉萌發率之下降(Ferrari and Wallace, 1975)，或抑制雙核型植物花粉之生殖核分裂為精核(Read et al., 1993b)。

於培養基中添加還原氮(reduced nitrogen)有助於雙核型植物花粉之生殖核分裂為精核(Read et al., 1993b)，並可供作花粉萌發異營階段之氮源，促進花粉管生長及延長花粉管體外萌發生長時間(Tupý et al., 1983；Mulcahy and Mulcahy, 1988)。還原氮中以酪蛋白水解物(casein hydrolysate, CH)促進雙核型之菸草屬(*Nicotiana* L.)植物之花粉生殖核分裂及花粉管生長效果最佳(Read et al., 1993b；Tupý et al., 1983)，而胺基酸如甘氨酸(glycine)、穀氨醯胺(glutamine)與天門冬醯胺(asparagine)，以及無機之氯化銨能促進生殖核分裂(Read et al., 1993b)。此外，麩胺酸(glutamic acid)、穀氨醯胺(glutamine)、天門冬胺酸(aspartic acid)及天門冬醯胺(asparagine)可促進煙草(*N. tabacum* L.)花粉管之生長(Tupý et al., 1983)。

菸草花粉於含 0.1% CH 之培養基中，花粉管生長時間可延長至 24 小時，花粉管長度為未含 CH 處理之三倍(Tupý et al., 1983)；白菜及紅花雪輪[*Silene dioica* (L.) Clairv.]花粉於添加 0.1% CH 之培養基，花粉萌發率及萌發速率均較未含 CH 處理者高(Mulcahy and Mulcahy, 1988)；倍利星辰花之花粉於含 0.1% CH 之培養基中，萌發率達 26%，較高或低 CH 濃度，花粉萌發率皆較低(Zhang et al., 1997)。

(二) 花粉體內萌發檢測

花粉體內萌發檢測為直接觀察花粉管於柱頭內生長，瞭解實際萌發與生長情形(Dempsey, 1962)。目前有許多染色方法可觀察花粉管於花柱內之生長情形，其中以苯胺藍(aniline blue)螢光染色技術為主，苯胺藍可與花粉管之胍氈質結合，於藍光照射下散發黃色螢光，可藉此觀察花粉管於柱頭內之生長情形(Kho and Baër,



1968；Shivanna and Rangaswamy, 1992)。

(三) 花粉化學染色法

化學染色法可快速檢測花粉活力，常見方法可分為花粉內含物染色法、酵素活性法及螢光染色(fluorochromatic reaction, FCR)法(Heslop-Harrison et al., 1984)，然化學染色法僅代表花粉活力，並不等於花粉實際萌發能力(Shivanna and Rangaswamy, 1992)。花粉內含物染色法常見有亞歷山大染劑(Alexander's stain)、醋酸洋紅(acetocarmine)及乳酸酚棉藍(lactophenol-aniline blue)等染劑。酵素活性法有硝基藍四氮唑(nitro blue tetrazolium, Nitro-BT)法、三苯基氯化四唑(2, 3, 5-triphenyltetrazolium chloride, TTC)法等。FCR 法最常以二乙酸螢光素(fluorescein diacetate, FDA)為染劑(Heslop-Harrison et al., 1984；Kerns and Inouye, 1993)。不同物種之花粉適合之測定活力方法可能不同(Abdelgadir et al., 2012；Huang et al., 2004；Parfitt and Ganeshan, 1989；Rodriguez-Riano and Dafni, 2000)，於鼠尾草屬植物中，前人研究曾使用之花粉化學染色法有乳酸酚棉藍染劑(吳，1973；Meyn and Emboden, 1987；Putievsky et al., 1990；Wu and Huang, 1975)及 FCR 法(李，2003)。乳酸酚棉藍染劑染色法可區分小孢子發生過程敗育與未敗之花粉，當花粉粒內部完全染為深藍色時視為未敗育花粉，若染色不完全或未染色則視為敗育花粉(Fernández-Illescas, 2010；Hauser and Morrison, 1964；Kerns and Inouye, 1993)。Heslop-Harrison 等人(1984)指出化學染色法中，以 FCR 法檢測花粉活力對花粉萌發能力相關性最高，但 FCR 法於花粉活力檢測上有諸多限制，如使用未成熟花粉、在非最適離體培養基中檢測，可能高估具活力之花粉，而經保存之乾燥花粉未經適當處理或復水(rehydration)步驟，即進行 FCR 法檢測，可能低估實際花粉活力(Heslop-Harrison et al., 1984)，且 FCR 法亦可能無法區分新鮮花粉及死亡花粉(Zeng-Yu et al., 2004)。



三、種間雜交障礙

(一) 受精前障礙

觀察花粉管生長情形可判斷花粉與柱頭及花柱之親合性，可供早期育種親本篩選(Kho and Baër, 1968)，如自交親和(self-compatible)之野生型番茄(*Solanum peruvianum* L.)於自交後 16 小時花粉管可生長至花柱基部，然將不親合(incompatible)之花粉授於野生型番茄之柱頭，花粉可萌發進入花柱但生長較慢、花粉管先端較粗；將親合之花粉授於抱子甘藍(*B. oleracea* L. var. *gemmifera* DC.)之柱頭，花粉可順利萌發並進入柱頭上之乳突細胞(papillae)，而不親合之花粉雖可萌發，但花粉管於乳突細胞外纏繞(coil)，無法進入乳突細胞(Kho and Baër, 1968)。

不親和之花粉管可有多種形態，包括先端漸尖、先端輕微腫脹、先端破裂、粗胖且常破裂、纏繞、旋轉、先端膨大成球、近先端處膨脹、穗狀腫脹及生長停止並於先端累積大量胼胝質等(Williams et al., 1982)。花粉管停止生長之位置包含花粉粒無法於柱頭萌發、花粉管萌發但無法穿入柱頭、花粉管穿入柱頭但於花柱中停止生長、花粉管未能進入子房、珠孔或胚囊及花粉管於胚囊無法釋出精核(Williams et al., 1982)，花粉管亦可能進入胚囊內，但無法停止生長且不釋出精核，造成胚珠受損無法正常發育(Williams et al., 1986)。

同一種間雜交組合之正反交障礙可能不同，如蔥屬(*Allium* L.)以洋蔥(*A. cepa* L.)之花粉授於 *A. sphaerocephalon* L.之柱頭上，洋蔥之花粉管於花柱前端停止生長，花粉管短且有胼胝質不規則分布，然反交組合 *A. sphaerocephalon* 之花粉管則能順利進入洋蔥之珠孔端(Bino et al., 1989)；楊屬(*Populus* L.)種間雜交中，Aigeiros 節植物之花粉管無法穿入 Leuce 節植物之柱頭，反交時 Leuce 節植物之花粉管至少可生長至 Aigeiros 節植物花柱之三分之一，之後於花柱中終止生長(Gaget et al., 1984)。種間雜交組合中，以自交不親合(self-incompatible)物種之花粉授於自交親合物種之柱頭上，可成功受精獲得種子，然反交時發生受精前障礙之現象稱為單向

不親合(unilateral incompatibility)，如辣椒屬(*Capsicum* L.) (Onus and Pickersgill, 2004)、豬牙花屬(*Erythronium* L.) (Harder et al., 1993)、百合屬(*Lilium* L.) (Ascher and Drewlow, 1975；Ascher and Peloquin, 1968)、報春花屬(*Primula* L.) (Arnold and Richards, 1998)、茄屬(*Solanum* L.) (Gradziel and Robinson, 1991)等。此外，不同收集系(accession)會影響雜交成功與否，蔥(*A. fistulosum* L.)不同收集系之花粉管成功抵達洋蔥花柱末端並受精成功比率不同(Gonzalez and Ford-Lloyd, 1987)。

種間雜交之受精前障礙可藉不同授粉方式克服或增進雜交成功率：1. 誘導式授粉(mentor pollination)，以輻射或其它處理殺死與花柱親合之花粉後，再將之與不親合花粉混和後授粉(Knox et al., 1972, 1987；Nassar et al., 1996；Stettler, 1968；Stettler and Guries, 1976；Van Tuyl et al., 1982, 1988；Wenslaff and Lyrene, 2000；Willing and Pryor, 1976)、2. 先鋒授粉(pioneer pollination)，先以死亡之親合花粉授粉，後授以具活力之不親合花粉(Van Tuyl et al., 1982)、3. 蕾期授粉(bud pollination)，取花朵開放前 2-3 天之柱頭進行授粉(Bhat and Sarla, 2004；Gradziel and Robinson, 1991；Samimy, 1991)、4. 切花柱或嫁接花柱(cut-style or grafted-style)法，如切除柱頭、部分花柱再授粉，或將與花粉親合之花柱嫁接在不親合之花柱上再授粉(Bhat and Sarla, 2004；Dubouzet et al., 1994；Van Tuyl et al., 1988)、5. 施用藥劑於花序或雌蕊上，改變柱頭、花柱特性或延長雌蕊壽命，提高受精機率(Nagarajan and Walton, 1988；Sarla, 1998)等。

(二) 受精後障礙

同屬不同物種之植物雜交時，常可見花粉管可抵達胚珠，受精後胚於成熟前即敗育，無成熟種子形成，如水仙百合屬(*Alstroemeria* L.) (De Jeu and Jacobsen, 1995)、小藜豆屬(*Cicer* L.) (Ahmad and Slinkard, 2004)、霞草屬(*Gypsophila* L.) (Kishi et al., 1994)、鳳仙花屬(王，2011)、囊距花屬(*Nemesia* Vent.) (Datson et al., 2006)、倒地蜈蚣屬(*Torenia* L.) (魏，2010)及鬱金香屬(*Tulipa* L.) (Van Creij et al., 1997a)等，顯示種間雜交障礙可能發生於受精之後。

若種間雜交之胚乳提早退化，會造成胚因養分供給不足而敗育(Al-Yasiri and Coyne, 1964；Forster and Dale, 1983b；Satina and Blakeslee, 1935)，如大麥(*Hordeum vulgare* L.)與裸麥(*Secale cereale* L.)雜交組合中，雜交親合與不親合之組合最主要差異為親合組合之雜交胚乳於授粉 5 天後仍繼續發育(Forster and Dale, 1983b)；水仙百合屬之種間雜交，於授粉後 21 天胚仍存在，然已無可見胚乳且胚珠開始萎縮、種子乾扁(De Jeu and Jacobsen, 1995)；蕓薹屬種間嵌合體(*B. juncea* L. × *B. oleracea* L.)之胚乳細胞於授粉後 18 天時消失，大部分胚仍停留於球胚期，胚珠於授粉後 22 天皺縮(Wang et al., 2011)；豇豆屬(*Vigna* Savi.)種間雜交[*V. vexillata* (L.) A. Rich. × *V. unguiculata* (L.) Walp.]雜交胚乳於授粉後 5 天退化，雜交胚於授粉後 5-8 天停滯生長(Barone et al., 1992)；茄屬種間雜交(*Solanum incanum* L. × *S. campylacanthum* Hochst. ex A. Rich.)之胚珠於授粉後 14 天發育正常，但於授粉後 28 天胚乳細胞形狀及大小不規則，且無細胞核及細胞內未含物質，此時胚珠已不可見雜交胚，作者提出胚乳除提供胚養分外，會調控胚於原胚至球胚之早期發育之假說，種間雜交之胚敗育可能是因胚乳釋出之植物荷爾蒙異常，或胚乳產生核酸酶(nuclease)及蛋白質水解酵素(protease)分解胚乳自身及胚(Lester and Kang, 1998)。Forster 和 Dale (1983b)則提出遠緣雜交時，親本間胚細胞之平均細胞複製時間(mean cell doubling time, MCDT)差異會影響雜交親和性，以 MCDT 相似之親本雜交較易成功，細胞有絲分裂或減數分裂速率與細胞核 DNA 含量呈正相關(Berrett, 1971；1972)，而種內不同品種間之 MCDT 差異則與基因型有關，相較於總 DNA 含量，MCDT 差異可能與異染色質之多寡關係較高(Forster and Dale, 1983a)，Masuelli (2001)於茄屬種間雜交組合試驗中應證此一假說。

同一屬內不同物種雜交，胚及胚乳停止發育或敗育之階段不盡相同，小藜豆屬(*Cicer* L.)之種間雜交胚除 *C. arietinum* L. × *C. echinospermum* Dav.於授粉後 10 天可發育至心形胚外，其他雜交組合皆停滯於原胚至球胚階段，而反交之胚發育停滯階段亦可能不同(Ahmad and Slinkard, 2004)；而菸草屬種間雜交則因珠被絨氈層細

胞不正常增生，壓迫胚及胚乳發育，使雜交胚發育達球胚便停滯生長(Brink and Cooper, 1941)；鬱金香屬之種間雜交(*Tulipa gesneriana* L. 'Christmas Marvel' × *T. agenensis* DC)則可觀察到發育至紡錘狀之胚(Van Creij et al., 1997b)。

種間雜交後代可能於不同發育階段死亡或產生畸型現象(Pickersgill, 1991)。鼠尾草種間雜交後代萌發率低，且多數於苗期即死亡，其中 *S. tomentosa* × *S. fruticosa* 之雜交種子萌發率雖為 100%，但後代均未存活至開花(Putievsky et al., 1990)。番椒屬 *Capsicum baccatum* L. × *C. tovarii* Eshbaugh, Smith & Nickrent 雜交之後代因初生根無法形成側根，於苗期即死亡(Pickersgill, 1991)，而 *C. annuum* L. × *C. galapagoense* Hunz.之雜交後代可順利生長至生殖生長前，雜交後代可形成花芽，然花芽於早期即敗育，而植株之分枝形態亦畸形化(Pickersgill, 1991)，另 *C. chinense* Jacq. × *C. baccatum* L. var. *pendulum* (Willd.) Eshbaugh 之 F₁ 後代全部出現葉片狹長、歪扭、表面具斑點，葉柄長、分枝多，花器扭曲且增厚及雌不稔之「virus-like syndrome」，然反交之 F₁ 後代均無此現象(Pickersgill, 1971)，此一現象為 *C. baccatum* 之基因與 *C. chinense* 之細胞質交感作用之結果(González de León, 1986)；而當 *C. chinense* 之同質結合基因於 *C. baccatum* 細胞質中，則會產生五倍體花藥(González de León, 1986)。罌粟屬(*Papaver* L.)之種間雜交後代之生長可分為三類，分別為：1. 植株於簇生階段死亡、2. 因莖頂分生組織死亡而叢生化，葉片黃化、扭曲，花朵不稔之似番茄叢生矮化病(tomato bushy stunt)植株、3. 植株可生長至生殖生長階段，但花朵小、多不具稔實性(McNaughton and Harper, 1960)。南瓜屬(*Cucurbita* L.)之種間雜交後代亦可觀察到具病毒病之徵狀(Whitaker and Bemis, 1964)。小藜豆屬種間雜交則有白化苗及根部發育不佳之情形(Badami et al., 1997)。水稻(*Oryza sativa* L.)之 F₁ 雜交弱勢有根部短、葉片捲曲及植株矮小，以 34°C 栽培可促進根部發育，減輕雜交弱勢現象(Saito et al., 2007)，其他作物如菸草屬、棉花屬(*Gossypium* L.)之種間雜交弱勢現象亦可藉由高溫栽培改善之(Philips, 1977；Yamada et al., 1999)。

四、鼠尾草屬草花育種目標

多倍體化可提高鼠尾草屬植物觀賞價值，例如紅花鼠尾草‘Coral Nymph’四倍體植株與二倍體植株相比，其葉片厚度較厚、花序及花朵均較大(Kobayashi et al., 2008)。由 *S. nemorosa* (♀)與 *S. transsylvanica* (♂)雜交之 F₂ 世代中，可選育株高矮小、花朵大、分支數多、到花日數少之植株(Tychonievich and Warner, 2011)。綜合 Kobayashi 等人(2008)及 Tychonievich 和 Warner (2011)調查之性狀，穗耕種苗公司、PanAmerican 公司之商品圖鑑及美國專利及商標局(United State Patent and Trademark Office)申請之新鼠尾草植物特性，可歸納出景觀用鼠尾草新品種之選育方向，包括株形緊密、大花性、多花性、新花色、早花、耐熱性佳、分支性佳及花期長等特性。

材料與方法 (Materials and Methods)



試驗一、鼠尾草屬植物之花器觀察及對傳粉模式之影響

參試之材料包括紅花鼠尾草(*Salvia coccinea* Juss. ex Murr.) ‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草[*S. nipponica* Miq. var. *formosana* (Hayata) Kudo]、一串紅(*S. splendens* Sell. ex Roem. & Schult) ‘Vista Red’。參試之紅花鼠尾草種子於 2013 年購自 Takii 公司(Takii Europe B.V., De Kwakel, The Netherlands)；黃花鼠尾草種子於 2012 年 9 月採自臺北陽明山國家公園二子坪，於 2012 年 10 月 12 日播種繁殖後，2013 年於日/夜溫 20/15°C 之自然光照型人工氣候室自交授粉收集之種子；一串紅種子於 2013 年購自 PanAmerican 公司(PanAmerican Seed Co., Ill., USA)。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’於 2015 年 3 月 4 播播於育苗室，黃花鼠尾草則於 2014 年 5 月 20 日播種。播種及定植介質皆使用泥炭苔：珍珠石 = 4：1 (體積比)之介質(Baled Growing Mix #1-P, Conrad Fafare Inc., Agawam, Mass., USA)，介質表面乾燥時即給水。每週施用一次 $1\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 之 20N-8.8P-16.6K (Peters 20-20-20, Scotts Co., Marysville, Ohio., USA)肥料溶液。播種及育苗方法為將單顆種子播於 128 格穴盤(每穴格 $3\times3\times3.5\text{ cm}$)，介質以底部吸水至飽和以維持介質濕度。育苗室之環境以 T5 螢光燈管(Master TL5 HE 28W/865, Royal Philips Co., Amsterdam, The Netherlands)為人工光源，平均光強度約 $250\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，每日光照 12 h (0800-2000 HR)，日/夜溫約 25/20°C，相對溼度 60%-70%。

紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’於播種後兩週即移植至直徑 10.5 cm 塑膠盆，並移入荷式威諾型具水牆降溫系統之玻璃溫室栽培。黃花鼠尾草小苗具 3-4 對展開葉片時移植至直徑 10.5 cm 塑膠盆，並移入日/夜溫 20/15°C 之自然光照型人工氣候室，當植株具 9-12 對展開葉片時再定植至直徑 15 cm 塑膠盆，於人工氣候室 2 月閉館期間暫時移至荷式威諾型具水牆降溫系統之玻璃溫室栽培。

於 2015 年 3 月 20 日將參試材料移入日/夜溫 20/15°C 之自然光照型人工氣候

室，給予無傳粉者之環境。於 2015 年 4 月進行試驗，平均日長約為 12.4-13.0 h。參試材料分別進行無人工授粉(without artificial pollination)、人工自花授粉(artificial autogamous pollination)及人工異株授粉(artificial xenogamous pollination)處理。除無人工授粉處理外，人工自花授粉及人工異株授粉於開花前 1 至 2 天將參試花朵除雄，僅保留雌蕊部分，有除雄及未除雄之植株分置於不同床架，避免花粉污染。花開當天以目標材料之新鮮花粉進行授粉，花序中花朵不同位置不影響結實率(Navarro, 1998)，故未特別固定參試之花朵節位。每株視為一重複，每處理四重複，每重複調查 25 朵花之結實率(seed set)及有結實花朵之結實數(seeds per flower)，並拍照記錄參試材料植株形態及開花當天之花器縱剖面與雄蕊構造，一串紅另記錄其不同花朵形態。

試驗二、培養基添加不同濃度之蔗糖對四種鼠尾草花粉萌發之影響

參試之材料包括紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’。參試之紅花鼠尾草及一串紅種子來源同試驗一；黃花鼠尾草種子於 2012 年 9 月採自臺北陽明山國家公園二子坪。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’於 2013 年 9 月 1 日播種，黃花鼠尾草則於 2012 年 10 月 12 日播種，育苗方法同試驗一。當紅花鼠尾草、一串紅及黃花鼠尾草小苗具 3 對展開葉片時移植至直徑 10.5 cm 塑膠盆，並移入具水牆降溫系統之圓頂力霸塑膠型溫室內；黃花鼠尾草植株具 9-12 對展開葉片時再定植至直徑 15 cm 塑膠盆。當紅花鼠尾草及一串紅可見花芽時移入日/夜溫 20/15°C 之自然光照型人工氣候室，而黃花鼠尾草則於 2013 年 7 月 1 日移入。

於 2014 年 1 月 12 日至 1 月 18 日，以 1.5 mL 微量離心管(microtube)，收集當天花藥完全開裂、聚集於花藥上之花粉，每支微量離心管內分別置入三朵紅花鼠尾草、三朵一串紅或兩朵黃花鼠尾草當天開放花朵之花粉，並於微量離心管內加入 1.0 mL 之二次蒸餾水(double distill water, ddH₂O)或添加含 0%、5%、10%、15%或

20%蔗糖之培養基，共六處理。以修改過 BK 培養基(Brewbaker and Kwack, 1963) 為基本配方，含 1.66 mM 硫酸鎂($\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$)、1.83 mM 硝酸鈣 $[\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}]$ 、0.99 mM 硝酸鉀(KNO_3)、4.85 mM 硼酸(H_3BO_3)。因鼠尾草屬植物為難離體培養之三核型花粉(庄等，2008；李，2003；Erdtman, 1954；Hoekstra, 1979；Hoekstra and Bruinsma, 1975, 1978)，故另添加 30% 聚乙二醇-3350 (polyethylene glycol-3350, PEG-3350) (Sigma-Aldrich Co., Louis, Mo., USA)降低培養基滲透勢(李等，1989；Shivanna and Sawhney, 1995)、0.1%酪蛋白水解物(casein hydrolysate, CH) (Sigma-Aldrich Co., Louis, Mo., USA)提供還原氮(Tupý et al., 1983；Mulcahy and Mulcahy, 1988)以幫助花粉萌發。修改過 BK 培養基添加蔗糖及 0.1% CH 後，以 pH meter (SP-2300, Suntex Instruments Co., Taipei, Taiwan)校正培養基之 pH 至 5.6-5.7，再添加 30% PEG-3350，置於 20°C 水浴暗培養。

試驗之每組培養基以露點水分潛勢測定儀(WP4 Dewpoint PotentialMeter, Decagon Devices Inc., Pullman, Wash., USA)量測水分潛勢，每組培養基分別配製 3 次，測定時之溫度介於 19-23°C，將測得之值取平均以 MPa 單位表示之。

暗培養 6 h 後，以塑膠滴管吸去微量離心管之 0.5 mL 上清液，再吸放數次使樣品混和均勻，取二滴花粉懸浮液置於載玻片上。當花粉管長度大於花粉粒直徑時即視為萌發。每支微量離心管視為一重複，每重複調查 300 粒花粉之萌發率，每處理三重複。以光學顯微鏡(Nikon E600, Nikon Co., Tokyo, Japan)觀察計算花粉萌發率(pollen germination rate)，並以顯微鏡數位相機(MicroFire, Optronics, Calif., USA)及 PictureFrame 2.3 (Optronics, Calif., USA)軟體拍照記錄。

試驗三、培養基添加不同濃度之 PEG 對四種鼠尾草花粉萌發之影響

於 2014 年 1 月 11 日至 1 月 16 日進行試驗，參試材料及取樣方式同試驗二，以修改過 BK 培養基為基本配方，以 ddH₂O 為溶劑，添加 10%蔗糖及 0.1% CH，後以 pH meter (SP-2300, Suntex Instruments Co., Taipei, Taiwan)校正培養基之 pH 至

5.6-5.7，再分別添加 0%、10%、20%或 30% PEG-3350，共四處理。以試驗二之方法測定培養基之水分潛勢，測定時之溫度介於 19-23℃，將測得之值取平均以 MPa 單位表示之。花粉置於 20℃ 水浴暗培養。培養 6 h 後記錄不同 PEG 濃度之花粉萌發率，觀察計算花粉萌發率及拍照方式同試驗二。每支微量離心管視為一重複，每重複調查 300 粒花粉之萌發率，每處理三重複。

試驗四、鼠尾草屬植物之雄蕊與雌蕊功能

1. 不同花齡之鼠尾草花粉萌發變化

於 2014 年 1 月 18 日至 1 月 23 日進行試驗，參試材料同試驗二。將參試材料花朵依花齡分為開花前 1 天(1 day before anthesis, -1 DAA)、開花當天(at anthesis, 0 DAA)、開花後 1 天(1 day after anthesis, 1 DAA)、開花後 2 天(2 DAA)、開花後 3 天(3 DAA)及開花後 4 天(4 DAA)，共六個不同花齡之花粉處理。-1 DAA 至 2 DAA 之處理每支微量離心管內分別置入三朵紅花鼠尾草、三朵一串紅或兩朵黃花鼠尾草之花粉；3 DAA 及 4 DAA 之處理，因花藥所餘之花粉量少，每支微量離心管內分別改置入四朵紅花鼠尾草、四朵一串紅或三朵黃花鼠尾草之花粉。於微量離心管內加入 1.0 mL 之培養基，以修改過 BK 培養基為基本配方，添加 10%蔗糖及 0.1% CH，後以 pH meter (SP-2300, Suntex Instruments Co., Taipei, Taiwan)校正培養基之 pH 至 5.6-5.7，再加入 20% PEG，於 20℃ 水浴暗培養 6 h，調查不同花朵年齡之花粉萌發率，觀察計算花粉萌發率及拍照方式同試驗二。每支微量離心管視為一重複，每重複調查 300 粒花粉之萌發率，每處理三重複。

2. 不同花齡之鼠尾草柱頭接受花粉能力變化

於 2013 年 10 月 24 日至 11 月 29 日進行試驗，參試材料同試驗二。將參試材料花朵依花齡分為-1 DAA、0 DAA、1 DAA、2 DAA、3 DAA 及 4 DAA，共五個不同花齡之柱頭處理。參試材料於開花前 1 至 2 天將參試花朵除雄，僅保留雌蕊部分，取當天開放之花朵花粉進行人工異株授粉，提供花粉之植株與接受花粉之植

株分別放置於不同床架，以避免花粉污染。一朵花視為一重複，每處理共八重複，授粉後待小堅果之果皮開始轉褐色時採收，記錄每朵花結實數。不同花齡之柱頭接受花粉能力(receptivity)以結實率(seed set)表示之，並另記錄結實數(seeds per flower)。另以解剖顯微鏡(Model SMZ-U, Nikon Co., Tokyo, Japan)連接顯微鏡數位相機(MicroFire, Optronics, Calif., USA)及 PictureFrame 2.3 (Optronics, Calif., USA)軟體拍照記錄-1 DAA 及 0 DAA 之柱頭外觀。

試驗五、鼠尾草屬植物自交或種間雜交授粉之花粉管觀察

參試之紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’種子來源同試驗一，於 2014 年 5 月 18 日播種，育苗方法同試驗一，當小苗具 3-4 對展開葉片時移植至直徑 10.5 cm 塑膠盆，並移入荷式威諾型具水牆降溫系統之玻璃溫室栽培，於 2014 年 7 月 3 日移入日/夜溫 20/15°C 之自然光照型人工氣候室。長蕊鼠尾草(*S. patens* Cav.) ‘Blue Angel’種子於 2013 年購自穗耕種苗公司(Spike Seed Co., Taipei, Taiwan)，於 2014 年 1 月 17 日播種於育苗室中，育苗方法同試驗一，小苗具 3-4 對展開葉片時移植至直徑 10.5 cm 塑膠盆，並移入具水牆降溫系統之圓頂力霸塑膠型溫室內，當植株具 9-12 對展開葉片時再定植至直徑 15 cm 塑膠盆，於 2014 年 7 月 3 日移入日/夜溫 20/15°C 之自然光照型人工氣候室。黃花鼠尾草材料同試驗一。於 2014 年 10 月至 2015 年 1 月進行試驗，平均日長約為 10.6-11.9 h。

參試材料於開花前 1 至 2 天將參試花朵除雄，僅保留雌蕊部分。花開當天以目標材料之新鮮花粉進行授粉。參試組合包含：紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及一串紅‘Vista Red’自交；種間雜交組合詳見表 5，試驗自 2014 年 11 月開始至 2015 年 1 月結束。於授粉後 1 至 3 天取下雌蕊觀察花粉管於柱頭及花柱末端生長情形，雌蕊初以 FAA 溶液(50%酒精、冰醋酸及 36%甲醛以 18:1:1 比例混合)終止生長，復以 1 N 氫氧化鈉溶液於 65°C 下軟化及透明 4 天，後以 5%苯胺藍(aniline blue)染劑(1N H₃PO₄ 為溶劑)染色至少 4 h 後才觀察，每次更換藥劑時均以

二次水充分潤洗(Kho and Baër, 1968)。將樣本置於載玻片上，再加一滴苯胺藍染劑即以蓋玻片覆蓋，以螢光顯微鏡(Eclipse E600, Nikon Co., Tokyo, Japan)觀察花粉是否可於柱頭萌發及花粉管於雌蕊內生長情形，以確定花粉管是否可生長至花柱末端，並以顯微鏡數位相機(MicroFire, Optronics, Calif., USA)及 PictureFrame 2.3 (Optronics, Calif., USA)軟體拍照記錄。

試驗六、鼠尾草屬植物自交或種間雜交之小堅果生長與切片觀察

本試驗以紅花鼠尾草‘Coral Nymph’與‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’及一串紅‘Vista Red’進行自交或種間雜交，授粉方式同試驗五，於授粉當天至授粉後 24 天，調查各組合之小堅果長度變化，每個小堅果視為一重複，每參試授粉組合處理各六至十二重複，自交或雜交之小堅果生長觀察分別於 2013 年及 2014 年進行。

第一次試驗時間為 2013 年 9 月至 12 月，平均日長約為 10.6-12.6 h，參試之紅花鼠尾草及一串紅之種子來源同試驗一，於 2013 年 6 月 1 日播種，育苗方法同試驗一；黃花鼠尾草同試驗二。本次試驗並以埋蠟切片觀察未授粉、自交或雜交之小堅果內胚、胚乳及珠被變化。第二次試驗時間為 2014 年 11 月至 2015 年 1 月，平均日長約為 10.6-11.2 h，參試材料同試驗五。兩年度參試組合參照表 6。

第一次試驗之小堅果內胚、胚乳及珠被觀察方式為：取每參試授粉組合授粉後 2、4、8 及 16 天之小堅果進行埋蠟切片，每一組合每個取樣天數至少六重複，紅花鼠尾草‘Coral Nymph’與‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及一串紅‘Vista Red’另取開花當天且未授粉之小堅果進行埋蠟切片。石蠟切片參考蔡(1975)，樣本置於含 FAA 溶液(50%酒精：冰醋酸：36%甲醛 = 90 mL：5 mL：5 mL 比例混和)之固定瓶中固定，並抽氣至樣本完全沉入 FAA 溶液不再浮起為止，後以 50%酒精充分潤洗，續以不同濃度 2-methyl-2-propanol (TBA)序列脫水，分別為 20%、35%、55%及 75% TBA 每 8 h 換一次，再以 100% TBA 浸泡 12 h 共三次使之完全脫水，唯第二次以添加

Safranin-O 之 100% TBA 將組織染色以便後續操作。將完全脫水且染色之樣本與 TBA 溶液轉置於蠟瓶，置於 65°C 之烘箱中以小蠟片進行滲蠟，每隔 4 h 添加小蠟片，直至瓶中蠟液為原 TBA 溶液高度兩倍時，將瓶蓋打開使 TBA 揮發。製作蠟塊係將滲蠟完成之樣本置於有蠟液之小鐵盒中，待冷卻成蠟塊後，將樣本周圍多餘之蠟切除即成。將埋有樣本之蠟塊以蠟黏固於木塊上，再以轉動式切片機對種子切取 6-11 μm 厚度之蠟帶，蠟帶排列於刷有美爾氏黏著劑(Mayer's adhesive) (蛋白與甘油以 2:1 比例混和，並添加少量 thymol phenol 以防止腐壞)之玻片上，於 30°C 熱臺上烘乾隔夜。將帶有樣本切片之玻片浸泡 100%二甲苯(xylene) 10 min 進行脫蠟，繼之依序以 100% xylene 與 100%酒精 1:1 混和溶液、100%、95%、80%、70%、50%、30%及蒸餾水各 3 min 使其脫蠟並復水，後以蘇木紅(Hematoxylin solution Gill No. 3, Sigma-Aldrich Co., Louis, Mo., USA)染劑浸泡 5 min，並轉置自來水中使其顯色。染色完之玻片再以蒸餾水、30%、50%、70%、80%、95%、100%酒精、100% xylene 與 100%酒精 1:1 混和溶液各浸泡 3 min，使樣本重新脫水，末以 100% xylene 浸泡 10 min。於光學顯微鏡(Nikon E600, Nikon Co., Tokyo, Japan)下觀察樣本，並以顯微鏡數位相機(MicroFire, Optronics, Calif., USA)及 PictureFrame 2.3 (Optronics, Calif., USA)軟體拍照記錄。

試驗七、鼠尾草屬植物種間雜交後代性狀表現

參試之雜交材料同試驗六之第二次試驗，自交組合有紅花鼠尾草‘Coral Nymph’、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’，種間雜交組合有：紅花鼠尾草‘Coral Nymph’ (♀) $\times$ 一串紅‘Vista Red’ (♂)；紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♀) $\times$ 黃花鼠尾草 (♂)、一串紅‘Vista Red’ (♂)和‘Vista White’ (♂)；一串紅‘Vista Red’ (♀) $\times$ 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’ (♂)和‘Snow Nymph’ (♂)及黃花鼠尾草 (♂)；一串紅‘Vista White’ (♀) $\times$ 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♂)。種間雜交於 2014 年 7 月至 8 月進行，平均日長約為 12.7-13.7 h，待小堅果外表完全轉為褐色後採收種子，採收之種子裝

於夾鏈袋，收藏於含乾燥劑之塑膠盒中並保存於室溫下。採收之種子於 2014 年 9 月 26 日播種，育苗方式同試驗一。參試材料播種兩週後，栽培於荷式威諾型具水牆降溫系統之玻璃溫室，紅花鼠尾草及一串紅於播種兩週後定植至直徑 10.5 cm 塑膠盆。種間雜交種子發芽後以鑷子剝除果皮，播種後兩週移入荷式威諾型具水牆降溫系統之玻璃溫室，又因根系生長緩慢，播種後兩週先移植於直徑 5.5 cm 塑膠盆，當植株具 6-7 對展開葉片時再定植至直徑 10.5 cm 塑膠盆。每週施用兩次 $1\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 之 20N-8.8P-16.6K (Peters 20-20-20, Scotts Co., Marysville, Ohio) 肥料溶液。試驗期間玻璃溫室內平均每日最大光強度約 $680.7\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，日/夜溫 24.6/18.4°C。

調查項目包括授粉花朵數(number of pollinated flowers)、結實率(seed set)、結實數(seeds per flower)及播種後兩週調查種子發芽率，並於 2015 年 3 月至 4 月進行後代性狀調查。於調查時將各種間雜交組合後代植株進行編號，親本品種縮寫-授粉年分-單株編號，如 SNVR14-1 表示為紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♀) × 一串紅‘Vista Red’ (♂) 2014 年授粉所得之單株 1；SNVW14-2 表示為紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♀) × 一串紅‘Vista White’ (♂) 2014 年授粉所得之單株 2。

本論文進行後代性狀調查之項目有：植株形態性狀、花序每節小花數、萼片長度、萼片高度、花冠長、花冠高、花冠筒長、下唇瓣長、下唇瓣寬、下唇瓣相對於花冠筒方向、萼片外部主要顏色、花冠筒外部主要顏色、上唇瓣外部主要顏色、下唇瓣內部主要顏色、下唇瓣內部次要顏色，共 15 個性狀。

此外，以解剖顯微鏡(Model SMZ-U, Nikon Co., Tokyo, Japan)觀察親本及種間雜交後代開花當日之花藥，並以顯微鏡數位相機(MicroFire, Optronics, Calif., USA)及 PictureFrame 2.3 (Optronics, Calif., USA)軟體拍照記錄。二種間雜交組合後代各挑選 3 株花苞數較多之植株，分別為 SNVR14-25、SNVR14-26、SNVR14-28、SNVW14-02、SNVW14-03 及 SNVW14-05，與親本比較花粉萌發力、敗育率及花粉形態差異。參試材料於 2015 年 3 月 18 日移入日/夜溫 20/15°C 之自然光照型人工氣候室。於 2015 年 4 月 2 日至 3 日進行花粉萌發力檢定，平均日長約為 12.4-12.5 h。取當天花藥完全開裂花朵之雄蕊，紅花鼠尾草三朵、一串紅兩朵或種間雜

交後代四朵之雄蕊置於 1.5 mL 微量離心管內，加入 1.0 mL 之花粉離體培養基配方，後震盪 1 min 使花粉均勻分布於培養基內，再移除雄蕊並培養之。花粉離體培養基配方參照試驗三，唯 PEG 改以 PEG-3350 (Avantor Performance Materials Inc., Center Valley, Pa., USA)，培養條件同試驗一。花粉置於 20°C 水浴暗培養 6 h 後記錄參試材料之花粉萌發率，觀察計算花粉萌發率及拍照方式同試驗二。每支微量離心管視為一重複，每重複調查 300 粒花粉之萌發率，每處理三重複。

於 2015 年 4 月 11 日至 12 日進行種間雜交後代植株之花粉形態觀察，取當天花藥完全開裂之花朵，各植株兩朵花之雄蕊，共六朵花之雄蕊置於 1.5 mL 微量離心管內，各種間雜交組合各 3 管，每離心管加入 1.0 mL 之 5% 苯胺藍，後震盪 1 min 使花粉均勻分布於染劑內，移除雄蕊後以 2000 gn 離心 1 min，後以塑膠滴管吸去微量離心管之上方 0.5 mL 染劑，再吸放數次使樣品混和均勻，取二滴花粉懸浮液置於載玻片上，於螢光顯微鏡(Eclipse E600, Nikon Co., Tokyo, Japan)下觀察花粉溝數及外形，並以顯微鏡數位相機(MicroFire, Optronics, Calif., USA)及 PictureFrame 2.3 (Optronics, Calif., USA)軟體拍照記錄。

於 2015 年 4 月 17 日至 5 月 3 日進行花粉敗育率檢定，平均日長約為 12.8-13.0 h，花粉取樣方式同花粉萌發力檢定，於 1.5 mL 微量離心管內加入 1.0 mL 之乳酸酚棉藍染劑(Maneval, 1936)，震盪 1 min 使花粉均勻分布於並取出雄蕊，染色 10 min 後以 2000 gn 離心 1 min，以塑膠滴管吸去微量離心管之上方 0.5 mL 染劑，再吸放數次使樣品混和均勻，取二滴花粉懸浮液置於載玻片上。參考 Maneval (1936) 乳酸酚棉藍(lactophenol aniline blue)染劑配方，以苯酚：乳酸：甘油：水 = 20 g：20 mL：40 mL：20 mL 比例混和，每 100 mL 混和液加入 5 mL 之 5% 苯胺藍染劑。當花粉粒內部完全染為深藍色時視為未敗育花粉，若染色不完全或未染色則視為敗育花粉(Hauser and Morrison, 1964；Kerns and Inouye, 1993)，並以光學顯微鏡(Nikon E600, Nikon Co., Tokyo, Japan)連接顯微鏡數位相機(MicroFire, Optronics, Calif., USA)及 PictureFrame 2.3 (Optronics, Calif., USA)軟體拍照記錄。每支微量離心管視為一重複，每重複調查 1000 粒花粉之萌發率，每處理三重複。

於 2015 年 4 月 20 日至 5 月 8 日進行種間雜交後代植株稔實性檢定，平均日長約為 12.8-13.2 h，各種間雜交組合後代各挑選 5 株花苞數較多之植株自交及與親本回交，雜交後代分別為 SNVR14-10、SNVR14-24、SNVR14-25、SNVR14-26、SNVR14-28、SNVW14-02、SNVW14-03、SNVW14-05、SNVW14-15 及 SNVW14-16。一朵花視為一重複，每處理共十五重複，植株稔實性以結實率(seed set)表示之。

除本試驗調查之 15 個重要觀賞性狀外，另參考植物新品種國際保護聯盟(International Union for the Protection of New Varieties of Plants, UPOV) 2014 年公布之鼠尾草屬新品種檢定草稿、美國植物專利(United States Plant Patent)之鼠尾草專利(Salvia Patents)調查項目、日本農林水產省 1999 年公布之鼠尾草屬新品種性狀檢定、宓(2007)、Clebsch (1997)及 Wester 和 Claßen-Bockhoff (2011)，共設計 66 個性狀調查項目。

統計分析

本研究之試驗採完全逢機設計(completely randomized design, CRD)。以 CoStat 6.4 (CoHort Software, Monterey, Calif., USA)統計軟體進行最小顯著差異分析(least significant difference, LSD)，若數據為百分比則先經 Bliss 換算後再進行分析，比較各處理間於 $P < 0.05$ 時有無顯著差異。以 SigmaPlot 10.0 (Systat Software Inc., Chicago, Ill., USA)軟體繪圖。

結果 (Results)



試驗一、鼠尾草屬植物之花器觀察及對傳粉模式之影響

觀察三種鼠尾草花朵及雄蕊構造，並於無傳粉者環境中，以無人工授粉、人工自花授粉及人工異株授粉處理，探討鼠尾草屬植物之傳粉模式。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’花朵為筒狀、下唇瓣相對於花冠筒方向為稍微向下，可育藥室外露於上唇瓣且距柱頭近，藥隔上臂長於下臂，兩雄蕊之下臂聯合，下臂藥室完全退化，且下臂緊貼花冠筒內壁，無阻擋傳粉者取食花蜜功能，亦無槓桿運動空間(圖 1)。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’於無傳粉者環境下，無人工授粉處理之花朵可自花結實，但結實率及結實數顯著低於人工自花授粉及人工異株授粉處理者(表 1)。

黃花鼠尾草為典型蟲媒花之唇狀花、下唇瓣相對於花冠筒方向為稍微向下，可育藥室位於上唇瓣內、與柱頭隔離，藥隔上臂遠長於下臂，延長之藥隔彎曲，使下臂不育藥室阻擋傳粉者取食花蜜，可見退化雄蕊(staminode)(圖 2)。黃花鼠尾草於無傳粉者環境下，無人工授粉處理之花朵未結實，然人工授粉處理者之結實率及結實數高(表 1)。

一串紅‘Vista Red’花朵為筒狀，下唇瓣相對於花冠筒方向為向前，可育藥室位於上唇瓣下方，花朵有可育藥室距柱頭近與距柱頭遠且位於後方二類。藥隔上臂與下臂略等長，上臂微彎曲，兩雄蕊之下臂聯合，下臂藥室完全退化，且下臂距花冠筒內壁近，無阻擋傳粉者取食花蜜功能，可見退化雄蕊(圖 3)。一串紅‘Vista Red’於無傳粉者環境下之有無人工授粉結果類似於紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(表 1)。

由以上結果可知紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’於無傳粉者環境下可自花結實，原因為兩者有可育藥室距柱頭近之花朵，而黃花鼠尾草之柱頭與可育藥室受上唇瓣分隔，於無傳粉者環境下無法自花結實。

試驗二、培養基添加不同濃度之蔗糖對四種鼠尾草花粉萌發之影響

將四種鼠尾草花朵開放當天之花粉置於二次蒸餾水或含 0.1%酪蛋白水解物 (casein hydrolysate, CH)、30% PEG-3350 (PEG)及不同蔗糖濃度之修改過 BK 培養基中，以 20°C 水浴暗培養 6 h 後觀察花粉萌發情形。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’花粉於滲透潛勢為-0.03 MPa 之二次蒸餾水中不萌發(表 2)，且可觀察到花粉粒腫脹(圖 4A)；於含 0.1% CH、30% PEG 及 0%-20%蔗糖濃度之修改過 BK 培養基中則無花粉粒腫脹之現象，此時培養基之滲透潛勢低於-1.42 MPa (表 2、圖 4B-F)。花粉培養於含 5%及 10%蔗糖之培養基中有較高萌發率(表 2、圖 4)。

黃花鼠尾草花粉於二次蒸餾水中不萌發(表 2)，且花粉粒之細胞質擠出(圖 5A)；在含 0.1% CH 及 30% PEG 之修改過 BK 培養基下，當培養基之滲透潛勢低於-1.42 MPa 則無花粉粒之細胞質擠出(表 2、圖 5B-F)。花粉培養於含 5%及 10%蔗糖之培養基有較高萌發率(表 2、圖 5)。

一串紅‘Vista Red’花粉於二次蒸餾水中培養僅少量萌發(表 2)，且有花粉粒腫脹及花粉管細胞質擠出(圖 6A)；當培養基之滲透潛勢低於-1.42 MPa 則無花粉粒腫脹及花粉管細胞質擠出(圖 6B-F)。在含 0.1% CH 及 30% PEG 之修改過 BK 培養基下，以不添加蔗糖者有最高之花粉萌發率，花粉萌發率隨培養基所含蔗糖濃度提高而下降(表 2、圖 6)。一串紅‘Vista White’花粉於二次蒸餾水之處理中萌發情形與一串紅‘Vista Red’類似；於含 0%、5%、10%及 15%蔗糖之培養基中培養，其萌發率無顯著差異；於含 20%蔗糖之培養基中花粉萌發率顯著較低(表 2、圖 7)。

由試驗結果得知參試之鼠尾草花粉不適合僅以二次蒸餾水進行離體培養，因二次蒸餾水之滲透潛勢高，易造成花粉粒腫脹、花粉粒及花粉管細胞質擠出。在含 0.1% CH 及 30% PEG 之修改過 BK 培養基處理下，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及黃花鼠尾草花粉適合添加 5%-10%蔗糖，一串紅‘Vista Red’花粉以不添加蔗糖之處理萌發率最高，而一串紅‘Vista White’花粉適合添加 0%-15%之蔗糖。

試驗三、培養基添加不同濃度之 PEG 對四種鼠尾草花粉萌發之影響

將四種鼠尾草花粉培養於含 0.1% CH、10% 蔗糖及 0%、10%、15% 或 20% PEG-3350 (PEG) 之修改過 BK 培養基，於 20°C 水浴暗培養 6 h。紅花鼠尾草 'Snow Nymph' 花粉萌發率隨培養基之 PEG 濃度由 0% 提高至 30% 而提高 (表 3)，其花粉管於含 0% PEG 之培養基中有爆裂之情形發生 (圖 8A)，於 10% PEG 之培養基中有花粉管腫脹及糾結之情形發生 (圖 8B)，此二培養基滲透潛勢高於 -1.12 MPa (表 3)；於含 20% 及 30% PEG 之培養基中則無花粉管爆裂、腫脹或糾結之現象 (圖 8C、8D)，此二培養基滲透潛勢低於 -1.73 MPa (表 3)。

黃花鼠尾草花粉於含 20% PEG 之培養基中萌發率最高 (表 3)。花粉於滲透潛勢高於 -1.12 MPa 之含 0% 及 10% PEG 之培養基中有爆裂、腫脹或糾結之情形發生 (表 3、圖 9A、9B)；於滲透潛勢低於 -1.73 MPa 之含 20% 及 30% PEG 之培養基中則無花粉管爆裂、腫脹或糾結之現象 (表 3、圖 9C、9D)。

一串紅 'Vista Red' 花粉於含 20% PEG 之培養基中萌發率最高 (表 3)，而 'Vista White' 花粉萌發率以含 0% 至 20% PEG 者較高 (表 3)。一串紅 'Vista Red' 和 'Vista White' 花粉管於滲透潛勢高於 -1.12 MPa 之含 0% 及 10% PEG 之培養基皆發生爆裂、腫脹或糾結之情形 (表 3、圖 10A、10B、11A、11B)，於滲透潛勢低於 -1.73 MPa 之含 20% 及 30% PEG 者中則無花粉管爆裂、腫脹或糾結之現象 (表 3、圖 10C、10D、11C、11D)。

由以上結果得知參試之鼠尾草花粉粒及/或花粉管於滲透潛勢高於 -1.12 MPa 之含 PEG 培養基中有爆裂、腫脹或糾結之情形發生，以滲透潛勢低於 -1.73 MPa 之含 PEG 培養基較適合鼠尾草花粉萌發。

試驗四、鼠尾草屬植物之雄蕊與雌蕊功能



1. 不同花齡之鼠尾草花粉萌發變化

四種鼠尾草花粉以含 0.1% CH、20% PEG-3350 及 10% 蔗糖之修改過 BK 培養基於 20°C 水浴暗培養 6 h，觀察不同花齡之花粉萌發變化。結果顯示紅花鼠尾草‘Snow Nymph’花粉萌發率於開花後 1 天(1 day after anthesis, 1 DAA)達最高，之後隨開花天數增加花粉萌發率下降，而開花當天(at anthesis, 0 DAA)及開花前 1 天(1 day before anthesis, -1 DAA)之花粉萌發率低，且有許多花粉粒之花粉壁稍不明顯(表 4、圖 12)。

黃花鼠尾草於 0 DAA 之花粉萌發率最高，於-1 DAA 之花粉萌發率亦高，且多可見花粉壁，其花粉隨開花天數增加而萌發率下降(表 4、圖 13)。

一串紅‘Vista Red’花粉萌發率於 0 DAA 及-1 DAA 低，且有許多花粉粒之花粉壁稍不明顯，花粉萌發率於 1 DAA 至 2 DAA 達最高，之後隨開花天數增加花粉萌發率下降(表 4、圖 14)；一串紅‘Vista White’花粉萌發率變化類似一串紅‘Vista Red’，於 0 DAA 及-1 DAA 時，亦可觀察到有許多花粉壁稍不明顯之花粉粒(表 4、圖 15)。

由試驗結果得知不同物種之鼠尾草花粉並非皆於開花當天有最佳花粉萌發率，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’之花粉萌發率於 1 DAA 至 2 DAA 達最高，而黃花鼠尾草則以 0 DAA 之花粉萌發率最高。

2. 不同花齡之鼠尾草柱頭接受花粉能力變化

取開花當天之新鮮花粉對不同花齡之柱頭進行異株授粉，結果顯示紅花鼠尾草‘Snow Nymph’於-1 DAA 時柱頭即可接受花粉且結實數高(圖 16)，此時柱頭已具二叉之可授粉區域(圖 19A)，花朵結實數於 3 DAA 時才降低(圖 16)。黃花鼠尾草於-1 DAA 時柱頭已具二叉之可授粉區域(圖 19B)，但柱頭可授性及結實數均低(圖 17)，於 0 DAA 至 2 DAA 時有較高之結實率及結實數(圖 17)，結實數於 3 DAA 下

降(圖 17)。一串紅‘Vista Red’於-1 DAA 時柱頭已具二叉且可接受花粉但可授性低且結實數低(圖 18、19C)，於 0 DAA 至 1 DAA 時柱頭可授性高，於 0 DAA 至 2 DAA 時結實數較高(圖 18)。

由試驗結果可知紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及一串紅‘Vista Red’之柱頭於-1 DAA 已具二叉可授區域，於 0 DAA 時柱頭可授性及結實數高，無雄蕊先熟現象。

試驗五、鼠尾草屬植物自交或種間雜交授粉之花粉管觀察

本試驗參試材料有紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’及一串紅‘Vista Red’，將參試材料進行自交及種間雜交，觀察是否有花粉不萌發或花粉管生長異常之受精前障礙。

以紅花鼠尾草‘Snow Nymph’為種子親(♀)，自交或分別與黃花鼠尾草(♂)、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ (♂)及一串紅‘Vista Red’ (♂)雜交，於授粉後 1 天均可見花粉於柱頭上萌發並穿入柱頭，且可於花柱末端觀察到花粉管螢光(圖 20)，但僅有以紅花鼠尾草‘Snow Nymph’為種子親(♀)，自交及與一串紅‘Vista Red’(♂)雜交者可形成種子；與黃花鼠尾草(♂)或長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ (♂)雜交者，小堅果僅部分發育，未有成熟種子形成(表 5)。

以黃花鼠尾草為種子親(♀)，自交授粉後 1 天可見花粉於柱頭上萌發，且可於花柱末端觀察到花粉管螢光(圖 21A)；但與紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♂)雜交授粉後 1 天花粉即於柱頭上萌發，但花粉管並未穿入柱頭(圖 21B)；與長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ (♂)雜交者，授粉後 2 天才於花柱末端觀察到花粉管螢光(圖 21C)；與一串紅‘Vista Red’ (♂)雜交者，授粉後 1 天即可於花柱末端觀察到花粉管螢光(圖 21D)。以黃花鼠尾草為種子親(♀)，除自交者可形成種子外，其他種間雜交組合小堅果均未膨大，無種子形成(表 5)。

以一串紅‘Vista Red’為種子親(♀)，自交或分別與紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(♂)、黃花鼠尾草(♂)及長蕊鼠尾草‘Blue Angel’(♂)雜交，於授粉後 1 天均可見花粉於柱頭上萌發並穿入柱頭，且可於花柱末端觀察到花粉管螢光(圖 22)，但除自交者可形成種子外，種間雜交組合之小堅果僅部分膨大，未有成熟種子形成(表 5)。

試驗結果顯示，本屬種間雜交有受精前障礙，如紅花鼠尾草‘Snow Nymph’之花粉管無法穿入黃花鼠尾草之柱頭、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’之花粉管於黃花鼠尾草之花柱內生長緩慢。種間雜交組合中，僅有以紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(♀)與一串紅‘Vista Red’(♂)雜交可得成熟種子，其它於花柱末端可見花粉管螢光之種間雜交組合，小堅果僅部分膨大，未收得成熟種子。

試驗六、鼠尾草屬植物自交或種間雜交之小堅果生長與切片觀察

本試驗參試材料有紅花鼠尾草‘Coral Nymph’和‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’及一串紅‘Vista Red’，將參試材料進行自交及種間雜交，連續觀察授粉後小堅果之生長。此外亦針對紅花鼠尾草‘Coral Nymph’和‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及一串紅‘Vista Red’之自交及種間雜交，以埋蠟切片觀察未授粉、自交或種間雜交授粉後小堅果內部之發育情形。兩年度雜交組合如表 6。

1. 以紅花鼠尾草‘Coral Nymph’為種子親(♀)之自交或種間雜交組合

紅花鼠尾草‘Coral Nymph’自交授粉後 8 天內小堅果長度快速增加至 3.8 mm，隨後小堅果長度漸減(圖 23、24)。紅花鼠尾草‘Coral Nymph’(♀)與黃花鼠尾草(♂)雜交之小堅果長度於授粉後 12 天內緩慢增加至 3.1 mm，小堅果於授粉後 12-16 天基部萎縮及褐化；與長蕊鼠尾草‘Blue Angel’(♂)雜交之小堅果長度於授粉後 4 天內增加趨勢與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’自交者相似，隨後小堅果長度增加漸緩，且小堅果於授粉後 12-16 天可見基部萎縮及褐化；與一串紅‘Vista Red’(♂)雜交之小堅果長度增加趨勢與紅花鼠尾草自交者相似，且無異常褐化現象(圖 23、24)。

紅花鼠尾草‘Coral Nymph’之雌配子體為 *Salvia splendens* type (S type) (圖 25A)，自交授粉後 2 天胚發育達球胚期、胚乳深入珠被、珠被有降解情形(圖 25B)，於授粉後 4 天胚及胚乳持續發育(圖 25C)，於授粉後 8 天胚發育達魚雷期，胚乳有降解情形(圖 25D)，於授粉後 16 天胚已成熟且胚乳及珠被已降解(圖 25E)。紅花鼠尾草‘Coral Nymph’(♀)與黃花鼠尾草(♂)雜交，於授粉後 2-4 天胚發育達原胚期，然於授粉後 4 天胚乳發育慢且可見珠被有退化情形，於授粉後 8 天胚發育達球胚期，胚乳發育明顯較自交者少，於授粉後 16 天胚比授粉後 8 天稍大，然胚乳已降解、珠被已退化(表 7、圖 26)。紅花鼠尾草‘Coral Nymph’(♀)與一串紅‘Vista Red’(♂)雜交，於授粉後 2 天胚發育達原胚期，胚乳發育中(圖 27A)，於授粉後 4 天胚發育達球胚期、胚乳發育中，珠被有退化情形(圖 27B)，於授粉後 8 天胚發育達心臟期(圖 27C)，少數雜交胚於授粉後 16 天可發育達具成熟種子階段，但可觀察到雜交種子之兩子葉互相環抱、胚根發育少(圖 27D)。

2. 以紅花鼠尾草‘Snow Nymph’為種子親(♀)之自交或種間雜交組合

紅花鼠尾草‘Snow Nymph’自交授粉後 6 天內小堅果長度快速增加至 3.3 mm，隨後長度增加漸緩(圖 28、29)。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(♀)與黃花鼠尾草(♂)雜交之小堅果長度於授粉後 4 天內緩慢增加，於授粉後 4-8 天小堅果長度迅速增加，於授粉後 16 天可見小堅果有褐化及萎縮情形；與長蕊鼠尾草‘Blue Angel’(♂)雜交之小堅果長度於授粉後 4 天內增加趨勢與紅花鼠尾草‘Snow Nymph’自交者相似，隨後小堅果長度增加漸緩，且小堅果於授粉後 16 天可見基部萎縮及褐化；與一串紅‘Vista Red’(♂)雜交之小堅果長度增加趨勢與紅花鼠尾草‘Snow Nymph’自交者相似，且無異常褐化現象(圖 28、29)。

紅花鼠尾草‘Snow Nymph’之雌配子體為 S type (圖 30A)，自交授粉後 2 天可見胚乳發育(圖 30B)，於授粉後 4 天胚發育達球胚期、珠被有降解情形(圖 30C)，於授粉後 8 天胚發育達魚雷期且胚乳充實(圖 30D)，於授粉後 16 天胚已成熟且胚乳及珠被已降解(圖 30E)。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(♀)與黃花鼠尾草(♂)雜交，於

授粉後 2 天胚發育達原胚期且胚乳發育中(圖 31A)，於授粉後 4 天胚發育達球胚期且胚乳持續發育(圖 31B)，於授粉後 8 天胚尚處於球胚期，然胚乳已降解、珠被已退化(圖 31C)，少數雜交胚於授粉後 16 天可發育達球胚晚期至心臟早期(圖 31D)。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♀)與一串紅‘Vista Red’ (♂)雜交，於授粉後 2 天胚發育達原胚期、胚乳發育發育中、珠被有退化情形(圖 32A)，於授粉後 4 天胚發育達球胚期(圖 32B)，於授粉後 8 天胚發育達心臟期，胚乳發育較自交者少(圖 32C)，於授粉後 16 天胚可發育達魚雷期至子葉期、胚乳已降解、珠被僅殘餘部分(圖 32D)。

3. 黃花鼠尾草自交

黃花鼠尾草自交授粉後 12 天內小堅果長度快速增加至 3.0 mm，之後小堅果長度漸減(圖 33、34)。黃花鼠尾草(♀)與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’ (♂)和‘Snow Nymph’ (♂)、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ (♂)及一串紅‘Vista Red’ (♂)雜交者，小堅果長度均無明顯增加，亦無異常萎縮及褐化現象(圖 33、34)。

黃花鼠尾草之雌配子體為 *Salvia mellifera* type (圖 35A)，自交授粉後 2 天即可見胚囊發育(圖 35B)，於授粉後 4 天可見珠孔端吸器深入珠被(圖 35C)，於授粉後 8 天胚已發育達球胚晚期，且可見珠被有降解情形(圖 35D)，於授粉後 16 天胚達子葉期至成熟期(圖 35E)。

4. 以一串紅‘Vista Red’為種子親(♀)之自交或種間雜交組合

一串紅‘Vista Red’自交 4 天時，小堅果長度已明顯大於一串紅‘Vista Red’ (♀)與黃花鼠尾草(♂)、紅花鼠尾草‘Coral Nymph’ (♂)和‘Snow Nymph’ (♂)或長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ (♂)雜交者，且小堅果長度於授粉後 8 天不再增長，約為 5.1 mm，授粉後 16 天之小堅果即易從雌蕊托(gynobase)上脫落(圖 36、37)。一串紅‘Vista Red’ (♀)與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’ (♂)雜交之小堅果於授粉後 16 天內長度緩慢增加；與紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♂)雜交之小堅果於授粉後 8 天容易脫落，僅有少數小堅果於授粉後 12 天內長度緩慢增加，於授粉後 12 天可明顯觀察到小堅果長度增

加較少者基部有褐化現象；與黃花鼠尾草(♂)雜交之小堅果長度於授粉後 4 天僅達 3.0 mm，授粉後 6-24 天小堅果長度增加不明顯，且小堅果於授粉後 12 天基部褐化；與長蕊鼠尾草‘Blue Angel’(♂)雜交之小堅果於授粉後 8 天基部褐化，且小堅果連同雌蕊托易從小花梗上脫落，未於授粉後 24 天收得雜交小堅果(圖 36、37)。

一串紅‘Vista Red’之雌配子體為 S type (圖 38A)，自交後 2 天胚發育達原胚期(圖 38B)，於授粉後 4 天胚發育達球胚期(圖 38C)，於授粉後 8 天胚發育達魚雷期、胚乳充實(圖 38D)，於授粉後 16 天胚已成熟且胚乳及珠被已降解(圖 38E)。一串紅‘Vista Red’(♀)與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’(♂)雜交，於授粉後 2 天不可見明顯胚及胚乳發育，此時珠被已有退化現象(圖 39A)，於授粉後 4 天胚已發育達球胚期、胚乳已深入珠被(圖 39B)，於授粉後 8 天胚已發育達心臟至魚雷期，但胚乳發育較自交者少(圖 39C)，少數雜交胚於授粉後 16 天可發育魚雷期，此時胚乳尚宿存，然珠被已退化(圖 39D)。一串紅‘Vista Red’(♀)與紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(♂)雜交，於授粉後 2 天不可見明顯胚及胚乳發育(圖 40A)，授粉後 4 天及 8 天取樣之全部小堅果內部皆無胚及胚乳發育(圖 40B、40C)，然而於授粉後 16 天有少數雜交小堅果切片觀察到胚發育達魚雷期，此時胚乳尚宿存(圖 40D)。一串紅‘Vista Red’(♀)與黃花鼠尾草(♂)雜交，於授粉後 4 天胚及胚乳已敗育、珠被有退化情形(圖 41)。

綜合小堅果長度和外觀、胚和胚乳發育切片結果顯示，三種鼠尾草之雌配子體型不同，紅花鼠尾草及一串紅為 S type，自交之胚發育較快，而黃花鼠尾草屬於 M type，自交之胚發育較慢。7 種雜交組合胚之發育均較種子親自交者慢(表 7、8、10)。本屬種間雜交若授粉後小堅果長度變化似自交者，或小堅果基部無萎縮或褐化現象，雜交胚及胚乳可能發育較正常。而本屬種間雜交胚敗育成因可能為珠被提早退化或胚乳發育不良，使胚發育不良或最終導致敗育。若胚乳發育較佳，則胚可發育達近成熟胚(表 7、8、10、圖 25-27、30-32、38-41)。

試驗七、鼠尾草屬植物種間雜交後代性狀表現

將鼠尾草植物自交或種間雜交，自交者之結實率、結實數及種子發芽率有較種間雜交者高之趨勢(表 11)。種間雜交組合中僅有紅花鼠尾草‘Coral Nymph’ (♀)或‘Snow Nymph’ (♀)與一串紅‘Vista Red’ (♂)或‘Vista White’ (♂)雜交之種子具發芽能力，其餘種間雜交組合之小堅果雖有部分膨大，但最終未形成種子(表 11)。

調查紅花鼠尾草‘Coral Nymph’ (♀)或‘Snow Nymph’ (♀)與一串紅‘Vista Red’ (♂)或‘Vista White’ (♂)雜交所得小苗發芽情形，並與種子親比較之。紅花鼠尾草自交者播種後 2 週小苗已具一對完全展開本葉、下胚軸直且根系發達(圖 42A)；然種間雜交小苗則出現多種發育異常現象，如子葉雖可展開但卻較自交者小、胚根無法正常生長、無下胚軸或下胚軸扭曲、子葉未增大未展開、子葉部分增大但無法展開、子葉互相包覆無法展開等現象(表 12、圖 42B-42G)，使種間雜交小苗存活率低(表 12)。

因僅紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♀)與一串紅‘Vista Red’ (♂)或‘Vista White’ (♂)雜交之種間雜交後代存活至開花，比較此二種間雜交組合後代與其親本之性狀差異。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’之植株均為直立型(圖 43、44)，而紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♀) × 一串紅‘Vista Red’ (♂)之植株直立性差(圖 43)，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♀) × 一串紅‘Vista White’ (♂)之植株矮小，且植株直立性更差(圖 44)。

花序性狀方面，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’之花序先端直立(圖 43、44)，而紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♀) × 一串紅‘Vista Red’ (♂)之花序先端為升斜直立(圖 43)，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♀) × 一串紅‘Vista White’ (♂)之花序先端則為水平、水平向下或向下(圖 44)。以花序每節小花數較多之紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♀)與小花數較少之一串紅‘Vista Red’ (♂)或‘Vista White’ (♂)雜交，二種間雜交組合後代花序每節小花數介於兩親本之間(表 13、14)。

花朵性狀方面，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (♀) × 一串紅‘Vista Red’ (♂)之萼片

長、萼片高、花冠筒長、下唇瓣長及下唇瓣寬介於兩親本之間，花冠長與一串紅‘Vista Red’相近，而花冠高略少於一串紅‘Vista Red’(表 13)。而紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(♀)× 一串紅‘Vista White’(♂)除萼片高與一串紅‘Vista White’無差異外，其餘性狀之長、寬或高度均介於兩親本之間(表 14)。花冠下唇瓣相對於花冠筒方向性狀部分，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’為微向下，而一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’為向前，二種間雜交組合後代為向前(表 15、圖 45、46)。

花朵顏色方面，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’之萼片外部主要顏色為綠色、一串紅‘Vista Red’為紅色、一串紅‘Vista White’為黃綠色，二種間雜交組合後代之萼片外部主要顏色則呈灰橘、紅至紫色(表 15、圖 45、46)。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista White’之花冠筒外部主要顏色、花冠筒上唇瓣外部主要顏色及下唇瓣內部主要顏色均為白色、一串紅‘Vista Red’均為紅色。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(♀)與一串紅‘Vista Red’(♂)或與一串紅‘Vista White’(♂)雜交組合後代之花冠筒外部主要顏色、花冠筒上唇瓣外部主要顏色及下唇瓣內部主要顏色則均為橘紅色(表 15、圖 45、46)，此外，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(♀)× 一串紅‘Vista White’(♂)之花朵具白色斑塊，斑塊大小於同一植株內不穩定，少者僅分布於上唇瓣及下唇瓣邊緣，多者白色斑塊擴及下唇瓣中央部分，及下唇瓣與花冠筒交界處，甚至白色斑塊擴大到上下唇瓣所有部分，及占花冠筒約一半之面積(表 15、圖 46)。

因二種間雜交組合後代花藥內含花粉較親本少(圖 47)，取試驗當下花苞數較多種間雜交後代植株，與親本比較花朵開放當天之花粉萌發率及花粉未敗育率差異，並觀察種間雜交後代植株之花粉溝數及外形。以含 0.1% CH、20% PEG-3350 及 10% 蔗糖之修改過 BK 培養基，於 20℃ 水浴暗培養花粉 6 h，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’花朵開放當天之花粉萌發能力達 30% 以上，但二種間雜交組合後代之花粉萌發能力低於 2%，或甚至不具萌發能力(表 16)。以乳酸酚棉藍染劑染色花粉，未敗育之花粉可染為深藍色，敗育之花粉未染色或僅部分染色(Hauser and Morrison, 1964；Kerns and Inouye, 1993)。紅花鼠尾草‘Snow

Nymph’、一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’之花粉未敗育率達 90%以上，然二種間雜交組合後代之花粉未敗育率低於 3%(表 16)。親本之具萌發能力或未敗育之花粉粒呈橢圓形，外觀飽滿(圖 48)；然二種間雜交組合後代之花粉形狀及大小各異(圖 48)，觀察到萌發之花粉粒溝數為 8、9、10 溝。以苯胺藍染色種間雜交後代植株之花粉，觀察花粉粒之溝數及外形，二種間雜交組合後代之花粉溝數可見 4、6、7、8、9 及 10 溝，各溝數花粉大小不一，可見花粉粒中間凹陷、折疊等畸形花粉(圖 50、51)。取試驗當下花苞數較多之種間雜交後代植株自交或與親本回交，結果顯示種間雜交後代植株不論自交或與親本回交，均無法稔實(表 17)。

紅花鼠尾草(♀)與一串紅(♂)雜交之後代花粉不稔，可能為花粉敗育率高所致，種間雜交後代花粉粒之溝數及大小具多形性，且雜交後代亦不具稔實性。

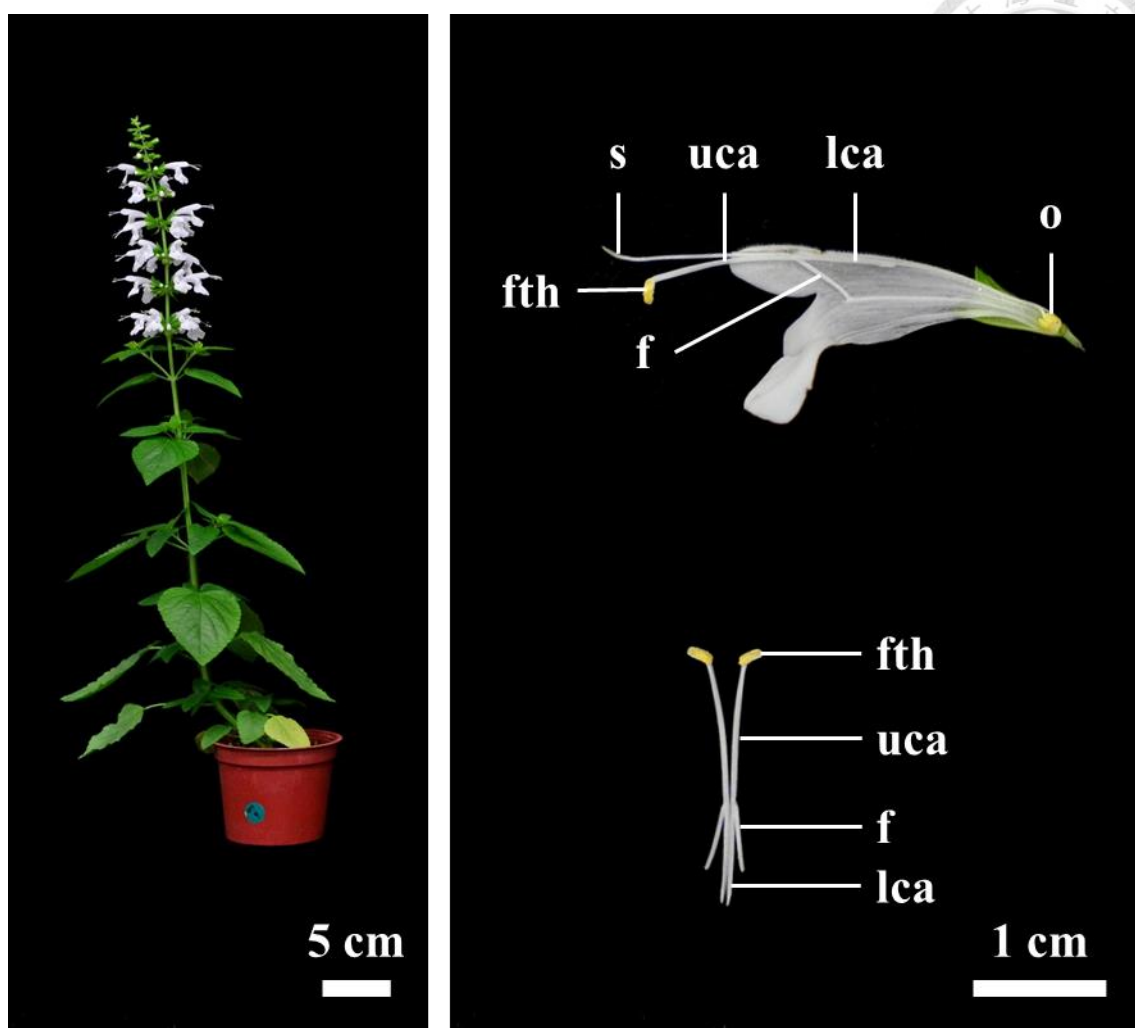


圖 1. 紅花鼠尾草'Snow Nymph'植株外觀、花器縱剖面及雄蕊構造。

Fig. 1. Plant appearance, flower longitudinal section, and stamen structure of *Salvia coccinea* 'Snow Nymph'. f: filament; fth: fertile theca; lca: lower connective arm; o: ovary; s: stigma; uca: upper connective arm.

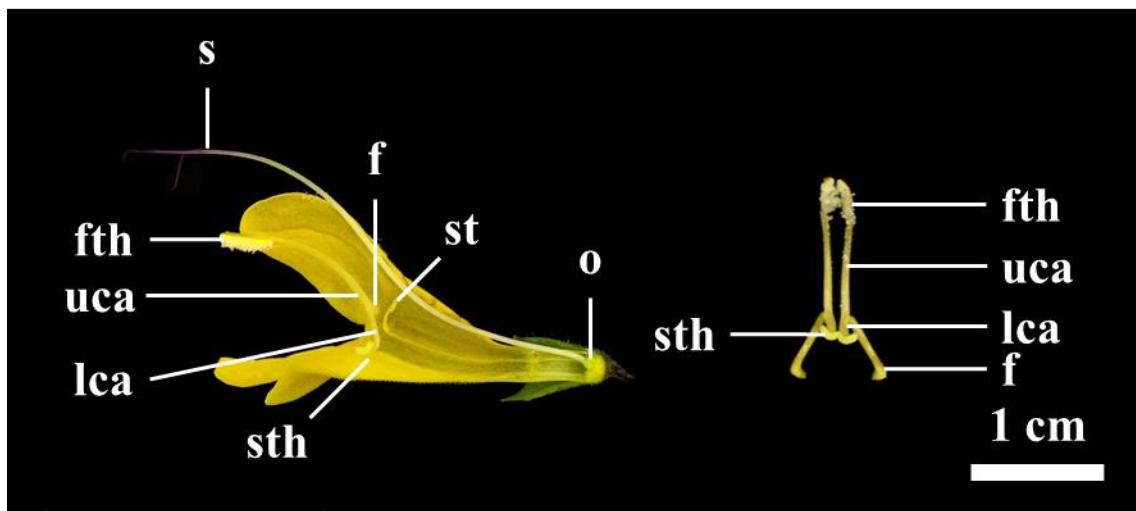


圖 2. 黃花鼠尾草植株外觀、花器縱剖面及雄蕊構造。

Fig. 2. Plant appearance, flower longitudinal section, and stamen structure of *Salvia nipponica* var. *formosana*. f: filament; fth: fertile theca; lca: lower connective arm; o: ovary; s: stigma; st: staminode; sth: sterile theca; uca: upper connective arm.

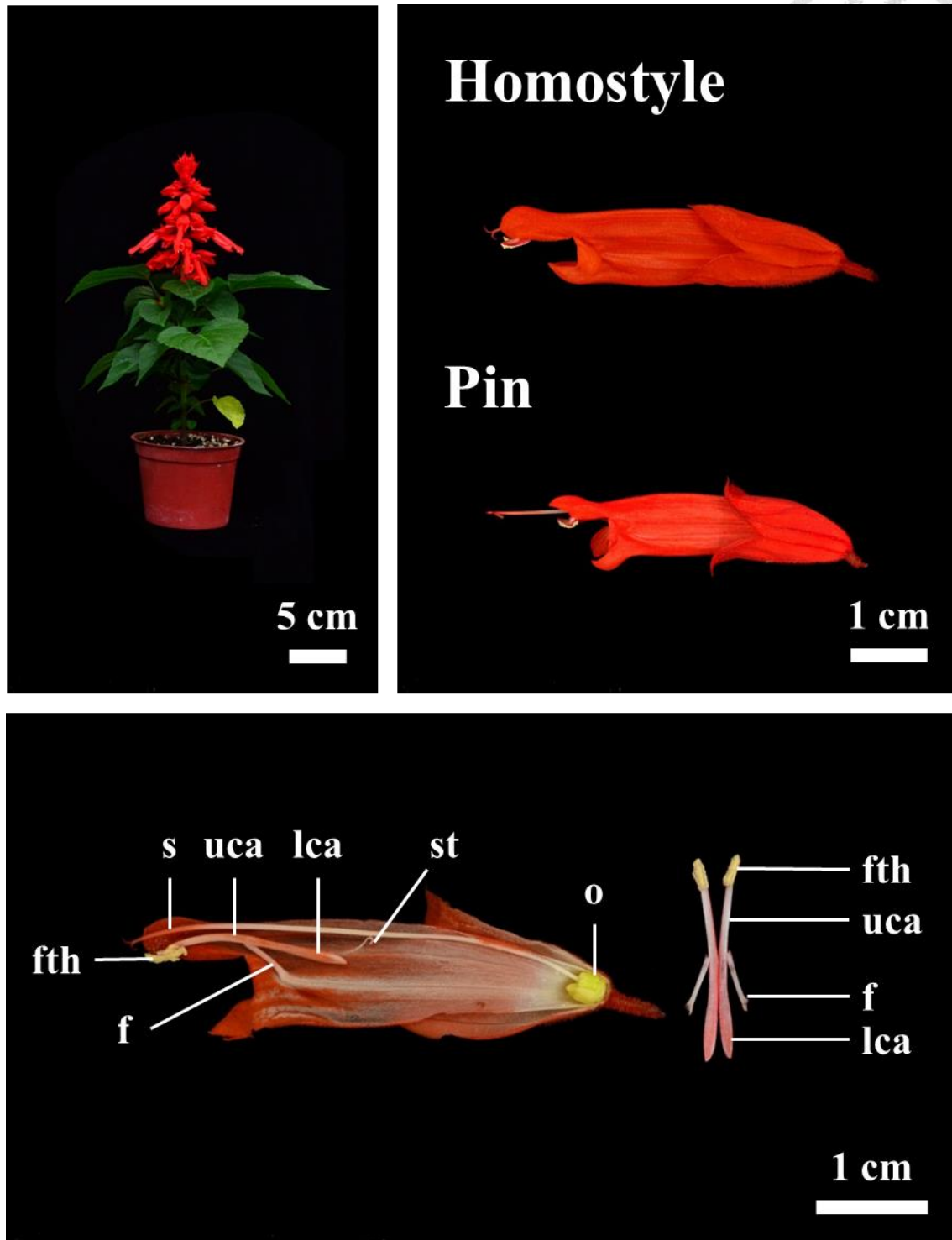


圖 3. 一串紅‘Vista Red’植株外觀、花形、花器縱剖面及雄蕊構造。

Fig. 3. Plant appearance, flower type, flower longitudinal section, and stamen structure of *Salvia splendens* ‘Vista Red’. f: filament; fth: fertile theca; lca: lower connective arm; o: ovary; s: stigma; st: staminode; uca: upper connective arm.

表 1. 人工授粉對紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及一串紅‘Vista Red’結實之影響。

Table 1. Effect of artificial pollination on seed setting of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. nipponica* var. *formosana*, and *S. splendens* ‘Vista Red’ subjected to different pollination conditions^z.

Species	Treatment	Seed set ^y (%)	Seeds per flower
<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	without artificial pollination	32.0 b ^x	2.1 b
	artificial autogamous pollination	97.0 a	3.3 a
	artificial xenogamous pollination	96.0 a	3.1 a
<i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i>	without artificial pollination	0.0 b	0.0 b
	artificial autogamous pollination	94.0 a	3.4 a
	artificial xenogamous pollination	92.0 a	3.2 a
<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	without artificial pollination	25.0 b	1.9 b
	artificial autogamous pollination	95.0 a	3.0 a
	artificial xenogamous pollination	93.0 a	3.2 a

^z In environment without pollinators.

^y Seed set is counted as percentage of flowers that set seeds.

^x Mean separation within columns and species by LSD test at $P < 0.05$.

表 2. 二次蒸餾水或添加不同濃度蔗糖於含 0.1%酪蛋白水解物及 30% PEG-3350 之修改過 BK 培養基對紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’及‘Vista White’花粉萌發率之影響。
Table 2. Effect of double distilled water (ddH₂O) and sucrose concentration on pollen germination rate of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. nipponica* var. *formosana*, *S. splendens* ‘Vista Red’, and ‘Vista White’ in modified BK medium with 0.1% casein hydrolysate and 30% PEG-3350.

Sucrose concn. (%)	Water potential (MPa)	Pollen germination rate (%)			
		<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	<i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i>	<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	<i>S. splendens</i> ‘Vista White’
ddH ₂ O only	-0.03	0.0 d ^z	0.0 d	0.3 d	0.1 c
0	-1.42	16.1 bc	19.6 b	25.6 a	12.8 a
5	-1.85	22.2 ab	31.4 a	19.9 b	13.3 a
10	-2.45	27.2 a	31.0 a	16.0 b	13.1 a
15	-2.94	15.2 c	23.2 b	15.1 b	11.7 a
20	-3.15	14.6 c	6.6 c	9.3 c	1.0 b

^z Mean separation within columns by LSD test at $P < 0.05$.

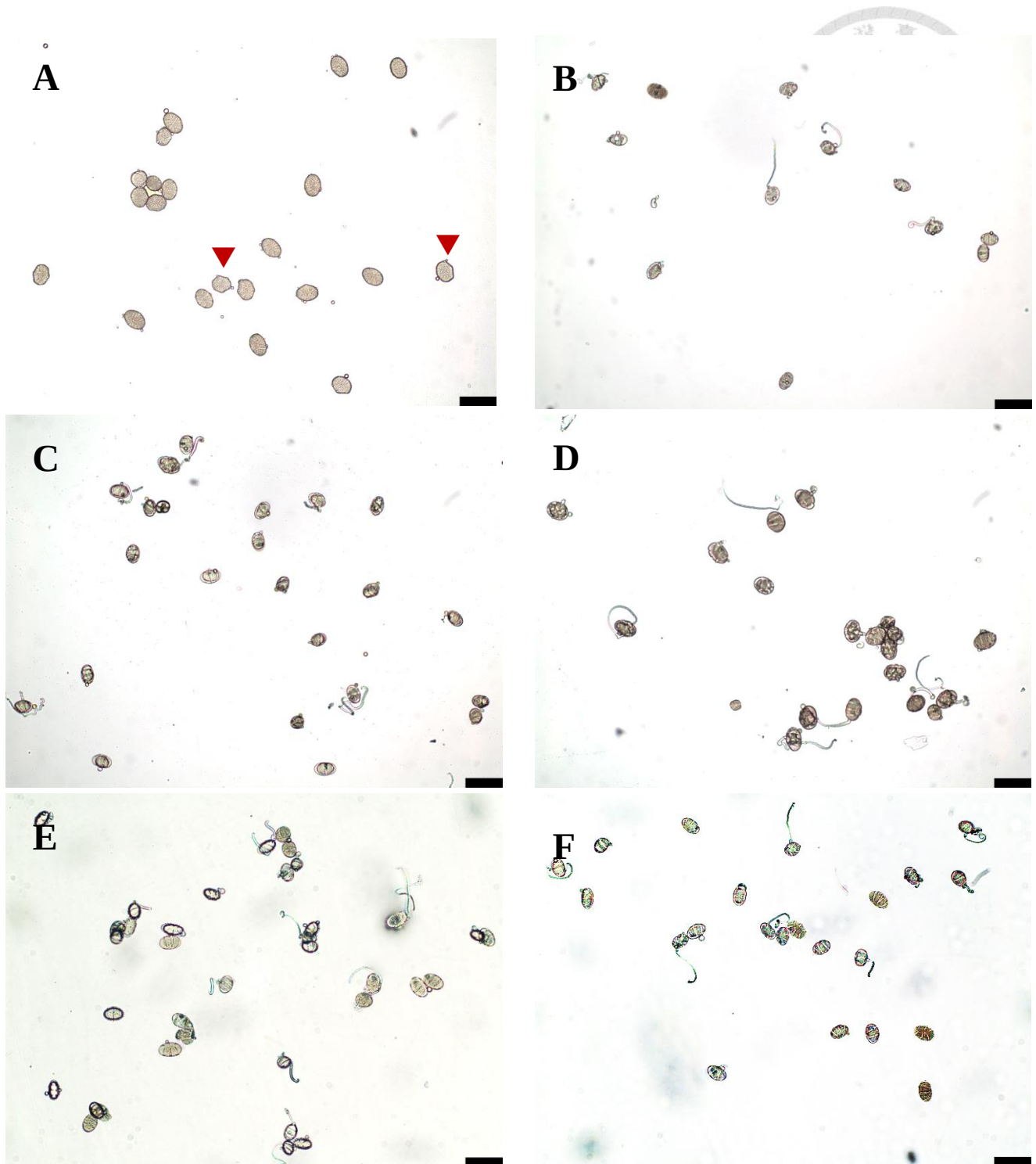


圖 4. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’花粉在僅有二次蒸餾水或添加不同濃度蔗糖於含 0.1%酪蛋白水解物及 30% PEG-3350 之修改過 BK 培養基萌發情形。二次蒸餾水(A)、0% (B)、5% (C)、10% (D)、15% (E)及 20% (F)蔗糖。腫脹花粉粒(►)。

Fig. 4. Pollen germination of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ in ddH₂O only (A) or in modified BK medium with 0.1% casein hydrolysate, 30% PEG-3350, and 0% (B), 5% (C), 10% (D), 15% (E), and 20% (F) sucrose. The swollen pollen grain (►). Bars indicate 100 µm.

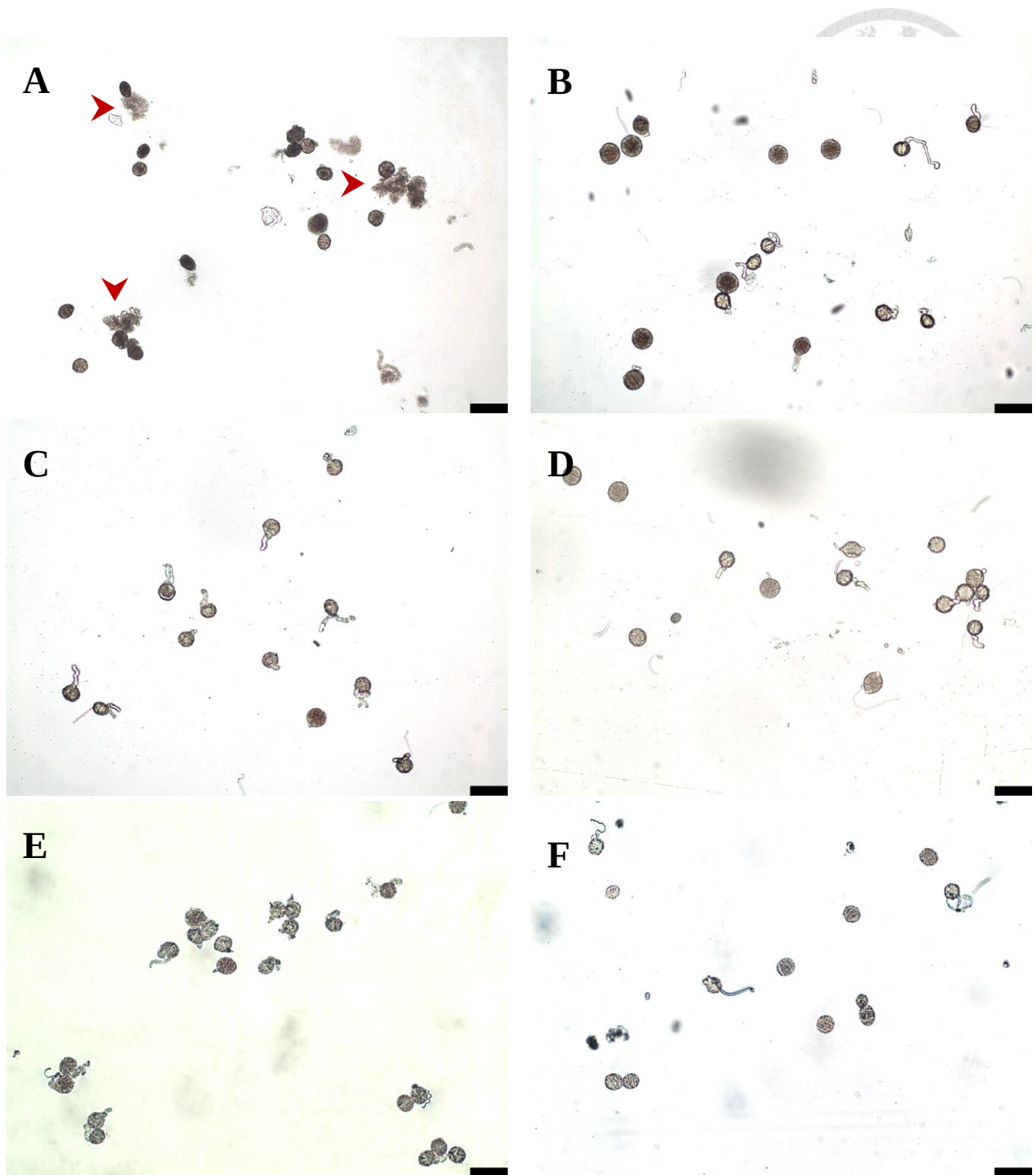


圖 5. 黃花鼠尾草花粉在僅有二次蒸餾水或添加不同濃度蔗糖於含 0.1%酪蛋白水解物及 30% PEG-3350 之修改過 BK 培養基萌發情形。二次蒸餾水(A)、0%(B)、5%(C)、10%(D)、15%(E)及 20%(F)蔗糖。花粉粒爆裂流出之不規則之細胞質液(➤)。

Fig. 5. Pollen germination of *Salvia nipponica* var. *formosana* in ddH₂O only (A) or in modified BK medium with 0.1% casein hydrolysate, 30% PEG-3350, and 0% (B), 5% (C), 10% (D), 15% (E), and 20% (F) sucrose. The exudation of cytoplasm from the out burst of pollen (➤). Bars indicate 100 μ m.

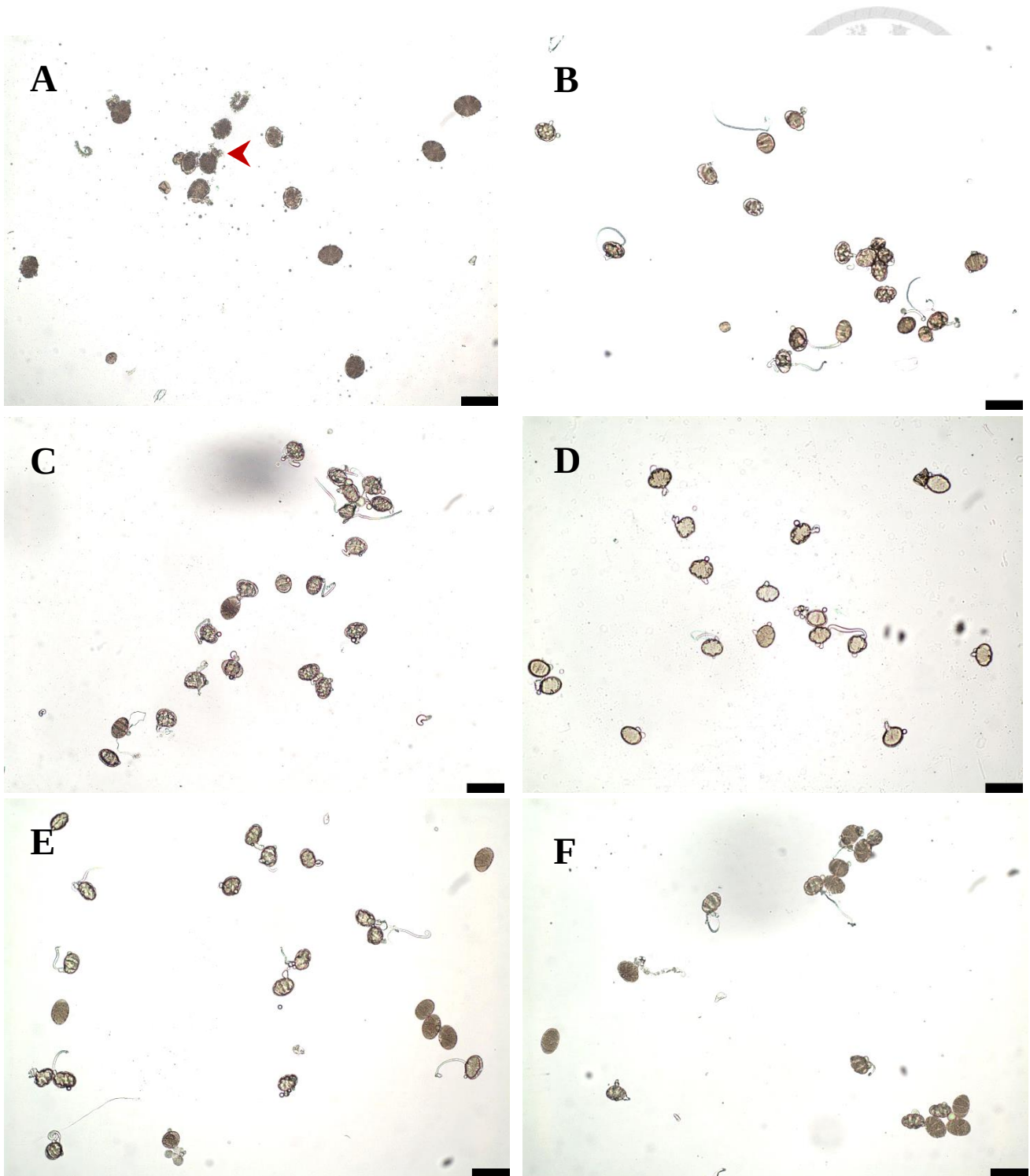


圖 6. 一串紅‘Vista Red’花粉在僅有二次蒸餾水或添加不同濃度蔗糖於含 0.1%酪蛋白水解物及 30% PEG-3350 之修改過 BK 培養基萌發情形。二次蒸餾水(A)、0% (B)、5% (C)、10% (D)、15% (E)及 20% (F)蔗糖。花粉粒或花粉管爆裂流出之不規則之細胞質液(➤)。

Fig. 6. Pollen germination of *Salvia splendens* ‘Vista Red’ in ddH₂O only (A) or in modified BK medium with 0.1% casein hydrolysate, 30% PEG-3350, and 0% (B), 5% (C), 10% (D), 15% (E), and 20% (F) sucrose. The exudation of cytoplasm from the out burst of pollen grain or pollen tube (➤). Bars indicate 100 μm.

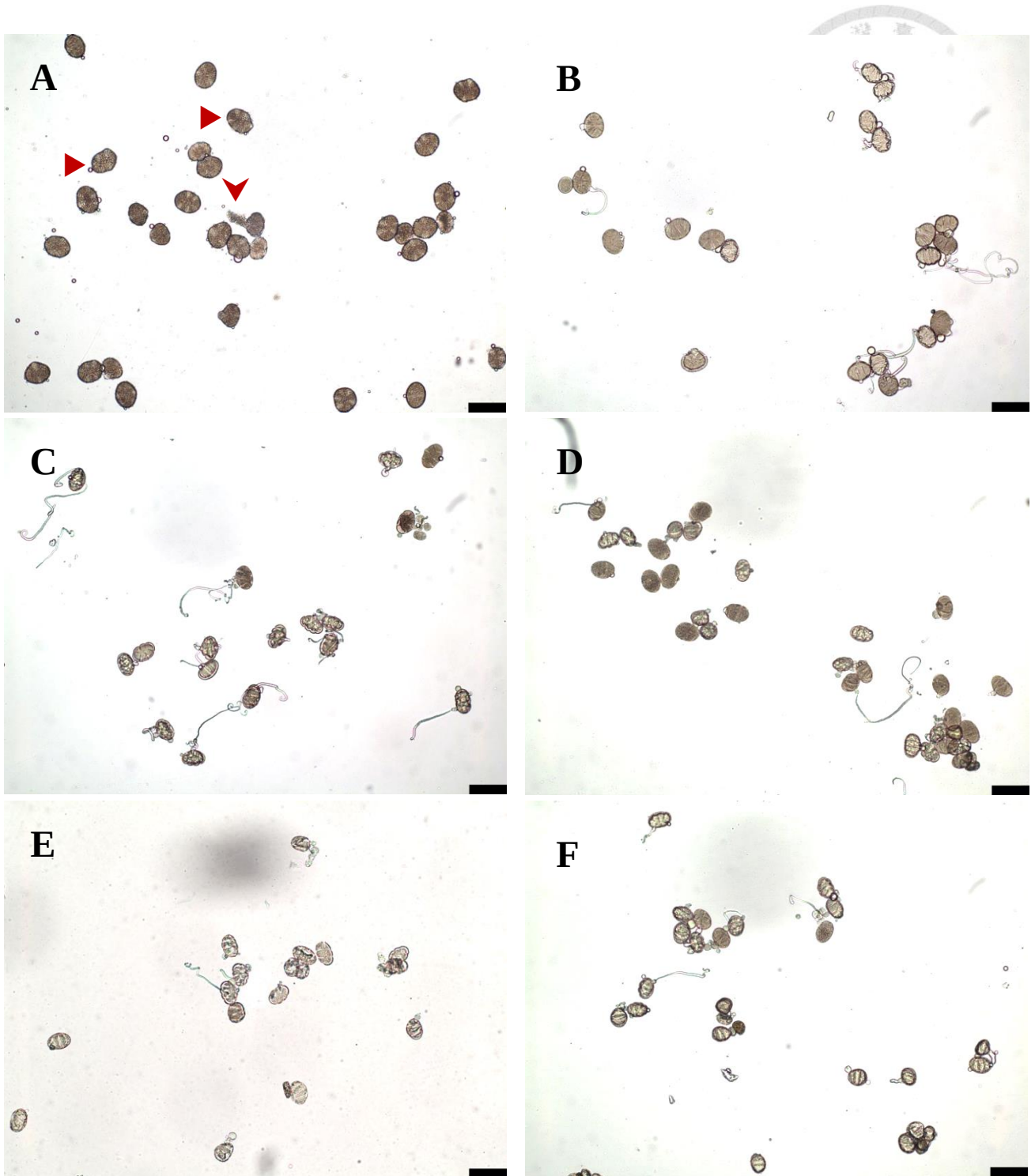


圖 7. 一串紅‘Vista White’花粉在僅有二次蒸餾水或添加不同濃度蔗糖於含 0.1%酪蛋白水解物及 30% PEG-3350 之修改過 BK 培養基萌發情形。二次蒸餾水(A)、0% (B)、5% (C)、10% (D)、15% (E)及 20% (F)蔗糖。花粉粒或花粉管爆裂流出之不規則之細胞質液(▶)及腫脹花粉粒(▶)。

Fig. 7. Pollen germination of *Salvia splendens* ‘Vista White’ in ddH₂O only (A) or in modified BK medium with 0.1% casein hydrolysate, 30% PEG-3350, and 0% (B), 5% (C), 10% (D), 15% (E), and 20% (F) sucrose. The exudation of cytoplasm from the out burst of pollen grain or pollen tube (▶) and the swollen pollen grain (▶). Bars indicate 100 µm.

表 3. 添加不同濃度 PEG-3350 於含 0.1%酪蛋白水解物及 10%蔗糖之修改過 BK 培養基對紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’及‘Vista White’花粉萌發率之影響。

Table 3. Effect of PEG-3350 concentration on pollen germination rate of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. nipponica* var. *formosana*, *S. splendens* ‘Vista Red’, and ‘Vista White’ in modified BK medium with 0.1% casein hydrolysate and 10% sucrose.

PEG concn. (%)	Water potential (MPa)	Pollen germination rate (%)			
		<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	<i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i>	<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	<i>S. splendens</i> ‘Vista White’
0	-0.98	9.8 c ^z	7.4 c	14.8 b	17.0 ab
10	-1.12	14.9 b	30.1 b	15.9 b	15.7 ab
20	-1.73	18.6 b	52.2 a	25.0 a	21.0 a
30	-2.45	29.6 a	37.3 b	13.7 b	13.3 b

^z Mean separation within columns by LSD test at $P < 0.05$.

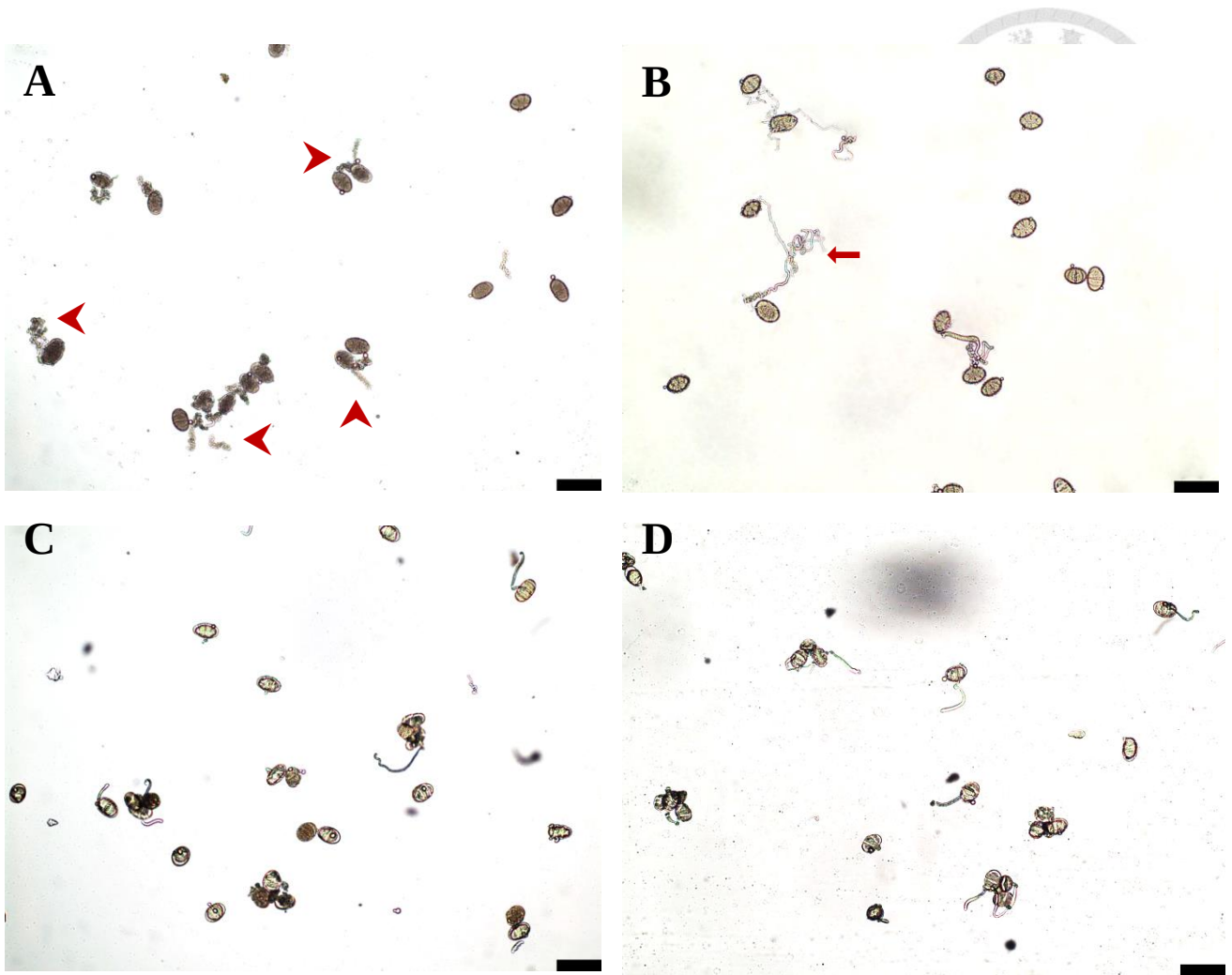


圖 8. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’花粉在添加不同濃度 PEG-3350 於含 0.1%酪蛋白水解物及 10% 蔗糖之修改過 BK 培養基萌發情形。0% (A)、10% (B)、20% (C)及 30% (D) PEG-3350。花粉管爆裂流出之不規則之細胞質液(➤)或花粉管腫脹及糾結(➡)。

Fig. 8. Pollen germination of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ in modified BK medium with 0.1% casein hydrolysate, 10% sucrose, and various PEG-3350 concentrations. 0% (A), 10% (B), 15% (C), and 20% (D) PEG-3350, respectively. The exudation of cytoplasm from the out burst of pollen tube (➤) or swollen and kinked pollen tube (➡). Bars indicate 100 µm.

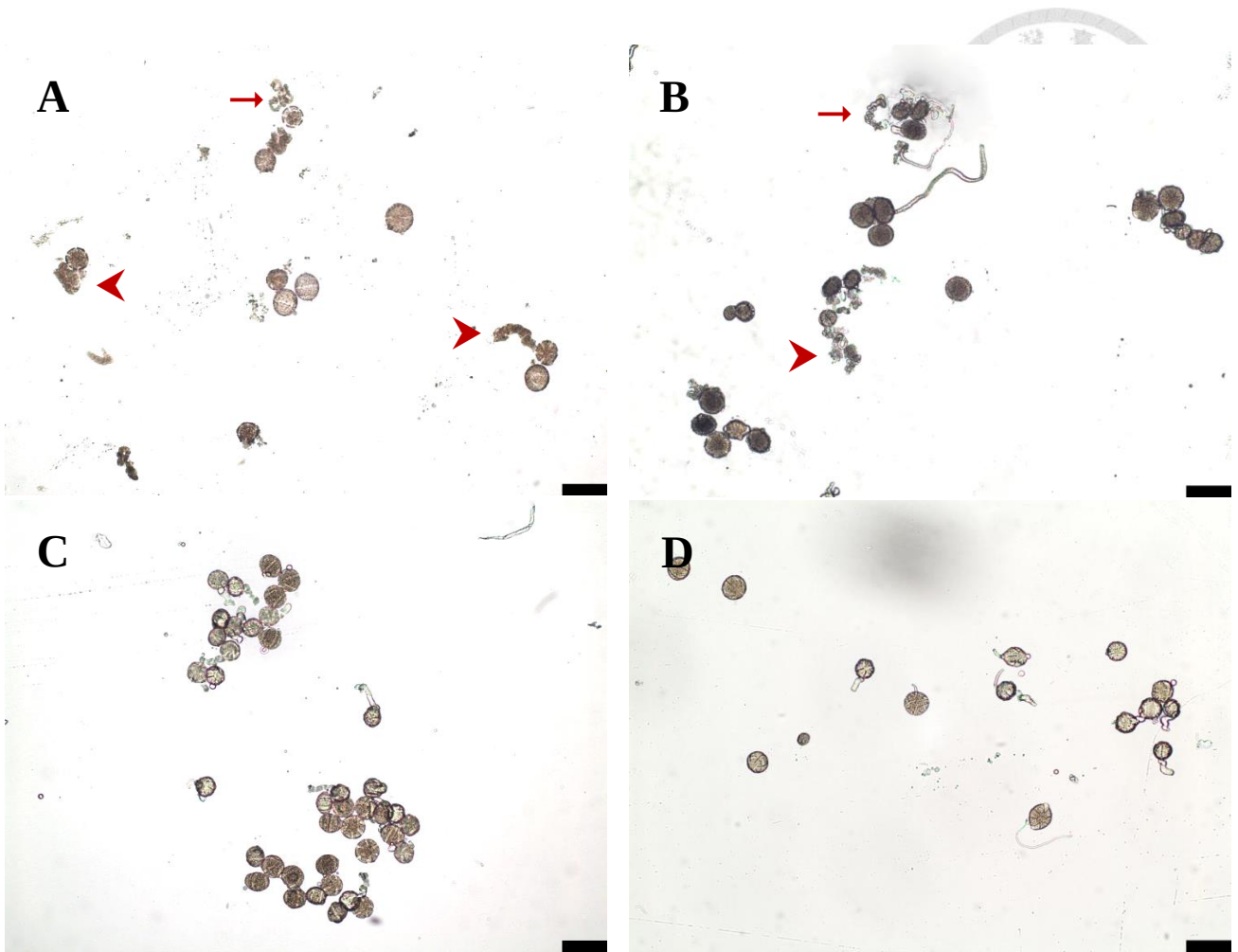


圖 9. 黃花鼠尾草花粉在添加不同濃度 PEG-3350 於含 0.1%酪蛋白水解物及 10%蔗糖之修改過 BK 培養基萌發情形。0% (A)、10% (B)、20% (C)及 30% (D) PEG-3350。花粉管爆裂流出之不規則之細胞質液(▶)或花粉管腫脹及糾結(→)。

Fig. 9. Pollen germination of *Salvia nipponica* var. *formosana* in modified BK medium with 0.1% casein hydrolysate, 10% sucrose, and various PEG-3350 concentrations. 0% (A), 10% (B), 15% (C), and 20% (D) PEG-3350, respectively. The exudation of cytoplasm from the out burst of pollen tube (▶) or swollen and kinked pollen tube (→). Bars indicate 100 μ m.

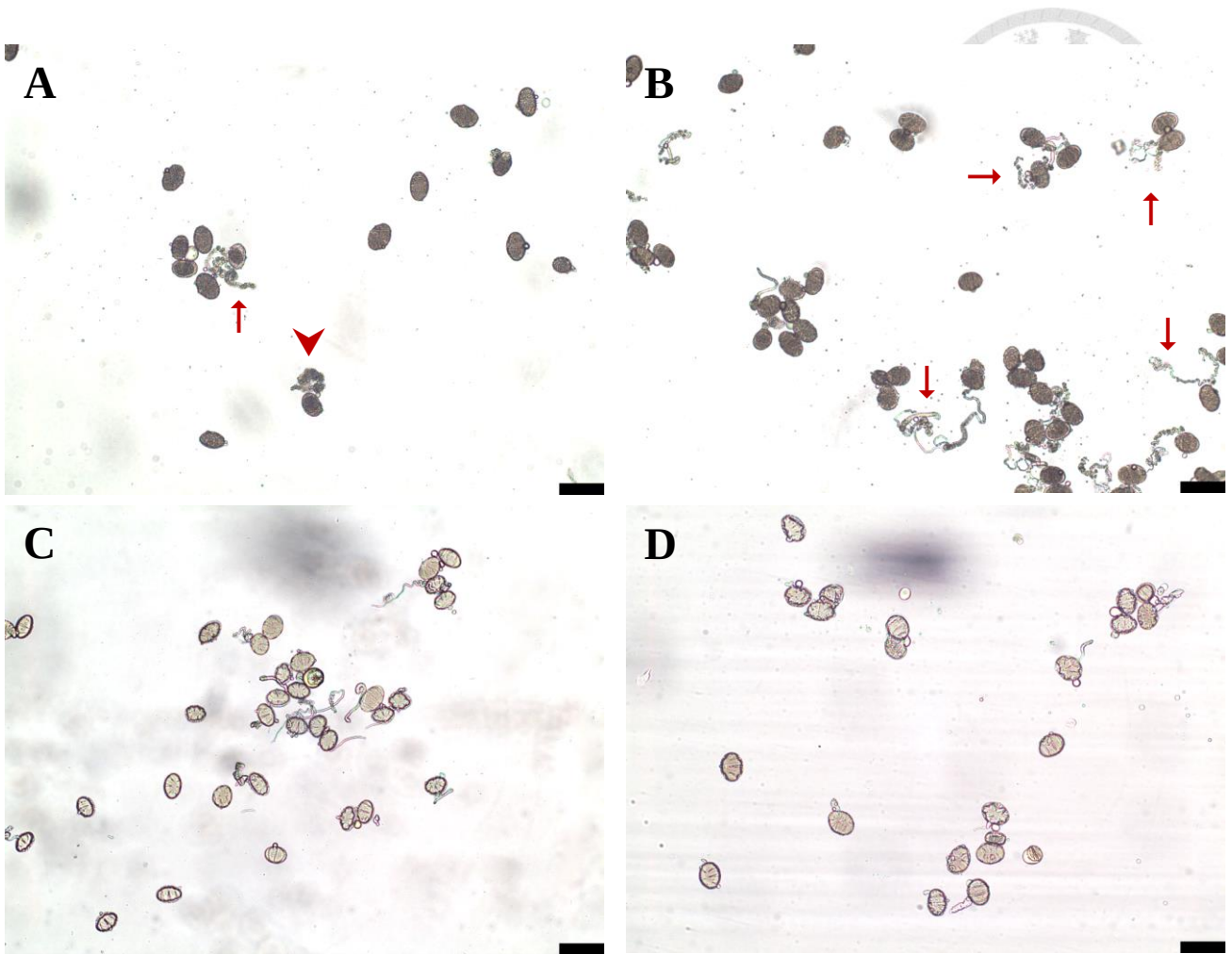


圖 10. 一串紅‘Vista Red’花粉在添加不同濃度 PEG-3350 於含 0.1%酪蛋白水解物及 10%蔗糖之修改過 BK 培養基萌發情形。0% (A)、10% (B)、20% (C)及 30% (D) PEG-3350。花粉管爆裂流出之不規則之細胞質液(➤)或花粉管腫脹及糾結(➡)。

Fig. 10. Pollen germination of *Salvia splendens* ‘Vista Red’ in modified BK medium with 0.1% casein hydrolysate, 10% sucrose, and various PEG-3350 concentrations. 0% (A), 10% (B), 15% (C), and 20% (D) PEG-3350, respectively. The exudation of cytoplasm from the out burst of pollen tube (➤) or swollen and kinked pollen tube (➡). Bars indicate 100 μ m.

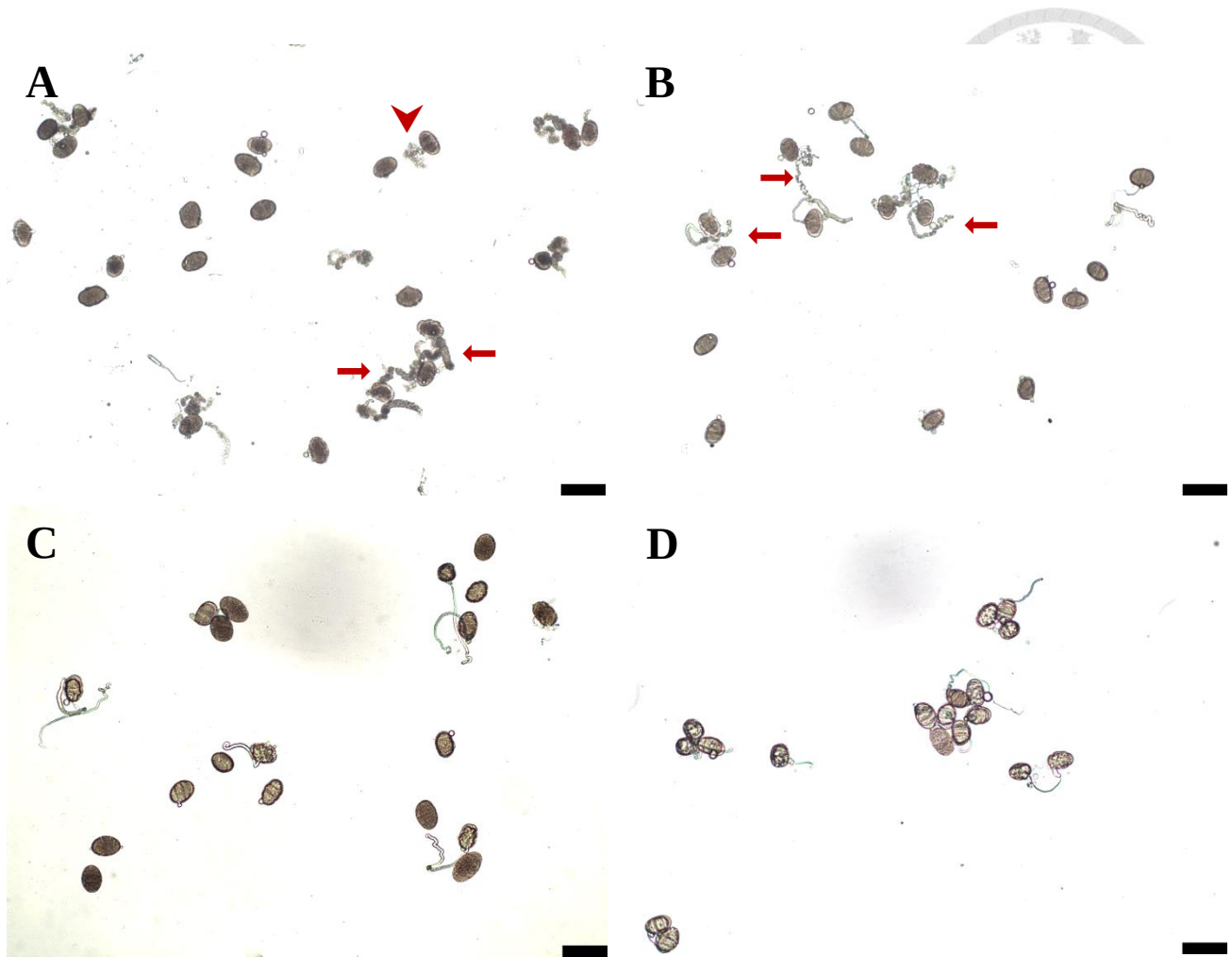


圖 11. 一串紅‘Vista White’花粉在添加不同濃度 PEG-3350 於含 0.1%酪蛋白水解物及 10%蔗糖之修改過 BK 培養基萌發情形。0% (A)、10% (B)、20% (C)及 30% (D) PEG-3350。花粉管爆裂流出之不規則之細胞質液(➤)或花粉管腫脹及糾結(➡)。

Fig. 11. Pollen germination of *Salvia splendens* ‘Vista White’ in modified BK medium with 0.1% casein hydrolysate, 10% sucrose, and various PEG-3350 concentrations. 0% (A), 10% (B), 15% (C), and 20% (D) PEG-3350, respectively. The exudation of cytoplasm from the out burst of pollen tube (➤) or swollen and kinked pollen tube (➡). Bars indicate 100 μ m.

表 4. 花齡對紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’及‘Vista White’花粉萌發率之影響。

Table 4. Effect of flower age on pollen germination rate of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. nipponica* var. *formosana*, *S. splendens* ‘Vista Red’, and ‘Vista White’ in modified BK medium with 0.1% casein hydrolysate, 20% PEG-3350, and 10% sucrose.

Flower age	Pollen germination rate (%)			
	<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	<i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i>	<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	<i>S. splendens</i> ‘Vista White’
One day before anthesis	2.6 d ^z	43.9 b	4.9 c	2.0 f
At anthesis	17.4 b	53.0 a	22.1 b	30.4 c
1 day after anthesis	29.8 a	33.6 c	28.8 a	48.2 a
2 days after anthesis	22.7 b	26.1 d	30.5 a	39.6 b
3 days after anthesis	18.8 b	16.4 e	18.3 b	14.5 d
4 days after anthesis	6.1 c	1.0 f	5.7 c	8.1 e

^z Mean separation within columns by LSD test at $P < 0.05$.

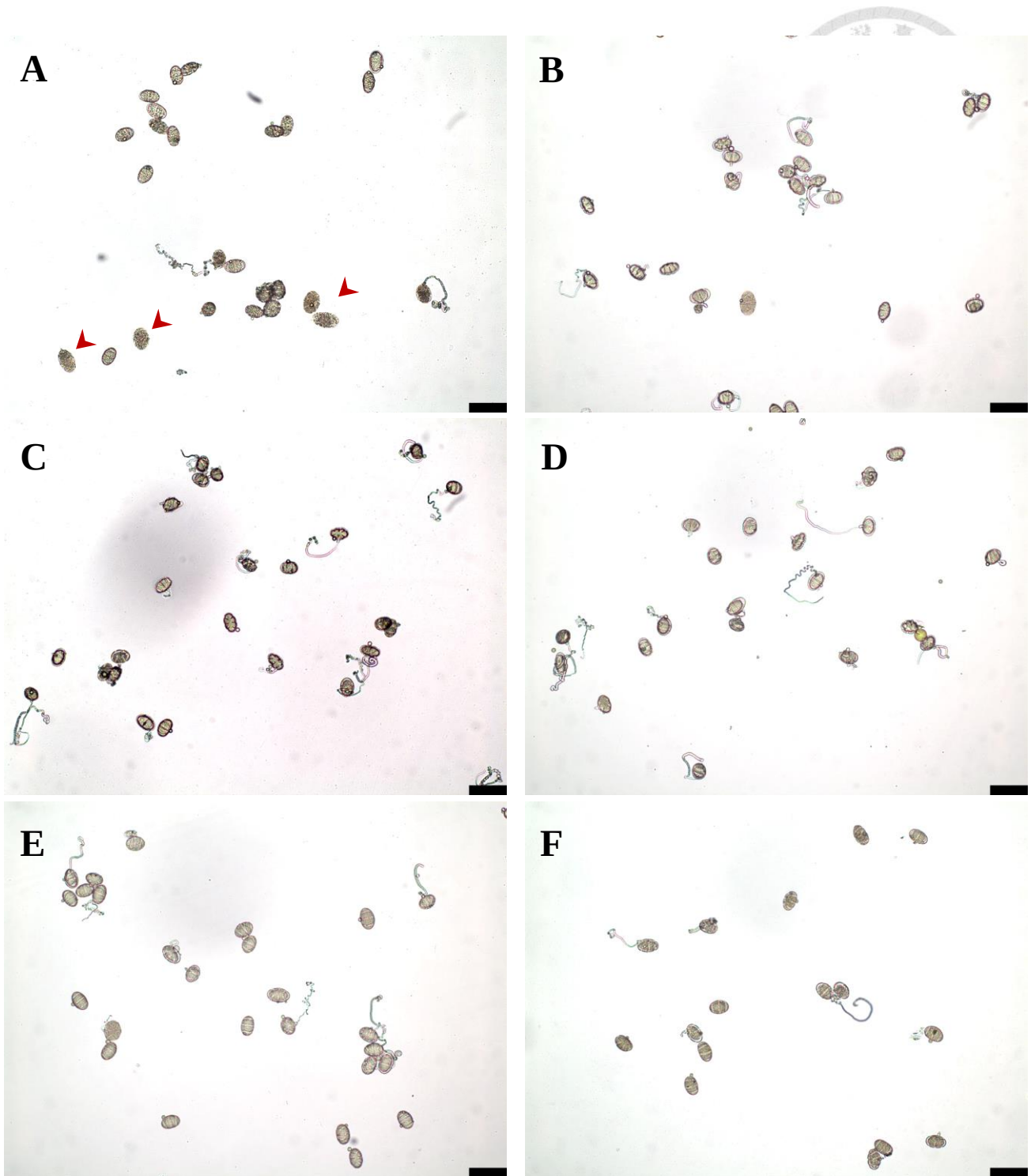


圖 12. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’開花前一天(A)、開花當天(B)、開花後一天(C)、開花後二天(D)、開花後三天(E)及開花後四天(F)之花粉萌發情形。花粉壁稍不明顯之花粉粒(►)。

Fig. 12. Pollen germination of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’. Pollen were taken 1 day before anthesis (A), at anthesis (B), 1 day after anthesis (C), 2 days after anthesis (D), 3 days after anthesis (E), and 4 days after anthesis (F), respectively. Pollen grain without obvious pollen wall (►). Bars indicate 100 μm .

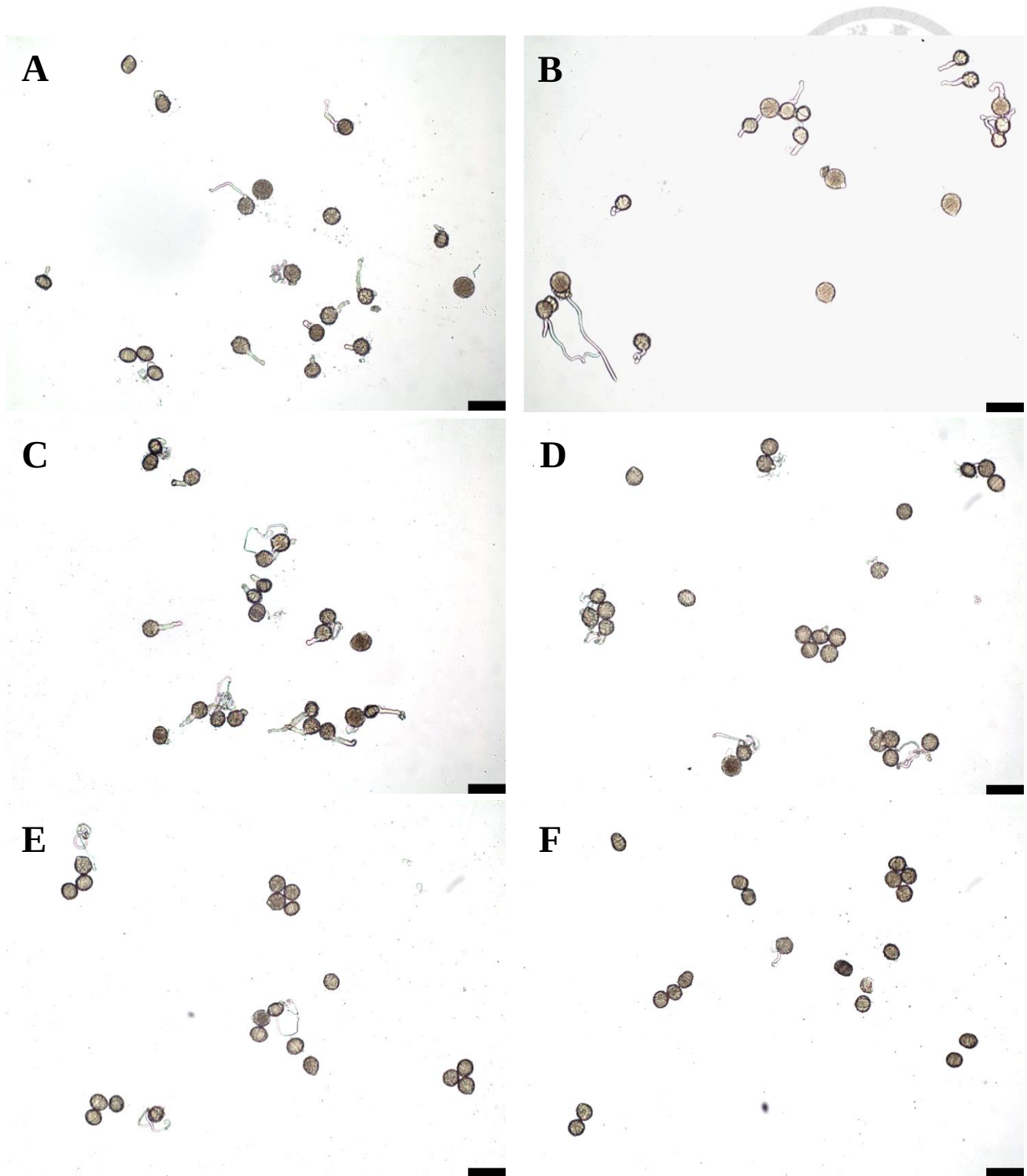


圖 13. 黃花鼠尾草開花前一天(A)、開花當天(B)、開花後一天(C)、開花後二天(D)、開花後三天(E)及開花後四天(F)之花粉萌發情形。

Fig. 13. Pollen germination of *Salvia nipponica* var. *formosana*. Pollen were taken 1 day before anthesis (A), at anthesis (B), 1 day after anthesis (C), 2 days after anthesis (D), 3 days after anthesis (E), and 4 days after anthesis (F), respectively. Bars indicate 100 μm .

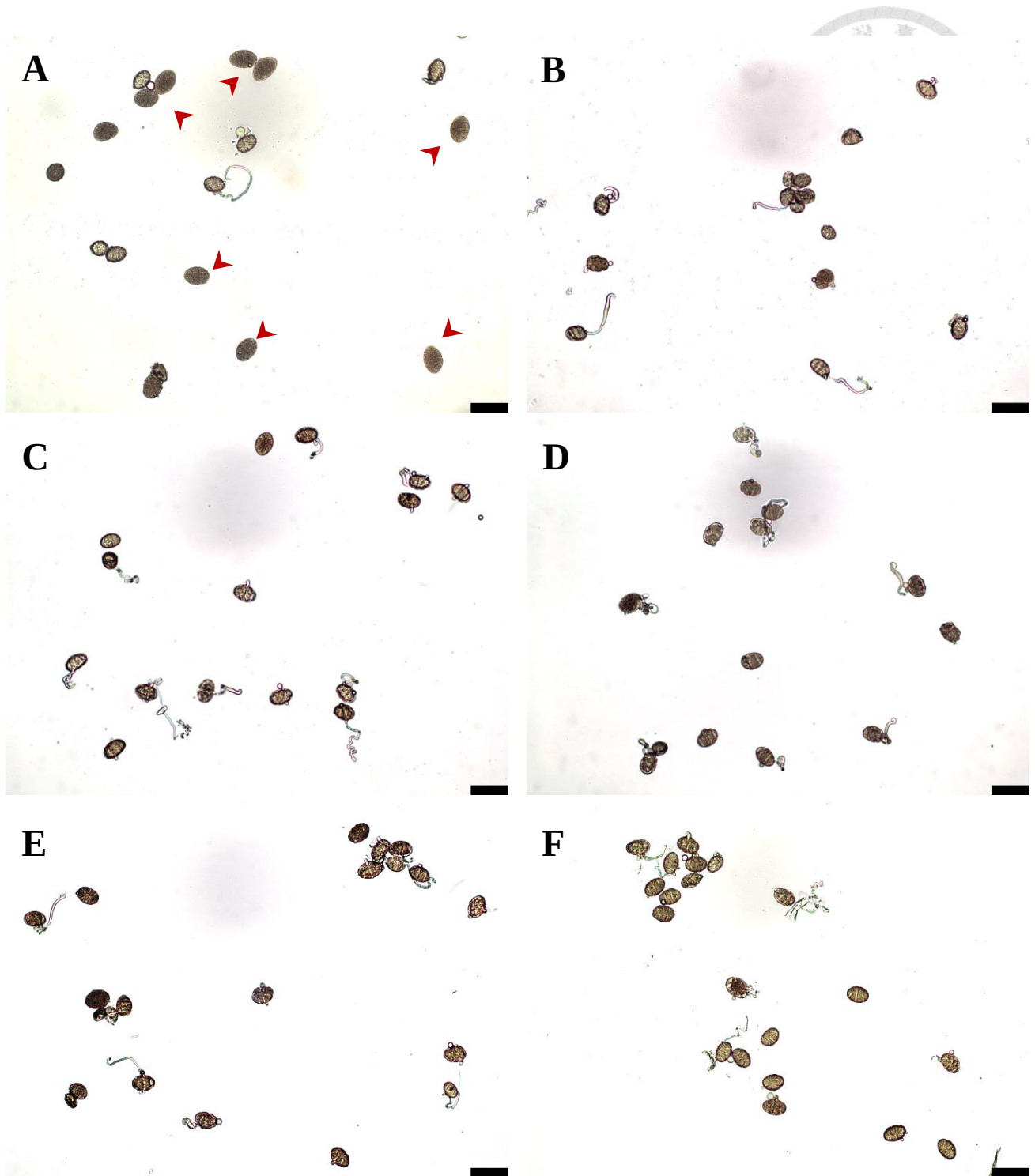


圖 14. 一串紅‘Vista Red’開花前一天(A)、開花當天(B)、開花後一天(C)、開花後二天(D)、開花後三天(E)及開花後四天(F)之花粉萌發情形。花粉壁稍不明顯之花粉粒(▶)。

Fig. 14. Pollen germination of *Salvia splendens* ‘Vista Red’. Pollen were taken 1 day before anthesis (A), at anthesis (B), 1 day after anthesis (C), 2 days after anthesis (D), 3 days after anthesis (E), and 4 days after anthesis (F), respectively. Pollen grain without obvious pollen wall (▶). Bars indicate 100 μ m.

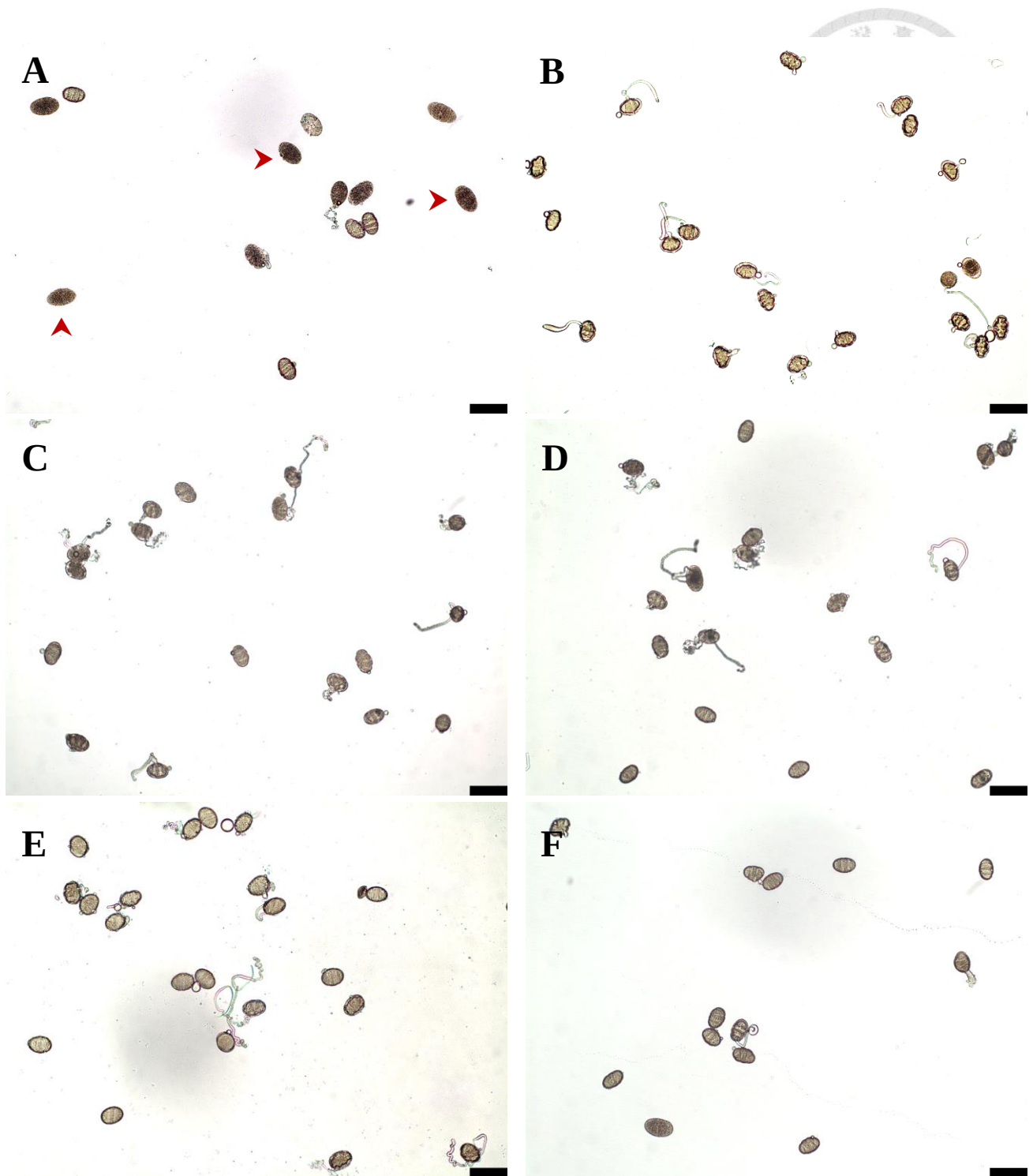


圖 15. 一串紅‘Vista White’開花前一天(A)、開花當天(B)、開花後一天(C)、開花後二天(D)、開花後三天(E)及開花後四天(F)之花粉萌發情形。花粉壁稍不明顯之花粉粒(▶)。

Fig. 15. Pollen germination of *Salvia splendens* ‘Vista White’. Pollen were taken 1 day before anthesis (A), at anthesis (B), 1 day after anthesis (C), 2 days after anthesis (D), 3 days after anthesis (E), and 4 days after anthesis (F), respectively. Pollen grain without obvious pollen wall (▶). Bars indicate 100 μ m.

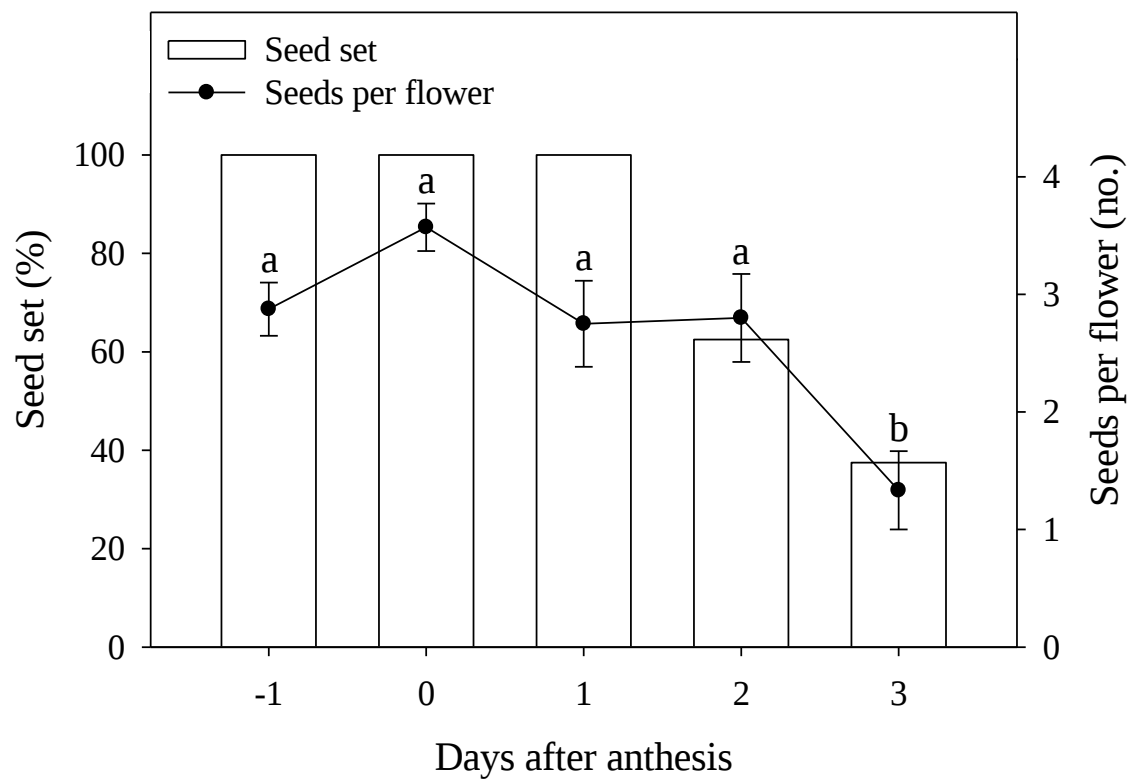


圖 16. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’不同花齡柱頭之可授性。

Fig. 16. Stigma receptivity of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ at different flower age, estimated as percentage of flowers that set seeds. Bars indicate standard error of the means ($n = 8$). Mean separation for seeds per flower by LSD test at $P < 0.05$.

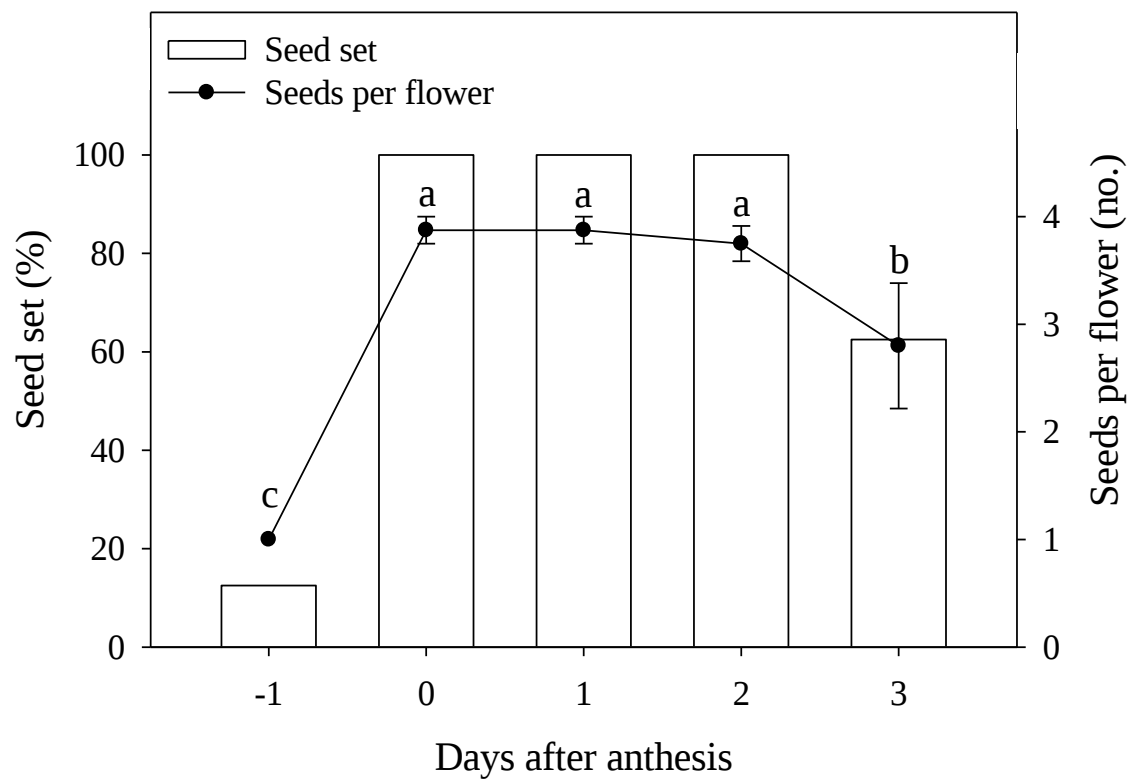


圖 17. 黃花鼠尾草不同花齡柱頭之可授性。

Fig. 17. Stigma receptivity of *Salvia nipponica* var. *formosana* at different flower age, estimated as percentage of flowers that set seeds. Bars indicate standard error of the means ($n = 8$). Mean separation for seeds per flower by LSD test at $P < 0.05$.

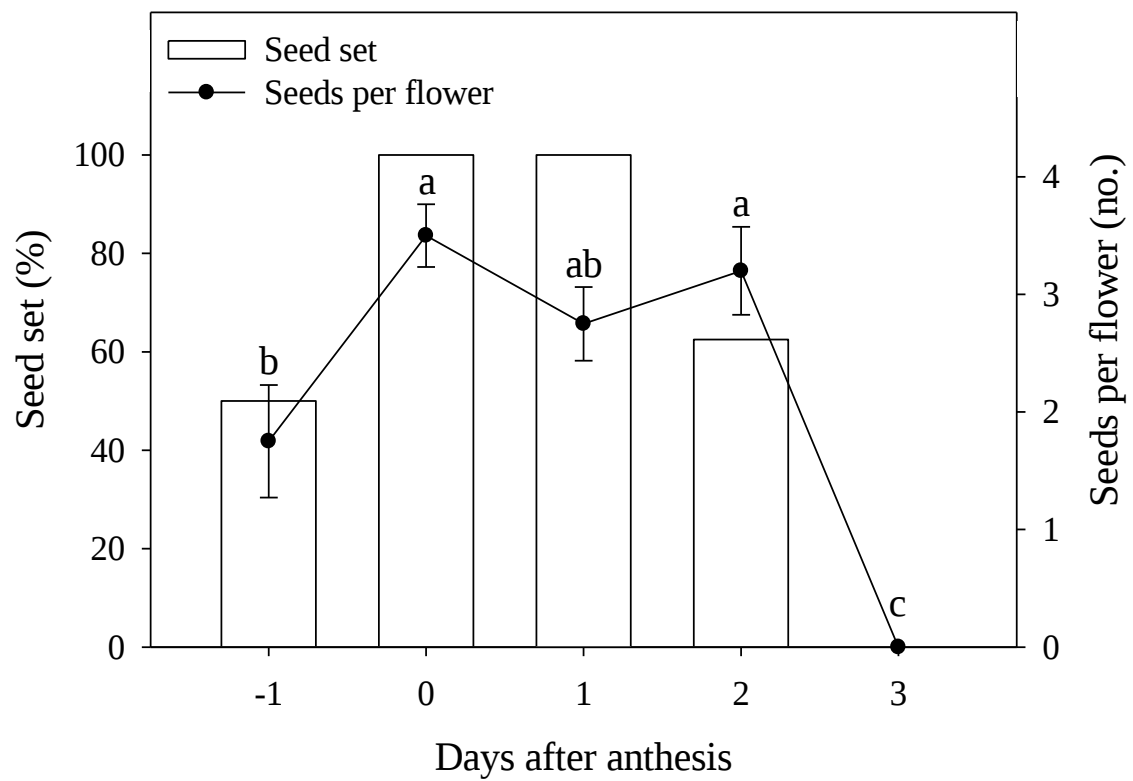


圖 18. 一串紅‘Vista Red’不同花齡柱頭之可授性。

Fig. 18. Stigma receptivity of *Salvia splendens* ‘Vista Red’ at different flower age, estimated as percentage of flowers that set seeds. Bars indicate standard error of the means (n = 8). Mean separation for seeds per flower by LSD test at $P < 0.05$.

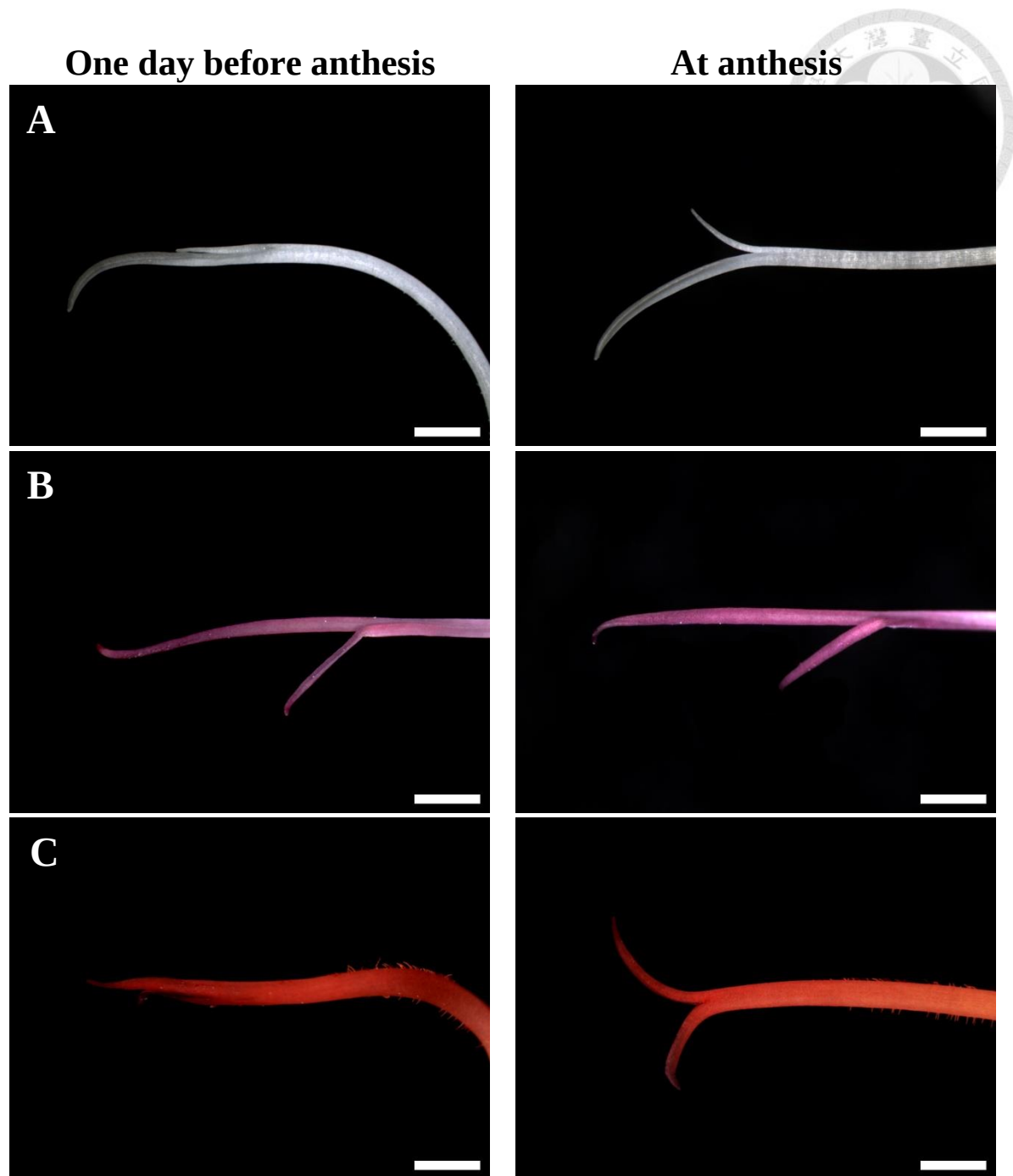


圖 19. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (A)、黃花鼠尾草(B)及一串紅‘Vista Red’ (C)於開花前一天及開花當天之柱頭外觀。

Fig. 19. Stigma appearance of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ (A), *S. nipponica* var. *formosana* (B), and *S. splendens* ‘Vista Red’ (C) one day before anthesis and at anthesis. Bars indicate 1 mm.

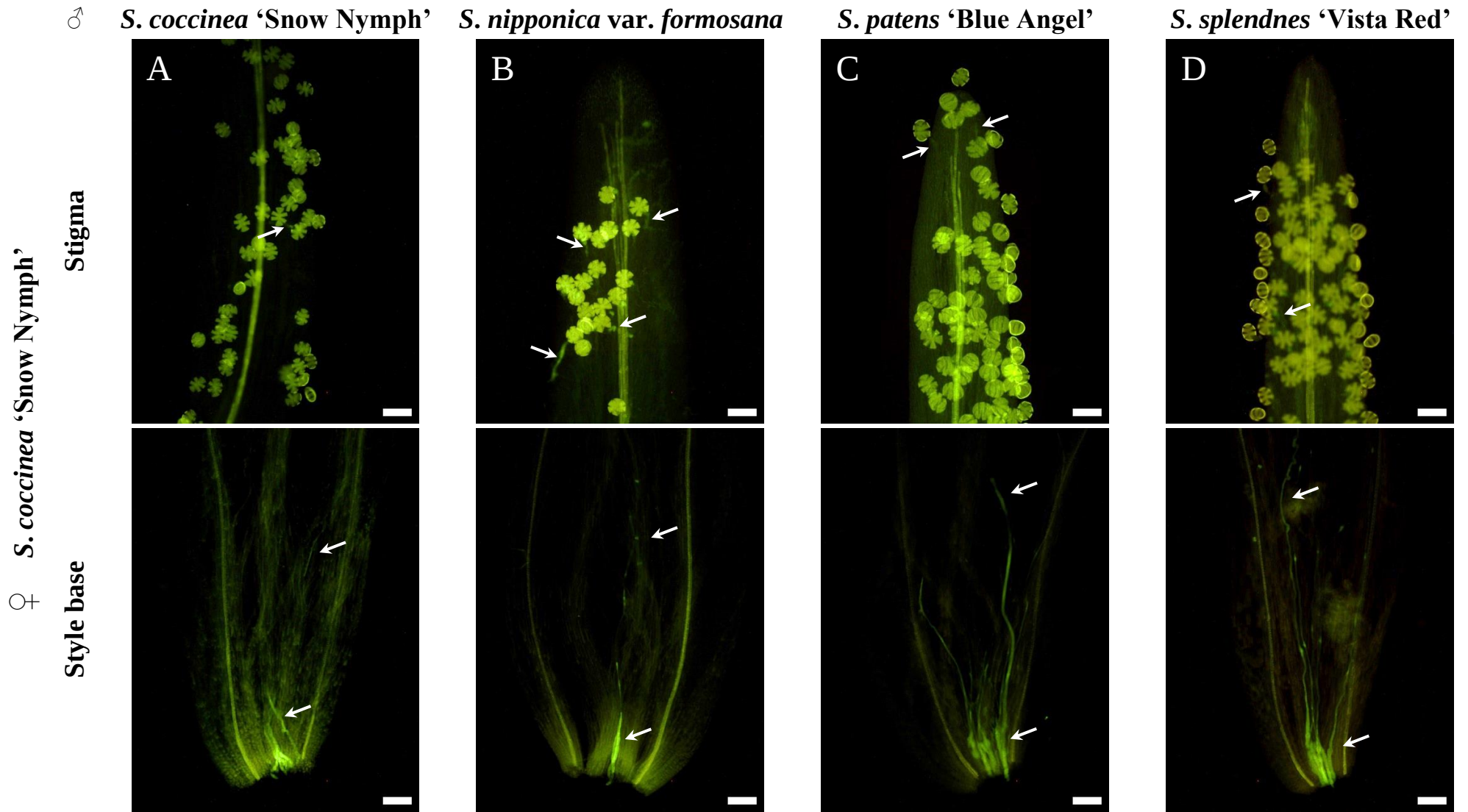


圖 20. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(A)、黃花鼠尾草(B)、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’(C)及一串紅‘Vista Red’(D)之花粉授於紅花鼠尾草‘Snow Nymph’之柱頭後 1 天花粉管生長情形。

Fig. 20. Pollen tube growth of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’(A), *S. nipponica* var. *formosana* (B), *S. patens* ‘Blue Angel’ (C), and *S. splendens* ‘Vista Red’ (D) in pistil of *S. coccinea* ‘Snow Nymph’. Photos were taken 1 day after pollination in stigma and style base of *S. coccinea* ‘Snow Nymph’. Arrows indicate pollen tube. Bars indicate 100 μ m.

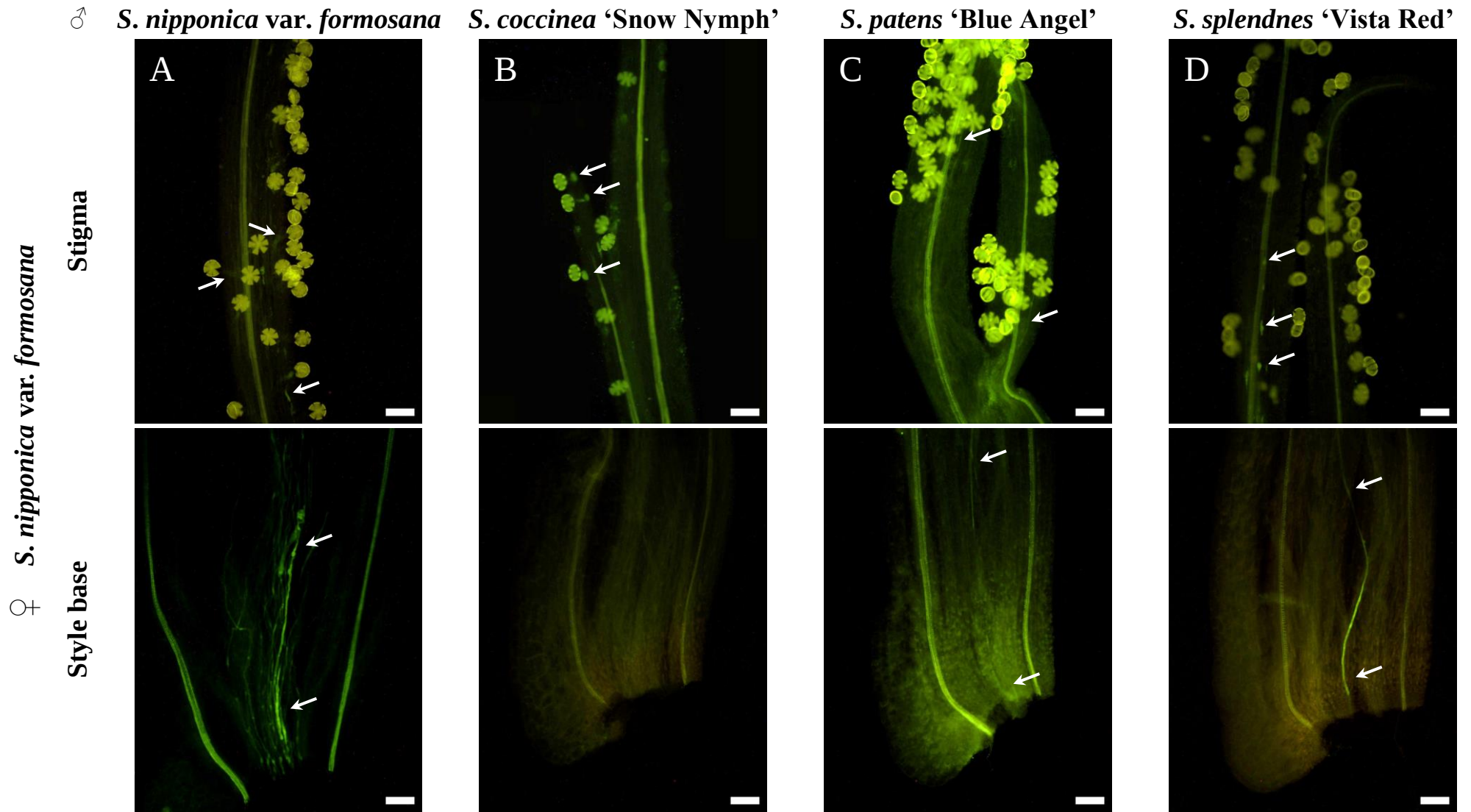


圖 21. 黃花鼠尾草(A)、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (B)、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’ (C)及一串紅‘Vista Red’ (D)之花粉授於黃花鼠尾草之柱頭後 1 天(A、B、D)或 2 天(C)花粉管生長情形。

Fig. 21. Pollen tube growth of *Salvia nipponica* var. *formosana* (A), *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ (B), *S. patens* ‘Blue Angel’ (C), and *S. splendens* ‘Vista Red’ (D) in pistil of *S. nipponica* var. *formosana*. Photos were taken 1 day after pollination (DAP), except (C) was taken 2DAP, in stigma and style base of *S. nipponica* var. *formosana*. Arrows indicate pollen tube. Bars indicate 100 μ m.

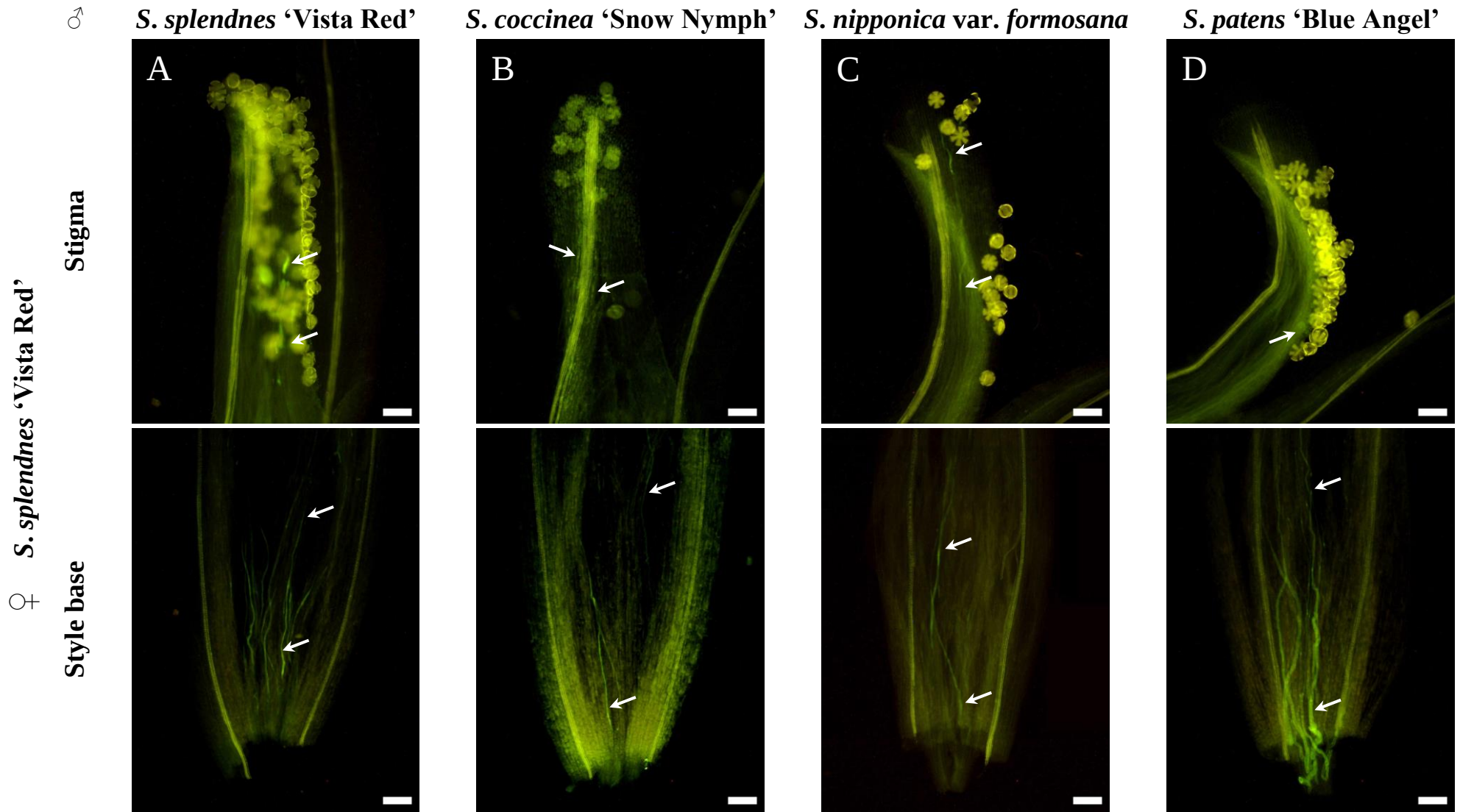


圖 22. 一串紅'Vista Red' (A)、紅花鼠尾草'Snow Nymph' (B)、黃花鼠尾草(C)及長蕊鼠尾草'Blue Angel' (D)之花粉授於一串紅'Vista Red'之柱頭後 1 天花粉管生長情形。

Fig. 22. Pollen tube growth of *Salvia splendnes* 'Vista Red' (A), *S. coccinea* 'Snow Nymph' (B), *S. nipponica* var. *formosana* (C), and *S. patens* 'Blue Angel' (D) in pistil of *S. splendnes* 'Vista Red'. Photos were taken 1 day after pollination in stigma and style base of *S. splendnes* 'Vista Red'. Arrows indicate pollen tube. Bars indicate 100 μ m.

表 5. 鼠尾草屬植物自交及種間雜交組合之花粉於柱頭萌發、花粉管生長進入柱頭及花粉管生長至花柱末端生長情形及種子形成。

Table 5. Pollen germinated on stigma, pollen tube grew into stigma, pollen tube reach style end and seed formation of self-pollinated and interspecific-pollinated crosses in *Salvia* species.

Cross combination ^z (♀ × ♂)	Pollen germinated on stigma	Pollen tube grew into stigma	Pollen tube reached style base	Seed formation
Sc ‘Snow Nymph’ ⊗	yes	yes	yes	yes
Sc ‘Snow Nymph’ × Sn	yes	yes	yes	pd ^y
Sc ‘Snow Nymph’ × Sp ‘Blue Angel’	yes	yes	yes	pd
Sc ‘Snow Nymph’ × Ss ‘Vista Red’	yes	yes	yes	yes
Sn ⊗	yes	yes	yes	yes
Sn × Sc ‘Snow Nymph’	yes	no	no	no
Sn × Sp ‘Blue Angel’	yes	yes	yes	no
Sn × Ss ‘Vista Red’	yes	yes	yes	no
Ss ‘Vista Red’ ⊗	yes	yes	yes	yes
Ss ‘Vista Red’ × Sc ‘Snow Nymph’	yes	yes	yes	pd
Ss ‘Vista Red’ × Sn	yes	yes	yes	pd
Ss ‘Vista Red’ × Sp ‘Blue Angel’	yes	yes	yes	pd

^z Sc: *S. coccinea*; Sn: *S. nipponica* var. *formosana*; Sp: *S. patens*; Ss: *S. splendens*

^y pd indicates nutlet partially developed (an increase in size) and then aborted without harvestable seed.

表 6. 鼠尾草屬植物自交或種間雜交小堅果生長與切片觀察之二年度組合。

Table 6. List of self-pollinated or interspecific-pollinated nutlet growth and section observation in *Salvia* within year 2013 and 2014.

Experimental Date	Cross combination (♀ × ♂)
September - December, 2013	<i>S. coccinea</i> ‘Coral Nymph’ ⊗
	<i>S. coccinea</i> ‘Coral Nymph’ × <i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i>
	<i>S. coccinea</i> ‘Coral Nymph’ × <i>S. splendens</i> ‘Vista Red’
	<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’ ⊗
	<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’ × <i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i>
	<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’ × <i>S. splendens</i> ‘Vista Red’
	<i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i> ⊗
	<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’ ⊗
	<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’ × <i>S. coccinea</i> ‘Coral Nymph’
	<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’ × <i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’
	<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’ × <i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i>
November, 2014 - January, 2015	<i>S. coccinea</i> ‘Coral Nymph’ × <i>S. patens</i> ‘Blue Angel’
	<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’ × <i>S. patens</i> ‘Blue Angel’
	<i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i> × <i>S. coccinea</i> ‘Coral Nymph’
	<i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i> × <i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’
	<i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i> × <i>S. patens</i> ‘Blue Angel’
	<i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i> × <i>S. splendens</i> ‘Vista Red’
	<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’ × <i>S. patens</i> ‘Blue Angel’

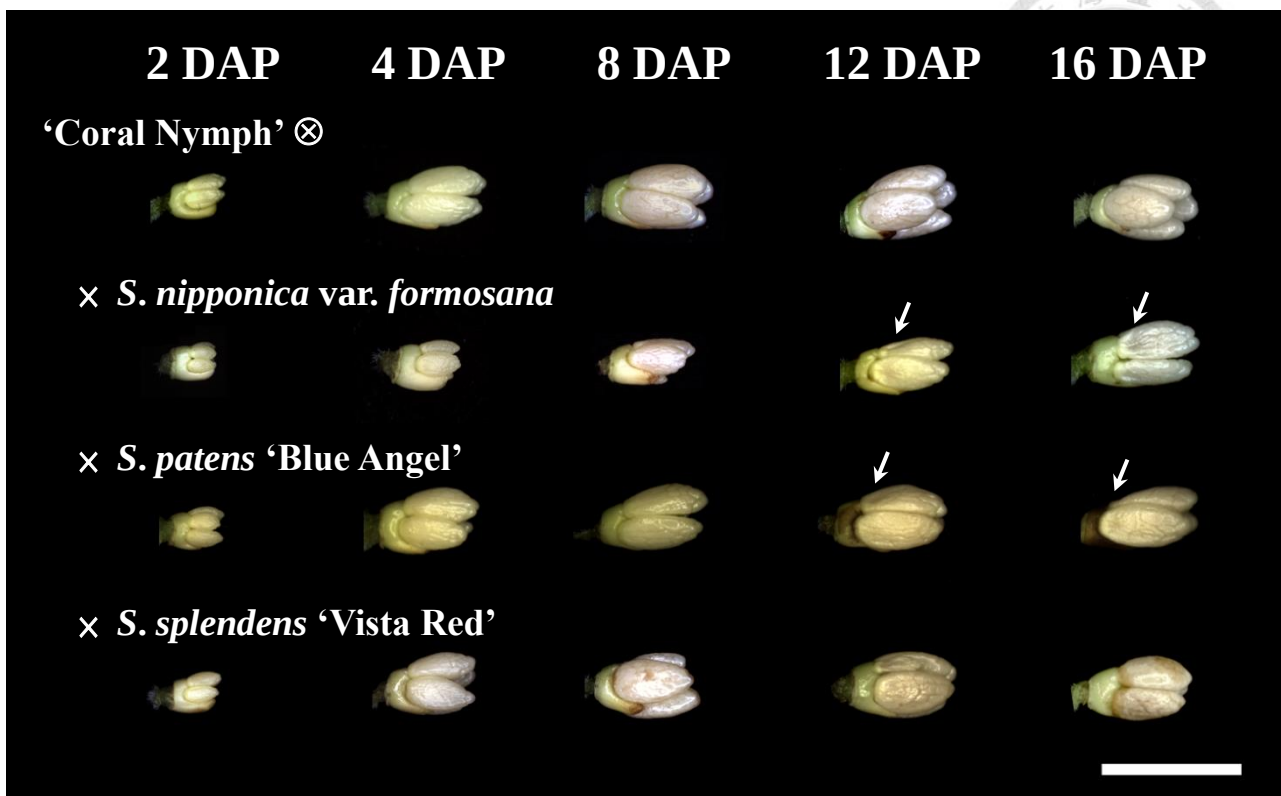


圖 23. 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’自交或與黃花鼠尾草、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’及一串紅‘Vista Red’種間雜交之小堅果發育。

Fig. 23. Development of nutlets in *Salvia coccinea* ‘Coral Nymph’ after self-pollination or interspecific-pollination with *S. nipponica* var. *formosana*, *S. patens* ‘Blue Angel’, and *S. splendens* ‘Vista Red’ on different days after pollination (DAP), respectively. Arrows indicate basal shrinking and/or browning of nutlet. Bar indicates 5 mm.

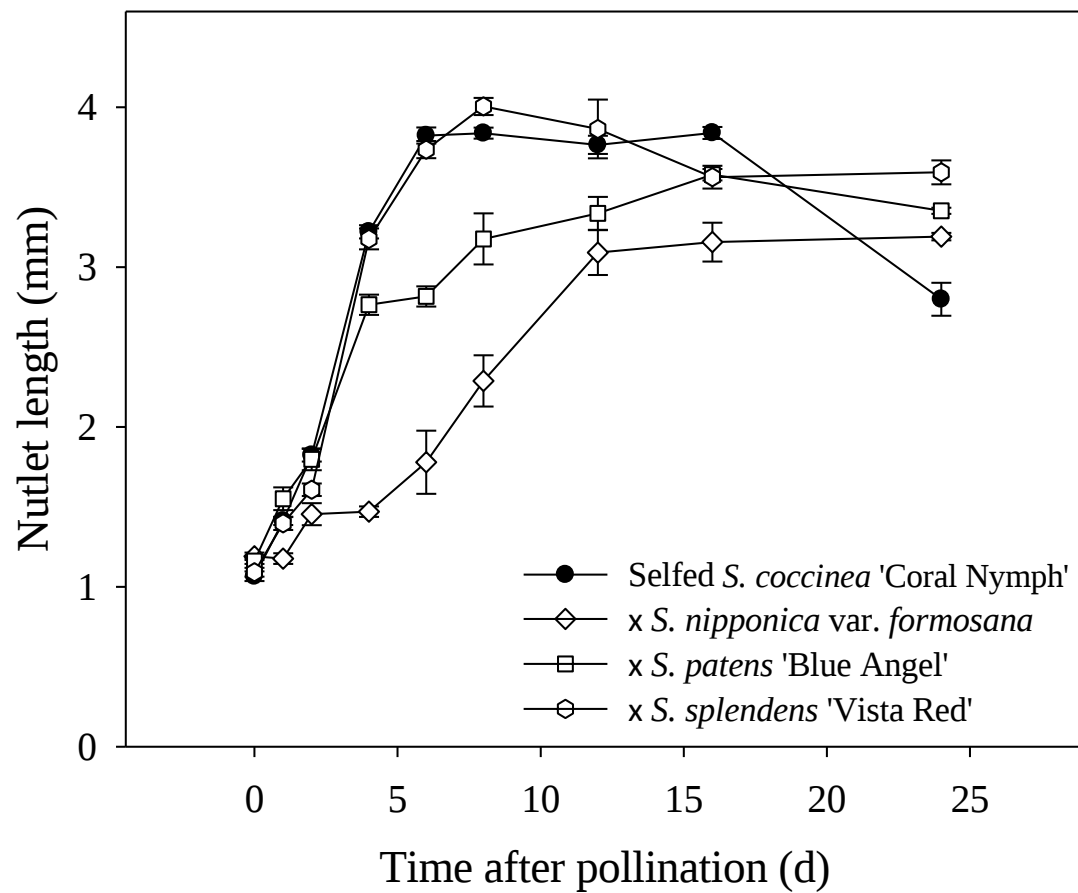


圖 24. 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’自交或與黃花鼠尾草、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’及一串紅‘Vista Red’種間雜交之小堅果長度變化。

Fig. 24. Changes of nutlet length in *Salvia coccinea* ‘Coral Nymph’ after self-pollination or interspecific-pollination with *S. nipponica* var. *formosana*, *S. patens* ‘Blue Angel’, and *S. splendens* ‘Vista Red’. Bars indicate standard error of the means (n=6-12).

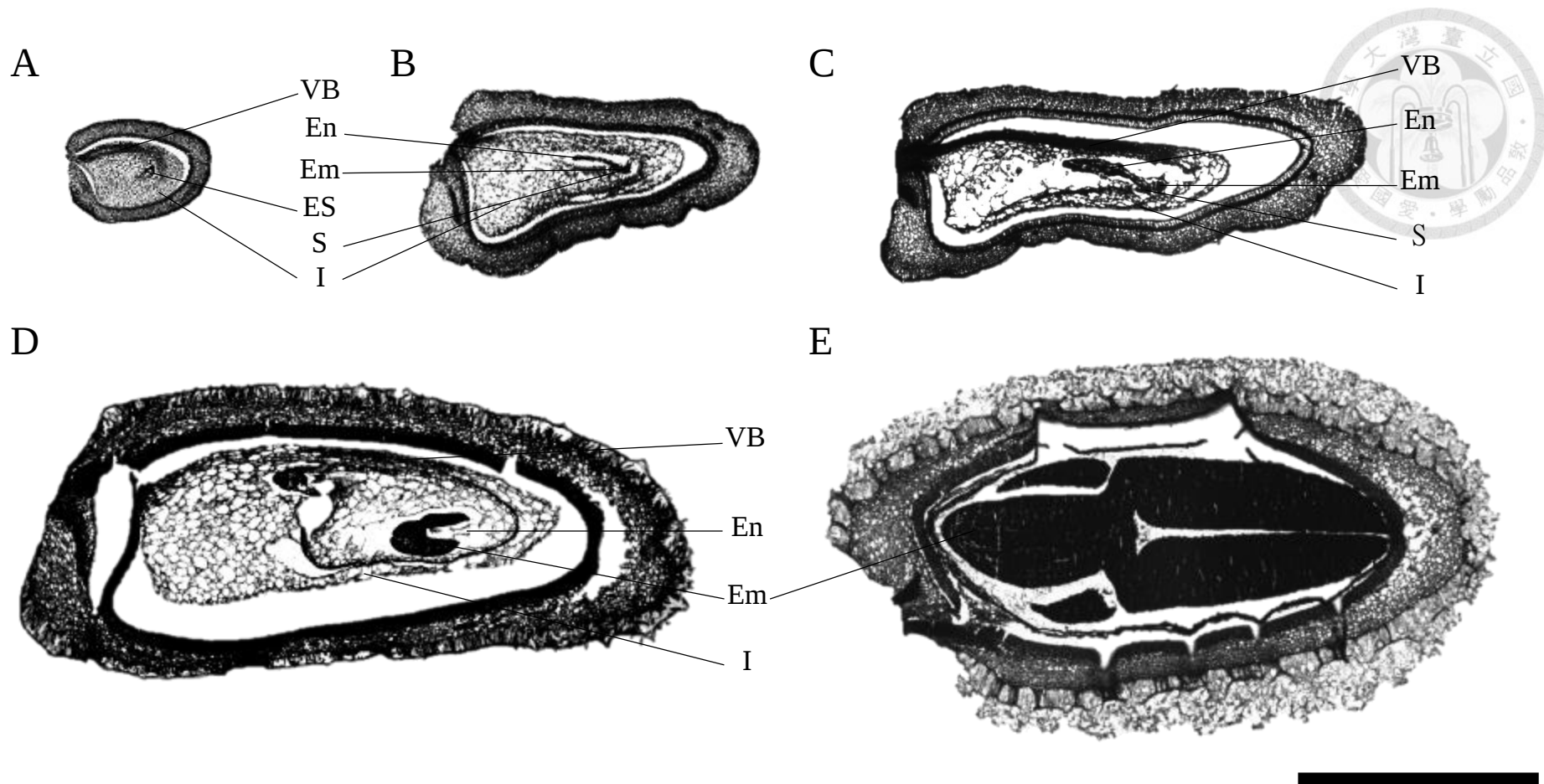


圖 25. 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’開花當天且未授粉(A)及自交 2 天(B)、4 天(C)、8 天(D)及 16 天(E)之子房切片。

Fig. 25. Development of ovaries from self-pollinated *Salvia coccinea* ‘Coral Nymph’. Ovary sections of at anthesis and unpollinated (A) and of day 2 (B), day 4 (C), day 8 (D), and day 16 (E) after self-pollination, respectively. Em, embryo; En, endosperm; ES, embryo sac; I, integument; S, suspensor; VB, vascular bundle. Bar indicates 1 mm.

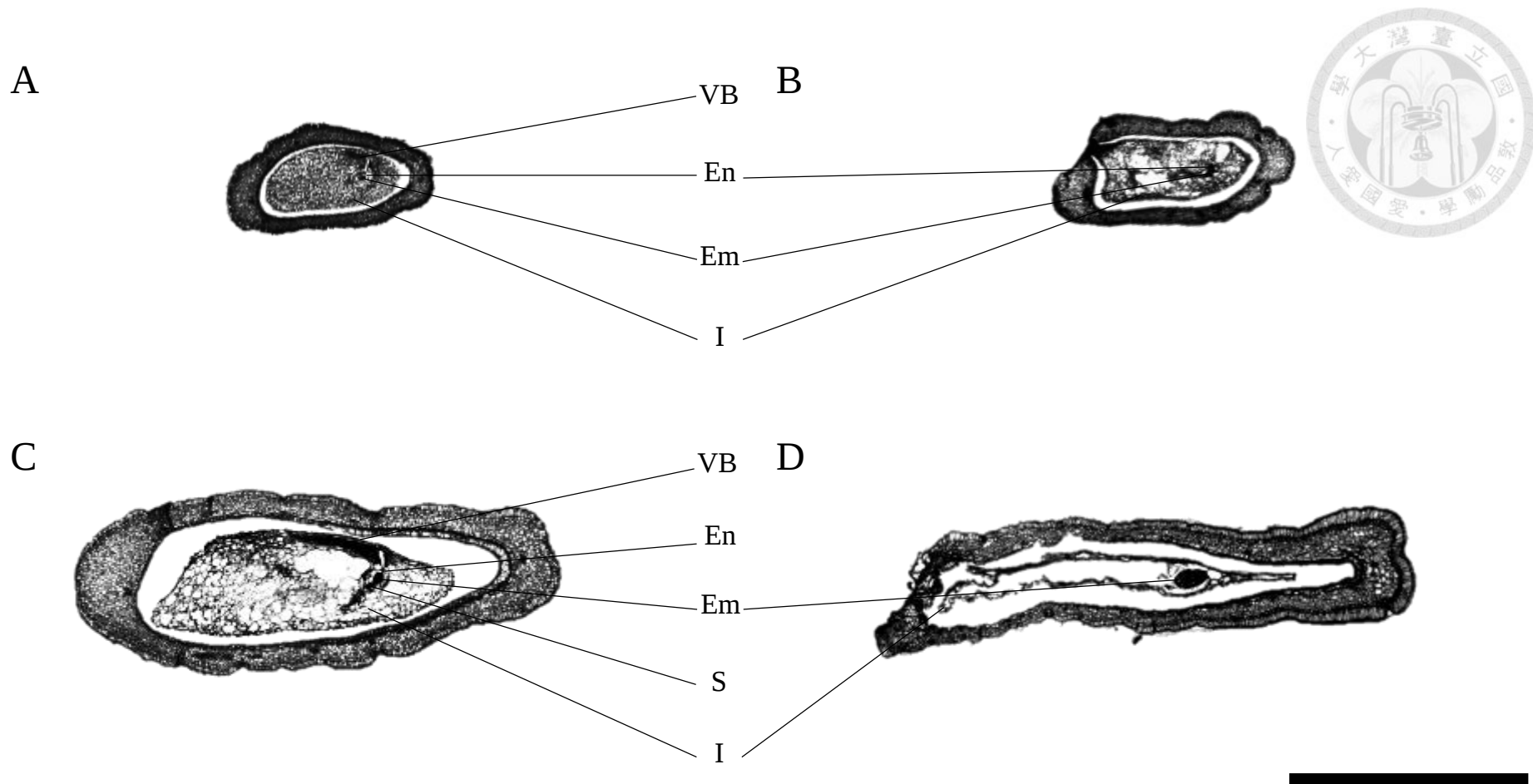


圖 26. 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’與黃花鼠尾草雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片。

Fig. 26. Development of ovaries from *Salvia coccinea* ‘Coral Nymph’ cross-pollinated with *S. nipponica* var. *formosana*. Ovary sections at day 2 (A), day 4 (B), day 8 (C), and day 16 (D) after pollination, respectively. Em, embryo; En, endosperm; I, integument; S, suspensor; VB, vascular bundle. Bar indicates 1 mm.

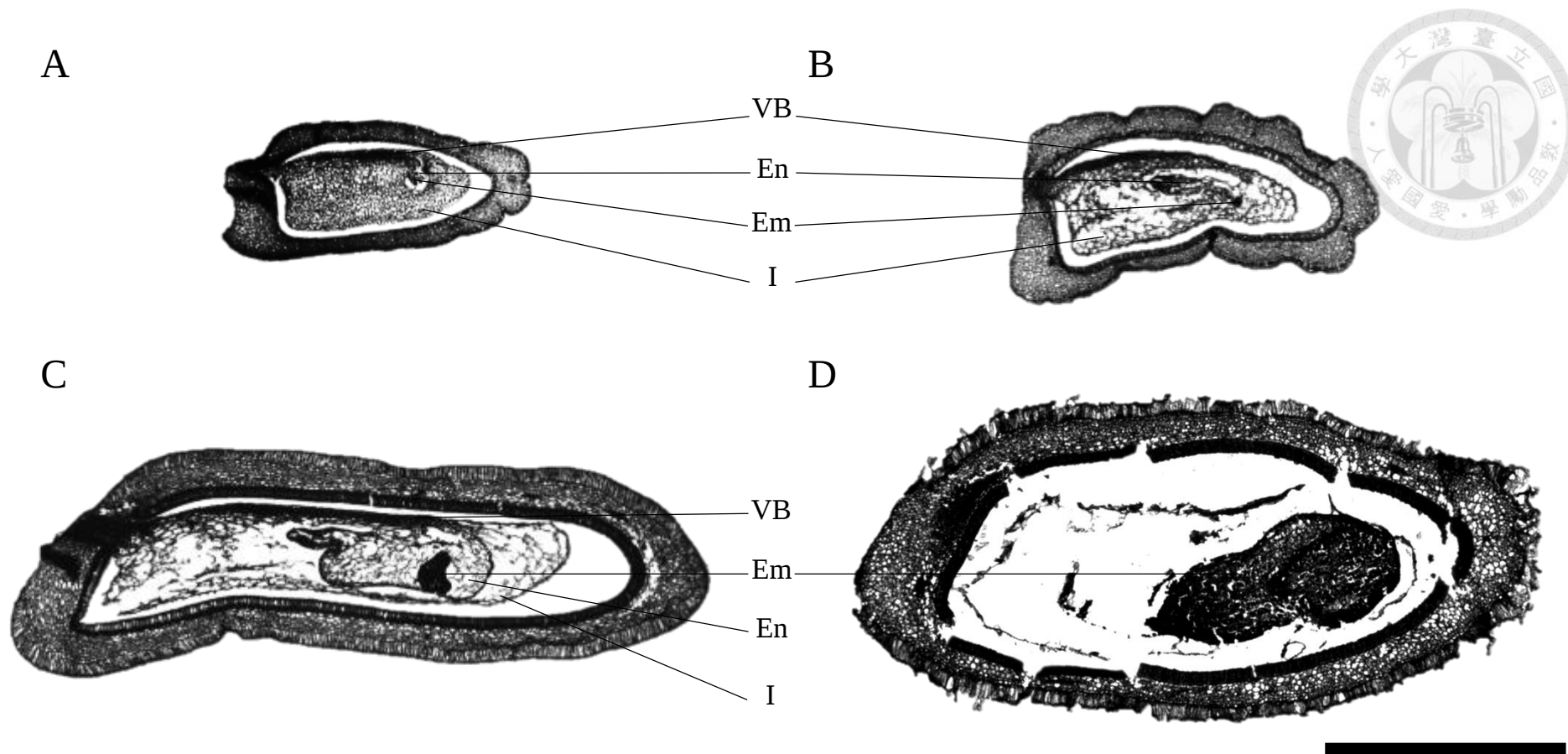


圖 27. 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’與一串紅‘Vista Red’雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片。

Fig. 27. Development of ovaries from *Salvia coccinea* ‘Coral Nymph’ cross-pollinated with *S. splendens* ‘Vista Red’. Ovary sections at day 2 (A), day 4 (B), day 8 (C), and day 16 (D) after pollination, respectively. Em, embryo; En, endosperm; I, integument; VB, vascular bundle. Bar indicates 1 mm.

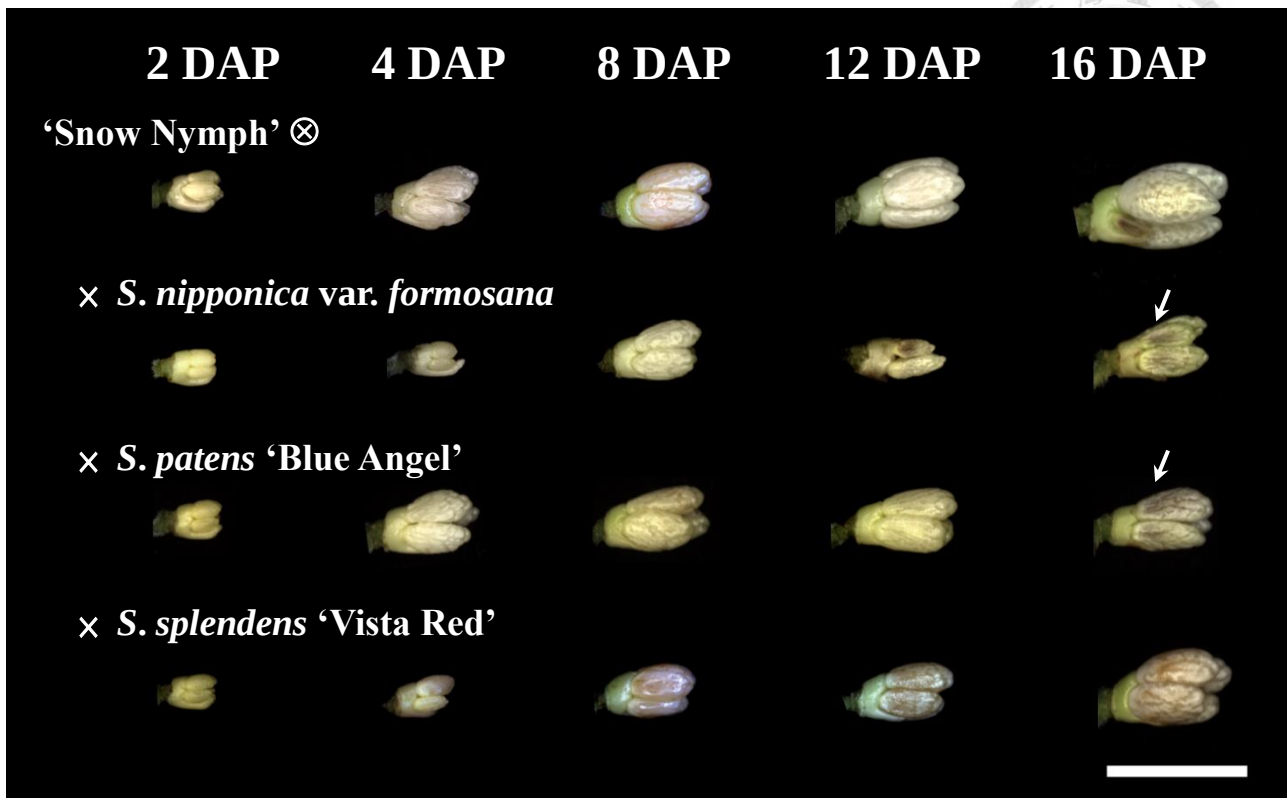


圖 28. 紅花鼠尾草'Snow Nymph'自交或與黃花鼠尾草、長蕊鼠尾草'Blue Angel'及一串紅'Vista Red'種間雜交之小堅果發育。

Fig. 28. Development of nutlets in *Salvia coccinea* 'Snow Nymph' after self-pollination or interspecific-pollination with *S. nipponica* var. *formosana*, *S. patens* 'Blue Angel', and *S. splendens* 'Vista Red' on different days after pollination (DAP), respectively. Arrows indicate basal shrinking and/or browning of nutlet. Bar indicates 5 mm.

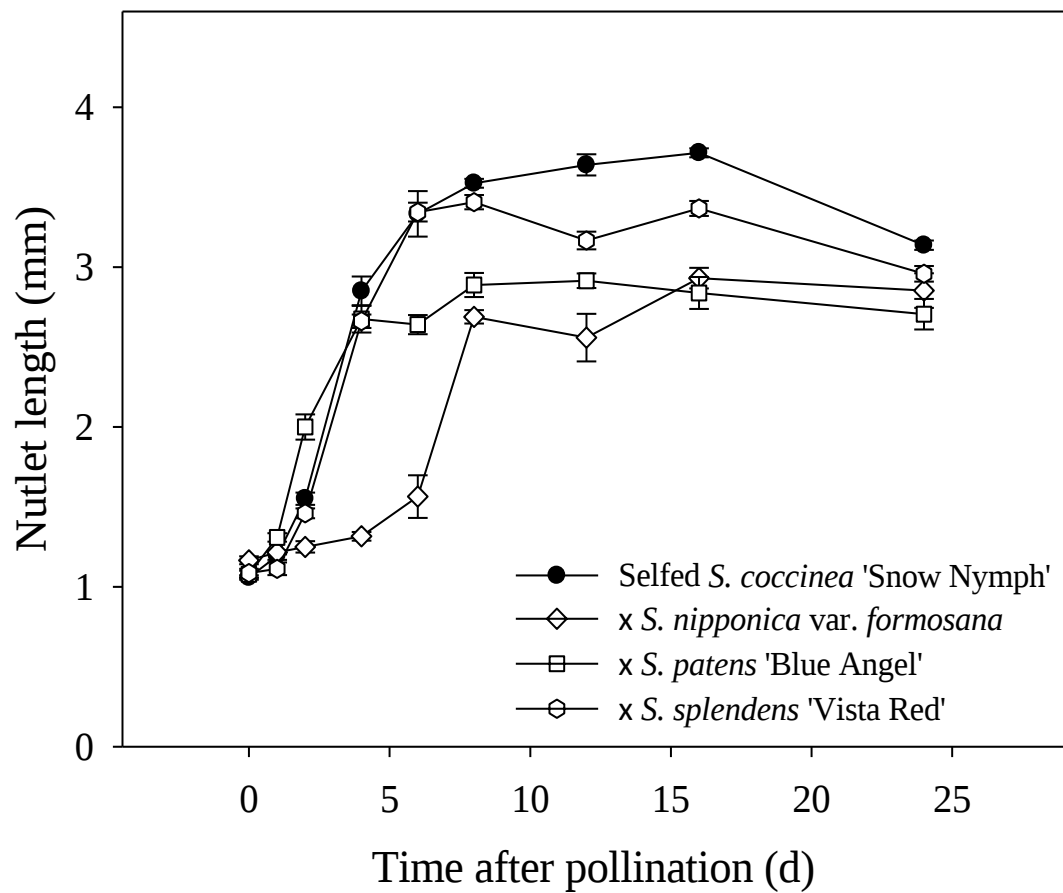


圖 29. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’自交或與黃花鼠尾草、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’及一串紅‘Vista Red’種間雜交之小堅果長度變化。

Fig. 29. Changes of nutlet length in *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ after self-pollination or interspecific-pollination with *S. nipponica* var. *formosana*, *S. patens* ‘Blue Angel’, and *S. splendens* ‘Vista Red’. Bars indicate standard error of the means (n=6-12).

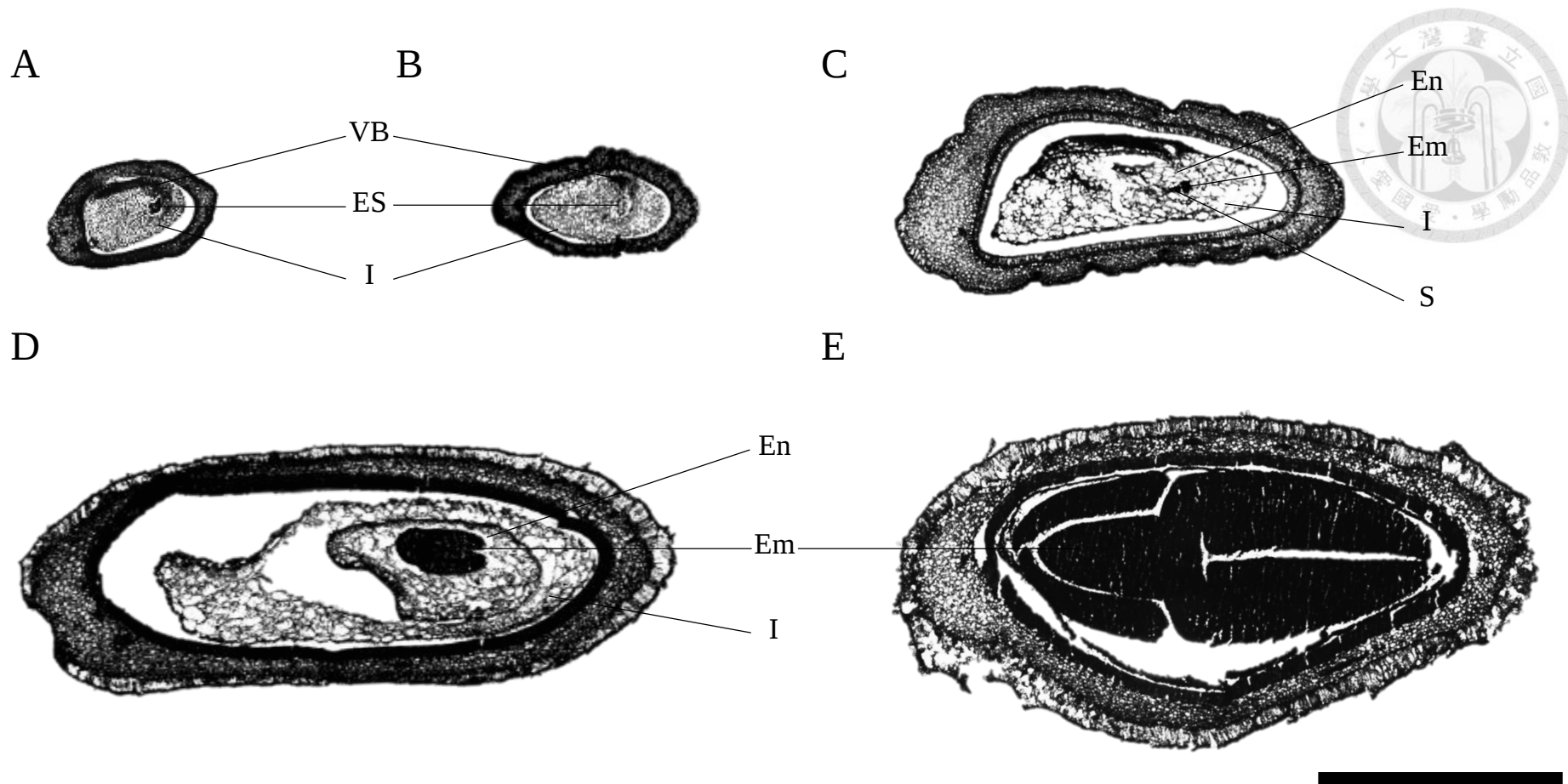


圖 30. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’開花當天且未授粉(A)及自交 2 天(B)、4 天(C)、8 天(D)及 16 天(E)之子房切片。

Fig. 30. Development of ovaries from self-pollinated *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’. Ovary sections of at anthesis and unpollinated (A) and of day 2 (B), day 4 (C), day 8 (D), and day 16 (E) after self-pollination, respectively. Em, embryo; En, endosperm; ES, embryo sac; I, integument; S, suspensor; VB, vascular bundle. Bar indicates 1 mm.

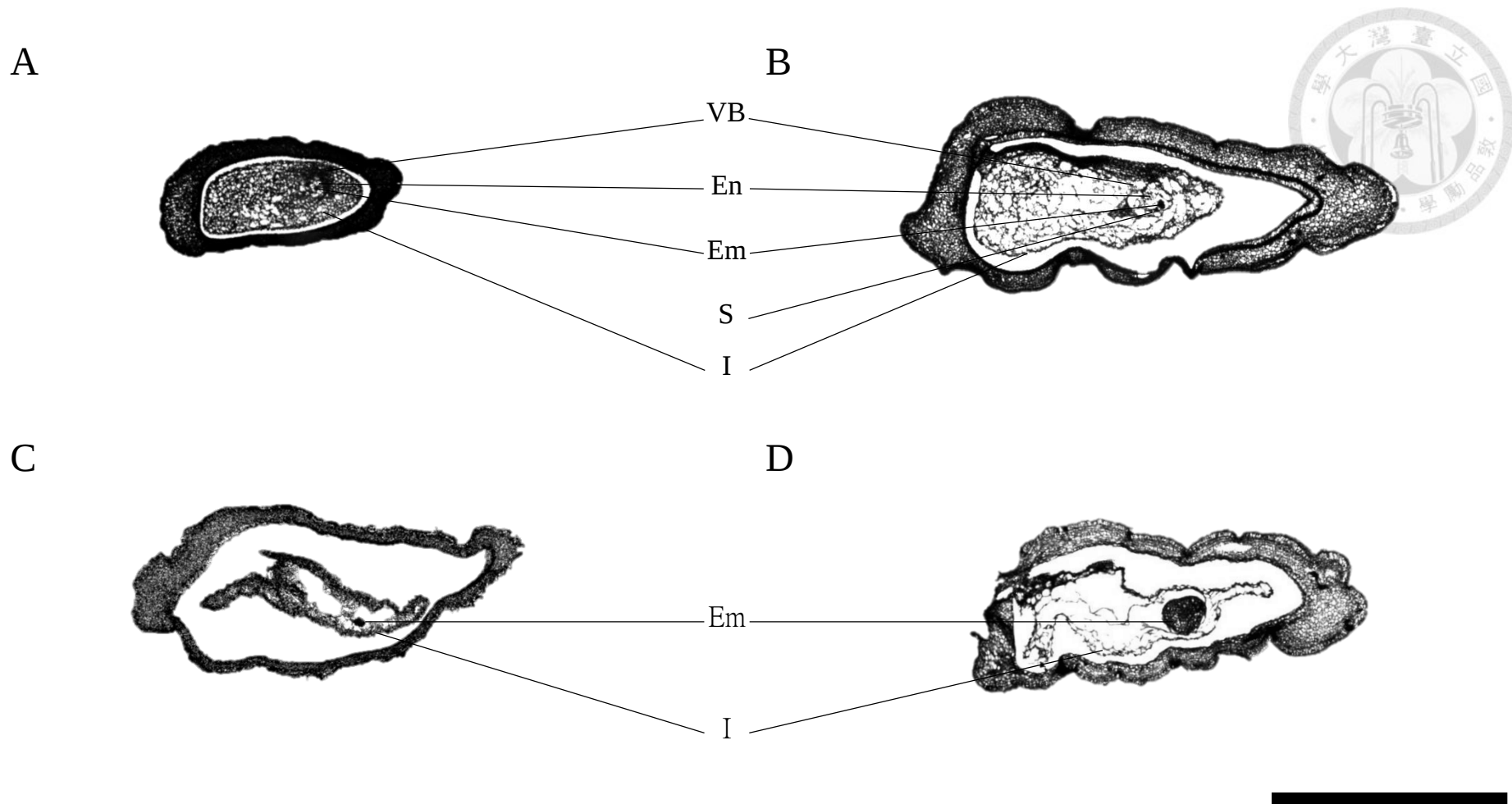


圖 31. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’與黃花鼠尾草雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片。

Fig. 31. Development of ovaries from *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ cross-pollinated with *S. nipponica* var. *formosana*. Ovary sections at day 2 (A), day 4 (B), day 8 (C), and day 16 (D) after pollination, respectively. Em, embryo; En, endosperm; I, integument; S, suspensor; VB, vascular bundle. Bar indicates 1 mm.

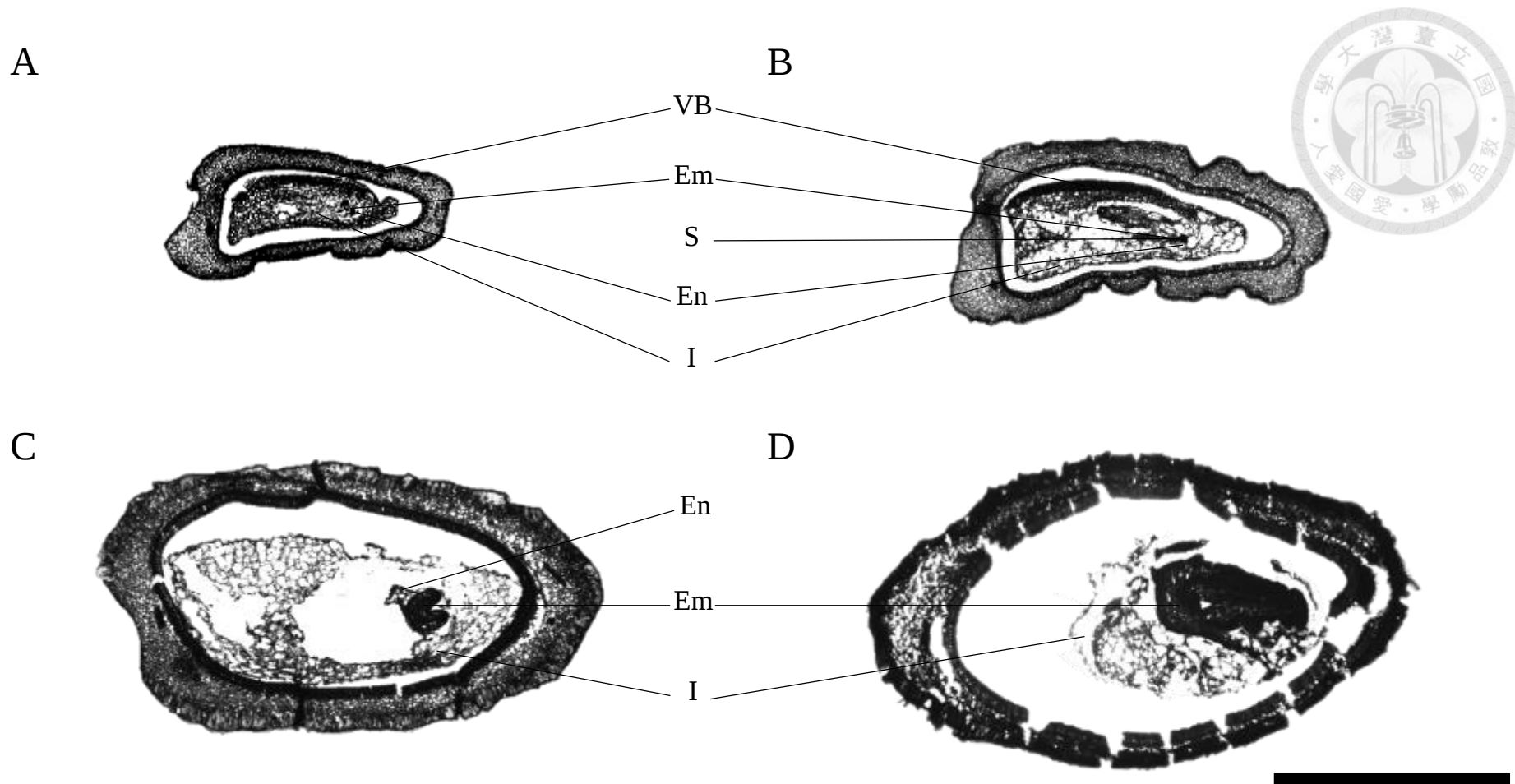


圖 32. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’與一串紅‘Vista Red’雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片。

Fig. 32. Development of ovaries from *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ cross-pollinated with *S. splendens* ‘Vista Red’. Ovary sections at day 2 (A), day 4 (B), day 8 (C), and day 16 (D) after pollination, respectively. Em, embryo; En, endosperm; I, integument; S, suspensor; VB, vascular bundle. Bar indicates 1 mm.

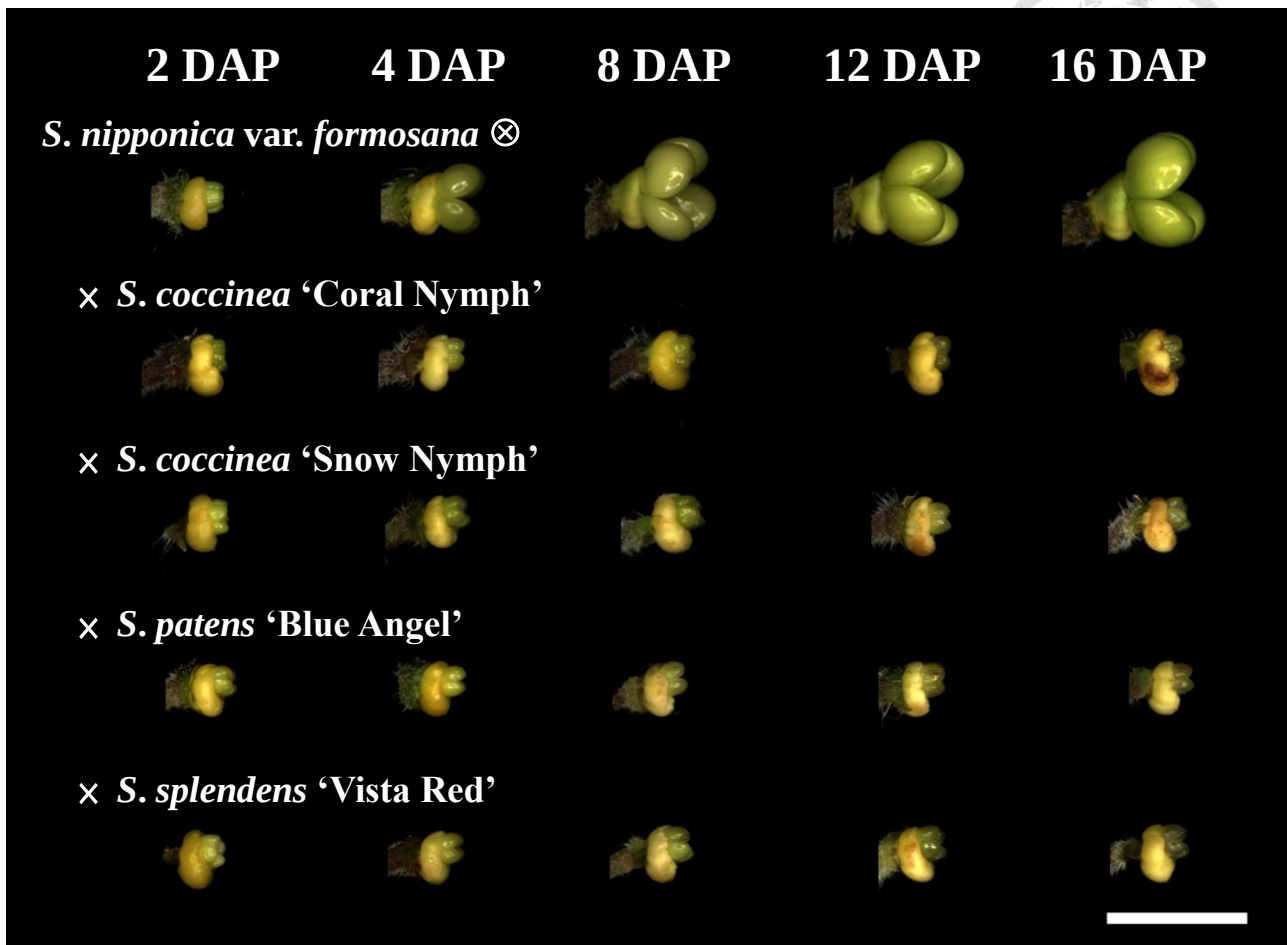


圖 33. 黃花鼠尾草自交自交或與與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’及一串紅‘Vista Red’種間雜交之小堅果發育。

Fig. 33. Development of nutlets in *Salvia nipponica* var. *formosana* after self-pollination or interspecific-pollination with *S. coccinea* ‘Coral Nymph’, *S. coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. patens* ‘Blue Angel’, and *S. splendens* ‘Vista Red’ on different days after pollination (DAP), respectively. Bar indicates 5 mm.

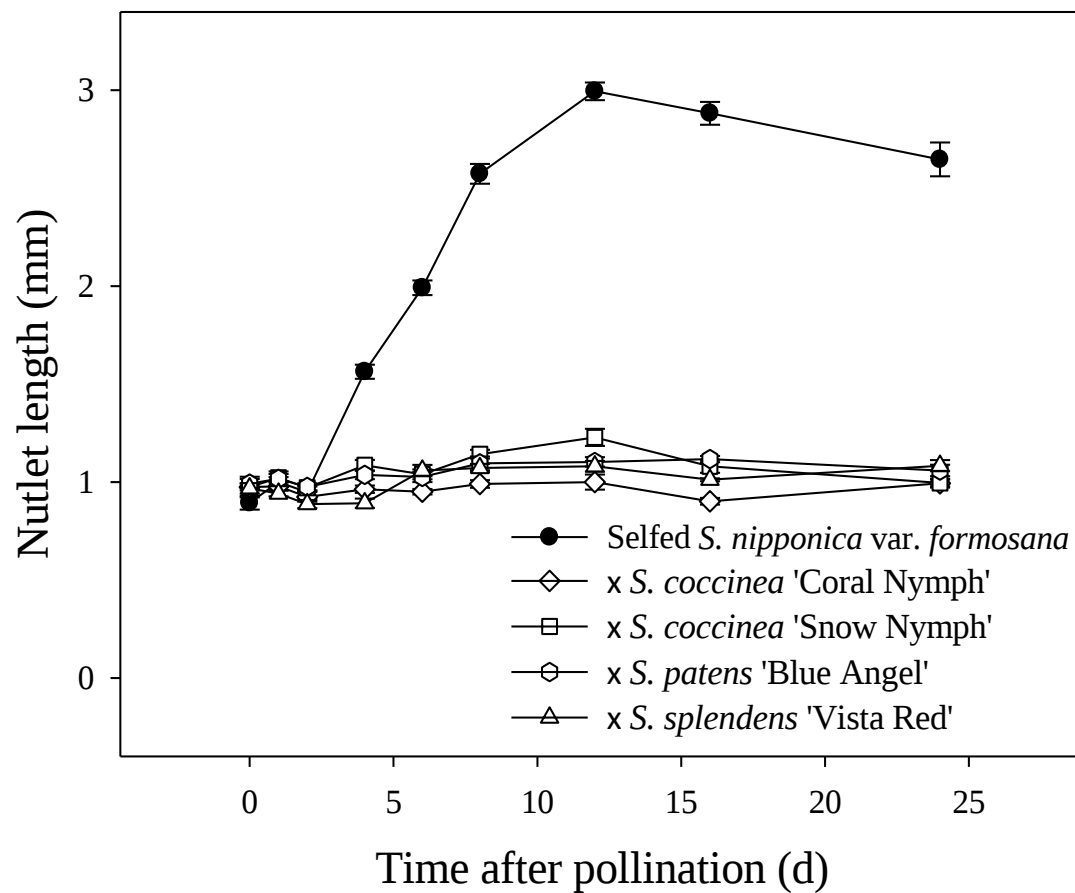


圖 34. 黃花鼠尾草自交或與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、長蕊鼠尾草‘Blue Angel’及一串紅‘Vista Red’種間雜交之小堅果長度變化。

Fig. 34. Changes of nutlet length in *Salvia nipponica* var. *formosana* after self-pollination or interspecific-pollination with *S. coccinea* ‘Coral Nymph’, *S. coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. patens* ‘Blue Angel’, and *S. splendens* ‘Vista Red’. Bars indicate standard error of the means (n=6-12).

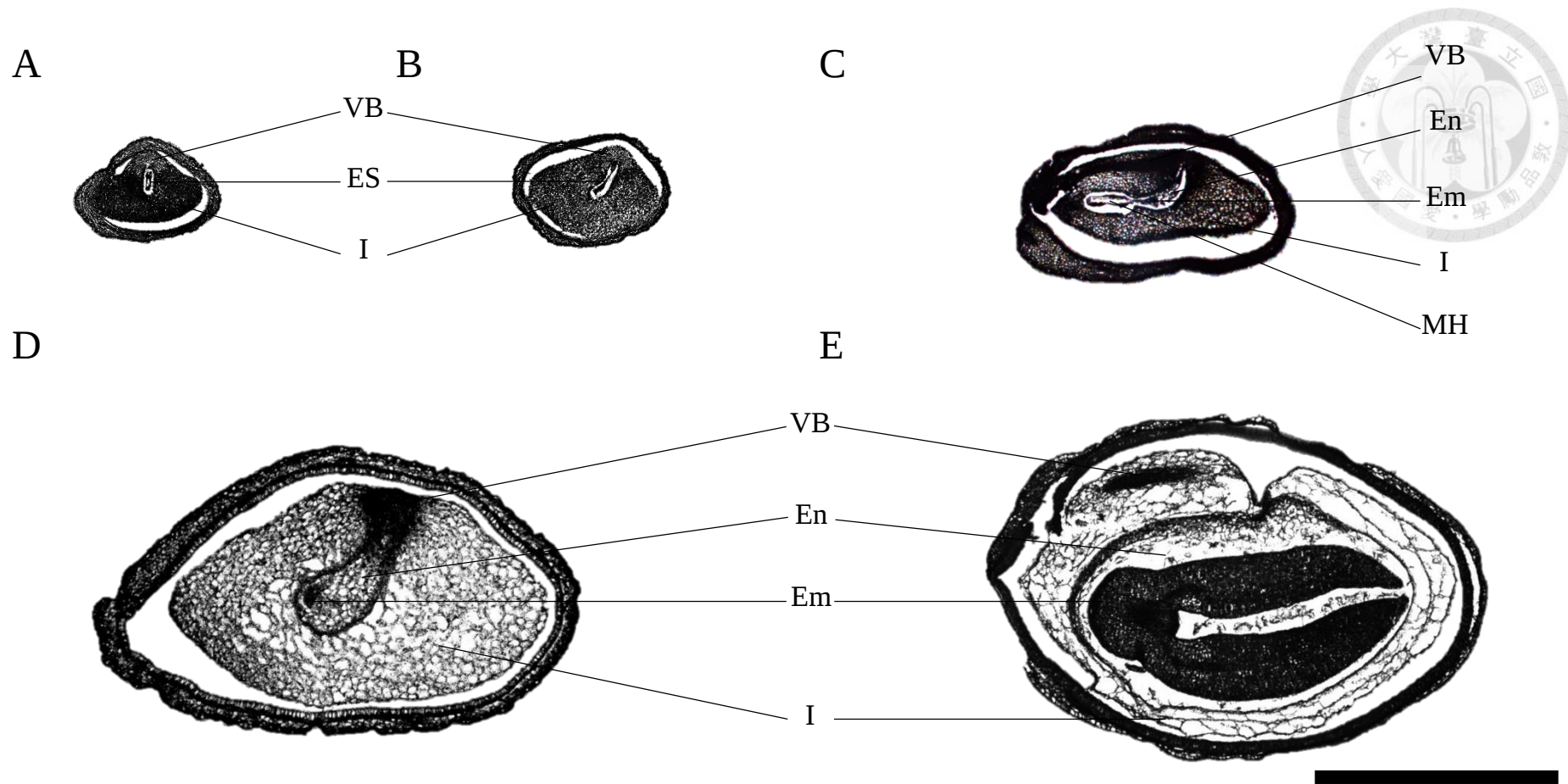


圖 35. 黃花鼠尾草開花當天且未授粉(A)及自交 2 天(B)、4 天(C)、8 天(D)及 16 天(E)之子房切片。

Fig. 35. Development of ovaries from self-pollinated *Salvia nipponica* var. *formosana*. Ovary sections of at anthesis and unpollinated (A) and of day 2 (B), day 4 (C), day 8 (D), and day 16 (E) after self-pollination, respectively. Em, embryo; En, endosperm; ES, embryo sac; I, integument; MH, micropylar haustoria; VB, vascular bundle. Bar indicates 1 mm.

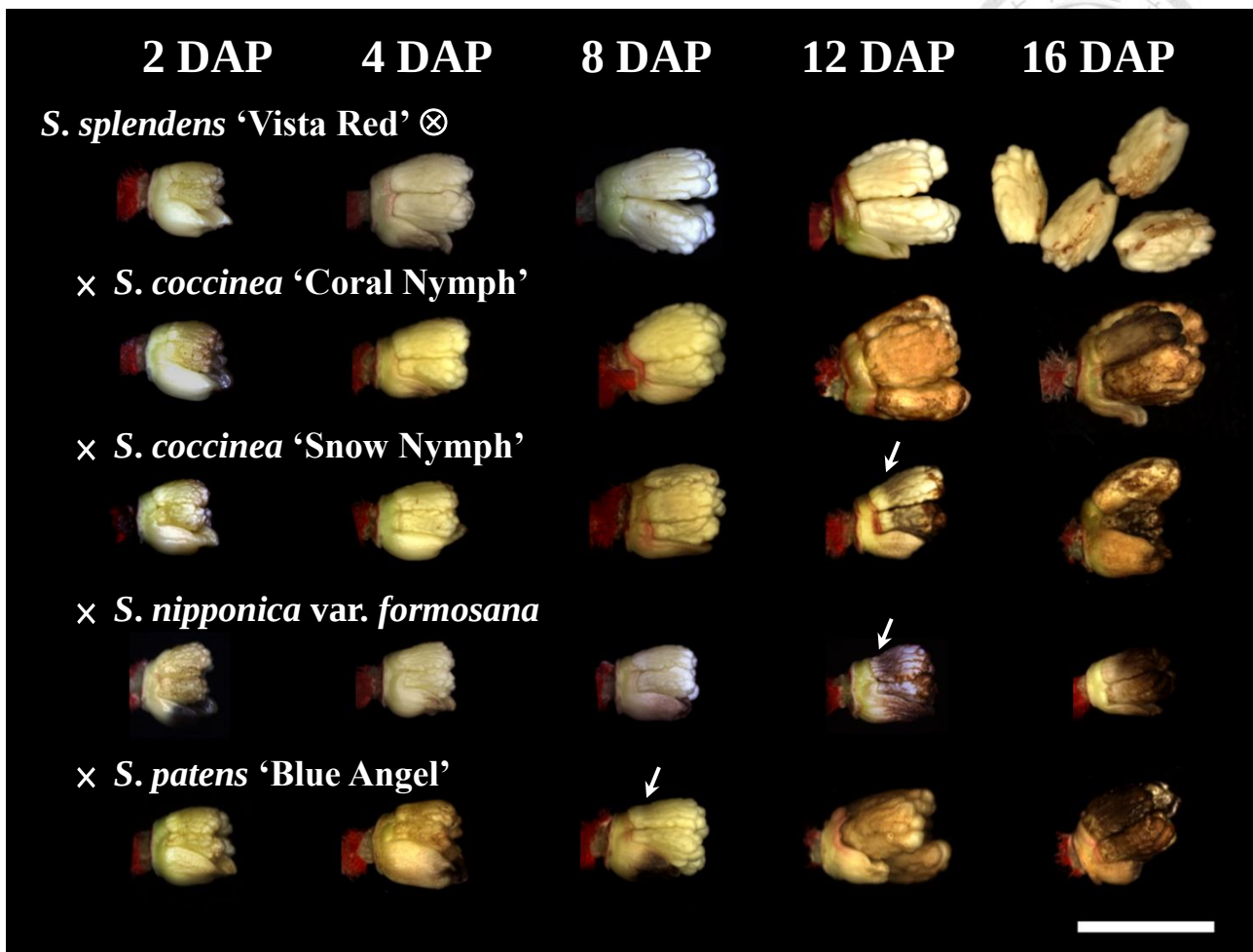


圖 36. 一串紅‘Vista Red’自交或與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及長蕊鼠尾草‘Blue Angel’種間雜交之小堅果發育。

Fig. 36. Development of nutlets in *Salvia splendens* ‘Vista Red’ after self-pollination or interspecific-pollination with *S. coccinea* ‘Coral Nymph’, *S. coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. nipponica* var. *formosana*, and *S. patens* ‘Blue Angel’ on different days after pollination (DAP), respectively. Arrows indicate basal shrinking and/or browning of nutlet. Bar indicates 5 mm.

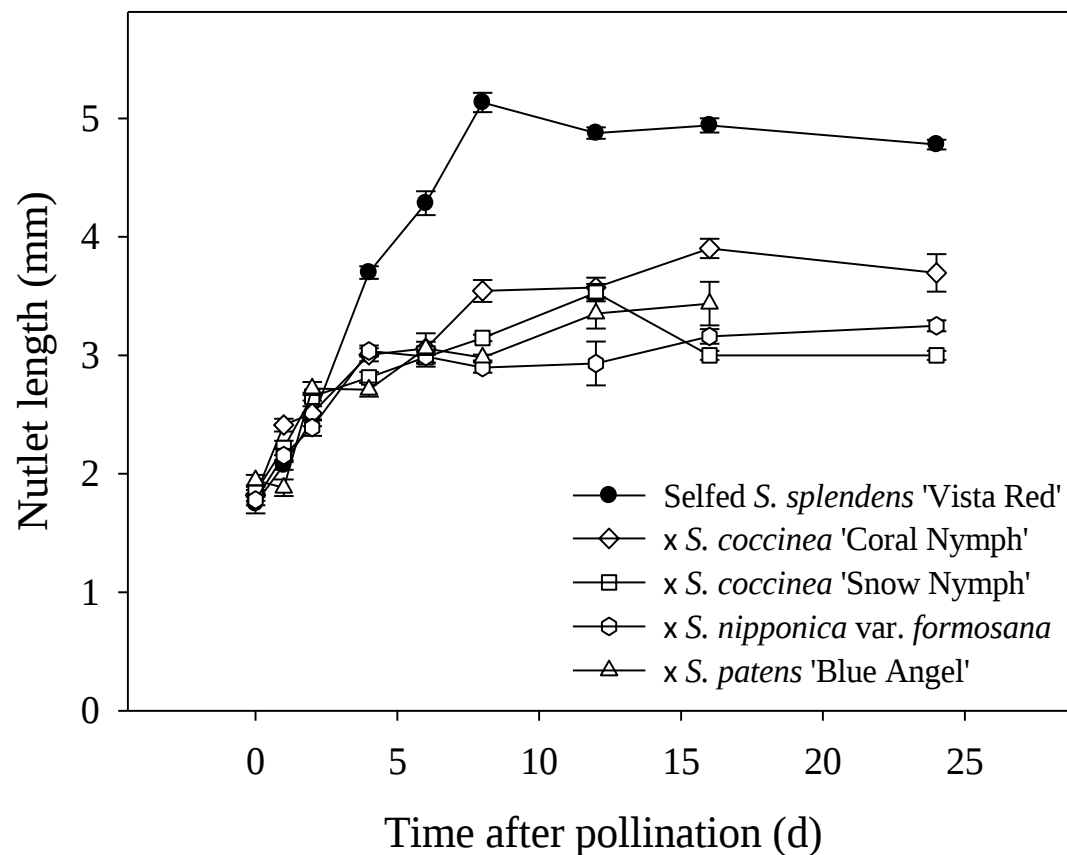


圖 37. 一串紅‘Vista Red’自交或與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及長蕊鼠尾草‘Blue Angel’種間雜交之小堅果長度變化。
 Fig. 37. Changes of nutlet length in *Salvia splendens* ‘Vista Red’ after self-pollination or interspecific-pollination with *S. coccinea* ‘Coral Nymph’, *S. coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. nipponica* var. *formosana*, and *S. patens* ‘Blue Angel’. Bars indicate standard error of the means (n=6-12).

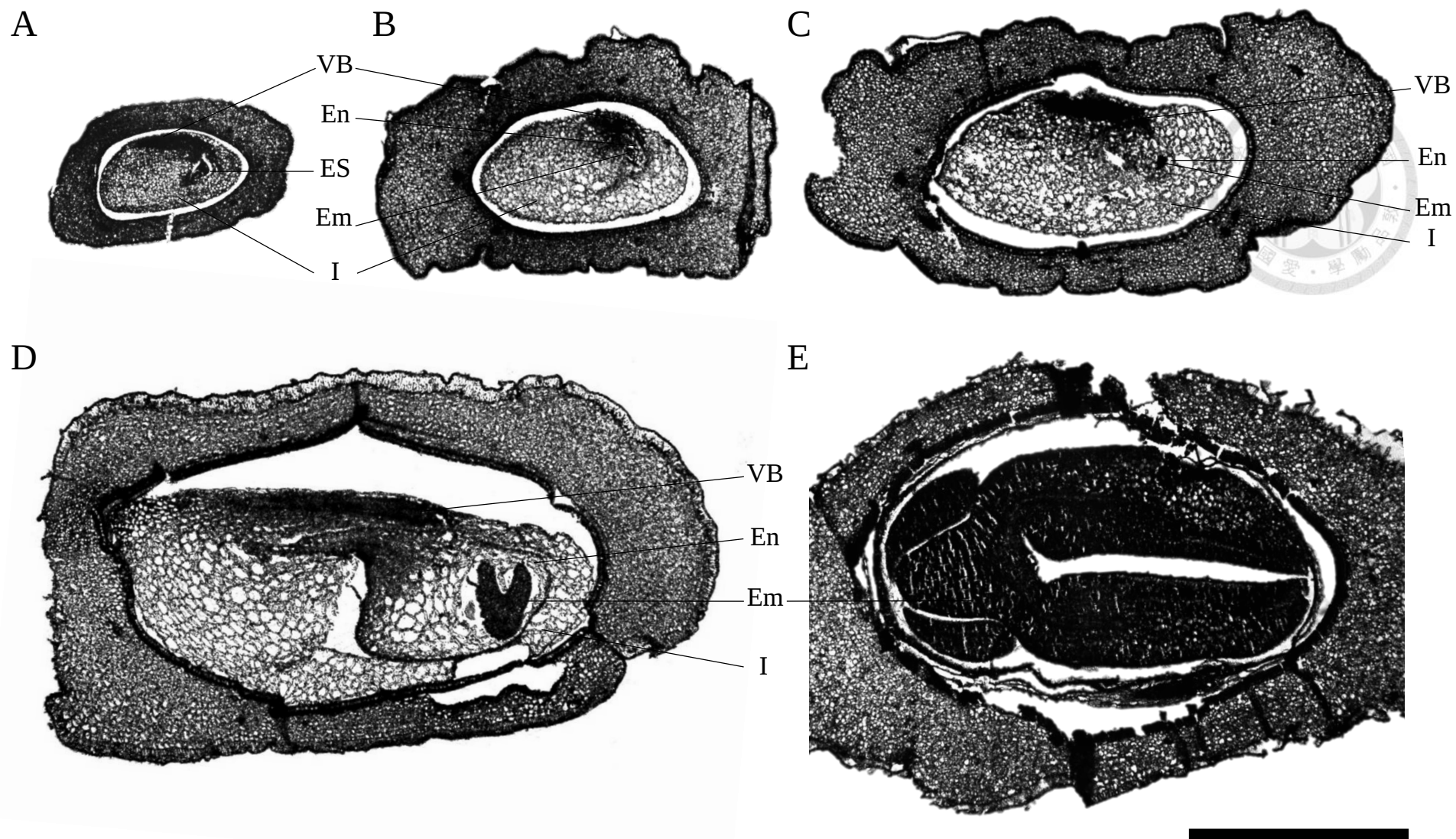


圖 38. 一串紅‘Vista Red’開花當天且未授粉(A)及自交 2 天(B)、4 天(C)、8 天(D)及 16 天(E)之子房切片。

Fig. 38. Development of ovaries from self-pollinated *Salvia splendens* ‘Vista Red’. Ovary sections of at anthesis and unpollinated (A) and of day 2 (B), day 4 (C), day 8 (D), and day 16 (E) after self-pollination, respectively. Em, embryo; En, endosperm; ES, embryo sac; I, integument; VB, vascular bundle. Bar indicates 1 mm.

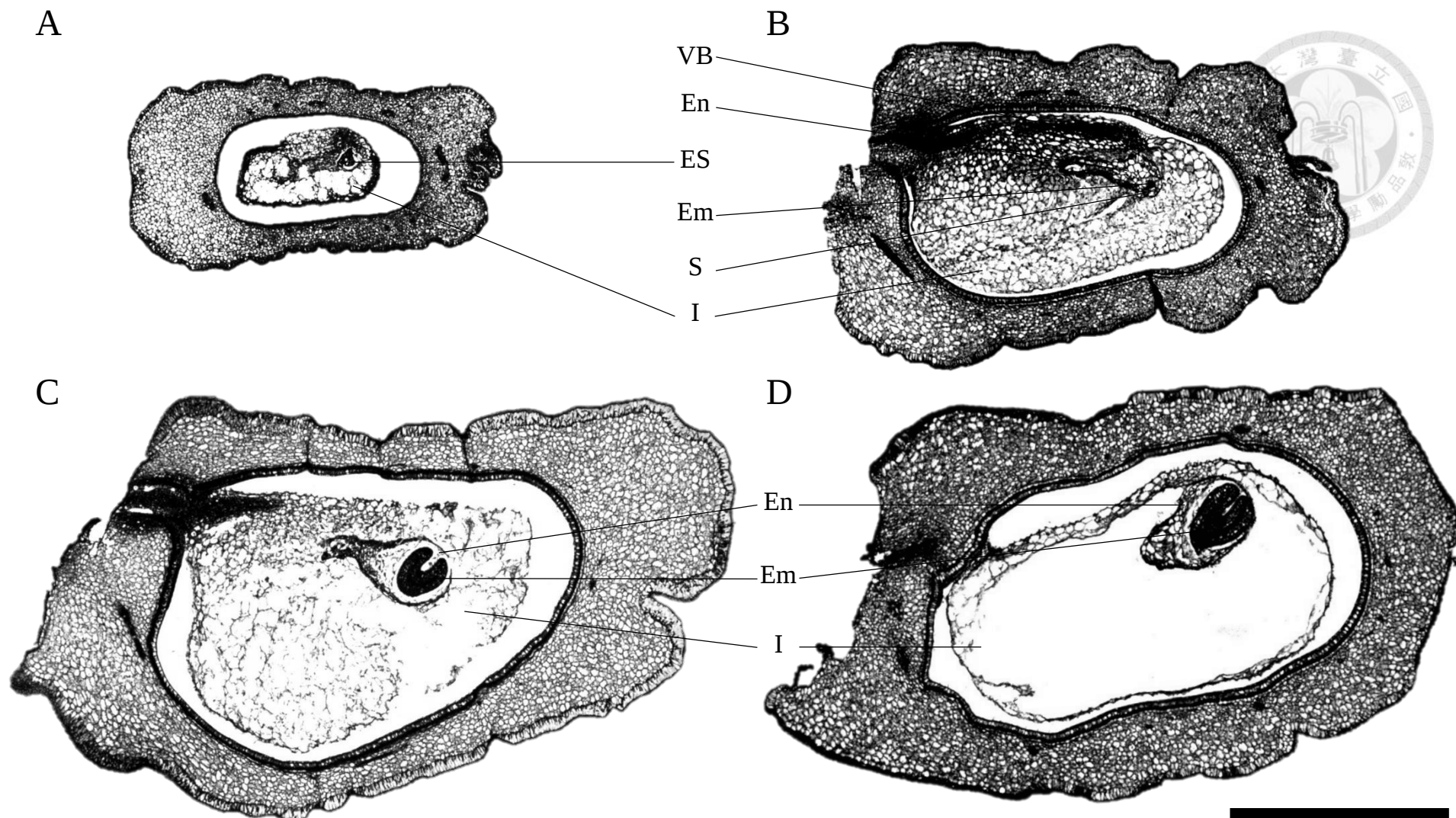


圖 39. 一串紅‘Vista Red’與紅花鼠尾草‘Coral Nymph’雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片。

Fig. 39. Development of ovaries from *Salvia splendens* ‘Vista Red’ cross-pollinated with *S. coccinea* ‘Coral Nymph’. Ovary sections at day 2 (A), day 4 (B), day 8 (C), and day 16 (D) after pollination, respectively. Em, embryo; En, endosperm; ES, embryo sac; I, integument; S, suspensor; VB, vascular bundle. Bar indicates 1 mm.

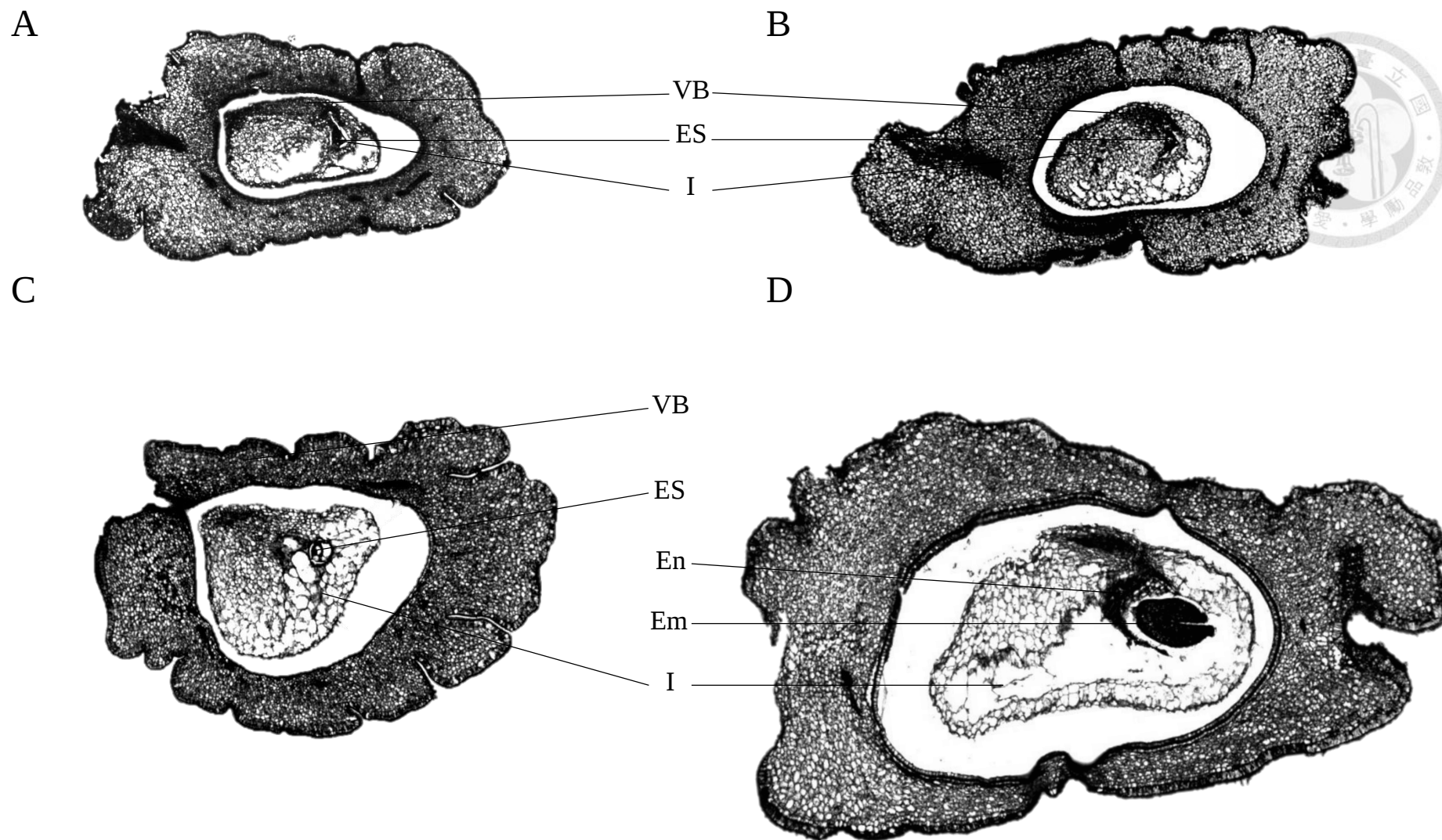


圖 40. 一串紅‘Vista Red’與紅花鼠尾草‘Snow Nymph’雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片。

Fig. 40. Development of ovaries from *Salvia splendens* ‘Vista Red’ cross-pollinated with *S. coccinea* ‘Snow Nymph’. Ovary sections at day 2 (A), day 4 (B), day 8 (C), and day 16 (D) after pollination, respectively. Em, embryo; En, endosperm; ES, embryo sac; I, integument; VB, vascular bundle. Bar indicates 1 mm.

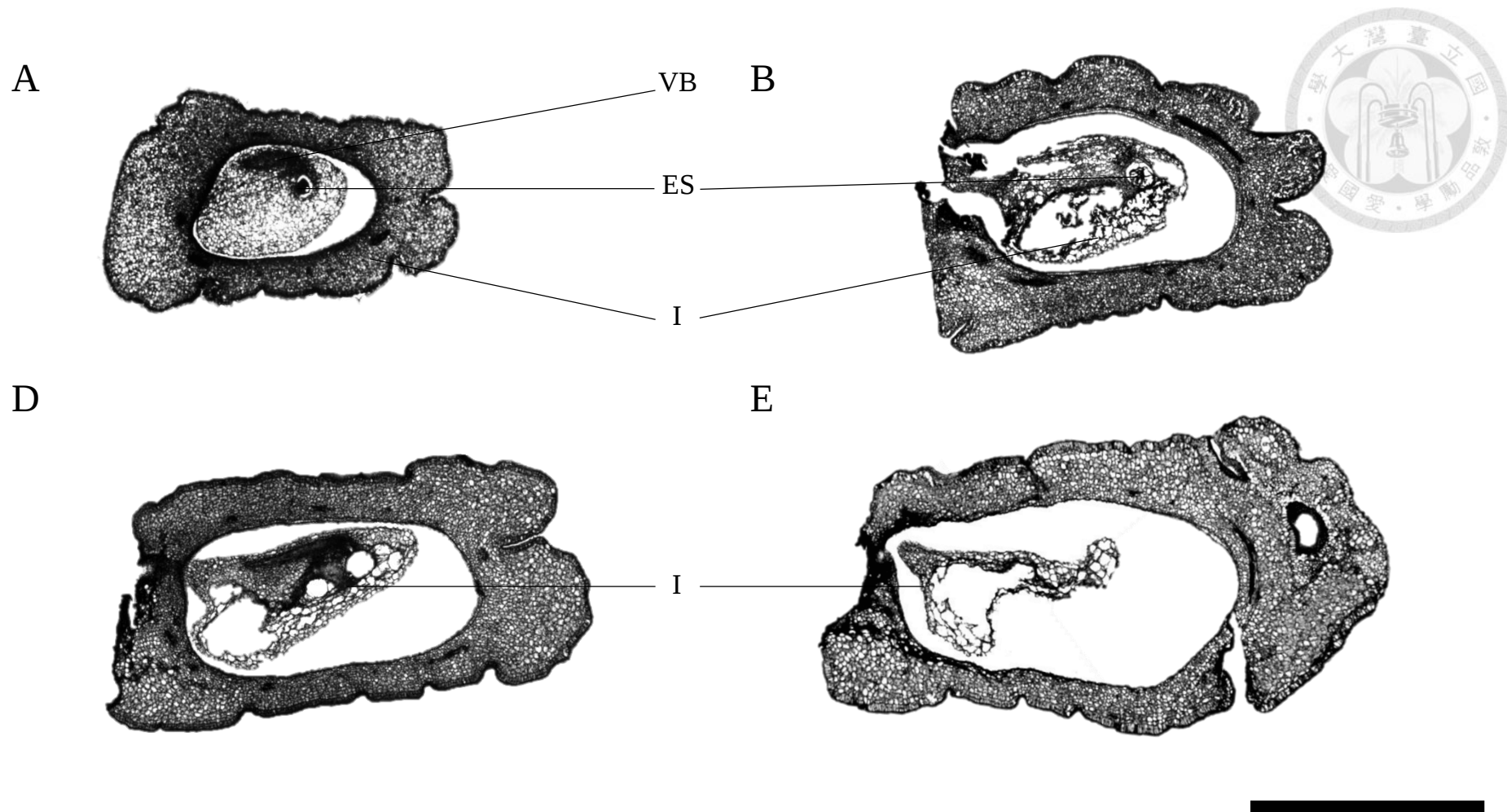


圖 41. 一串紅‘Vista Red’與黃花鼠尾草雜交 2 天(A)、4 天(B)、8 天(C)及 16 天(D)之子房切片。

Fig. 41. Development of ovaries from *Salvia splendens* ‘Vista Red’ cross-pollinated with *S. nipponica* var. *formosana*. Ovary sections at day 2 (A), day 4 (B), day 8 (C), and day 16 (D) after pollination, respectively. ES, embryo sac; I, integument; VB, vascular bundle. Bar indicates 1 mm.

表 7. 紅花鼠尾草‘Coral Nymph’自交及與黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’雜交之胚發生。
Table 7. Embryogenesis in self-pollinated *Salvia coccinea* ‘Coral Nymph’ and interspecific-pollinated with *S. nipponica* var. *formosana* and *S. splendens* ‘Vista Red’.

DAP ^z	Tissue ^y	Male donor		
		<i>Salvia coccinea</i> ‘Coral Nymph’	<i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i>	<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’
2	Em	globular	proembryo	proembryo
	En	developing	developing	developing
	I	degrading	presence	presence
4	Em	globular	proembryo	globular
	En	developing	developing	developing
	I	degrading	degrading, degenerating	degrading, degenerating
8	Em	torpedo	globular	heart
	En	presence	less development	presence
	I	degrading	degrading, degenerating	degrading, degenerating
16	Em	mature	globular	cotyledon-mature
	En	degraded	degraded	degraded
	I	degraded	degenerated	degenerated

^z DAP, days after pollination.

^y Em, embryo; En, endosperm; I, integument.

表 8. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’自交及與黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’雜交之胚發生。
Table 8. Embryogenesis in self-pollinated *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ and interspecific-pollinated with *S. nipponica* var. *formosana* and *S. splendens* ‘Vista Red’.

DAP ^z	Tissue ^y	Male donor		
		<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	<i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i>	<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’
2	Em	proembryo	proembryo	proembryo
	En	developing	developing	developing
	I	presence	presence	degenerating
4	Em	globular	globular	globular
	En	developing	developing	developing
	I	degrading	degrading, degenerating	degrading, degenerating
8	Em	torpedo	globular	heart
	En	presence	degraded	less development
	I	degrading	degenerated	degraded, degenerating
16	Em	mature	globular-early heart	cotyledon-mature
	En	degraded	degraded	degraded
	I	degraded	degenerated	degenerated

^z DAP, days after pollination.

^y Em, embryo; En, endosperm; I, integument.

表 9. 黃花鼠尾草自交之胚發生。

Table 9. Embryogenesis in self-pollinated *Salvia nipponica* var. *formosana*.

DAP ^z	Developmental stage
2	proembryo, endosperm developing, integument presence
4	proembryo, endosperm developing, integument presence
8	late globular, endosperm developing, integument degrading
16	cotyledon-mature, endosperm degrading, integument degrading

^z DAP, days after pollination.

表 10. 一串紅‘Vista Red’自交及與黃花鼠尾草、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、‘Coral Nymph’雜交之胚發生。
Table 10. Embryogenesis in self-pollinated *Salvia splendens* ‘Vista Red’ and interspecific-pollinated with *S. nipponica* var. *formosana* and *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ and ‘Coral Nymph’.

DAP ^z	Tissue ^y	Male donor			
		<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	<i>S. coccinea</i> ‘Coral Nymph’	<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’ ^x	<i>S. nipponica</i> var. <i>formosana</i>
2	Em	globular	lack of development	lack of development	lack of development
	En	developing	lack of development	lack of development	lack of development
	I	presence	degenerating	degenerating	presence
4	Em	globular	globular	-	aborted
	En	developing	developing	-	aborted
	I	degrading	degrading	-	degenerating
8	Em	torpedo	heart-torpedo	-	absence
	En	presence	developing	-	absence
	I	degrading	degrading, degenerating	-	degenerating
16	Em	mature	torpedo	torpedo	absence
	En	degraded	less development	degrading	absence
	I	degraded	degenerated	degrading	degenerating

^z DAP, days after pollination.

^y Em, embryo; En, endosperm; I, integument.

^x Only 16 DAP section presence embryo development.

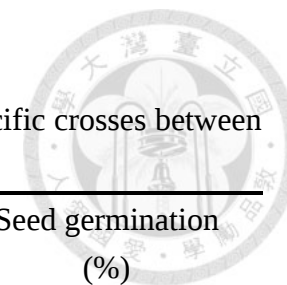


表 11. 鼠尾草屬植物種間雜交及自交之授粉花朵數、結實率、每朵花種子數及發芽率。

Table 11. Number of pollinated flowers, seed set, seeds per flower, and seed germination from self-pollinations and interspecific crosses between *Salvia* species.

Cross combination ^z	Number of pollinated flowers	Seed set (%) ^y	Seeds per flower	Seed germination (%)
Sc ‘Coral Nymph’ ⊗	58	100.0	3.6	73.2
Sc ‘Coral Nymph’ × Ss ‘Vista Red’	32	96.9	2.1	8.1
Sc ‘Snow Nymph’ ⊗	50	84.0	2.9	89.3
Sc ‘Snow Nymph’ × Sn	122	pd ^x	-	-
Sc ‘Snow Nymph’ × Ss ‘Vista Red’	122	81.1	2.1	28.1
Sc ‘Snow Nymph’ × Ss ‘Vista White’	127	59.8	1.3	47.3
Ss ‘Vista Red’ ⊗	73	97.3	3.2	92.9
Ss ‘Vista Red’ × Sn	69	pd	-	-
Ss ‘Vista Red’ × Sc ‘Coral Nymph’	161	pd	-	-
Ss ‘Vista Red’ × Sc ‘Snow Nymph’	184	pd	-	-
Ss ‘Vista White’ × Sc ‘Snow Nymph’	18	pd	-	-

^z Sc: *S. coccinea*; Sn: *S. nipponica* var. *formosana*; Ss: *S. splendens*

^y Seed set is counted as percentage of flowers that set seeds.

^x pd indicates nutlet partially developed (an increase in size) and then aborted without harvestable seed.

表 12. 鼠尾草屬植物種間雜交之發芽數、短胚根率、畸形下胚軸率、子葉無法展開率、子葉正常展開率及存活率。

Table 12. Number of germinated seed, short radicle, abnormal hypocotyl, folded cotyledon, unfolded cotyledon, and survival rate from interspecific crosses between *Salvia* species.

Cross combination ^z	Number of germinated seeds	Short radicle (%)	Hypocotyl		Cotyledon		Survival ^y (%)
			Without (%)	Distorted (%)	Folded (%)	Unfolded (%)	
Sc 'Coral Nymph' × Ss 'Vista Red'	2	0.0	50.0	50.0	50.0	50.0	0.0
Sc 'Snow Nymph' × Ss 'Vista Red'	62	33.9	0.0	51.6	22.6	67.7	45.2
Sc 'Snow Nymph' × Ss 'Vista White'	79	44.3	0.0	44.3	41.8	53.1	21.5

^z Sc: *S. coccinea*; Sn: *S. nipponica* var. *formosana*; Ss: *S. splendens*.

^y Survival rate was recored on 14 days after sowing at 25/20°C.

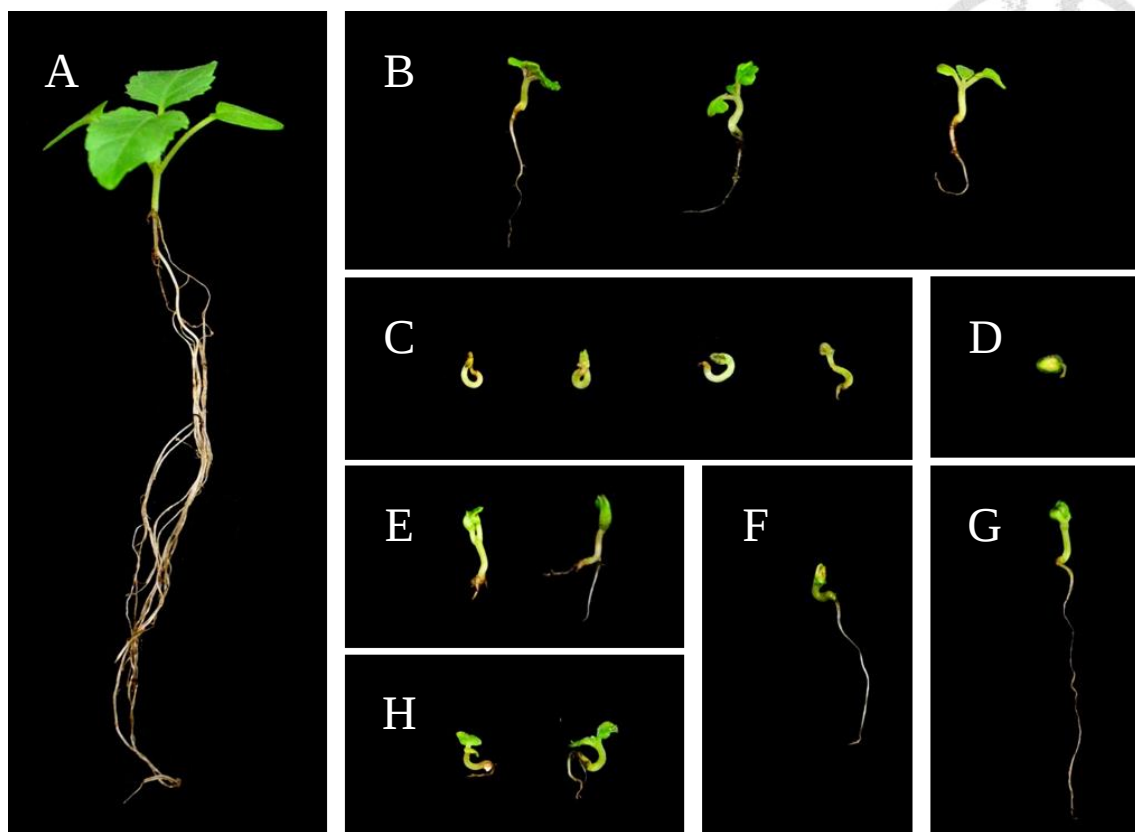


圖 42. 紅花鼠尾草自交(A)及與一串紅雜交(B-G)之種子播種後二週外觀。種間雜交小苗子葉可展開但較自交者小，且下胚軸扭曲(B)、子葉未增大、下胚軸扭曲且胚根短(C)、子葉未增大、無下胚軸且胚根短(D)、子葉互相包覆無法展開且胚根短(E)、子葉未增大且下胚軸扭曲(F)、子葉部分增大但無法展開(G)及子葉可展開但下胚軸扭曲(H)。

Fig. 42. Seedling appearance of self-pollinated *Salvia coccinea* (A) and that cross-pollinated with *S. splendens* (B-G) 2 weeks after sowing. Interspecific seedlings with smaller unfolded cotyledons and distorted hypocotyl (B), unexpanded cotyledons, distorted hypocotyl, and distorted hypocotyl (C), unexpanded cotyledons, no hypocotyl and short radicle (D), folded cotyledons wrapped with each other and short radicle (E), unexpanded cotyledons and distorted hypocotyl (F), partial expanded cotyledons but unable to unfold (G), and unfolded cotyledons but distorted hypocotyl (H).

♀
S. coccinea 'Snow Nymph'



×

♂
S. splendens 'Vista Red'



圖 43. 紅花鼠尾草'Snow Nymph'、一串紅'Vista Red'及其種間雜交後代之植株外觀。

Fig. 43. Plant appearance of *Salvia coccinea* 'Snow Nymph', *S. splendens* 'Vista Red', and their selected hybrids. Bars indicate 5 cm.

♀
S. coccinea 'Snow Nymph'



×

♂
S. splendens 'Vista White'

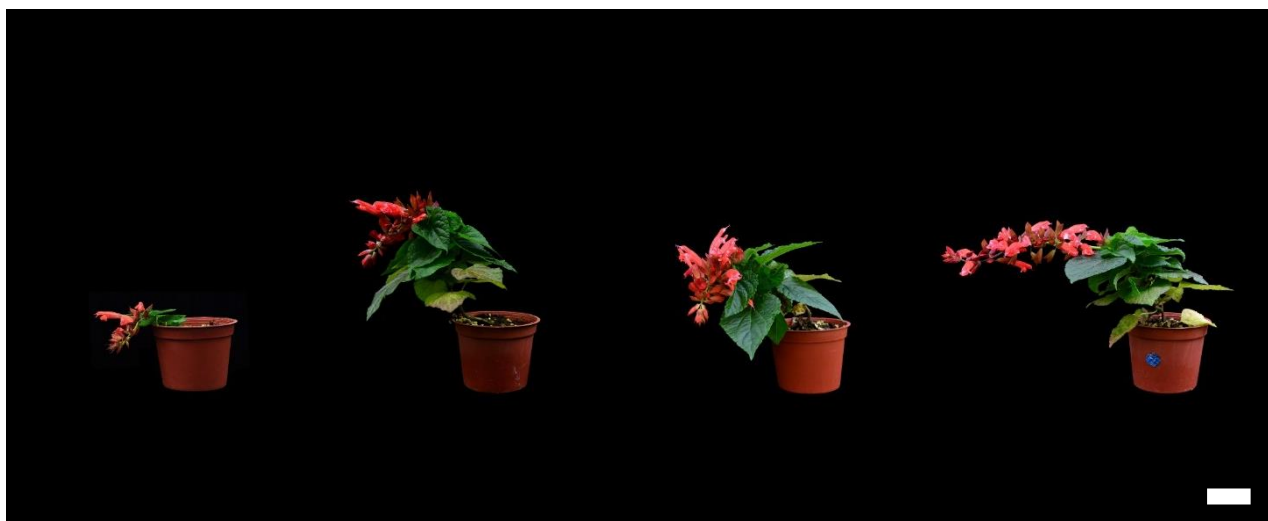


圖 44. 紅花鼠尾草'Snow Nymph'、一串紅'VistaWhite'及其種間雜交後代之植株外觀。

Fig. 44. Plant appearance of *Salvia coccinea* 'Snow Nymph', *S. splendens* 'Vista White', and their selected hybrids. Bars indicate 5 cm.

表 13. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、一串紅‘Vista Red’及其種間雜交後代之花序每節小花數、萼片、花冠及下唇瓣性狀。

Table 13. Florets per node, calyx, corolla, and lower lip traits of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. splendens* ‘Vista Red’, and their hybrids.

Parents and their hybrid	No.	Florets per node	Calyx		Corolla			Lower lip	
			Length (cm)	Height (cm)	Length (cm)	Height (cm)	Tube length (cm)	Length (cm)	Width (cm)
<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	10	13.4 a ^z	0.89 c	0.53 c	2.56 b	1.70 a	1.79 c	1.26 a	1.45 a
‘Snow Nymph’ × ‘Vista Red’	27	10.1 b	1.56 b	0.79 b	4.04 a	0.90 c	3.07 b	0.79 b	1.13 b
<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	10	6.0 c	2.02 a	0.99 a	4.08 a	1.00 b	3.30 a	0.49 c	0.97 c

^z Mean separation within columns by LSD test at $P < 0.05$.

表 14. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、一串紅‘Vista White’及其種間雜交後代之花序每節小花數、萼片、花冠及下唇瓣性狀。

Table 14. Florets per node, calyx, corolla, and lower lip traits of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. splendens* ‘Vista White’, and their hybrids.

	No.	Florets per node	Calyx		Corolla			Lower lip	
			Length (cm)	Height (cm)	Length (cm)	Height (cm)	Tube length (cm)	Length (cm)	Width (cm)
Parents and their hybrid									
<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	10	13.4 a ^z	0.89 c	0.53 c	2.56 c	1.70 a	1.79 c	1.26 a	1.45 a
‘Snow Nymph’ × ‘Vista White’	16	8.1 b	1.57 b	0.81 b	4.09 b	0.91 b	3.09 b	0.72 b	1.16 b
<i>S. splendens</i> ‘Vista White’	10	6.0 c	1.83 a	1.01 a	4.43 a	0.89 b	3.50 a	0.37 c	1.02 c

^z Mean separation within columns and species by LSD test at $P < 0.05$.

表 15. 鼠尾草屬植物親本及其種間雜交後代之花冠下唇瓣相對於花冠筒方向性狀、萼片外部主要顏色、花冠筒外部主要顏色、上唇瓣外部主要顏色、下唇瓣內部主要顏色及花冠下唇瓣內部次要顏色。

Table 15. Relative direction of corolla lower lip to corolla tube trait, main color of calyx outer side, main color of corolla tube outer side, main color of upper lip outer side, main color of lower lip inner side, and secondary color of corolla lower lip inner side in *Salvia* species and their hybrids.

Parents and their hybrid	Relative direction of corolla lower lip to corolla tube	Main color				Secondary color of corolla lower lip inner side
		Calyx outer side	Corolla tube outer side	Upper lip outer side	Lower lip inner side	
<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	Slightly downwards	Green	White	White	White	-
<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	Forward	Red	Red	Red	Red	-
<i>S. splendens</i> ‘Vista White’	Forward	Green-yellow	White	White	White	-
‘Snow Nymph’ × ‘Vista Red’	Forward	Gray-orange, Gray-Red, Gray-purple	Orange-Red	Orange-Red	Orange-Red	-
‘Snow Nymph’ × ‘Vista White’	Forward	Gray-orange, Gray-Red, Gray-purple	Orange-Red	Orange-Red	Orange-Red	White

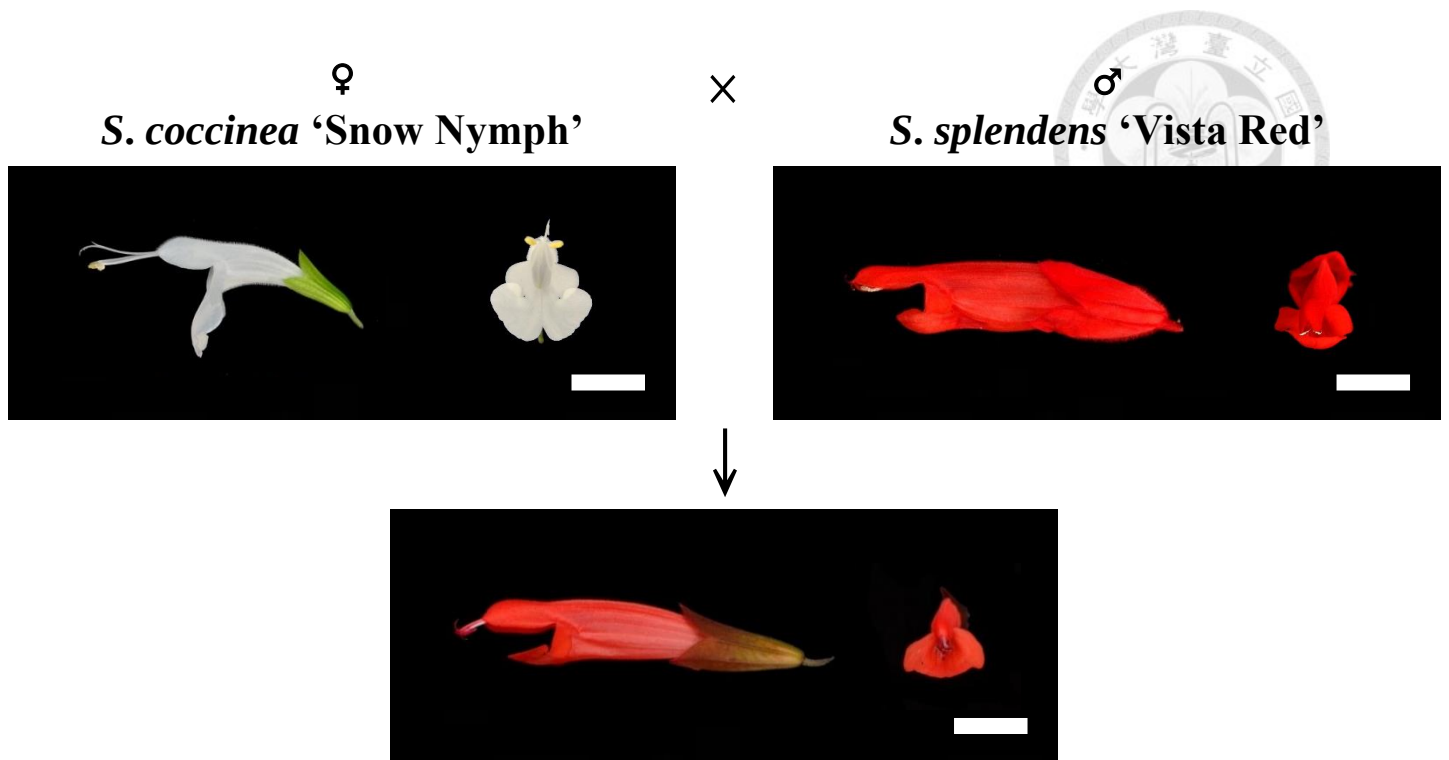


圖 45. 紅花鼠尾草'Snow Nymph'、一串紅'Vista Red'及種間雜交之花朵側視及正面圖。

Fig. 45. Side-views and front-views of individual flowers of *Salvia coccinea* 'Snow Nymph', *S. splendens* 'Vista Red', and their selected hybrid. Bars indicate 1 cm.

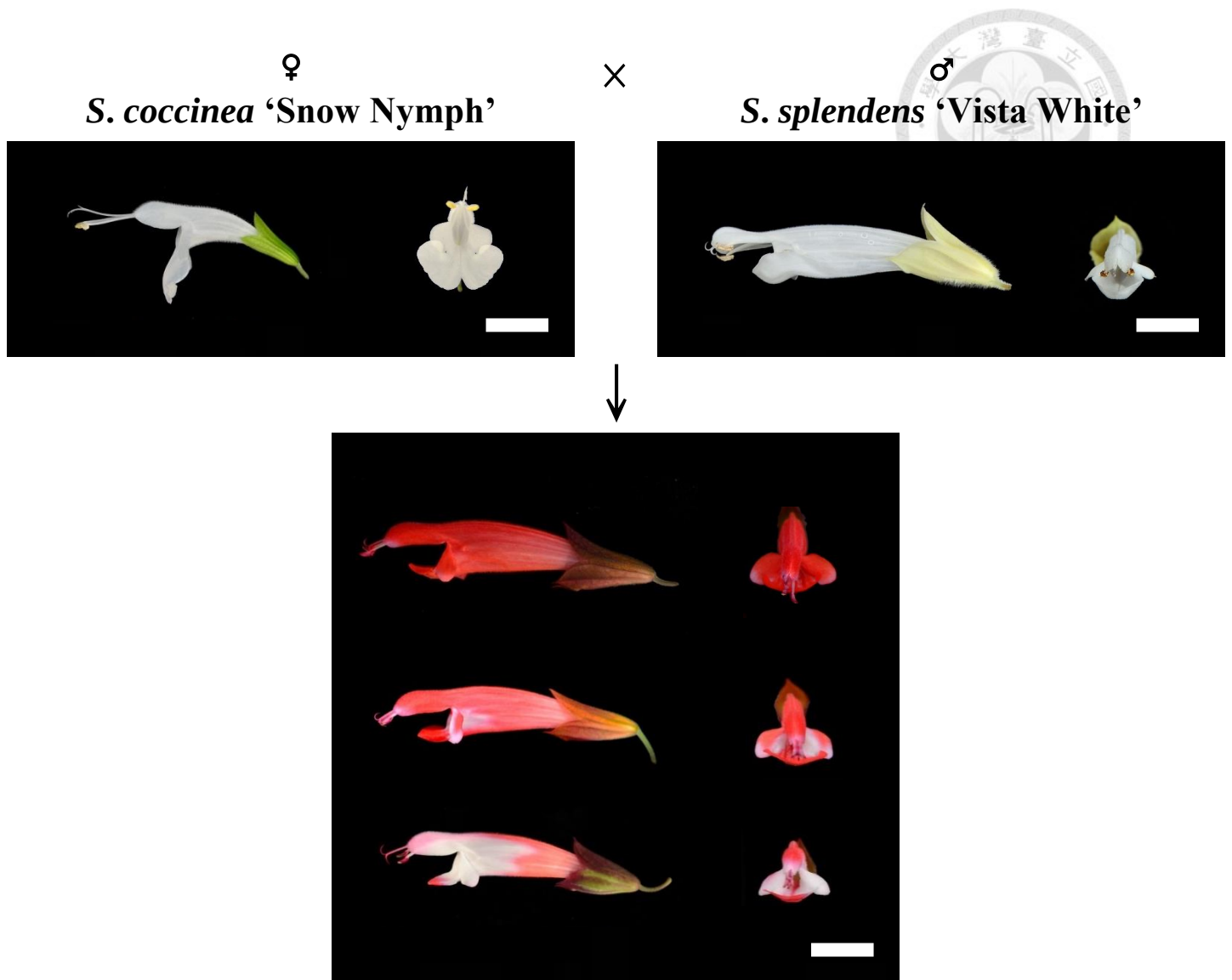


圖 46. 紅花鼠尾草'Snow Nymph'、一串紅'Vista White'及種間雜交之花朵側視及正面圖。

Fig. 46. Side-views and front-views of individual flowers of *Salvia coccinea* 'Snow Nymph', *S. splendens* 'Vista White', and their selected hybrids. Bars indicate 1 cm.

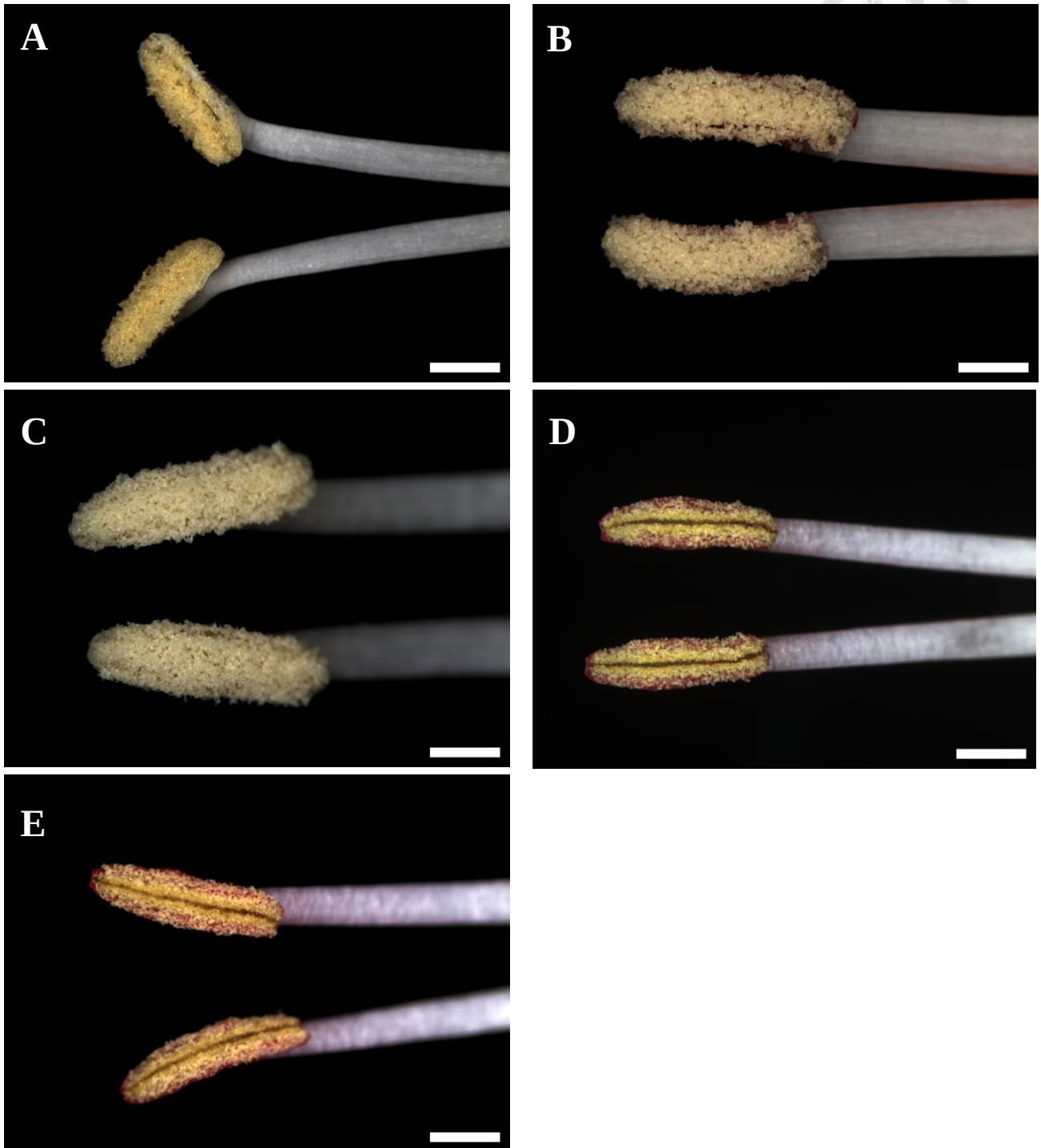


圖 47. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ (A)、一串紅‘Vista Red’ (B)、一串紅‘Vista White’ (C)、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ × 一串紅‘Vista Red’ (D) 及紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ × 一串紅‘Vista White’ (E) 於開花當日之花藥外觀。

Fig. 47. Anther appearance of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. splendens* ‘Vista Red’ (B), *S. splendens* ‘Vista White’ (C), *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ × *S. splendens* ‘Vista Red’ (D), and *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ × *S. splendens* ‘Vista White’ (E) at anthesis. Bars indicate 1 mm.

表 16. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、一串紅‘Vista Red’、一串紅‘Vista White’及其雜交後代於開花當日之花粉萌率及未敗育率。

Table. 16. Pollen germination rate and nonabortive rate of *S. coccinea* ‘Snow Nymph’, *S. splendens* ‘Vista Red’, *S. splendens* ‘Vista White’, and their hybrids at anthesis.

Parents and their hybrids	Pollen	
	Germination rate (%)	Nonabortive rate (%) ^z
<i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	42.4 a ^y	94.1 a
<i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	38.9 a	95.2 a
<i>S. splendens</i> ‘Vista White’	33.4 a	96.3 a
SNVR14-25	0.3 bc	0.6 cde
SNVR14-26	1.7 b	2.7 b
SNVR14-28	0.0 c	2.1 bc
SNVW14-02	0.0 c	0.2 e
SNVW14-03	0.0 c	0.4 de
SNVW14-05	0.3 bc	1.8 bcd

^z Pollen grains were considered nonabortive when they were well stained and abortive when non- or partially stained (Hauser and Morrison, 1964 ; Kerns and Inouye, 1993).

^y Mean separation within columns by LSD test at $P < 0.05$.

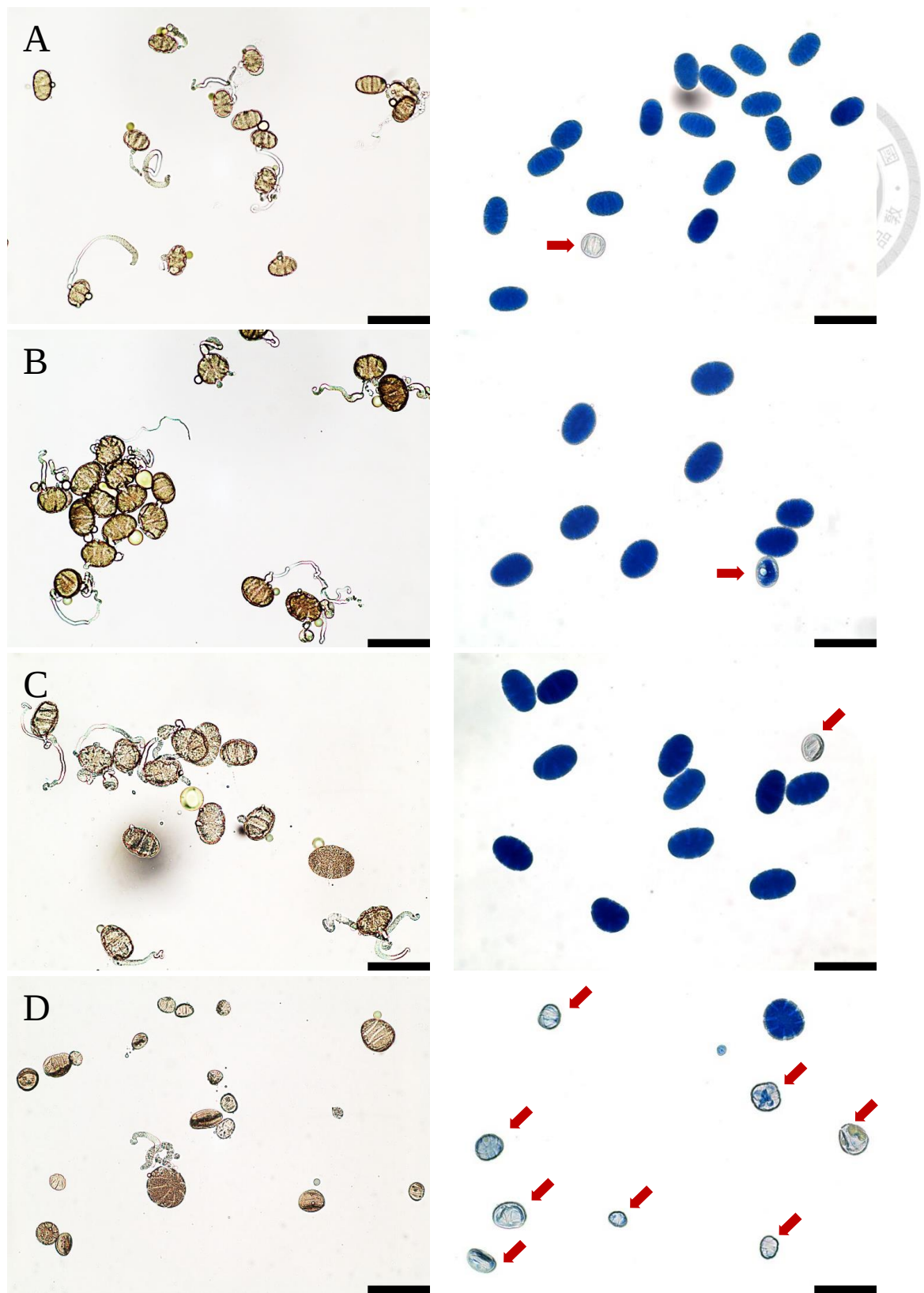


圖 48. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(A)、一串紅‘Vista Red’(B)、一串紅‘Vista White’(C)、紅花鼠尾草‘Snow Nymph’× 一串紅‘Vista Red’或紅花鼠尾草‘Snow Nymph’× 一串紅‘Vista White’(D)於開花當日花粉萌發情形(左欄)及以乳酸酚棉藍染劑染色情形(右欄)。

Fig. 48. Pollen germination (left column) and stained with lactophenol-aniline blue (right column) of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ (A), *S. splendens* ‘Vista Red’ (B), *S. splendens* ‘Vista White’ (C), *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ × *S. splendens* ‘Vista Red’ or *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ × *S. splendens* ‘Vista White’ (D) at anthesis. Arrows indicate non- or partially stained pollen. Bars indicate 100 μm.

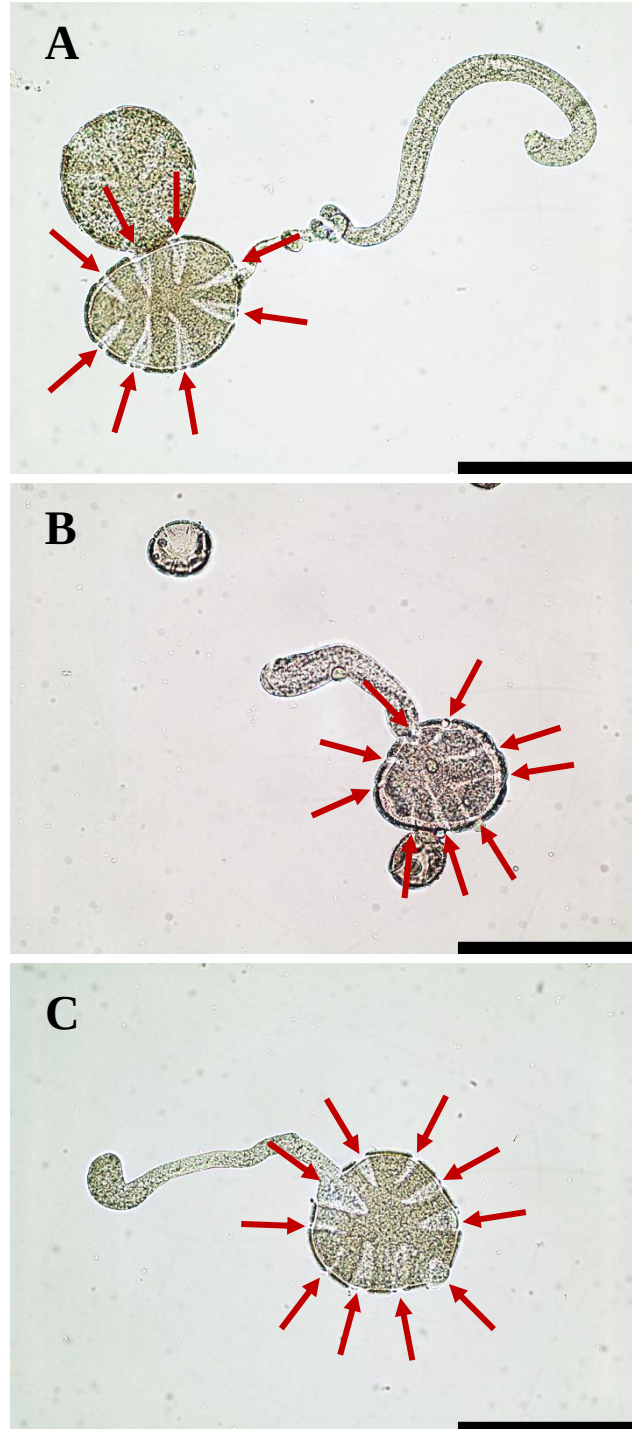


圖 49. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’× 一串紅‘Vista Red’或紅花鼠尾草‘Snow Nymph’× 一串紅‘Vista White’之萌發花粉。八溝花粉(A)、九溝花粉(B)及十溝花粉(C)之極面。

Fig. 49. Pollen germination of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ × *S. splendens* ‘Vista Red’ or *S. coccinea* ‘Snow Nymph’ × *S. splendens* ‘Vista White’. 8- (A), 9- (B), and 10- (C) colpate pollen in polar view. Arrows indicate pollen colpi. Bars indicate 100 μm .

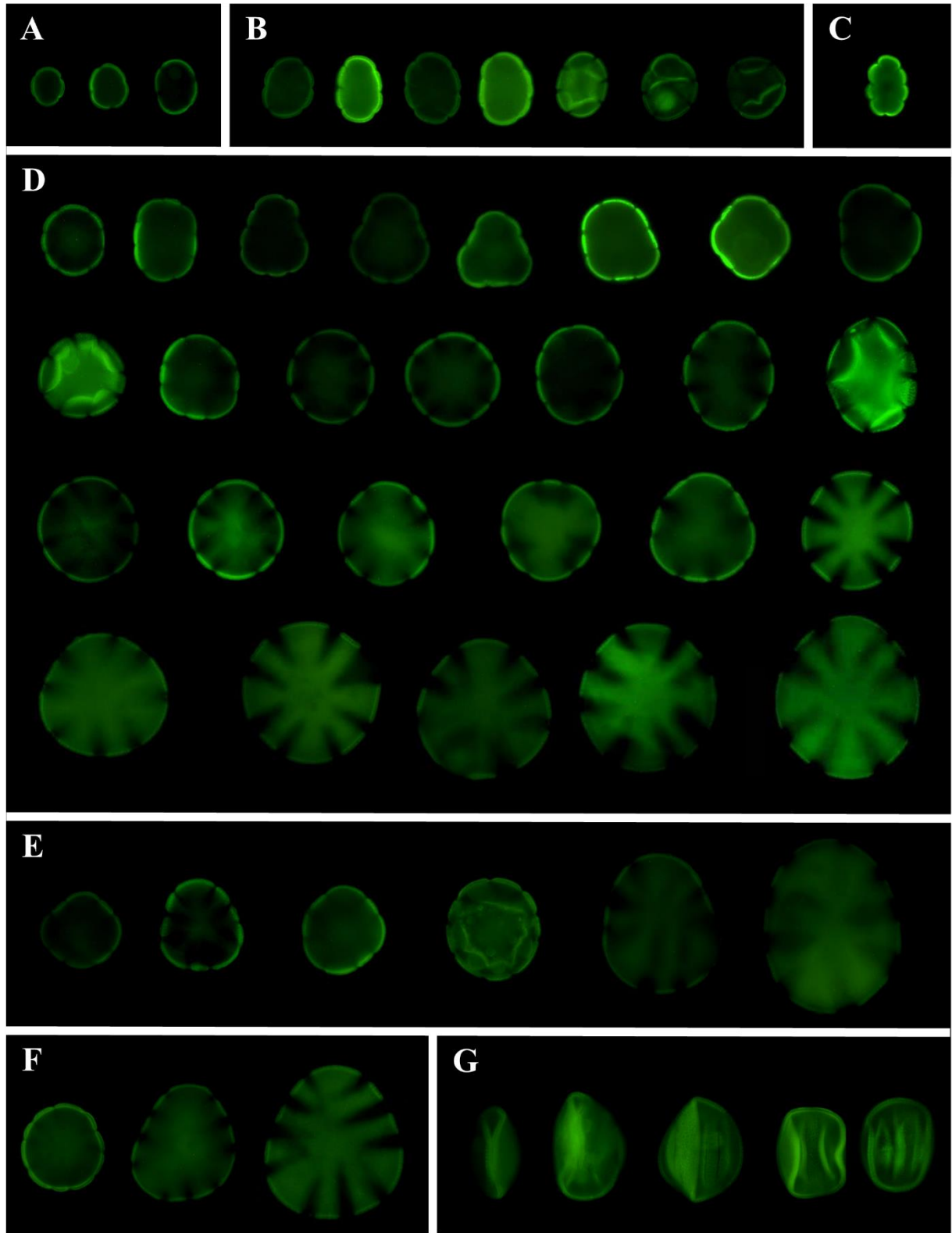


圖 50. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’ × 一串紅‘Vista Red’之花粉形態。四溝花粉(A)、六溝花粉(B)、七溝花粉(C)、八溝花粉(D)、九溝花粉(E)、十溝花粉(F)之極面及其他畸形花粉之赤道面(G)。

Fig. 50. Pollen appearance of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ × *S. splendens* ‘Vista Red’ revealed with aniline blue staining. 4- (A), 6- (B), 7- (C), 8- (D), 9- (E), and 10- (F) colpate pollen in polar view, and other abnormal pollen in equatorial view (G). Bar indicates 100 μm .

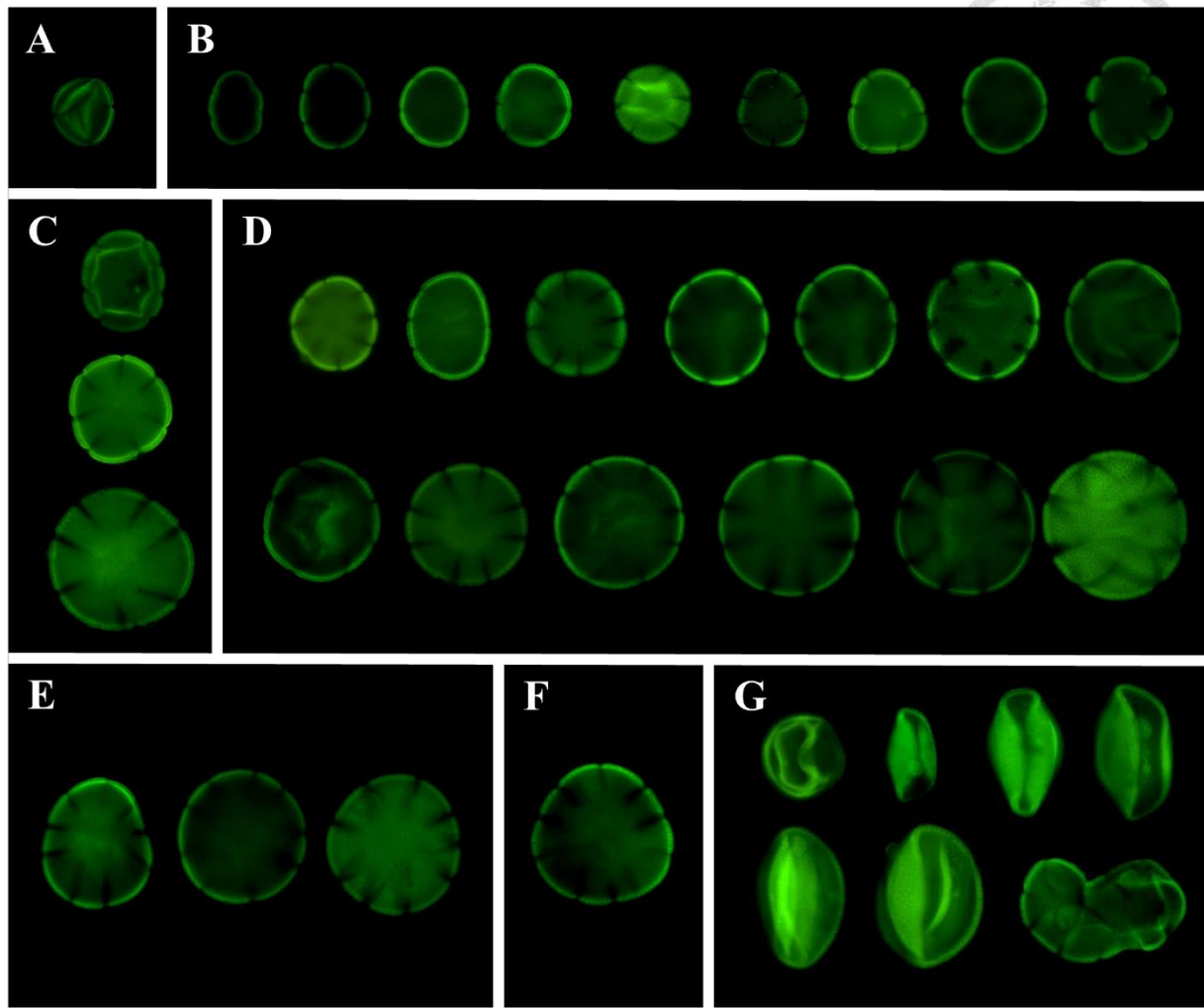


圖 51. 紅花鼠尾草‘Snow Nymph’× 一串紅‘Vista White’之花粉形態。四溝花粉之極面(A)、六溝花粉(B)、七溝花粉(C)、八溝花粉(D)、九溝花粉之極面(E)、十溝花粉(F)之極面及其他畸形花粉之極面或赤道面(G)。

Fig. 51. Pollen appearance of *Salvia coccinea* ‘Snow Nymph’ × *S. splendens* ‘Vista White’ revealed with aniline blue staining. 4-colpate pollen in polar view (A), 6- (B), 7- (C), 8- (D), 9- (E), and 10- (F) colpate pollen in polar view, and other abnormal pollen in polar view or equatorial view (G). Bar indicates 100 μ m.

表 17. 鼠尾草屬植物種間雜交後代自交或與親本回交之結實率。

Table 17. Seed set of interspecific *Salvia* hybrids after self-pollination or back-crossing to parental species.

Cross combination	Seed set ^z (%)
SNVR14-10 ⊗	0
SNVR14-10 × <i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	0
SNVR14-10 × <i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	0
SNVR14-24 ⊗	0
SNVR14-24 × <i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	0
SNVR14-24 × <i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	0
SNVR14-25 ⊗	0
SNVR14-25 × <i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	0
SNVR14-25 × <i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	0
SNVR14-26 ⊗	0
SNVR14-26 × <i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	0
SNVR14-26 × <i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	0
SNVR14-28 ⊗	0
SNVR14-28 × <i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	0
SNVR14-28 × <i>S. splendens</i> ‘Vista Red’	0
SNVW14-02 ⊗	0
SNVW14-02 × <i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	0
SNVW14-02 × <i>S. splendens</i> ‘Vista White’	0
SNVW14-03 ⊗	0
SNVW14-03 × <i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	0
SNVW14-03 × <i>S. splendens</i> ‘Vista White’	0
SNVW14-05 ⊗	0
SNVW14-05 × <i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	0
SNVW14-05 × <i>S. splendens</i> ‘Vista White’	0
SNVW14-15 ⊗	0
SNVW14-15 × <i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	0
SNVW14-15 × <i>S. splendens</i> ‘Vista White’	0
SNVW14-16 ⊗	0
SNVW14-16 × <i>S. coccinea</i> ‘Snow Nymph’	0
SNVW14-16 × <i>S. splendens</i> ‘Vista White’	0

^z Seed set is counted as percentage of flowers that set seeds.

表 18. 鼠尾草品種性狀調查表(草稿)。

Table 18. Characteristic investigation of DUS testing for *Salvia* (draft).

品種名稱 中文：

調查者：

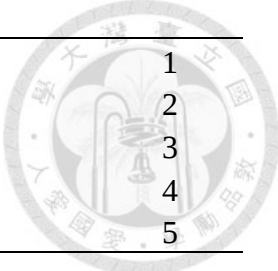
英文：

種植地點：

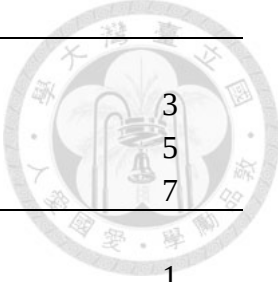
調查日期： 年 月 日- 年 月 日



品種特性		代表品種	等級
一、株型			
+	*	1. 株型	
		直立	Vista Red 1
		升斜直立	Sunsaruki 2
		蔓性	Santa Barbara 3
		匍匐	4
		蓮座	Purple Volcano 5
+	*	2. 株高	
		極矮	1
		矮	Vista Red 3
		中	Lady in Red 5
		高	7
		極高	Yellow Majesty 9
		3. 株幅	
		小	Vista Red 3
		中	Lady in Red 5
		大	Santa Barbara 7
	*	4. 分枝性	
		少	1
		中	Lady in Red 3
		多	5
二、莖性狀			
		5. 主枝直徑	
		細	3
		中	5
		粗	7
		6. 主枝長	
		短	3
		中	5
		長	7
		7. 主枝節數	
		少	3
		中	5
		多	7
		8. 主莖主要顏色	



	白	RHS : _____		1
	黃	RHS : _____		2
	綠	RHS : _____		3
	紅	RHS : _____		4
	紫	RHS : _____		5
	9.	主莖花青素累積程度		
		無或極少		1
		少		3
		中		5
		多		7
*	10.	節間長		
		短		3
		中		5
		長		7
+	11.	絨毛程度		
		無或極少	Vista Red	1
		少	Victoria Blue	3
		中	Lady in Red	5
		多	Santa Barbara	7
三、葉性狀				
	12.	葉序		
		對生		1
		互生		2
		輪生		3
+	13.	葉表面凹凸程度		
		無或極弱	Victoria Blue	1
		弱	Lady in Red	3
		中		5
		強		7
		極強	Omaha Gold	9
	14.	葉片光澤		
		有		1
		無		9
+	15.	葉片分裂程度		
		無		0
		有		1
		複葉		2
*	16.	葉形		
		線形		1
		披針形	Victoria Blue	2
		卵形	Vista Red	3
		心臟形	Lady in Red	4
		戟形	Blue Angel	5



		17.	葉緣鋸齒數		
			全緣		3
			單鋸齒	Vista Red	5
			重鋸齒		7
+	*	18.	葉緣缺刻程度		
			無或極淺		1
			淺		3
			中	Vista Red	5
			深		7
			極深		9
+		19.	葉緣波浪狀程度		
			無或極淺		1
			淺		3
			中		5
			深		7
+	*	20.	葉長		
			短	Sunsaruki	3
			中	Lady in Red	5
			長	Yellow Majesty	7
+	*	21.	葉寬		
			窄	Sunsaruki	3
			中	Lady in Red	5
			寬	Yellow Majesty	7
+		22.	葉片最寬位置		
			極近基部		1
			近基部		2
			中央		3
			近先端		4
+		23.	葉尖形狀		
			漸尖形		1
			銳形		2
			鈍形		3
			圓形		4
+		24.	葉基形狀		
			銳形		1
			鈍形		2
			圓形		3
			截形		4
			心臟形		5
	*	25.	葉表主要顏色		
			白		1
			黃白		2
			黃	Dancing Flame	3

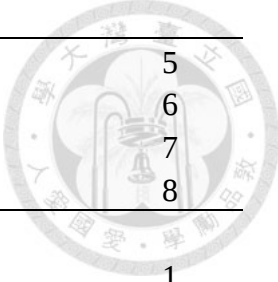
		黃綠	Golden Delicious	4
		淡綠		5
		綠	Lady in Red	6
		深綠	Vista Red	7
		紫綠		8
		紫		9
*	26.	葉斑		
		無	Vista Red	1
		有	Dancing Flame	9
+	27.	葉斑分布		
		葉緣	Caramba	1
		全葉	Dancing Flame	2
	28.	葉斑顏色		
		白		1
		黃白	Caramba	2
		黃	Dancing Flame	3
		淡綠	Omaha Gold	4
		淡紫		5
	29.	葉表絨毛程度		
		無或極少	Vista Red	1
		少		3
		中		5
		多		7
		極多		9
+	30.	葉柄長		
		無或極短		1
		短	Sunsaruki	3
		中		5
		長	Yellow Majesty	7
	31.	葉柄絨毛程度		
		無或極少		1
		少		3
		中		5
		多		7
		極多		9
四、花序性狀				
+	*	32.	花穗長	
			短	3
			中	5
			長	7
	33.	花穗直徑		
		窄	Victoria Blue	3
		中	Lady in Red	5

		寬	Vista Red	7
*	34.	花梗長		
		短	Vista Red	3
		中	Victoria Blue	5
		長		7
+	*	35. 花穗節間長		
		短	Lady in Red	3
		中		5
		長		7
+	*	36. 花序每節小花數		
		極少	Blue Angel	1
		少	Vista Red	3
		中	Lady in Red	5
		多		7
		極多		9
+		37. 花序分支數		
		少	Vista Red	3
		中		5
		多		7
+		38. 花序先端角度		
		直立	Vista Red	1
		升斜直立	Yellow Majesty	2
		水平		3
		降斜向下		4
		向下		5
		39. 苞片宿存		
		無或極弱	Vista Red	1
		弱		3
		中		5
		強		7
		極強		9
+		40. 苞片長		
		短		3
		中		5
		長		7
+	*	41. 苞片外部主要顏色		
		白 RHS : _____		1
		黃 RHS : _____		2
		橘 RHS : _____		3
		粉紅 RHS : _____		4
		紅 RHS : _____		5
		紅紫 RHS : _____		6
		藍 RHS : _____		7

		紫	RHS : _____	8
	42.	苞片外部次要顏色		
		白	RHS : _____	1
		黃	RHS : _____	2
		橘	RHS : _____	3
		粉紅	RHS : _____	4
		紅	RHS : _____	5
		紅紫	RHS : _____	6
		藍	RHS : _____	7
		紫	RHS : _____	8
	43.	苞片外部絨毛程度		
		無或極少		1
		少		3
		中		5
		多		7
五、花朵性狀				
	44.	萼片形狀		
		鐘狀		1
		筒狀	Lady in Red	9
+	*	45.	萼片長	
		短		3
		中		5
		長		7
	46.	萼片高		
		短		3
		中		5
		高		7
	*	47.	萼片外部顏色多寡	
		單色		1
		雙色		2
		多色		3
	*	48.	萼片外部主要顏色	
		白	RHS : _____	1
		黃	RHS : _____	2
		綠	RHS : _____	3
		橘	RHS : _____	4
		粉紅	RHS : _____	5
		紅	RHS : _____	6
		紅紫	RHS : _____	7
		藍	RHS : _____	8
		紫	RHS : _____	
	*	49.	萼片外部次要顏色分布	
		條帶		1

		邊緣		2
		漸層		3
		不規則斑塊		4
		其他		5
*	50.	萼片外部次要顏色		
		白 RHS : _____		1
		黃 RHS : _____		2
		綠 RHS : _____		3
		橘 RHS : _____		4
		粉紅 RHS : _____		5
		紅 RHS : _____		6
		紅紫 RHS : _____		7
		藍 RHS : _____		8
		紫 RHS : _____		
	51.	萼片外部絨毛程度		
		無或極少		1
		少	Lady in Red	3
		中		5
		多	Santa Barbara	7
*	52.	花冠形狀		
		筒狀	Vista Red	1
		唇狀	Victoria Blue	2
		筒唇狀		3
+	*	53.	花冠長	
		短		3
		中	Vista Red	5
		長		7
+	*	54.	花冠高	
		低		3
		中		5
		高		7
+	*	55.	花冠筒長	
		短	Victoria Blue	3
		中	Lady in Red	5
		長		7
*	56.	花冠筒外部主要顏色		
		白 RHS : _____		1
		黃 RHS : _____		2
		橘 RHS : _____		3
		粉紅 RHS : _____		4
		紅 RHS : _____		5
		紅紫 RHS : _____		6
		藍 RHS : _____		7

		紫	RHS :		8
*	57.	上唇瓣外部主要顏色			
		白	RHS :		1
		黃	RHS :		2
		橘	RHS :		3
		粉紅	RHS :		4
		紅	RHS :		5
		紅紫	RHS :		6
		藍	RHS :		7
		紫	RHS :		8
	58.	上唇瓣外部次要顏色			
		白	RHS :		1
		黃	RHS :		2
		橘	RHS :		3
		粉紅	RHS :		4
		紅	RHS :		5
		紅紫	RHS :		6
		藍	RHS :		7
		紫	RHS :		8
	59.	上唇瓣外部絨毛程度			
		無或極少			1
		少	Vista Red		3
		中			5
		多	Santa Barbara		7
*	60.	下唇瓣長			
		短			3
		中			5
		長			7
+	*	61.	下唇瓣寬		
		窄	Victoria Blue		3
		中	Lady in Red		5
		寬			7
+	*	62.	下唇瓣相對於花冠筒方向		
		向前			1
		微向下			2
		向下			3
		微向後			4
		極向後			5
*	63.	下唇瓣內部主要顏色			
		白	RHS :		1
		黃	RHS :		2
		橘	RHS :		3
		粉紅	RHS :		4



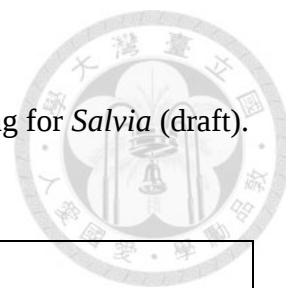
	紅	RHS :	_____	5
	紅紫	RHS :	_____	6
	藍	RHS :	_____	7
	紫	RHS :	_____	8
*	64.	下唇瓣內部次要顏色		
	白	RHS :	_____	1
	黃	RHS :	_____	2
	橘	RHS :	_____	3
	粉紅	RHS :	_____	4
	紅	RHS :	_____	5
	紅紫	RHS :	_____	6
	藍	RHS :	_____	7
	紫	RHS :	_____	8
+	*	65.	下唇瓣內部次要顏色分布	
		基部		1
		基部三分之一	Hot Lips	2
		中間		3
		邊緣		4
		散布於下唇瓣	Pinafore Purplestream	5
		其他		6
*	66.	柱頭顏色		
	白	RHS :	_____	1
	黃	RHS :	_____	2
	橘	RHS :	_____	3
	粉紅	RHS :	_____	4
	紅	RHS :	_____	5
	紅紫	RHS :	_____	6
	藍	RHS :	_____	7
	紫	RHS :	_____	8
六、其它可供品種辨識之特徵及說明:				

備註：

1. 標記*代表重要調查項目必需填寫
2. 標記+請參考圖表
3. 品種性狀定義、調查時期與圖表詳見「鼠尾草品種性狀表填列說明」

表 19. 鼠尾草品種性狀調查表填列說明(草稿)。

Table 19. Definition of the Characteristic investigation of DUS testing for *Salvia* (draft).



一、株型：單株盛花時

性狀	定義
1. 株型	植株形態；參考圖 1。
2. 株高	植株從介質表面起至最高處之長度。極矮(等級 1)：25 cm 以下；矮(等級 3)：30-50 cm；中(等級 5)：55-80 cm；高(等級 7)：90-180 cm；極高(等級 9)：200 cm 以上；參考圖 2。
3. 株幅	從植株正上方向下俯視之最大寬度。小(等級 3)：15 cm 以下；中(等級 5)：18-30 cm；大(等級 7)：35 cm 以上；參考圖 2。
4. 分枝性	主莖所長出具有兩對以上展開葉之分枝數量。少(等級 3)：1-2 個分枝；中(等級 5)：4-6 個分枝；多(等級 7)：8 個分枝以上。

二、莖性狀：單株盛花時

性狀	定義
5. 主枝直徑	主莖長度 1/2 處之寬度。
6. 主枝長	主莖長度；參考圖 2。
7. 主枝節數	主莖莖基部至最後一對展開葉之間的節數。
8. 主莖主要顏色	主莖分佈面積最大之顏色。
9. 主莖花青素累積程度	主莖花青素累積之著色程度。
10. 節間長	主莖長度 1/2 處之節間長度；短(等級 3)：1.5 cm 以下；中(等級 5)：2-8 cm；長(等級 7)：10 cm 以上。
11. 絨毛程度	主莖或側枝表面帶有絨毛多寡；參考圖 3。

三、葉部性狀：單株盛花時

性狀	定義
12. 葉序	葉片著生於莖上方式。
13. 葉表面凹凸程度	葉片表面凹凸程度；參考圖 4。
14. 葉片光澤	葉片有無光澤。
15. 葉片分裂程度	最大葉片葉緣分裂程度；參考圖 5。
16. 葉形	最大葉片形狀；參考圖 6。
17. 葉緣鋸齒數	葉緣鋸齒數。；參考圖 7。

18. 葉緣缺刻程度	最大葉片葉緣缺刻程度；參考圖 8。
19. 葉緣波浪狀程度	最大葉片葉緣波浪狀程度；參考圖 9。
20. 葉長	最大葉片葉長度。短(等級 3)：3 cm 以下；中(等級 5)：4-9 cm；長(等級 7)：10 cm 以上；參考圖 10。
21. 葉寬	最大葉片葉寬度。窄(等級 3)：3 cm 以下；中(等級 5)：4-9 cm；寬(等級 7)：10 cm 以上；參考圖 10。
22. 葉片最寬位置	最大葉片/複葉頂羽片最寬位置；參考圖 11。
23. 葉尖形狀	最大葉片/複葉頂羽片葉尖形狀；參考圖 12。
24. 葉基形狀	最大葉片/複葉頂羽片葉基形狀；參考圖 13。
25. 葉表主要顏色	最大葉片上表皮面積最大之顏色。
26. 葉斑	最大葉片是否具葉斑。
27. 葉斑分布	最大葉片葉斑位置；參考圖 14。
28. 葉斑顏色	最大葉片葉斑顏色。
29. 葉表絨毛程度	葉片上表皮帶有絨毛多寡。
30. 葉柄長	最大葉片之葉柄長度。無或極短(等級 1)：0.5 cm 以下；短(等級 3)：1.0-2.5 cm；中(等級 5)：3.0-5.0 cm；長(等級 7)：7.0 cm 以上。
31. 葉柄絨毛程度	葉柄表面帶有絨毛多寡。

四、花序性狀：單株盛花時

性狀	定義
32. 花穗長	主花穗自然之長度。短(等級 3)：12 cm 以下；中(等級 5)：15-30 cm；長(等級 7)：35 cm 以上；參考圖 15。
33. 花穗直徑	主花穗最大直徑。窄(等級 3)：3.5 cm 以下；中(等級 5)：4.0-8.0 cm；寬(等級 7)：8.5 cm 以上；參考圖 15。
34. 花梗長	植株最上葉位距主花穗第一輪花長度。短(等級 3)：4 cm 以下；中(等級 5)：5-15 cm；長(等級 7)：20 cm 以上；參考圖 15。
35. 花穗節間長	主花穗三等分之中段節間平均長度。短(等級 3)：1.5 cm 以下；中(等級 5)：2-6 cm；長(等級 7)：8 cm 以上；參考圖 15。
36. 花序每節小花數	主花穗三等分之中段節位最大小花數。極少(等級 1)：2-4 朵；少(等級 3)：5-9 朵；中(等

	級 5)：10-12 朵；多(等級 7)：13-16 朵；極多(等級 9)：18 朵以上；參考圖 16。
37. 花序分支數	主花序分支數多寡；少(等級 3)：不分支至 2 個分枝以下；中(等級 5)：4-6 個分枝；多(等級 7)：8 個分枝以上。
38. 花序先端角度	花序先端角度；參考圖 17。
39. 苞片宿存	苞片脫落時間相對於該節著生小花發育時期。無或極弱(等級 1)：該輪小花尚未有花萼開放時即脫落；弱(等級 3)：該輪小花尚未有花朵開放時即脫落；中(等級 5)：該輪小花第一朵小花開放至次生花朵尚未開放時脫落；強(等級 7)：該輪小花次生花朵開放後才脫落；極強(等級 9)：該輪小花花朵全數萎凋後尚未脫落。
40. 苞片長	花序中尚存苞片著生節位最低者之長度。短(等級 3)：0.8 cm 以下；中(等級 5)：1.0-2.5 cm；長(等級 7)：3.0 cm 以上。
41. 苞片外部主要顏色	花序先端之苞片外部面積最大之顏色。
42. 苞片外部次要顏色	花序先端苞片外部面積次大之顏色。
43. 苞片外部絨毛程度	苞片外部帶有絨毛多寡。

五、花朵性狀：單株盛花時，調查最新開放之花朵

性狀	定義
44. 萼片形狀	萼片形狀；參考圖 18。
45. 萼片長	主花穗三等分之中段萼片之長度。短(等級 3)：0.5 cm 以下；中(等級 5)：0.8-2.5 cm；長(等級 7)：3.0 cm 以上；參考圖 18。
46. 萼片高	主花穗三等分之中段萼片之高度。矮(等級 3)：0.5 cm 以下；高(等級 5)：0.8-2.5 cm；長(等級 7)：3.0 cm 以上；參考圖 18。
47. 萼片外部顏色多寡	萼片外部顏色多寡。
48. 萼片外部主要顏色	萼片外部面積最大之顏色。
49. 萼片外部次要顏色分布	萼片外部次要顏色分布。
50. 萼片外部次要顏色	萼片外部面積次大之顏色。
51. 萼片外部絨毛程度	萼片外部帶有絨毛多寡。
52. 花冠形狀	花冠之形狀。筒狀(等級 1)：唇瓣不明顯者；唇狀(等級 2)：花冠筒不明顯者；筒唇狀(等級 3)：花冠筒及唇瓣均明顯者；參考圖 19。
53. 花冠長	花冠最大長度。短(等級 3)：2 cm 以下；中(等

	級 5)：3-6 cm；長(等級 7)：7 cm 以上；參考圖 20。
54. 花冠高	花冠最大高度。低(等級 3)：1.5 cm 以下；中(等級 5)：2.0-3.0 cm；高(等級 7)：3.5 cm 以上；參考圖 20。
55. 花冠筒長	花冠筒最大長度。短(等級 3)：1.5 cm 以下；中(等級 5)：2.0-4.0 cm；長(等級 7)：5.0 cm 以上；參考圖 20。
56. 花冠筒外部主要顏色	花冠筒外部面積最大之顏色。
57. 上唇瓣外部主要顏色	花冠上唇瓣外部面積最大之顏色。
58. 上唇瓣外部次要顏色	花冠上唇瓣外部面積次大之顏色。
59. 上唇瓣外部絨毛程度	花冠上唇瓣外部帶有絨毛多寡。
60. 下唇瓣長	花冠下唇瓣長度。短(等級 3)：1 cm 以下；中(等級 5)：1.2-2.0 cm；長(等級 7)：2.5 cm 以上；參考圖 21。
61. 下唇瓣寬	花冠下唇瓣最大寬度。窄(等級 3)：1 cm 以下；中(等級 5)：1.2-2.0 cm；寬(等級 7)：2.5 cm 以上；參考圖 21。
62. 下唇瓣相對於花冠筒方向	花冠下唇瓣相對於花冠筒方向；參考圖 22。
63. 下唇瓣內部主要顏色	花冠下唇瓣內部面積最大之顏色。
64. 下唇瓣內部次要顏色	花冠下唇瓣內部面積次大之顏色。
65. 下唇瓣內部次要顏色分布	花冠下唇瓣內部面積次大之顏色之分布；參考圖 23。
66. 柱頭顏色	雌蕊柱頭部分之顏色。

圖例

圖 1. 株型



直立



升斜直立

蔓性



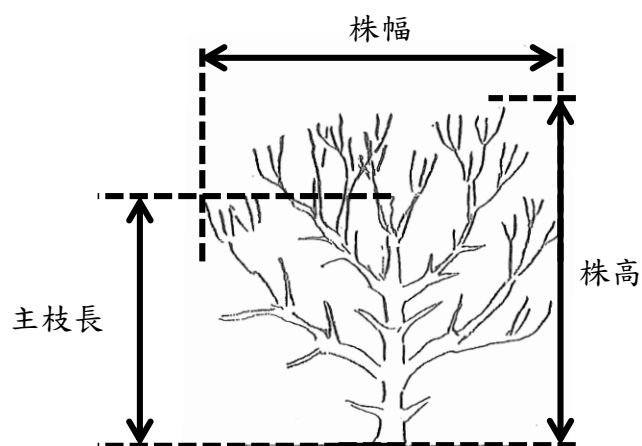
匍匐



蓮座

(Modified from UPOV, 2014)

圖 2. 株高、株幅及主枝長



(日本農林水產省, 1999)

圖 3. 莖絨毛程度



無或極少



少



中



多

圖 4. 葉表面凹凸程度



無或極弱

弱

中

強



極強

(UPOV, 2014)

圖 5. 葉片分裂程度



無



有



複葉

(Modified from UPOV, 2014)

圖 6. 葉形



線形



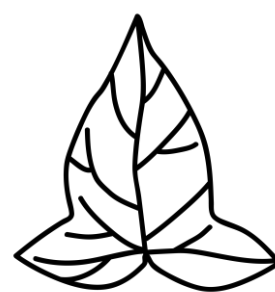
針形



卵形

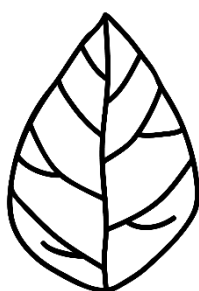


心臟形

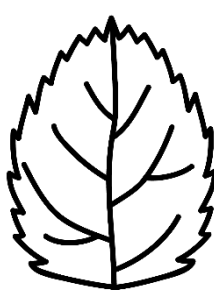


戟形

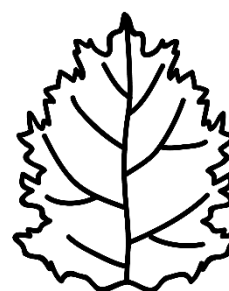
圖 7. 葉緣缺刻程度



全緣



單鋸齒



雙鋸齒

圖 8. 葉緣缺刻程度



無或極淺



淺



中

深

極深

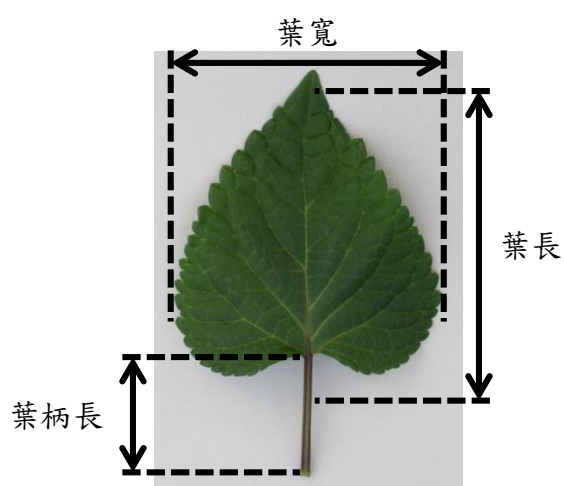
(UPOV, 2014)



圖 9. 葉緣波浪狀程度



圖 10. 葉柄長、葉長及葉寬



(UPOV, 2014)

圖 11. 葉片最寬位置

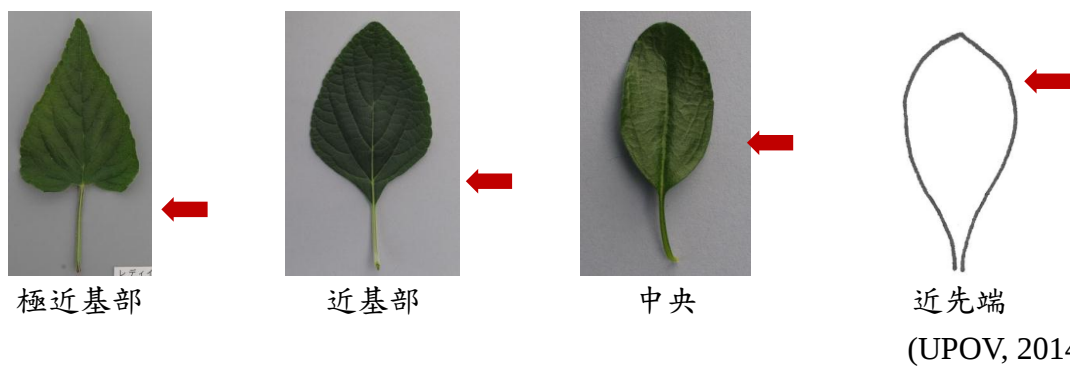


圖 12. 葉尖形狀



圖 13. 葉基形狀



銳形



鈍形

圓形



截形



心臟形

(UPOV, 2014)

圖 14. 葉斑分布



葉緣



全葉

(UPOV, 2014)

圖 15. 花穗長、主花穗直徑、花首長、花穗節間長

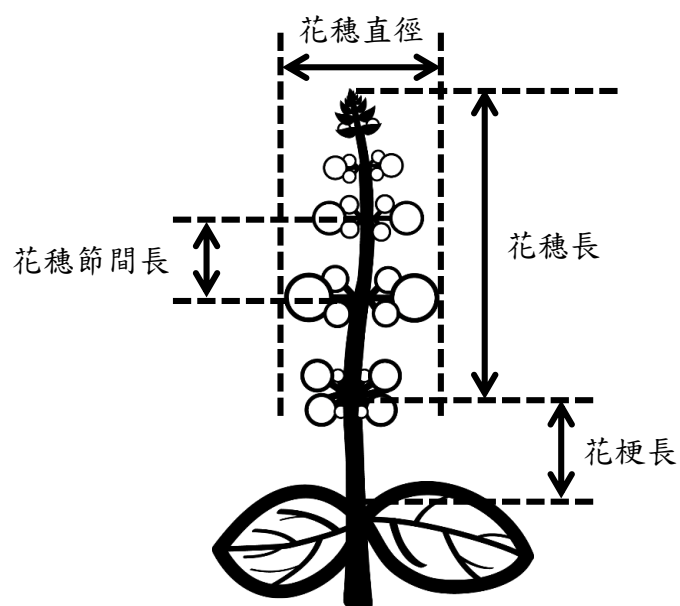


圖 16. 花序每節小花數



極少

少



中

多

極多

(UPOV, 2014)



圖 17. 花序先端角度



直立



升斜直立

水平

降斜向下

向下

(UPOV, 2014)

圖 18. 萼片形狀、萼片長、萼片高

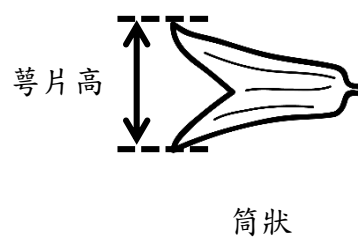
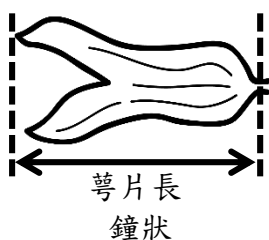


圖 19. 花冠形狀



筒狀



唇狀

筒唇狀

(日本農林水產省, 1999)

圖 20. 花冠長、花冠高、花冠筒長

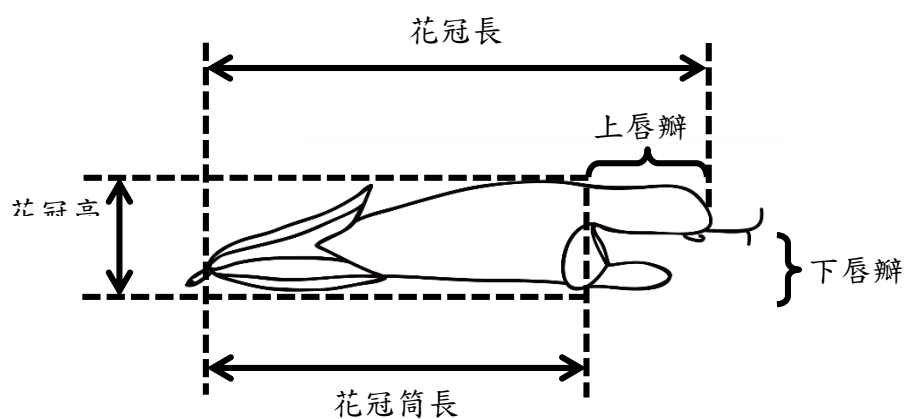


圖 21. 下唇瓣長、下唇瓣寬

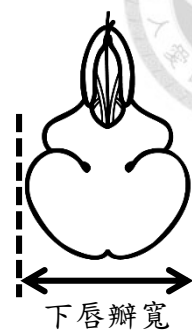
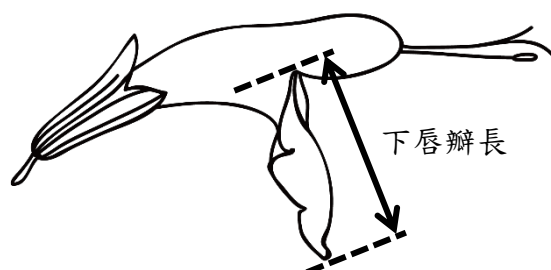


圖 22. 下唇瓣相對於花冠筒方向



向前



微向下



向下



微向後



極向後

(UPOV, 2014)

圖 23. 下唇瓣內部次要顏色分布



基部



基部三分之一



中間



邊緣



散布於下唇瓣

(UPOV, 2014)

討論 (Discussion)



紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’之槓桿狀雄蕊下臂緊貼或近花冠筒內壁，對傳粉者無攔阻功能(圖 1、3)，符合前人研究指出紅花鼠尾草及一串紅之雄蕊於傳粉時無運動功能之論述(Wester and Claßen-Bockhoff, 2006b；2007)。黃花鼠尾草下臂具攔阻傳粉者之三維構造，且槓桿狀雄蕊彎曲，下臂阻擋傳粉者取食花蜜，為典型之槓桿狀雄蕊(圖 2)，Ohashi (2002)指出 *S. nipponica* Miq.之槓桿狀雄蕊因攔阻傳粉者取食花蜜，可促使傳粉者提前飛離、拜訪其他植株，可提高異株授粉機會。前人研究指出本屬物種之演化受傳粉者影響，當鼠尾草由蟲媒花演化為鳥媒花時，無須依賴雄蕊槓桿運動亦能完成傳粉(Wester and Claßen-Bockhoff, 2006a；2006b；2007；2011)，故雄蕊無槓桿運動功能之紅花鼠尾草及一串紅，其傳粉機制較黃花鼠尾草之典型槓桿狀雄蕊為晚演化出之類型。

花朵開放當天，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’花朵之可育藥室距柱頭近(圖 1)，而一串紅‘Vista Red’除具可育藥室距柱頭近之花朵外，亦有可育藥室距柱頭遠者(圖 3)，前人研究亦指出紅花鼠尾草及一串紅於不同品種間，具可育藥室與柱頭距離不同之花朵(Haque and Ghoshal, 1981；Miyajima, 1996, 2001)，其中，造成一串紅可育藥室與柱頭距離差異之原因並非雌蕊長度不同，而是由花絲著生處距花冠基部或花冠長度決定(Miyajima, 2001)。黃花鼠尾草柱頭與可育藥室受上唇瓣隔離(圖 2)，為典型蟲媒鼠尾草特徵(Wester and Claßen-Bockhoff, 2007)。於無傳粉者環境中，以無人工授粉、人工自花授粉及人工異株授粉處理紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草及一串紅‘Vista Red’，三種鼠尾草以人工授粉處理者之結實率及結實數均高(表 1)，未顯示此三種鼠尾草具自交不親合性，前人研究中亦指出本屬植物無自交不親合性系統(Haque and Ghoshal, 1981；Miyajima, 1999, 2001；Morton, 1972；Navarro, 1997；Owens and Uberta-Jiménez, 1992)。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’以無人工授粉處理之花朵可自花結實，此二種鼠尾草具可育藥室距柱

頭近之花朵，而無法自花結實之黃花鼠尾草則否(表 1、圖 1-3)，前人研究亦指出本屬植物若具可育藥室與柱頭近之花朵，於無傳粉者環境下可自花結實(Haque and Ghoshal, 1981；Miyajima, 1996, 2001)。

紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及黃花鼠尾草之花粉於二次蒸餾水中不萌發，而一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’之花粉於二次蒸餾水中有少量萌發(表 2)，其他同屬不同種之植物中亦可見此差異(王，2011；林，2010)。紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’花粉培養於含 10%蔗糖+0% PEG +0.1%酪蛋白水解物(casein hydrolysate, CH)之修改過 BK 培養基中均有萌發(表 3)。前人研究指出去離子水中缺乏硼與鈣等離子及未含還原氮可能造成部分作物花粉無法萌發。例如，硼離子可促進花粉對蔗糖之吸收及花粉管生長(O’Kelley, 1957)、促進花粉萌發(Subbaiah, 1984；Voyiatzi, 1995)，及降低花粉粒與花粉管之爆裂(Ferrari and Wallace, 1975；Vasil, 1987)。鈣離子可與果膠作用，強化花粉管細胞壁，並克服花粉因離體培養密度低、不易萌發之群體效應(Brewbaker and Kwack, 1963)。於培養基中添加還原氮，如 CH、胺基酸或氯化銨等，可促進花粉萌發及花粉管生長(Mulcahy and Mulcahy, 1988；Tupý et al., 1983)。此外，蔗糖為花粉離體培養時之能量來源(O’Kelley, 1955)，當培養基中蔗糖濃度過低，花粉會因生長能量不足而萌發率低(Adhikari and Campbell, 1998；Brink, 1924；O’Kelley, 1955)。

於二次蒸餾水中可見參試之紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’花粉粒腫脹、爆裂或花粉管爆裂(圖 4A、5A、6A、7A)，此四種鼠尾草花粉於 10%蔗糖+0% PEG 之培養基中，有花粉管爆裂、腫脹或糾結情形(圖 8A、9A、10A、11A)，此二組培養基之滲透潛勢高於-0.98 MPa(表 2、3)。前人研究指出蔗糖可調節培養基之滲透壓(Brink, 1924)，當培養基中蔗糖濃度過低，可能導致花粉粒或花粉管爆裂(Adhikari and Campbell, 1998；Brink, 1924)。

本研究參試之四種鼠尾草花粉於含 0%蔗糖+30% PEG 之培養基中均可萌發，且一串紅‘Vista Red’花粉於 0%蔗糖+30% PEG 之培養基中萌發率高於含 5%-20%蔗

糖+30% PEG 之培養基(表 2)。前人研究指出本屬植物之柱頭為乾型(Owens and Ubera-Jiménez, 1992)，且成熟花粉具三核(庄，2008；李，2003)。三核型花粉難離體培養(Brewbaker, 1957)，Bar-Shalom 和 Mattsson (1977)提出三核型花粉及/或乾式柱頭植物之花粉離體培養限制因子為花粉吸水情形與速率，此外，Leduc 等人(1990)指出，同為三核型花粉之薺菜，花粉於含 0%蔗糖+12% PEG-4000 之培養基較含 4%蔗糖+0% PEG-4000 之培養基萌發率高，且花粉管長度亦較長。顯示蔗糖非三核型花粉離體培養基必要成分，且 PEG 可幫助花粉萌發及花粉管生長。

於不同濃度蔗糖+30% PEG 之培養基試驗中，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及黃花鼠尾草花粉適合 5%-10%蔗糖，一串紅‘Vista Red’花粉以不添加蔗糖之處理萌發率最高，而‘Vista White’花粉則適合添加 0%-15%之蔗糖，顯示不同種或品種花粉離體培養適合之蔗糖濃度不一(表 2)，於石竹屬、岩桐屬及鳳仙花屬中之不同物種或不同品種之玫瑰，對不同蔗糖濃度反應亦不同(王，2011；林，2010；彭，2007；Voyiatzi, 1995)。此外，參試之鼠尾草花粉隨培養基中蔗糖濃度提升至 15%-20%，花粉萌發率有下降趨勢(表 2)。高濃度蔗糖會抑制花粉萌發；前人研究指出小分子量之醣類易進入細胞，可能會干擾花粉生理代謝，降低花粉萌發率(李等，1984；Goode and Hegarty, 1965；Subbaiah, 1984)。

於二次蒸餾水中可見參試之紅花鼠尾草‘Snow Nymph’、黃花鼠尾草、一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’花粉粒腫脹、爆裂或花粉管爆裂(圖4A、5A、6A、7A)；於含10%蔗糖並添加不同濃度PEG之培養基中，隨添加之PEG濃度由0%提高至30%，未爆裂之花粉管糾結現象減少，原本細長之花粉管漸短粗且平滑(圖8-11)。前人研究指出三核型花粉離體培養基之滲透潛勢需低(Shivanna and Sawhney, 1995)，當培養基內滲透潛勢過高，可能使花粉粒或花粉管破裂而降低花粉萌發率(Adhikari and Campbell, 1998；Brink, 1924)，於培養基中添加高濃度蔗糖或PEG可降低培養基滲透潛勢，進而提高三核型花粉萌發率，且降低花粉粒及花粉管之爆裂現象，但高濃度之蔗糖會抑制花粉管生長(Alcaraz et al., 2011；Ferrari and Wallace,

1975；Sakhanokhoa and Rajasekaran, 2010；Shivanna and Sawhney, 1995；Zhang et al., 1997)。PEG可能較蔗糖為更理想之滲透壓調節物質(Subbaiah, 1984；Zhang and Croes, 1982)，例如在相同滲透潛勢下，花粉培養於含蔗糖但無PEG之培養基中，其花粉管形態異常，若降低蔗糖濃度並添加PEG，花粉管形態較正常(Subbaiah, 1984)，且花粉於蔗糖培養基較PEG培養基之細胞膜滲漏程度大(Zhang and Croes, 1982)。此外，PEG能促進三核型花粉萌發及花粉管生長(李等，1989；Alcaraz et al., 2011；Ćalić et al., 2013；Ferrari and Wallace, 1975；Leduc et al., 1990；Sakhanokhoa and Rajasekaran, 2010；Shivanna and Sawhney, 1995)。綜上所述，推測本屬植物花粉離體培養時，於培養基中除蔗糖外亦應添加PEG，可改善花粉萌發及花粉管生長情形。

花粉離體培養之合適培養基滲透潛勢有一定範圍(李等，1989)，綜合本研究中秋試二及試驗三之培養基滲透潛勢及花粉萌發情形，參試之鼠尾草花粉於滲透潛勢高於-1.12 MPa 之培養基中，有花粉粒腫脹、爆裂或花粉管爆裂、糾結現象(圖 4-11)。於含 10%蔗糖+20% PEG、10%蔗糖+30% PEG、15%蔗糖+30% PEG 及 20%蔗糖+30% PEG 之培養基，隨培養基滲透勢由-2.45 MPa 下降至-3.15 MPa，花粉萌發率有下降趨勢(表 2、3)，顯示培養基之滲透潛勢過低亦不利花粉萌發。此現象亦可見於薺菜及西番蓮屬植物(李等，1989；Leduc et al., 1990)。此外，據 Read 等人(1993a；1993b)指出，於培養基中添加未純化之 PEG，可降低花粉粒及花粉管之爆裂，且花粉管形態正常，但若添加經純化之 PEG，花粉管則有糾結及先端腫脹現象。推測對本研究參試之鼠尾草而言，適合之花粉培養基滲透潛勢可能介於-2.45 至-1.42 MPa 之間(表 2、3)，且以 20%-30% PEG 所含之不純物濃度才足使本屬植物之花粉管不糾結。

紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista Red’和‘Vista White’花粉於-1 DAA萌發率低，此時有許多花粉粒之花粉壁稍不明顯，花粉萌發率於1 DAA及/或2 DAA才達最高，且無明顯花粉壁之花粉粒隨花齡增加而有下降趨勢，而黃花鼠尾草花粉於-1 DAA即具高萌發率，花粉粒於光學顯微鏡下多可見明顯花粉壁，花粉萌發率

於0 DAA萌發率達最高(表4、圖12A、13A、14A、15A)。前人亦指出*S. sclareoides*及*S. verbenaca*花粉於0 DAA萌發率低，分別於1 DAA及2 DAA達最高(Jorge et al., 2015; Navarro, 1997)，且一串紅花粉壁於減數分裂單核期開始形成，雙核期花粉成橢圓形，花粉外壁於成熟之三核花粉方發育完整(庄，2008)，推測紅花鼠尾草及一串紅於花朵開放當天之花粉可能尚未發育完全，故花粉於花藥開裂時萌發率尚未達最高。前人研究指出當花粉落於柱頭後，未萌發之花粉可能又被傳粉者帶離進行二次傳播(Inouye et al., 1994)，有助於增加異株授粉之機會。相較於黃花鼠尾草以槓桿狀雄蕊下臂阻攔傳粉者，進而提高異交率(Ohashi, 2002)，紅花鼠尾草和一串紅可能利用漸熟花粉之二次傳播機制，達到促進異株授粉之目的。

本屬常見雄蕊先熟現象(Barrett et al., 2000; Cruden, 1977; Grant and Grant, 1964; Jorge et al., 2015; Leshem et al., 2011; Navarro, 1997; Visco, 1970)，但本研究之紅花鼠尾草、黃花鼠尾草及一串紅，於0 DAA時柱頭可授性與結實數即達最高(圖16-19)，並無雄蕊先熟現象。此外，三種參試鼠尾草於2 DAA至3 DAA時，柱頭可授性或結實數下降或失去可授性，Miyajima (1996)亦指出一串紅於0 DAA至1 DAA之結實率最高，顯示此三種鼠尾草以0 DAA至1 DAA之柱頭授粉為佳。

鼠尾草屬植物自交或種間雜交組合中，紅花鼠尾草‘Snow Nymph’之花粉管未能進入黃花鼠尾草之柱頭(圖21B)，黃花鼠尾草(♀)與長蕊鼠尾草‘Blue Angel’(♂)雜交時，於授粉後2天才可於黃花鼠尾草之花柱末端觀察到花粉管螢光(圖21C)，其餘自交或雜交組合於授粉後1天即可於花柱末端觀察到花粉管螢光(圖20-22)。於蔥屬及楊屬之種間雜交組合中，亦可見正反交之受精前障礙程度不同之現象(Bino et al., 1989; Gaget et al., 1984)。前人研究指出種間雜交時，單向不親合現象常見於以自交不親合植物與自交親合植物雜交(Arnold and Richards, 1998; Ascher and Drewlow, 1975; Ascher and Peloquin, 1968; Gradziel and Robinson, 1991; Onus and Pickersgill, 2004)，雖然鼠尾草屬植物無自交不親合性，但本研究亦可於黃花鼠尾草與紅花鼠尾草雜交組合觀察到單向不親合現象(圖20B、21B)。此外，於花粉管

可穿入柱頭並抵達花柱末端之種間雜交組合中，以黃花鼠尾草(♀)與長蕊鼠尾草‘Blue Angel’(♂)或與一串紅‘Vista Red’(♂)雜交之小堅果未發育(表 5、圖 33、34)，因本屬植物花柱基生，花粉管進入子房前須經過雌蕊托，故無法排除受精前障礙發生於花粉管由花柱基部進入雌蕊托至子房之過程。

於 14 個種間雜交授粉組合中，僅有以紅花鼠尾草及一串紅為種子親(♀)雜交之小堅果有膨大(圖 23、24、28、29、33、34、36、37)，其中以紅花鼠尾草‘Coral Nymph’(♀)或‘Snow Nymph’(♀)與一串紅‘Vista Red’(♂)雜交之小堅果長度增加趨勢與紅花鼠尾草自交者相似(圖 24、29)；其餘種間雜交組合之小堅果長度增加速率皆慢於自交者或未發育，且雜交之小堅果於授粉後 8-16 天可見基部萎縮及/或褐化(圖 23、24、28、29、36、37)。Tychonievich 和 Warner(2011)指出鼠尾草屬植物種間雜交有 24 個組合小堅果僅部分膨大，但種子敗育，顯示本屬種間雜交多有受精後障礙，若能建立本屬種間雜交胚拯救技術，應可突破育種上之限制。

本研究觀察顯示紅花鼠尾草‘Coral Nymph’和‘Snow Nymph’之雌配子體型同一串紅‘Vista Red’為 S type，此三種鼠尾草自交之胚於授粉後 8 天已發育達魚雷期(圖 25、30、38)；而黃花鼠尾草之雌配子體型為 M type，其自交之胚於授粉後 8 天僅發育達球胚晚期(圖 35)。前人研究指出依有無珠被特化之表皮細胞層(epithelial layer)，本屬植物之雌配子體可分為二類，分別為具表皮細胞層之 M type，及無表皮細胞層之 S type，M type 之胚乳早期發育受表皮細胞層限制，發育較 S type 之胚乳慢，而 S type 之胚乳於受精後早期即深入至珠被(Carlson and Stuart, 1936)。本研究觀察顯示黃花鼠尾草之雌配子體為 M type (圖 35A)，其胚乳發育早期受雌配子體外之表皮細胞層限制，可能導致黃花鼠尾草之胚早期養分供應受限，使胚發育較紅花鼠尾草及一串紅慢。此外，胚發育較快之紅花鼠尾草及一串紅，其小堅果長度於自交後 6-8 天後增加速率趨緩或不再增長，而胚發育較慢之黃花鼠尾草，其小堅果長度則於自交後 12 天才不再快速增加，或可以自交之小堅果長度變化推測胚之發育速率(圖 24、29、34、37)。

前人研究指出雜交胚及胚乳發育速率較自交者慢時，此發育速率差異可視為種間雜交障礙之間接證據(Ahmad and Slonkard, 2004)，種間雜交之胚乳若提早退化，會使胚因養分供給不足而敗育(Al-Yasiri and Coyne, 1964；Forster and Dale, 1983b；Satina and Blakeslee, 1935)。本研究之種間雜交組合中，亦可見雜交小堅果、胚及胚乳發育較自交者慢之現象，於胚敗育之組合中，小堅果內之胚珠萎縮、空洞化，可見珠被提早退化或胚乳發育不良(表 7、8、10、圖 24-27、29-32、37-41)，推論因胚無法直接由珠被組織獲取養分，需透過胚乳吸收珠被組織之養分，故若胚乳未發育，則胚無法發育。親本自交之胚發育速率不同，可能會導致種間雜交失敗，如大麥與裸麥雜交或茄屬種間雜交時，兩親本以胚細胞分裂速率相近之組合雜交較易成功(Forster and Dale, 1983b；Masuelli, 2001)，本研究中兩種雌配子體型間之雜交中，黃花鼠尾草(♀)與一串紅‘Vista Red’(♂)雜交之小堅果未發育(圖 33、34)、紅花鼠尾草(♀)與黃花鼠尾草(♂)雜交之胚於授粉後 16 天僅能發育達球胚至心臟胚早期(圖 26、31)、一串紅‘Vista Red’(♀)與黃花鼠尾草(♂)雜交之胚及胚乳於授粉後 4 天即敗育(圖 41)，可能是兩種雌配子體型之胚或胚乳發育速率差異過大；而雌配子體型相同之紅花鼠尾草與一串紅之正反交中，整體而言雜交胚可發育至魚雷期、子葉期或成熟期(表 7、8、10、圖 27、32、39、40)，胚發育較不同雌配子體型間雜交組合良好，推測本屬種間雜交時，以雌配子體型相同者雜交較易成功。

本研究之一串紅與紅花鼠尾草具正反種間雜交差異，以胚乳發育較佳之紅花鼠尾草(♀)與一串紅(♂)雜交方可獲得具發芽能力之種子(表 11、圖 27、32、39、40)。本屬種間雜交多可見正反交差異(Putievsky et al., 1990；Tychonievich and Warner, 2011)。依據 Walker 等(2004)之鼠尾草屬植物親緣關係分類，紅花鼠尾草及一串紅同屬第二分支，且皆為 Calosphace 節，而 Tychonievich 和 Warner (2011)之 5 個成功種間雜交中，4 個組合之親本屬於同分支，顯示以同分支內或親緣性較近之鼠尾草屬植物種間雜交成功率可能較高。

本研究中以紅花鼠尾草‘Coral Nymph’(♀)或‘Snow Nymph’(♀)與一串紅‘Vista

Red' (♂) 或與 'Vista White' (♂) 雜交，可獲得成熟之種子且具發芽能力(表 5、11)，然而 Haque 和 Ghoshal (1981) 以紅花鼠尾草 'Red Indian' 和一串紅 'Fireball' 雜交未得成熟種子，顯示不同品種間之雜交成功率不同。前人研究指出同物種不同品種之胚發育速率不同，種間雜交時可挑選胚發育速率相近之品種為親本，增加種間雜交成功率(Forster and Dale, 1983a；1983b)，以此推測本研究使用之紅花鼠尾草與一串紅雜交品種組合，胚發育速率可能較 Haque 和 Ghoshal (1981) 使用之品種組合相近，故可獲得成熟雜交種子。

鼠尾草植物之胚由小堅果先端往基部發育(圖 25-27、30-32、35、38-40)，當種間雜交小堅果敗育時，小堅果基部出現萎縮或褐化現象(圖 23、28、36)。在倒地蜈蚣屬之雜交試驗中，夏堇(*Torenia fournieri* Linden) 'Clown Violet' 與毛葉蝴蝶草(*T. benthamiana* Hance) 雜交之有發育胚珠集中子房上端，而胎座發育亦集中上端(魏，2010)。綜合本研究對種間雜交小堅果、胚及胚乳發育之結果(表 8-10、圖 22-40)，顯示本屬種間雜交胚是否敗育，應可由小堅果生長速率或基部是否萎縮或褐化判斷之，若小堅果發育速率較自交者慢、基部出現褐化或萎縮，雜交可能失敗，反之則成功。

以紅花鼠尾草(♀)與一串紅(♂)雜交之後代小苗多畸形(表 12)，可能為胚發育過程中子葉互相包覆(圖 27D)，或雜交胚根或下胚軸發育不足(圖 32D)，造成播種後小苗子葉無法順利展開(圖 42E)，此些發育不良之雜交胚根系弱、於發芽時無法順利將種皮撐開，進而導致雜交小苗生長緩慢且存活率低(表 12、圖 42)，僅有紅花鼠尾草 'Snow Nymph' (♀) 與一串紅 'Vista Red' (♂) 雜交及紅花鼠尾草 'Snow Nymph' (♀) 與一串紅 'Vista White' (♂) 雜交組合之後代存活至開花(圖 43、44)。前人研究指出本屬種間雜交種子發芽率低，且多數於苗期即死亡無存活至開花(Putievsky et al., 1990)，亦有種間雜交種子發芽率低，但後代生長勢強健之組合(Elping, 1947)。其它植物種間雜交中，如番椒屬種間雜交後代可能於不同發育階段死亡或產生畸型現象(Pickersgill, 1991)，小藜豆屬種間雜交有白化苗及根部發育不

佳之情形(Badami et al., 1997)。

本研究之種間雜交後代之植株直立性較差，可能亦是造成花序產生升斜直立、水平或甚至向下開放之原因(圖 43、44)。而種間雜交後代之花朵性狀多介於兩親本之間，花形似一串紅，但每輪小花數較一串紅多(表 13、14、15、圖 45、46)，顯示本屬植物可以透過種間雜交可將多花及大花特性導入。自然界中亦有許多鼠尾草屬種間雜交後代花朵性狀介於兩親本間(Claßen-Bockhoff et al., 2004b；Grant and Grant, 1964；Wester and Claßen-Bockhoff, 2006a)，但種間雜交後代花朵性狀介於兩親本間可能造成無合適之傳粉者幫忙傳粉，不利於種間雜交後代之族群建立(Grant and Grant, 1964)。

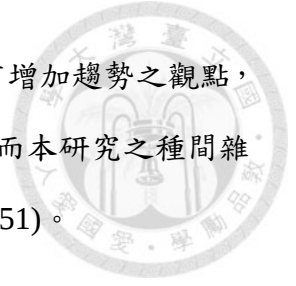
雖然前人對一串紅花色遺傳多有著墨(Hendrychová-Tomková, 1964)，但在紅花鼠尾草部分則缺乏相關前人研究。就目前試驗結果推測，本研究之種間雜交後代萼片帶有灰橘、紅或紫色(表 15、圖 45、46)，而花瓣為橘紅色(表 15、圖 45、46)，可能與花青素生合成路徑基因之互補作用有關。例如，在香豌豆屬(*Lathyrus* L.)之種間雜交中，兩親本翼瓣不具花色素，而種間雜交 F_1 翼瓣具花色素 (Hammett et al., 1994)。本研究之種間雜交後代組合中，僅紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(♀)與一串紅‘Vista White’(♂)雜交之後代花冠有白色斑塊(表 15、圖 46)。一串紅之色素分布均勻度由 *L* 基因控制，帶有一對同質結合隱性 *L* 基因之 *S. splendens* f. *carnea*，於上、下唇瓣邊緣及下唇瓣先端中間僅帶些微花青素，顏色偏白色，花冠內部顏色亦偏白色(Hendrychová-Tomková, 1964)。於倒地蜈蚣屬種間雜交中，夏堇(♀)與黃花夏堇(*T. baillonii* Godefr.) (♂)或與倒地蜈蚣(*T. concolor* Lindl.) (♂)雜交所得子代，側花瓣色塊性狀遺傳自夏堇(魏，2010；Nagase, 1997)，而唇瓣色塊或斑點之遺傳亦可能遺傳自夏堇(魏，2010)。推測紅花鼠尾草(♀)與一串紅(♂)雜交時，控制花瓣白色斑塊性狀之機制可能來自一串紅。

二種間種間雜交組合後代花藥內之花粉量較親本少(圖 47)，花粉大小及形狀不一、萌發率低或不具萌發能力，且花粉粒多敗育(表 16、圖 48)，花粉粒可見 4、

6-10 溝之變化(圖 50、51)，其中僅為 8、9、10 溝之花粉有觀察到萌發現象(圖 49)，不論自交或與二親本回交，皆不具稔實性(表 17)。前人研究指出可由花粉形態是否均質推論物種是否為種間雜交(Erdtman, 1969)，且已知本屬植物若為多倍體、染色體數異常或染色體減數分裂異常時，則花粉粒大小、溝數具多形性(吳，1973；李 2003；Maurizio, 1956)，並會造成不同程度之雄不稔或稔實性下降(吳，1973；Maurizio, 1956；Putievsky et al., 1990)，如花粉具多形性之墨西哥鼠尾草(Gupta and Sharma, 1990)，花朵多為雄不稔(Haque, 1981)，本屬種間雜交後代亦有花粉可稔性降低或不稔之紀錄(Clebsch, 2003；Epling, 1940；Meyn and Emboden, 1987；Putievsky et al., 1990)。雖然本研究未針對紅花鼠尾草‘Snow Nymph’及一串紅‘Vista White’進行染色體數目確認，但依據前人研究結果，紅花鼠尾草染色體數多為 $2n = 22$ (Alberto et al., 2003；Bhattacharya, 1978；Gill, 1971；Haque, 1981；Harley and Heywood, 1992；Kobayashi et al., 2008)，而一串紅染色體數多為 $2n = 44$ ，且一串紅‘Vista Red’染色體數為 $2n = 44$ (洪等，2011；Alberto et al., 2003；Bhattacharya, 1978；Haque, 1981)，推測紅花鼠尾草‘Snow Nymph’(♀)與一串紅‘Vista Red’(♂)或與一串紅‘Vista White’(♂)雜交之後代染色體可能無法完全配對，造成花粉多形性且稔性低。本屬種間雜交後代之稔實性無法單依親本染色體基數判斷(Epling, 1947；Epling et al., 1962；Grant and Grant, 1964；Putievsky et al., 1990；Tychonievich and Warner, 2011；von Marilaun, 1891)，但 Tychonievich 和 Warner (2011)之鼠尾草屬植物種間雜交研究中，觀察到親本染色體數基數相同，則雜交後代不具稔實性之現象。本研究獲得之種間雜交兩親本染色體基數皆為 $x = 11$ ，種間雜交後代亦不具稔實性(表 17)。由花粉形態、溝數、大小異常等現象，推測種間雜交後代可能於減數分裂過程發生異常，導致不同程度之不稔性。

前人研究指出本屬植物之花粉粒大小與染色體數目無關(Saggoo and Bir, 1983)，但四倍體個體之花粉粒明顯大於二倍體者(Kobayashi et al., 2008；Maurizio 1956)，而三倍體及八倍體個體之花粉粒體積則稍大於二倍體者(Maurizio 1956)。

Gupta 和 Sharma (1990)則提出本屬花粉粒大小隨花粉溝數增加有增加趨勢之觀點，吳(1973)亦指出本屬四倍體個體之巨大花粉粒溝數為 7 或 8 溝，而本研究之種間雜交後代花粉粒隨溝數增加，花粉粒大小亦有增加之趨勢(圖 50、51)。



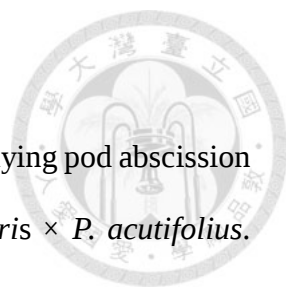
參考文獻 (References)



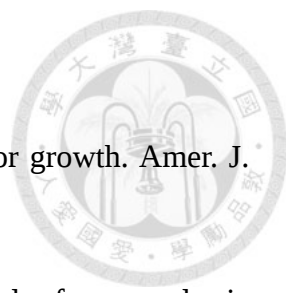
- 王一霖. 2011. 鳳仙花屬植物之種間雜交障礙. 國立臺灣大學園藝學系碩士論文. 臺北.
- 庄金慧、胡国富、李凤兰、吕寻艳、胡宝忠. 2008. 一串紅花粉發育過程中外壁糖蛋白的透射電鏡觀察. 北方園藝:165-167.
- 吳俊宗. 1973. 臺灣鼠尾草屬植物的生物系統研究. 國立臺灣大學植物學研究所碩士論文. 臺北.
- 李凤兰、魏琪、刘荣梅、胡国富、胡宝忠. 2007. 一串紅結實性及花芽分化研究. 黑龍江農業科學 4:75-78.
- 李宜玲. 2003. 日本紫花鼠尾草花部發育、小孢子形成和花粉發育之研究. 國立臺灣大學植物學研究所碩士論文.
- 李紅曦、許圳塗、李金龍. 1989. 聚乙二醇對百香果花粉體外發芽之影響. 中國園藝 35:121-131.
- 宓香玲. 2007. 台灣鼠尾草屬羽狀複葉群之系統分類學研究. 國立台南大學材料學系碩士論文. 臺南.
- 林秉詩. 2010. 溫度對岩桐屬生長之影響及雜交後裔性狀表現. 國立臺灣大學園藝學系碩士論文. 臺北.
- 侯宇龍、朱建鏞. 2004. 鵝鑾鼻燈籠草和長壽花花粉發芽及其種間雜交之研究. 中國園藝 50:187-196.
- 洪培培、杨建玉、陈洪伟、刘克锋禱、王红利、智利婷. 2011. 一串紅染色體制片技術優化與計數. 西北植物學報 31:2121-2128.
- 留欽培. 2008. 韭蘭屬物種之種間雜交. 國立中興大學園藝學研究所碩士論文. 臺中.
- 陳錦木、李窓明、葉德銘. 2011. 臺灣的花壇植物產業現況與展望, p.154-167. 綠色城市與花卉產業國際研討會論文集. 國立臺灣大學園藝暨景觀學系編印. 台北.

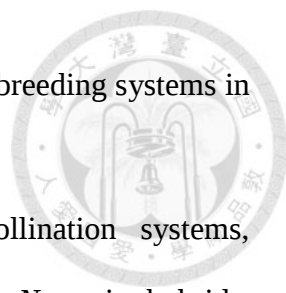


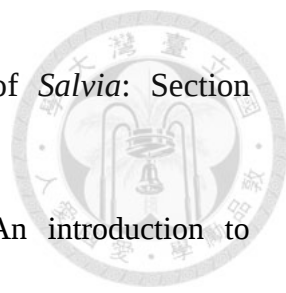
- 臺灣。
- 彭寶儀. 2007. 台灣原生石竹之開花習性及其種間雜交. 國立中興大學園藝學研究所碩士論文. 臺中.
- 舒志明、梁宗鎖、孫群、張興悟、付亮亮. 2006. 丹參雄性不育系 Sh-B 的鑒定與花粉發育過程的解剖學研究. 西北植物學報 26:2202-2207.
- 楊遠波、劉和義、彭鏡毅、施炳霖、呂勝由. 2001. 台灣維管束植物簡誌第肆卷. 行政院農業委員會. 臺北. 臺灣.
- 蔡淑華. 1975. 植物組織切片技術綱要. 茂昌圖書有限公司. 臺北.
- 鄭蕙心. 2012. 墨西哥飛蓬、鼠尾草及鐘鈴花之生長與開花習性. 國立臺灣大學園藝學系碩士論文. 臺北.
- 魏子耀. 2010. 夏堇之花朵性狀遺傳與遠緣雜交障礙. 國立臺灣大學園藝學系碩士論文. 臺北.
- 魏映雪. 1997. 陽明山國家公園大屯山區蜜源植物調查. 內政部營建署陽明山國家公園管理處. 臺北.
- Abdelgadir, H.A., S.D. Johnson, and J. Van Staden. 2012 Pollen viability, pollen germination and pollen tube growth in the biofuel seed crop *Jatropha curcas* (Euphorbiaceae) S. Afr. J. Bot. 79:132-139.
- Adhikari, K.N. and C.G. Campbell. 1998. In vitro germination and viability of buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) pollen. Euphytica 102:87-92.
- Ahmad, F. and A.E. Slinkard. 2004. The extent of embryo and endosperm growth following interspecific hybridization between *Cicer arietinum* L. and related annual wild species. Genet. Resour. Crop Evol. 51:765-772.
- Alberto, C.M., A.M. Sanso, and C.C. Xifreda. 2003. Chromosomal studies in species of *Salvia* (Lamiaceae) from Argentina. Bot. J. Linn. Soc. 141:483-490.
- Alcaraz, M.L., M. Montserrat, and J.I. Hormaza. 2011. In vitro pollen germination in avocado (*Persea americana* Mill.): Optimization of the method and effect of

- 
- temperature. *Scientia Hort.* 130:152-156.
- Al-Yasiri, S. and D.P. Coyne. 1964. Effect of growth regulators in delaying pod abscission and embryo abortion in the interspecific cross *Phaseolus vulgaris* × *P. acutifolius*. *Crop Sci.* 4:433-435.
- Anderson, E. and B.R. Anderson. 1954. Introgression of *Salvia apiana* and *Salvia mellifera*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 41:329-338.
- Anella, L.B. 2000. *Salvia*: An old standby and promising newcomer. *HortTechnology* 4:800-805.
- Armitage, A.M. 1994. Ornamental bedding plants. CAB International, Wallingford, Oxon, UK.
- Arnold, E.S. and A.J. Richards. 1998. On the occurrence of unilateral incompatibility in *Primula* section *Aleuritia* Duby and the origin of *Primula scotica* Hook. *Bot. J. Linn. Soc.* 128:359-368.
- Ascher, P.D. and L.W. Drewlow. 1975. The effect of prepollination injection with stigmatic exudate on interspecific pollen tube growth in *Lilium longiflorum* Thunb. styles. *Plant Sci. Lett.* 4:401-405.
- Ascher, P.D. and S.J. Peloquin. 1968. Pollen tube growth and incompatibility following intra-and inter-specific pollinations in *Lilium longiflorum*. *Amer. J. Bot.* 55:1230-1234.
- Asen, S. 1961. Anthocyanins in flowers of *Salvia splendens* cultivar Violet Flame. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 78:586-592.
- Badami, N., Mallikarjuna, and J.P. Moss. 1997. Interspecific hybridization between *Cicer arietinum* and *C. pinnatifidum*. *Plant Breeding* 116:393-395.
- Barone, A., A. del Giudice, and N.Q. Ng. 1992. Barriers to interspecific hybridization between *Vigna unguiculata* and *Vigna vexillata*. *Sex Plant Reprod.* 5:195-200.
- Barrett, S.C.H., D.H. Wilken, and W.W. Cole. 2000. Heterostyly in the Lamiaceae: The

- 
- case of *Salvia brandegeei*. Plant Syst. Evol. 223:211-219.
- Bar-Shalom, D. and O. Mattsson. 1977. Mode of hydration, an important factor in the germination of trinucleate pollen grains. Bot. Tidsskr. 71:245-251.
- Bennett, M.D. 1971. The duration of meiosis. Proc. Royal Soc. London Ser. B Biol. Sci. 178:277-299.
- Bennett, M.D. 1972. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. Proc. Royal Soc. London Ser. B Biol. Sci. 181:109-135.
- Bhat, S. and N. Sarla. 2004. Identification and overcoming barriers between *Brassica rapa* L. em. Metzg. and *B. nigra* (L.) Koch crosses for the resynthesis of *B. juncea* (L.) Czern. Genet. Resour. Crop Evol. 51:455-469.
- Bhattacharya, S. 1978. Study of some Indian members of genus *Salvia* with reference to the cytological behaviour. Cytologia 43:317-324.
- Billings, F.H. 1909. The nutrition of the embryo sac and embryo in certain Labiatae. Kans. Univ. Sci. Bull. 5:67-83.
- Bino, R.J., M.G. Janssen, J. Franken, and J.N. de Vries. 1989. Enhanced seed development in the interspecific cross *Allium cepa* × *A. sphaerocephalon* through ovary culture. Plant Cell Tiss. Org. Cult. 16:135-142.
- Bir, S.S., S. Kumari, S.P. Shoree, and M.S. Sagoo. 1978. Cytological studies in certain Bicarpellatae from north and central India. J. Cytol. Genet. 13:99-106.
- Boşcaiu, M., J. Riera, E. Estrelles, and J. Güemes. 1998. Chromosome numbers of several Lamiaceae from Spain. Folia Geobot. 33:187-199.
- Brewbaker, J.L. 1957. Pollen cytology and self-incompatibility systems in plants. J. Hered. 48:271-277.
- Brewbaker, J.L. 1967. The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms. Amer. J. Bot. 54:1069-1083.
- Brewbaker, J.L. and B.H. Kwack. 1963. The essential role of calcium ion in pollen

- 
- germination and pollen tube growth. *Amer. J. Bot.* 50:859-865.
- Brink, R.A. 1924. The Physiology of pollen. I. The requirements for growth. *Amer. J. Bot.* 11:218-228.
- Brink, R.A. and D.C. Cooper. 1941. Incomplete seed failure as a result of somatoplastic sterility. *Bot. Rev.* 13:423-541.
- Ćalić, D., N. Devrnja, I. Kostić, and M. Kostić. 2013. Pollen morphology, viability, and germination of *Prunus domestica* cv. Požegača. *Scientia Hort.* 155:118-122.
- Carlson, E.M. and R.C. Stuart. 1936. Development of spores and gametophytes in certain new world species of *Salvia*. *New Phytol.* 35:68-91.
- Celep, F., Z. Atalay, F. Dikmen, M. Doğan, and R. Claßen-Bockhoff. 2014. Flies as pollinators of melittophilous *Salvia* species (Lamiaceae). *Amer. J. Bot.* 101:2148-2159.
- Chang, W.N. and B.E. Struckmeyer. 1976. Influence of temperature, time of day, and flower age on pollen germination, stigma receptivity, pollen tube growth, and fruit set of *Allium cepa* L. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 101:81-83.
- Claßen-Bockhoff, R., P. Wester, and E. Tweraser. 2003. The staminal lever mechanism in *Salvia* L. (Lamiaceae) - A review. *Plant Biol.* 5:33-41.
- Claßen-Bockhoff R., M. Crone, and E. Baikova. 2004a. Stamen development in *Salvia* L.: Homology reinvestigated. *Intl. J. Plant Sci.* 165:475-498.
- Claßen-Bockhoff, R., T. Speck, E. Tweraser, P. Wester, S. Thimm, and M. Reith. 2004b. The staminal lever mechanism in *Salvia* L. (Lamiaceae): A key innovation for adaptive radiation? *Org. Divers. Evol.* 4:189-205.
- Clebsch, B. 1997. A book of Salvias: Sages for every garden. Timber Press, Portland, O.R.
- Craddock, J.H., S.M. Reed, S.E. Schlarbaum, and R.J. Sauve. 2000. Storage of flowering dogwood (*Cornus florida* L.) pollen. *HortScience* 35:108-109.

- 
- Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31:32-46.
- Datson, P.M., B.G. Murray, and K.R.W. Hammett. 2006. Pollination systems, hybridization barriers and meiotic chromosome behaviour in *Nemesia* hybrids. *Euphytica* 151:173-185.
- De Jeu, M.J. and E. Jacobsen, 1995. Early postfertilization ovule culture in *Alstroemeria* L. and barriers to interspecific hybridization. *Euphytica* 86:15-23.
- Dempsey, W.H. 1962. Pollen tube growth in vivo as a measure of pollen viability. *Science* 138:436-437.
- Deng, Z. and B.K. Harbaugh. 2004. Technique for in vitro pollen germination and short-term pollen storage in caladium. *HortScience* 39:365-367.
- Dieringer, G. 1991. Floral visitors and their behavior to sympatric *Salvia* species (Lamiaceae) in México. *Acta Bot. Mex.* 13:75-83.
- Dubouzet, J.G., K. Arisumi, T. Etoh, M. Maeda, and Y. Sakata. 1994. Studies on the development of new ornamental *Allium* through interspecific hybridization III. Hybridization of autumn-flowering species through pull-style pollination, cutflower culture and embryo rescue. *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.* 30:35-42.
- Elleman, C.J., V. Franklin-Tong, and H.G. Dickinson. 1992. Pollination in species with dry stigma: The nature of the early stigmatic response and the pathway taken by pollen tubes. *New Phytol.* 121:413-424.
- Epling, C. 1938. The California salvias: A review of *Salvia*, section *Audibertia*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 25:95-188.
- Epling, C.C. 1940. Supplementary notes on *Salvia: Audibertia*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 27:259-262.
- Epling, C., 1947. Natural hybridization of *Salvia apiana* and *S. mellifera*. *Evolution* 1:69-78.

- 
- Elping, C., H. Lewis, and P.H. Raven. 1962. Chromosomes of *Salvia*: Section Audibertia. *Aliso* 5:217-221.
- Erdtman, G. 1957. Pollen morphology and plant taxonomy: An introduction to palynology. Chronica Bot. Co., Waltham, Mass., USA.
- Erdtman, G. 1969. Handbook of palynology: Morphology, taxonomy, ecology. An introduction to the study of pollen grains and spores. Hafner Publishing Co., N.Y., USA.
- Ewart. 1976. Genetic male sterility in *Salvia splendens* and its use in production of F₁ hybrids. *Acta Hort.* 63:55-60.
- Faegri, K. and L. van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. 3rd ed. Pergamon Press, New York.
- Fernández-Illescas, F., J. Cabrera, F.J.J. Nieva, B. Márquez-García, E. Sánchez-Gullón, A.F. Muñoz-Rodríguez, Adolfo. 2010. Production of aborted pollen in marsh species of Chenopodiaceae: Evidence of partial male sterility in *Suaeda* and *Salsola* species. *Plant Syst. Evol.* 288:167-176.
- Ferrari, T.E. and D.H. Wallance. 1975. Germination of *Brassica* pollen and expression of incompatibility in vitro. *Euphytica* 24:757-765.
- Forster, B.P. and J.E. Dale. 1983a. A comparative study of early seed development in genotypes of barley and rye. *Ann. Bot.* 52:603-612.
- Forster, B.P. and J.E. Dale. 1983b. Effects of parental embryo and endosperm mitotic cycle times on development of hybrids between barley and rye. *Ann. Bot.* 52:613-620.
- Gaget, M., C. Said, C. Dumas, and R.B. Knox. 1984. Pollen-pistil interactions in interspecific crosses of *Populus* (sections Aigeiros and Leuce): Pollen adhesion, hydration and callose responses. *J. Cell Sci.* 72:173-184.
- Gill, L.S. 1971. Chromosome studies in *Salvia* (Labiatae): West-Himalayan species.

- Experientia 27:596-598.
- González de León, R.D. 1986. Interspecific hybridization and cytogenetic architecture of two species of chili pepper (*Capsicum* - Solanaceae). PhD Thesis, University of Reading.
- Gonzalez, L.G. and B.V. Ford-Lloyd. 1987. Facilitation of wide-crossing through embryo rescue and pollen storage in interspecific hybridization of cultivated *Allium* species. Plant Breeding 98:318-322.
- Goode, J.E. and F.W. Hegarty. 1965. Measurement of water potential of leaves by the methods involving immersion in sucrose solutions. Nature 276:109-110.
- Gradziel, T.M. and R.W. Robinson. 1991. Overcoming unilateral breeding barriers between *Lycopersicon peruvianum* and cultivated tomato, *Lycopersicon esculentum*. Euphytica 54:1-9.
- Grant, K.A. and V. Grant. 1964. Mechanical isolation of *Salvia apiana* and *Salvia mellifera* (Labiatae). Evolution 18:196-212.
- Griffiths, M. 1994. Index of garden plants. Timber Press, Portland, Ore., USA.
- Gupta, A. and C. Sharma. 1990. Polymorphism in pollen of *Salvia leucantha* (Lamiaceae). Grana 29:277-284.
- Hammett, K.R.W., B.G. Murray, K.R. Markham, and I.C. Hallett. 1994. Interspecific hybridization between *Lathyrus odoratus* and *L. belinensis*. Intl. J. Plant Sci. 155:763-771.
- Haque, M.S. 1981. Chromosome numbers in the genus *Salvia* Linn. Proc. Indian Natl. Sci. Acad. 47:419-426.
- Haque, M.S. and K.K Ghoshal. 1980. Behaviour of meiotic chromosomes with special reference to their relationship in pollen sterility in *Salvia* L. Cytologia 45:743-752.
- Haque, M.S. and K.K. Ghoshal. 1981. Floral biology and breeding system in the genus *Salvia* L. Proc. Indian Natl. Sci. 5:716-724.

Haque, M.S., D.N. Ghoshal, and K.K. Ghoshal. 1981. Anthocyanins in *Salvia* - their significance in species relationship and evolution. Proc. Indian Natl. Sci. Acad. B47:204-209.

Harder, L.D., M.B. Cruzan, and J.D. Thomson. 1993. Unilateral incompatibility and the effects of interspecific pollination for *Erythronium americanum* and *Erythronium albidum* (Liliaceae). Can. J. Bot. 71:353-358.

Harley, R.M. and C.A. Heywood. 1922. Chromosome numbers in tropical American Labiatae, p. 211-246. In: R.M. Harley and T. Reynolds (eds.). Advances in Labiatae science. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

Harley, R.M., S. Atkins, A.L. Budantsev, P.D. Cantino, B.J. Conn, R. Grayer, M.M. Harley, R. de Kok, T. Krestovskaja, R. Morales, A.J. Paton, O. Ryding, and T. Upson. 2004. Labiatae, p. 167-468. In: K. Kubitzki (ed.). The families and genera of vascular plants. Vol. 7. Springer-Verlag. Berlin.

Harvey, M. 1966. IOPB chromosome number reports VII. Taxon 15:155-163.

Hauser, E.J.P. and J.H. Morrison. 1964. The cytochemical reduction of nitro blue tetrazolium as an index of pollen viability. Amer. J. Bot. 51:748-752.

Hendrychová-Tomková, J. 1964. Genetic analysis of colour mutants in *Salvia splendens*. Preslia 36:217-225.

Heslop-Harrison, J. 1979. Aspects of the structure, cytochemistry and germination of the pollen of rye (*Secale cerele* L.). Ann. Bot. 44:1-47.

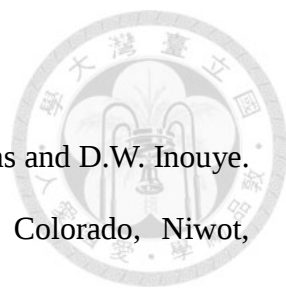
Heslop-Harrison, J., Y. Heslop-Harrison, and K.R. Shivanna. 1984. The evaluation of pollen quality, and a further appraisal of the fluorochromatic (FCR) test procedure. Theor. Appl. Genet. 67:367-375.

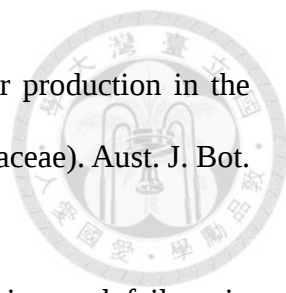
Hoekstra, F.A. 1979. Mitochondria development and activity of binucleate and trinucleate pollen during germination in vitro. Planta 145:25-36.

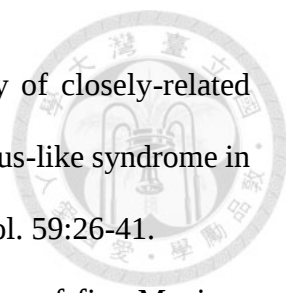
Hoekstra, F.A. and J. Bruinsma. 1975. Respiration and vitality of binucleate and



- trinucleate pollen. *Physiol. Plant.* 34:221-225.
- Hoekstra, F.A. and J. Bruinsma. 1978. Reduced independence of the male gametophyte in angiosperm evolution. *Ann. Bot.* 42:759-768.
- Hoekstra, F.A. and J. Bruinsma. 1979. Protein synthesis of binucleate and trinucleate pollen and its relationship to tube emergence and growth. *Planta* 146:559-566.
- Honda, K., H. Watanabe, and K. Tsutsui. 2002. Cryopreservation of *Delphinium* pollen at -30°C. *Euphytica* 126:315-320.
- Huang, T.C. and J.T. Wu. 1975. A revision of Formosan *Salvia*. *Taiwania* 20:213-228.
- Huang, Z., J. Zhu, X. Mu, and J. Lin. 2004. Pollen dispersion, pollen viability and pistil receptivity in *Leymus chinensis*. *Ann. Bot* 93:295-301.
- Inouye, D.W., D.E. Gill, M.R. Dudash, and C.B. Fenster. 1994. A model and lexicon for pollen fate. *Amer. J. Bot.* 81:1517-1530.
- Ishikawa, T., T. Kondo, T. Kinoshita, H. Haruyama, S. Inaba, K. Takeda, R.J. Grayer, and N.C. Veitch. 1999. An acetylated anthocyanin from the blue petals of *Salvia uliginosa*. *Phytochemistry* 52:517-521.
- Janes, B.E. 1974. The effect of molecular size, concentration in nutrient solution, and exposure time on the amount and distribution of polyethylene glycol in pepper plants. *Plant Physiol.* 54:226-230.
- Johri, B.M. and I.K. Vasil. 1961. Physiology of pollen. *Bot. Rev.* 27:326-368.
- Jorge, A., J. Loureiro, and S. Castro. 2015. Flower biology and breeding system of *Salvia sclareoides* Brot. (Lamiaceae). *Plant Syst. Evol.* 301:1485-1497.
- Kakani, V.G., P.V.V. Prasad, P.Q. Craufurd, and T.R. Wheeler. 2002. Response of in vitro pollen germination and pollen tube growth of groundnut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes to temperature. *Plant Cell Environ.* 25:1651-1661.
- Kakani, V.G., K.R. Reddy, S. Koti, T.P. Wallace, P.V.V. Prasad, V.R. Reddy, and D. Zhao. 2005. Differences in in vitro pollen germination and pollen tube growth of cotton

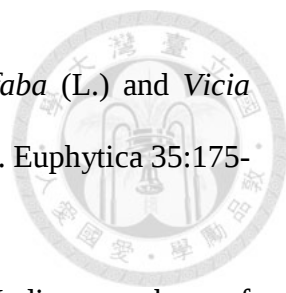
- 
- cultivars in response to high temperature. *Ann. Bot.* 96:59-67.
- Kerns, C.A. and D.W. Inouye. 1993. Pollen, p. 77-151. In: C.A. Kerns and D.W. Inouye. (eds.). *Techniques for pollination biologist*. Univ. Press of Colorado, Niwot, Colo., USA.
- Kho, Y.O. and J. Baër. 1968. Observing pollen tubes by means of fluorescence. *Euphytica* 17:298-302.
- Kishi, F., Y. Kagami, M. Shinohara, S. Hatano, and H. Tsurushima. 1994. Production of an interspecific hybrid in *Gypsophila* by ovule-embryo culture. *Euphytica* 74:85-90.
- Knox, R.B., R.R. Willing, and L.D. Pryor. 1972. Interspecific hybridization in poplars using recognition pollen. *Silvae Genet.* 21:65-69.
- Knox, R.B., M. Gaget, and C. Dumas. 1987. Mentor pollen techniques. *Intl. Rev. Cytol.* 107:315-332.
- Kobayashi, N., S. Yamashita, K. Ohta, and T. Hosoki. 2008. Morphological characteristics and their inheritance in colchicine-induced *Salvia* polyploids. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 77:186-191.
- Kondo, T., M. Yoshikane, K. Yoshida, and T. Goto. 1989. Structure of anthocyanins in scarlet, purple, and blue flowers of *Salvia*. *Tetrahedron Lett.* 30:6729-6732.
- Kumar, L.S.S. 1942. Pink coloured mutant in *Salvia coccinea* Juss ex Murr. *Curr. Sci.* 11:434.
- Kumar, L.S.S. 1943. Inheritance of flower colour in *Salvia coccinea* Juss ex Murr. *Proc. Indian Acad. Sci.* B17:37-40.
- Lagerwerff, J.V., G. Ogata, and H.E. Eagle. 1961. Control of osmotic pressure of culture solutions with polyethylene glycol. *Science* 133:1486-1487.
- Leduc, N., M. Monnier, and G.C. Douglas. 1990. Germination of trinucleated pollen: Formulation of a new medium for *Capsella bursa-pastoris*. *Sex. Plant Reprod.* 3:228-235.

- 
- Leshem, Y., T. Keasar, and A. Shmida. 2011. Female-biased nectar production in the protandrous, hermaphroditic shrub *Salvia hierosolymitana* (Lamiaceae). *Aust. J. Bot.* 59:18-25.
- Lester, R.N. and J.H. Kang. 1998. Embryo and endosperm function and failure in *Solanum* species and hybrids. *Ann. Bot.* 82:445-453.
- Linnert, G. 1955. Cytologische Grundlagen für Sterilitätserscheinungen in der Gattung *Salvia*. *Züchter* 25:237-241. (in German)
- Loo, T.L. and T.C. Hwang. 1944. Growth stimulation by manganese sulphate, indole-3-acetic acid and colchicine in pollen germination and pollen tube growth. *Amer. J. Bot.* 31:356-367.
- Lora, J., M. Herrero, and J.I. Hormaza. 2009. The coexistence of bicellular and tricellular pollen in *Annona cherimola* (Annonaceae): Implications for pollen evolution. *Amer. J. Bot.* 96:802-808.
- Lora, J., M. Herrero, and J.I. Hormaza. 2012. Pollen performance, cell number, and physiological state in the early-divergent angiosperm *Annona cherimola* Mill. (Annonaceae) are related to environmental conditions during the final stages of pollen development. *Sex. Plant Reprod.* 25:157-167.
- Lu, Y. and L.Y. Foo. 2002. Polyphenolics of *Salvia*-a review. *Phytochemistry* 59:117-140.
- Mallikarjuna, N. 1999. Ovule and embryo culture to obtain hybrids from interspecific incompatible pollinations in chickpea. *Euphytica* 110:1-6.
- Maneval, W.E. 1936. Lacto-phenol preparations. *Stain Technol.* 11:9-11.
- Masuelli, R.W. 2001. Mitotic-cycle time and the development of embryo and endosperm in compatible and incompatible crosses in tuber-bearing *Solanum* species. *Genome* 44: 426-431.
- Maurizio, A. 1956. Pollengestaltung bei einigen polyploiden Kulturpflanzen. *Grana Palynol.* 1:59-69. (in German)

- 
- Mcnaughton, I.H. and J.L. Harper. 1960. The comparative biology of closely-related species living in the same area. II. Aberrant morphology and a virus-like syndrome in hybrids between *Papaver rhoeas* L. and *P. duibium* L. *New Phytol.* 59:26-41.
- Mercado, P., G. Palomino, and T.P. Ramamoorthy. 1988. Karyotypes of five Mexican species of *Salvia* subgenus *Calosphace* (Lamiaceae). *Cytologia* 54:605-608.
- Meyn, O. and W.A. Emboden. 1987. Parameters and consequences of introgression in *Salvia apiana* × *S. mellifera*. *Syst. Bot.* 12:390-399.
- Miyajima, D. 1996. Seed-producing system in *Salvias*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 121:419-422.
- Miyajima, D. 2001. Floral variation and its effect on self-pollination in *Salvia splendens*. *J. Hort. Sci. Biotech.* 76:187-194.
- Morton, J.K. 1972. Phytogeography of the west African mountains, p. 221-236. In: D.H. Valentine (ed.). *Taxonomy, phytogeography and evolution*. Academic Press, London, UK.
- Mulcahy, G.B. and D.L. Mulcahy. 1988. The effect of supplemented media on the growth in vitro of bi- and trinucleate pollen. *Plant Sci.* 55:213-216.
- Nagarajan, P. and P.D. Walton. 1988. The effect of ε-aminocaproic acid on self-incompatibility and incongruity in *Phaseolus*. *J. Hort. Sci.* 63:443-450.
- Nagase, Y. 1997. U.S. Patent PP10119: *Torenia* plant named 'Sunrenibu'. United State Patent & Trademark Office.
- Nassar, N.M.A., C.G. Carvalho, and C. Vieira. 1996. Overcoming crossing barriers between cassava, *Manihot esculenta* Crantz and a wild relative, *M. pohlilii* Warwa. *Braz. J. Genet.* 19:617-620.
- Navarro, L. 1997. Is the dichogamy of *Salvia verbenaca* (Lamiaceae) an effective barrier to self-fertilization? *Plant. Syst. Evol.* 207:111-117.
- Navarro, L. 1998. Effect of pollen limitation, additional nutrients, flower position and

- flowering phenology on fruit and seed production in *Salvia verbenaca* (Lamiaceae). Nord. J. Bot. 18:441-446.
- Neisess, K.R. 1984. Heterostyly in *Salvia brandegeei* (Lamiaceae). Madroño 31:253-254.
- Ogden, A.S and L.S. Ogden. 2010. U.S. Patent PP 21411: *Salvia* plant named 'Ultra Violet'. United State Patent & Trademark Office.
- O'Kelley, J.C. 1955. External carbohydrates in growth and respiration of pollen tubes in vitro. Amer. J. Bot. 42:322-327.
- O'Kelley, J.C. 1957. Boron effects on growth, oxygen uptake and sugar absorption by germinating pollen. Amer. J. Bot. 44:239-244.
- Ohashi, K. 2002. Consequences of floral complexity for bumblebee-mediated geitonogamous self-pollination in *Salvia nipponica* (Labiatae). Evolution 56:2414-2423.
- Onus, A.N. and B. Pickersgill. 2004. Unilateral incompatibility in *Capsicum* (Solanaceae): Occurrence and taxonomic distribution. Ann. Bot. 94:289-295.
- Owens, S.J. and J.L. Uberta-Jiménez. 1992. Breeding systems in Labiatae, p. 257-280. In: R.M. Harley and T. Reynolds (eds.). Advances in Labiate Science. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Özkan, M., K. Aktaş, C. Özdemir, and G. Guerin. 2009. Nutlet morphology and its taxonomic utility in *Salvia* (Lamiaceae: Mentheae) from Turkey. Acta Bot. Croat. 68:105-115.
- Özler, H., S. Pehlivan, A. Kahraman, M. Doğan, F. Celep, B. Başer, A. Yavru, and S. Bagherpour. 2011. Pollen morphology of the genus *Salvia* L. (Lamiaceae) in Turkey. Flora 206:316-327.
- Parfitt, D.E. and S. Ganeshan. 1989. Comparison of procedures for estimating viability of *Prunus* pollen. Hort. Sci. 24:354-356.
- Parton, E., I. Vervaeke, R. Delen, B. Vandenbussche, R. Deroose, and M.D. Proft. 2002.

- Viability and storage of bromeliad pollen. *Euphytica* 125:155-161.
- Philips, L.L. 1977. Interspecific incompatibility in *Gossypium*. IV. Temperature-conditional lethality in hybrids of *G. klotzschianum*. *Amer. J. Bot.* 64:914-915.
- Pickersgill, B. 1971. Relationships between weedy and cultivated forms in some species of chili peppers (genus *Capsicum*). *Evolution* 25:683-691.
- Pickersgill, B. 1991. Cytogenetics and evolution of *Capsicum* L., p.139-160. In: T. Tsuchiya and P.K. Gupta (eds.). *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution*, Part B. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Powell, G.M. 1980. Polyethylene glycol, p. 18.1-18.31. In: R.E. Davidson (ed.). *Handbook of water soluble gums and resins*. McGraw-Hill, N.Y., USA.
- Putievsky, E., U. Ravid, N. Diwan-Rinzler, and D. Zohary. 1990. Genetic affinities and essential oil composition of *S. officinalis* L., *S. fruticosa* Mill., *S. tomentosa* Mill. and their hybrids. *Flavour Fragrance J.* 5:121-123.
- Read, S.M., A.E. Clark, and A. Bacic. 1993a. Stimulation of growth of cultured *Nicotiana tabacum* W 38 pollen tubes by polyethylene glycol and Cu(II) salts. *Protoplasma* 177:1-14.
- Read, S.M., A.E. Clarke, and A. Bacic. 1993b. Requirements for division of the generative nucleus in cultured pollen tubes of *Nicotiana*. *Protoplasma* 174:101-115.
- Reith, M., R. Claßen-Bockhoff, and T. Speck. 2006. Biomechanics of *Salvia* flowers: The role of lever and flower tube in specialization on pollinators, p. 123-147. In: A. Herrel, T. Speck, and N.P. Rowe (eds.). *Ecology and Biomechanics: A mechanical approach to the ecology of animals and plants*. CRC Press, Boca Raton, Fla., USA.
- Robertson, E. and L. Ewart. 1990. Flower color inheritance in *Salvia splendens*. *Acta Hort.* 272:67-70.
- Rodriguez-Riano, T. and A. Dafni. 2000. A new procedure to assess pollen viability. *Sex. Plant Reprod.* 12:241-244.

- 
- Roupakias, D.G. 1986. Interspecific hybridization between *Vicia faba* (L.) and *Vicia narbonensis* (L.): Early pod growth and embryo-sac development. *Euphytica* 35:175-183.
- Saggoo, M.I. and S.S. Bir. 1983. Cytopalynological studies on Indian members of Acanthaceae and Labiatae. *J. Palynol.* 19:243-277.
- Saito, T., K. Ichitani, T. Suzuki, W. Marubashi, and T. Kuboyama. 2007. Developmental observation and high temperature rescue from hybrid weakness in a cross between Japanese rice cultivars and Peruvian rice cultivar 'Jamaica'. *Breeding Sci.* 57:281-288.
- Sakhanokhoa, H.F. and K. Rajasekaran. 2010. Pollen biology of ornamental ginger (*Hedychium* spp. J. Koenig). *Scientia Hort.* 125:129-135.
- Samimy, C. 1991. Barrier to interspecific crossing of *Fagopyrum esculentum* with *Fagopyrum tataricum*: I. Site of pollen-tube arrest. II. Organogenesis from immature embryos of *F. tataricum*. *Euphytica* 54:215-219.
- Sarla, N. 1988. Effect of kinetin on interspecific crosses in *Brassica*. *Biol. Plant.* 30:305-308.
- Satina, S. and A.F. Blakeslee. 1935. Fertilization in the incompatible cross *Datura Stramonium* × *D. Metel*. *Bull. Torrey Bot. Club* 62:301-312.
- Sato, S., N. Katoh, S. Iwai, and M. Hagimori. 1998. Establishment of reliable methods of in vitro pollen germination and pollen preservation of *Brassica rapa* (syn. *B. campestris*). *Euphytica* 103:29-33.
- Schnarf, K. 1917. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien.* 94:211-274. (in German)
- Shibata, M., S. Uragami, and K. Matsuura. 1966. Paper-chromatographic survey of anthocyanins in purple *Salvia* flowers. *Bot. Mag. Tokyo* 79:537-543.
- Shivanna, K.R. and N.S. Rangaswamy. 1992. Pollen biology. Springer-Verlag, Germany.

Shivanna, K.R. and V.K. Sawhney. 1995. Polyethylene glycol improves the in vitro growth of *Brassica* pollen tubes without loss in germination. J. Expt. Bot. 292:1771-1774.

Shivanna, K.R., Saxena, N.P., and N. Seetharama. 1997. An improvised medium for in vitro pollen germination and pollen tube growth of chickpea. Intl. Chickpea Pigeonpea Newslett. 4:28-29.

Shu, Z., Z. Wang., X. Mu, Z. Liang, and H. Guo. 2012. A dominant gene for male sterility in *Salvia miltiorrhiza* Bunge. PLoS One 7(11):e50903.

Sprengel, C.K. 1793. Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Vieweg, Berlin. (in German)

Stettler, R.F. 1968. Irradiated mentor pollen: Its use in remote hybridization of black cottonwood. Nature 219:746-747.

Stettler, R.F. and R.P. Guries. 1976. The mentor pollen phenomenon in black cottonwood. Can. J. Bot. 54:820-830.

Subbaiah, C.C. 1984. A polyethylene glycol based medium for in vitro germination of cashew pollen. Can. J. Bot. 62:2473-2475.

Sugiura, T. 1936. Studies on the chromosome numbers in higher plants with special reference to cytokinesis. I. Cytologia 17:544-595.

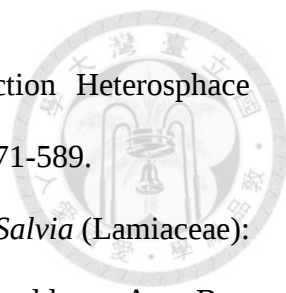
Takeda, K., J.B. Harborne, and R. Self. 1986. Identification of malonated anthocyanins in the Liliaceae and Labiatae. Phytochemistry 25:2191-2192.

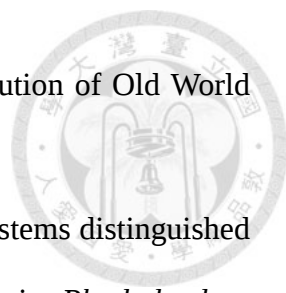
Takeda, K., M. Yanagisawa, T. Kifune, T. Kinoshita, and C.F. Timberlake. 1994. A blue pigment complex in flowers of *Salvia patens*. Phytochemistry 35:1167-1169.

Tomas-Barberan, F.A., J.B. Harborne, and R. Self. 1987. Dimalonated anthocyanins from the flowers of *Salvia splendens* and *S. coccinea*. Phytochemistry 26:2759-2760.

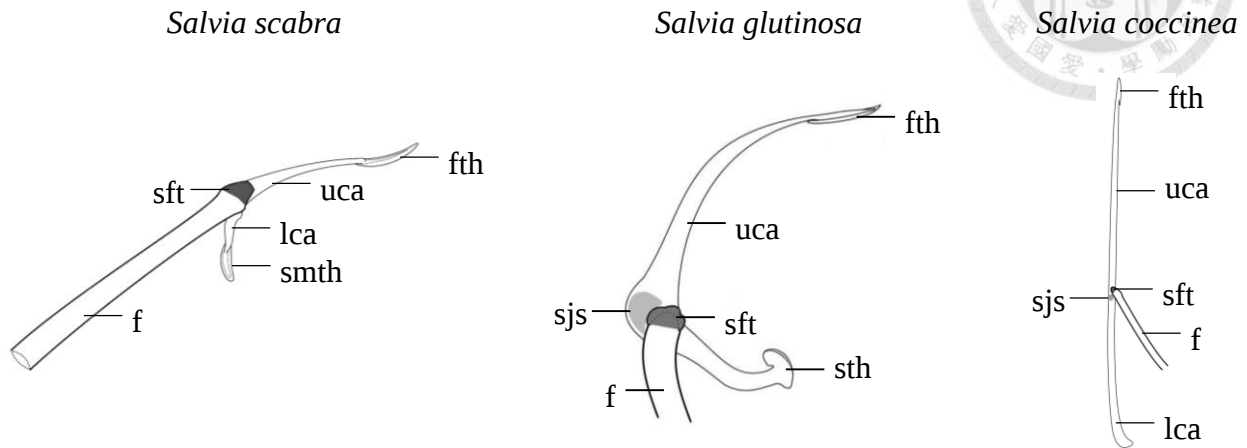
Tupý, J., E. Hrabětová, and V. Čapková. 1983. Amino acids and bivalent cations in the growth of tobacco pollen in mass culture. Plant Sci. Lett. 30:90-91.

- Tychonievich, J. and R.M. Warner. 2011. Interspecific crossability of selected *Salvia* species and potential use for crop improvement. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 136:41-47.
- USDA. 2009. Census of Horticultural Specialties. United States Department of Agriculture, Washington, D.C. 9 Jul. 2015.
<http://www.agcensus.usda.gov/Publications/2007/Online_Highlights/Census_of_Horticulture_Specialties/>.
- Van Creijl, M.G.M., D.M.F.J. Kerckhoffs, and J.M. Van Tuyl. 1997a. Interspecific crosses in the genus *Tulipa* L.: Identification of pre-fertilization barriers. Sex. Plant Reprod. 10:116-123.
- Van Creijl, M.G.M., J.L. Van Went, and D.M.F.J. Kerckhoffs. 1997b. The progamic phase, embryo and endosperm development in an intraspecific *Tulipa gesneriana* L. cross and in the incongruent interspecific cross *T. gesneriana* × *T. agenensis* DC. Sex. Plant Reprod. 10:241-249.
- Van Tuyl, J.M., M.C. Marcucci, and T. Visser. 1982. Pollen and pollination experiments. VII. The effect of pollen treatment and application method on incompatibility and incongruity in *Lilium*. Euphytica 31:613-619.
- Van Tuyl, J.M., T.P. Straathof, R.J. Bino, and A.A.M. Kwakkenbos. 1988. Effect of three pollination methods on embryo development and seedset in intra- and interspecific crosses between seven *Lilium* species. Sex. Plant Reprod. 1:119-123.
- Vasil, I.K. 1987. Physiology and culture of pollen. Intl. Rev. Cytol. 107:127-174.
- Visco, F.J. and B. Capon. 1970. Pollination mechanisms in three species of *Salvia* native to southern California. Aliso 7:231-242.
- von Marilaun, K.A. 1891. Pflanzenleben. Bd. 2. Geschichte der Pflanzen. Bibliographisches Institut, Leipzig und Wien. p. 576-577. (in German)
- Voyiatzi, C.I. 1995. An assessment of the in vitro germination capacity of pollen grains of five tea hybrid rose cultivars. Euphytica 83:199-204.

- 
- Walker, J.B. and W.J. Elisens. 2001. A revision of *Salvia* section *Heterospatha* (Lamiaceae) in western North America. *SIDA Contrib. Bot.* 19:571-589.
- Walker, J.B. and K.J. Sytsma. 2007. Staminal evolution in the genus *Salvia* (Lamiaceae): Molecular phylogenetic evidence for multiple origins of the staminal lever. *Ann. Bot.* 100:375-391.
- Walker, J.B., K.J. Sytsma, J. Treutlein, and M. Wink. 2004. *Salvia* (Lamiaceae) is not monophyletic - Implications for the systematics, radiation, and ecological specializations of *Salvia* and tribe *Mentheae*. *Amer. J. Bot.* 91:1115-1125.
- Wang, Y., Q. Cheng, X.Y. Zhu, and L.P. Chen. 2011. Studies on reproductive characteristics of an interspecific chimera between *Brassica juncea* and *Brassica oleracea*. *Plant Cell Tiss. Organ Cult.* 104:209-215.
- Wenslaff, T.F. and P.M. Lyrene. 2000. The use of mentor pollination to facilitate wide hybridization in blueberry. *HortScience* 35:114-115.
- Wester, P. and R. Claßen-Bockhoff. 2006a. Bird pollination in South African *Salvia* species. *Flora* 201:396-406.
- Wester, P. and R. Claßen-Bockhoff. 2006b. Hummingbird pollination in *Salvia haenkei* (Lamiaceae) lacking the typical lever mechanism. *Plant Syst. Evol.* 257:133-146.
- Wester, P. and R. Claßen-Bockhoff. 2007. Floral diversity and pollen transfer mechanisms in bird-pollinated *Salvia* species. *Ann. Bot.* 100:401-421.
- Wester, P. and R. Claßen-Bockhoff. 2011. Pollination syndromes of New World *Salvia* species with special reference to bird pollination. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 98:101-155.
- Whitaker, T.W. and W.P. Bemis. 1964. Virus-like syndromes of *Cucurbita* species hybrids. *Heredity* 19:229-236.
- Widerlechner, M.P., H.M. Pellett, P.D. Aschert, and S.C. Fuhrman. 1983. In vivo pollen germination and vital staining in deciduous azaleas. *HortScience* 18:86-88.

- 
- Will, M. and R. Claßen-Bockhoff. 2014. Why Africa matters: Evolution of Old World *Salvia* (Lamiaceae) in Africa? *Ann. Bot.* 114:61-83.
- Williams, E.G., R.B. Knox, and J.L. Rouse. 1982. Pollination sub-systems distinguished by pollen tube arrest after incompatible interspecific crosses in *Rhododendron* (Ericaceae). *J. Cell Sci.* 53:255-277.
- Williams, E.G., V. Kaul, J.L. Rouse, and B.F. Palser. 1986. Overgrowth of pollen tubes in embryo sacs of *Rhododendron* following interspecific pollinations. *Aust. J. Bot.* 34:413-423.
- Willing, R.R. and L.D. Pryor. 1976. Interspecific hybridization in poplar. *Theor. Appl. Genet.* 47:141-151.
- Wu, J.T. and T.C. Huang. 1975. Biosystematic studies of Formosan *Salvia*. *Taiwania* 20:77-98.
- Yamada, T., W. Marubashi, and M. Niwa. 1999. Detection of four lethality types in interspecific crosses between *Nicotiana* species through the use of three rescue methods for lethality. *Breeding Sci.* 49:203-210.
- Zeng-Yu, W., G. Yaxin, M. Scott, and G. Spangenberg. 2004. Viability and longevity of pollen from transgenic and non-transgenic tall fescue (*Festuca arundinacea*) (Poaceae) plants. *Amer. J. Bot.* 4:523-530.
- Zhang, H.Q. and A.F. Croes. 1982. A new medium for pollen germination in vitro. *Acta Bot. Neerl.* 31:113-119.
- Zhang, Z.X. and R.J. Gornall. 2011. Systematic significance of pollen nucleus number in the genus *Saxifraga* (Saxifragaceae). *Plant Syst. Evol.* 295:13-22.
- Zhang, C., D.W. Fountain, and E.R. Morgan. 1997. In vitro germination of the trinucleate pollen of *Limonium perezii*. *Grana* 36:284-288.

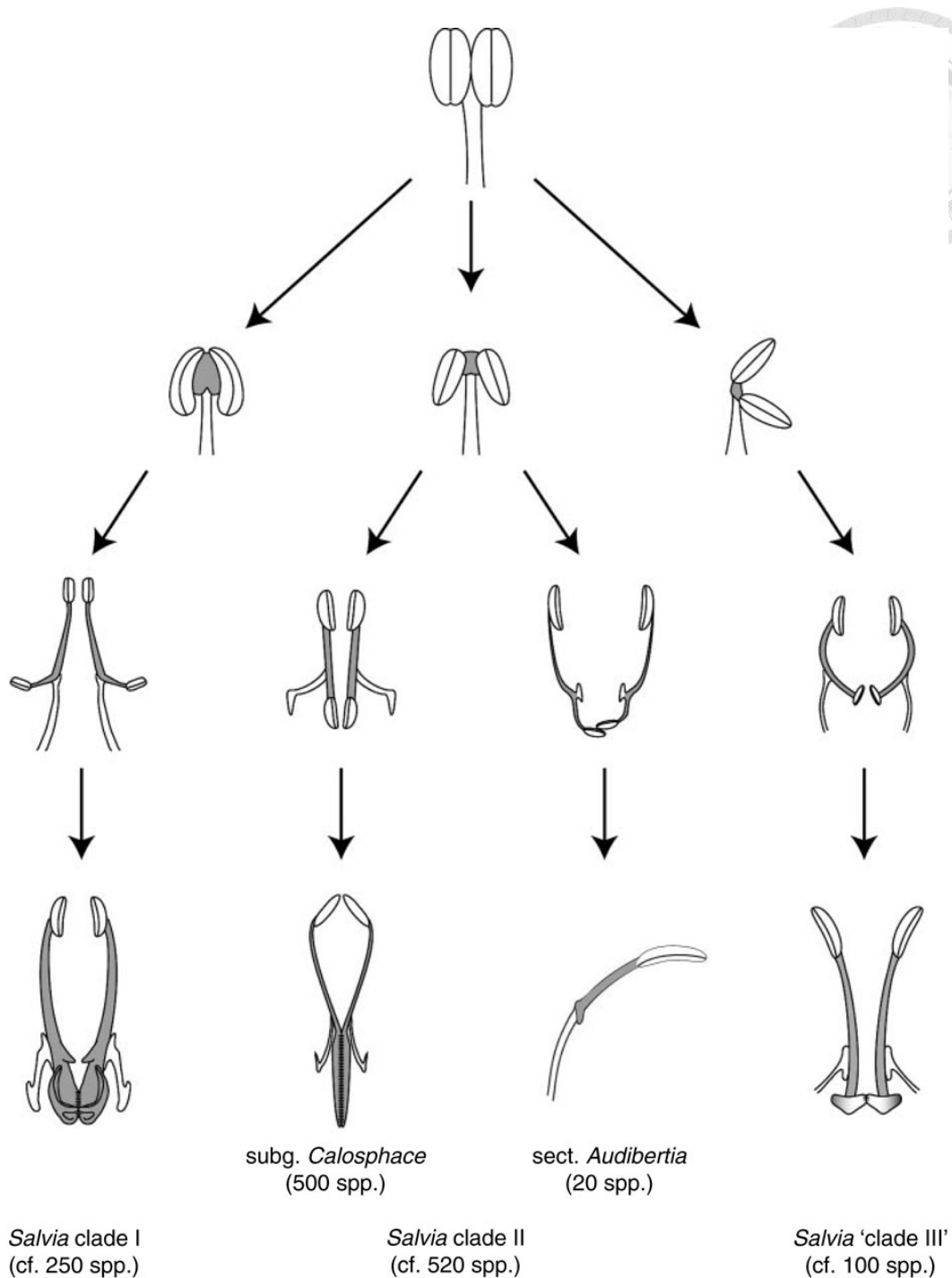
附錄 (Appendix)



附錄 1. 鼠尾草屬植物雄蕊結構。

Appendix 1. Structure of stamen in *Salvia* species. f: filament; fth: fertile theca; lca: lower connective arm; sth: sterile theca; uca: upper connective arm; sft: secondary filament tip; sjs: secondary joint structures; smth: small theca.

(Modified from Claßen-Bockhoff et al., 2004a)

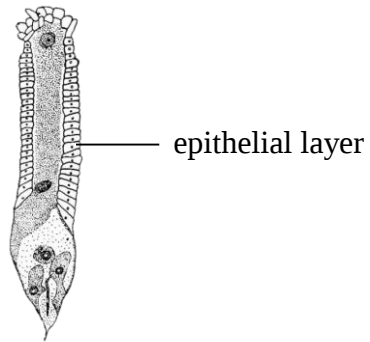


附錄 2. 薄荷族內三種雄蕊槓桿機制之獨立起源演化假說。

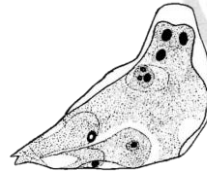
Appendix 2. Hypothesis of evolutionary progression in the independent origin of the three different staminal lever mechanisms found in the tribe Mentheae. This figure represents a modification and revision of Himmelbaur and Stibal's (1934) original interpretation of staminal evolution in *Salvia*. The three lever mechanisms (*Salvia* clade I, clade II and 'clade III') are homologous in that they are derived from the connective tissue of the stamen (shaded in this figure), but have been independently derived and are morphologically distinct from one another.

(Walker and Sytsma, 2007)

Salvia mellifera type (M type)



Salvia splendens type (S type)



附錄 3. 鼠尾草屬植物之雌配子體型。

Appendix 3. Megagametophyte types of *Salvia* species.

(Carlson and Stuart, 1936)

附錄 4. 鼠尾草屬植物花朵之花色素

Appendix 4. Anthocyanins of *Salvia* flowers.

Compound	Species	Reference
Pelargonidin-3-(6-caffeoylglucoside)-5-(4,6-dimalonylglucoside) (salvianin) (1)	<i>S. coccinea</i>	Tomas-Barberan et al., 1987
	<i>S. splendens</i>	Kondo et al., 1989 ; Tomas-Barberan et al., 1987
-3-(6-Caffeoylglucoside)-5-(6-malonylglucoside) (2)	<i>S. splendens</i>	Kondo et al., 1989 ; Tomas-Barberan et al., 1987
-3-(6-Caffeoylglucoside)-5-glucoside (3)	<i>S. splendens</i>	Asen, 1961 ; Birkhofer et al., 1965 ; Kondo et al., 1989 ; Tomas-Barberan et al., 1987
-3-(6-p-Coumaroylglucoside)-5-(4,6-dimalonylglucoside) (monardaenin) (4)	<i>S. coccinea</i>	Tomas-Barberan et al., 1987
	<i>S. splendens</i>	Kondo et al., 1989 ; Tomas-Barberan et al., 1987
-3-(6-p-Coumaroylglucoside)-5-(6-malonylglucoside) (5)	<i>S. splendens</i>	Kondo et al., 1989 ; Tomas-Barberan et al., 1987
-3-(6-p-Coumaroylglucoside)-5-glucoside (6)	<i>S. splendens</i>	Asen, 1961 ; Birkhofer et al., 1965; Shibata et al., 1966 ; Tomas-Barberan et al., 1987
Cyanidin-3-(6-caffeoylglucoside)-5-(4,6-dimalonylglucoside) (7)	<i>S. coccinea</i>	Tomas-Barberan et al., 1987
-3-(6-Caffeoylglucoside)-5-(6-malonylglucoside) (8)	<i>S. coccinea</i>	Tomas-Barberan et al., 1987
-3-(6-Caffeoylglucoside)-5-glucoside (9)	<i>S. coccinea</i>	Asen, 1961 ; Tomas-Barberan et al., 1987
-3-(6-p-Coumaroylglucoside)-5-(4,6-dimalonylglucoside) (10)	<i>S. coccinea</i>	Tomas-Barberan et al., 1987
-3-(6-p-Coumaroylglucoside)-5-(6-malonylglucoside) (11)	<i>S. coccinea</i>	Tomas-Barberan et al., 1987
-3-(6-p-Coumaroylglucoside)-5-glucoside (12)	<i>S. coccinea</i>	Tomas-Barberan et al., 1987
	<i>S. horminum</i>	Cornu and Paynot, 1969
	<i>S. splendens</i>	Shibata et al., 1966
Delphinidin-3-(6-caffeoylglucoside)-5-(4,6-dimalonylglucoside) (salviadelphin) (13)	<i>S. splendens</i>	Kondo et al., 1989
-3-(6-Caffeoylglucoside)-5-(6-malonylglucoside) (14)	<i>S. splendens</i>	Kondo et al., 1989
-3-(6-Caffeoylglucoside)-5-glucoside (15)	<i>S. splendens</i>	Asen, 1961 ; Kondo et al., 1989
-3-(6-p-Coumaroylglucoside)-5-(4,6-dimalonylglucoside) (16)	<i>S. splendens</i>	Kondo et al., 1989
-3-(6-p-Coumaroylglucoside)-5-(6-malonylglucoside) (malonylawobanin) (17)	<i>S. farinacea</i>	Kondo et al., 1989
	<i>S. patens</i>	Takeda et al., 1994
	<i>S. uliginosa</i>	Ishikawa et al., 1999
-3-(6-p-Coumaroylglucoside)-5-glucoside (awobanin) (18)	<i>S. splendens</i>	Shibata et al., 1966
-3-(6-p-Coumaroylglucoside)-5-(4-acetyl-6-malonylglucoside) (19)	<i>S. uliginosa</i>	Ishikawa et al., 1999
Malvidin-3-(6-p-coumaroylglucoside)-5-(6-malonylglucoside) (salviamalvin) (20)	<i>S. farinacea</i>	Kondo et al., 1989

(modified from Lu and Foo, 2002)