

國立臺灣大學生物資源暨農學院森林環境暨資源學系

碩士論文

School of Forestry and Resource Conservation

College of Bioresources and Agriculture

National Taiwan University

Master Thesis



指導教授：羅漢強 博士

Advisor: Hann-Chung Lo, Ph. D.

中華民國九十八年七月

July, 2009

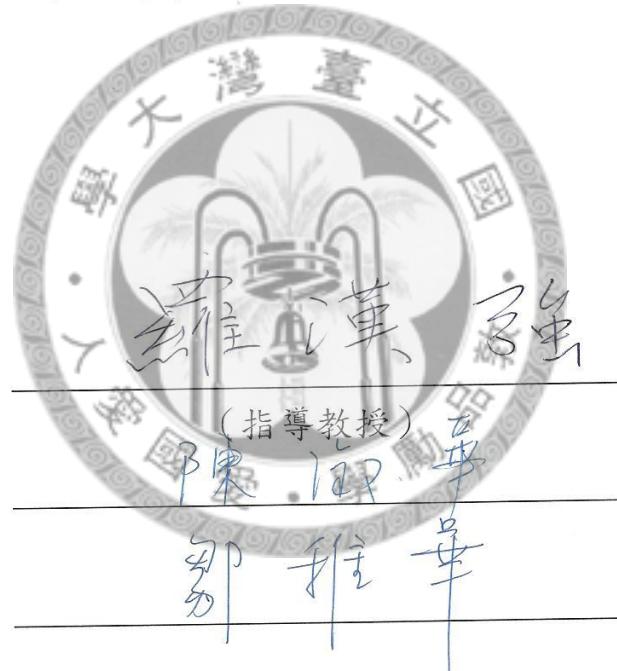
國立臺灣大學碩士學位論文
口試委員會審定書

牛樟之胚胎學

Embryology in *Cinnamomum Kanehirae* Hayata

本論文係 南珈合 君（學號：R95625038）在國立臺灣大學森林環境暨資源學系完成之碩士學位論文，於民國九十八年七月十七日承下列考試委員審查通過及口試及格，特此證明

口試委員：



森林環境暨資源學系主任

羅漢強

謝 誌

感謝神，一路帶領我完成人生的每一階段。感謝指導教授 羅漢強老師，無論在專業上的訓練或生活上的照顧，都叫我受益匪淺。特別感謝爸爸、媽媽，不僅在物質方面供給我，精神上支持我，更直接參與論文的過程，幫我採集植物樣本，感激之情難以言喻。感謝口試委員陳淑華老師和鄒稚華老師細心指正，並提供寶貴意見，以修正論文不當之處。此外，也感謝修課老師黃玲瓏老師、陳香君老師以及邱少婷老師，幫助我累積專業知識與技術以完成論文。感謝台東縣張卓然議員、台東調查站余政宏調查員與台東市召會，同意我採集園內牛樟，使本實驗能順利進行。謝謝謙仁學長、冠瑋學長、宜明學長、志怡學姐在研究過程中時常給與意見與鼓勵，謝謝研究室成員承志、知好、奐閔、冠明、盈展，使研究生生活充滿樂趣。謝謝台北市召會 19 會所的弟兄姊妹，不住為我禱告祈求，也給我實際的幫助，終於讓我通過英檢考試，本論文若有一點點價值或貢獻，當歸功於以上各位。尚有諸多遺漏的對象，僅於此一併表達我的感激。



中文摘要

牛樟(*Cinnamomum kanehirae* Hayata) 為台灣特有種，屬常綠大喬木。花兩性，1至3月開花，核果9、10月間成熟。

十二月中旬，花序原體出現。十二月下旬，雄蕊原體出現。花藥4室，向上瓣裂，藥瓣上具5(~6)層細胞，分別為表皮層，內壁層，2(~3)層中間層及營養層。營養層屬於類變形蟲型，營養層細胞具4核。小孢子母細胞於一月中下旬行減數分裂，胞質分裂屬於次第型，並產生兩側對稱形小孢子四分體，極少為四面體形或T字形。二月上旬花藥開裂，成熟花粉粒具二細胞，呈球形，無溝孔。

一月上旬，心皮原體出現。一月中旬，胚珠原體出現。胚珠倒生，兩層珠被，厚珠心，且於胚囊成熟時具2~5層細胞的珠心帽。一月中下旬，外珠被約3~5層細胞厚，內珠被約2~3層細胞厚，珠孔由內珠被形成。1個大孢子母細胞歷經減數分裂形成直線形的大孢子四分體，合點端大孢子具功能性。胚囊發育為蓼形，3個反足細胞於受精前便很快地退化。

胚乳發育為核型。胚之發育為柳葉菜型。成熟種子不具胚乳。子葉直立耳狀大形。



Summary

Cinnamomum kanehirae Hayata is an endemic species to Taiwan. It is a large evergreen tree. Hermaphrodite flowers are produced from January to March, and drupe mature during September to October.

Inflorescence primordia occur in Mid-December. Anther primordia appear by late December. Anthers are 4-celled and open by uplifting valves. The anther walls of valves are five (to six) layers consisting of an epidermis, an endothecium, two (to three) middle layers, and a tapetum. The tapetum is of amoeboid type. Tapetal cells have up to four nuclei. Microspore mother cells undergo meiosis through successive cytokinesis from mid to late January and give rise to tetrads of microspores, which are mostly isobilaterally arranged and seldom tetrahedrally or in “T” shape. Anthers are dehiscent in early February. Mature pollen grains are 2-celled in early February, and they are spheroidal and inaperturate.

Carpel primordia appear in early January. Ovule primordia appear in mid- January. Ovules are anatropous, bitegmic, crassinucellate and with 2~5 cell-layered nucellar cap while embryo sac is mature. From mid to late January, the outer integument is of 3~5 layers of cells in thickness, while the inner integument is composed of 2~3 layers of cells. The micropyle is formed by inner integument. A megasporangium undergoes meiosis, resulting in a linear tetrad of megasporangia. The megasporangium at chalazal end is functional. The development of embryo sac is of the Polygonum type. Three antipodal cells degenerate soon before fertilization.

Developing endosperm is of the nucellar type. The embryogeny is of the Onagrad type. Mature seed exalbuminous; cotyledons straight, auricled and massive.

內容目次

口試委員會審定書.....	I
誌謝.....	II
中文摘要.....	III
英文摘要.....	IV
內容目次.....	V
壹、前言.....	1
貳、前人研究.....	3
參、材料與方法.....	10
肆、結果.....	12
一、花的形態.....	12
(一) 花序形成與物候.....	12
(二) 花之構成.....	12
二、花的發育.....	13
(一) 雄花器的發育.....	13
1. 雄蕊原體形成.....	13
2. 孢原與造胞形成.....	13
3. 造孢組織形成.....	13
4. 花藥壁層發育.....	14
5. 小孢子母細胞形成.....	14
6. 小孢子母細胞減數分裂.....	15
7. 小孢子四分體形成.....	15
8. 游離小孢子.....	16
9. 二細胞之花粉粒.....	16
10. 內壁層之次級加厚.....	16

11. 花藥開裂.....	17
(二) 雌花器的發育.....	48
1. 心皮原體形成.....	48
2. 胚珠原體形成.....	48
3. 大孢子母細胞形成.....	48
4. 大孢子母細胞減數分裂.....	49
5. 大孢子形成.....	50
6. 胚囊二核.....	50
7. 胚囊四核.....	50
8. 胚囊六細胞與二個助細胞.....	50
9. 成熟胚囊.....	51
(三) 胚及胚乳的發育.....	66
1. 接合子.....	66
2. 胚乳發育.....	66
3. 原胚二、四、八細胞.....	66
4. 球形胚.....	68
5. 子葉形胚.....	68
伍、討論.....	84
陸、結論.....	91
柒、引用文獻.....	92
附錄.....	95

壹、前言

樟科(Lauraceae) 在世界上是一支大科，多數為木本植物，總共包括了 50 屬，約 2500 或更多的種，主要分布於熱帶和亞熱帶地區(Rohwer, 1993)。台灣的樟科共有 14 屬(genera)、60 種(species)、12 變種(varieties)、2 型(forms)，包含引進 9 種及 1 變種(Liao, 1996a)。樟科植物在台灣的闊葉森林中佔有很大的比例，在 500m 以下的榕楠林帶(相當氣候帶：熱帶)，以及 500~1500m 的楠櫈林帶(相當氣候帶：亞熱帶)(Su, 1985)，樟科植物均為優勢植物。樟科中有些屬具有提煉精油、食用或觀賞等價值(Liao, 1996a)。台灣樟科植物之特有性(endemism) 高，以《台灣植物誌》(Flora of Taiwan) (Liao, 1996b) 計算，台灣之特有植物種數除以原生植物種數所得之特有性為 26%，而僅樟科之特有性便達 43.75%，因此當重視其在自然資源保育上之重要性與優先地位。



牛樟(*Cinnamomum kanehirae* Hayata) 為樟科、樟屬(*Cinnamomum*) 植物，分佈全島海拔 200~2000m 之闊葉森林(Liao, 1996a)，尤以新竹、花蓮、台東及中南部地區為多(林讚標, 1997)，是台灣特有(endemic) 種(Liao, 1996a)。而黃增泉等(1999) 也將牛樟列入台灣地區之特稀有植物。牛樟木材質地細緻，紋理交錯，極具裝飾價值，富松油醇(α -terpinenol)，不易腐朽或蟲蛀，且鉋削加工容易，為高價值之家具及木刻藝術用材(黃松根等, 1997)。牛樟芝(*Antrodia cinamomea* Chang & Chow) 為腐生於牛樟榦木之真菌，不僅對牛樟專一性高，並同為台灣特有物種，且具醫療(林苡芬, 2004) 保健的功效，使牛樟的保育更富有衍生之價值。

目前牛樟之天然林歷經廣泛的開發以及人為外力持續的干擾(盜伐、採菇活動等)，僅分布於交通不便之中、高海拔山區，族群日漸減少，現存於林分中者多為逾齡老熟木，母樹分散，藉蟲媒授粉極為不易，加以松鼠鳥類喜愛啄食其果實，使得種實採種異常困難，且種子發芽率低，有性繁殖不易，更新萌蘖擠壓競爭，對於生育環境要求甚嚴等不利因素，終有趨於逐漸減少之危機。現今存留的數量已無法與往昔相比，亟需保護(黃松根等, 1997)。

植物胚胎學的記錄，可作為生物學研究及保育技術與策略發展之基礎。如將胚胎發生中的形態特徵，應用到系統植物學的工作中，能以比較胚胎學的角度幫助解決分類學上的一些問題(Sastri, 1963)；而在研究花器的組織培養時，胚胎學的記錄也能幫助實驗之建立與提供基礎之參考資料。

保育生物學理論中，族群表現型需要形態、生理、種內和種間之行為及分佈行為…等各部分的觀察與研究(Gilpin and Soulé, 1986)，牛樟的胚胎學提供生理與繁殖方面有關的資料，有助於釐清物種稀少可能的內在因素，以期制定合適的保育措施，達到物種保育與復育的目的。

本研究觀察並探討牛樟之胚胎發生，以建立胚胎學基礎資料，可供日後生物學、分類、保育與復育之研究與應用之參考。



貳、前人研究

牛樟為常綠大喬木，全株具芳香油腺(劉業經等，1994)，樹幹通直，樹皮褐色具縱裂紋，小枝褐色，光滑無毛，芽卵體形，長6mm，寬5mm，鱗片黃色，外被軟毛，幼葉淡綠至褐色(Liao，1996a)。

葉互生，光亮革質，全緣而邊緣常波浪狀，寬卵形、卵形至橢圓形，長10~15cm，寬4~7.5cm，兩面綠而無毛，通常3或5主脈，少數具羽狀脈，側脈2~3對，頂端短尖尾，基部圓鈍至圓形，葉柄長1.4~3cm，上部形成凹陷溝槽(Liao，1996a)。

聚繖(cyme)花序頂生，基部內側具柔毛，花兩性(hermaphrodite)，第1與第2輪雄蕊長0.5mm，花藥4室無腺體(eglandular)，內向瓣裂(valvate)，第3輪雄蕊具腺體，花藥4室，外向瓣裂，11~12月開花，果實壓扁狀倒圓錐體形至球體形，長1.2~1.3cm，寬1.2~1.5cm，綠色至黑紫色，外被少許軟毛至無毛。種子球體形，寬1cm，果實9~10月成熟(Liao，1996a)。

過去樟科雄花器與雌花器的胚胎學研究，整理如下：

一、樟科雄花器的研究（小孢子發生及花藥壁層之發育）

（一）花藥形態

樟科植物花藥的小孢子囊，可分為2室和4室，前者包括：*Aiouea*、*Aniba*、*Apollonias*、無根藤屬(*Cassytha*)、月桂屬(*Laurus*)、*Licaria*、釣樟屬(*Lindera*)及*Mezilaurus*等；後者則有：*Actinodaphne*、*Aspidostemon*、瓊楠屬(*Beilschmiedia*)、*Caryodaphnopsis*、樟屬、厚殼桂屬(*Cryptocarya*)、*Endiandra*、*Hypodaphnis*、木薑子屬(*Listea*)、*Nectandra*、新木薑子屬(*Neolistea*)、*Ocotea*、酪梨屬(*Persea*)、雅楠屬(*Phoebe*)、*Pleurothyrium*、*Potameia*以及*Umbellularia*(Endress and Hufford, 1989；Heo *et al.*, 1998)；另外Heo *et al.*(1998)特別指出，樟屬、木薑子屬、酪梨屬及檫樹屬(*Sassafras*)的花藥小孢子囊具2室或4室。每個小孢子囊都有1藥瓣(valve)(Endress and Hufford, 1989；Liao, 1996a)，花藥開裂時，小孢子囊之間不會打通，但差不多同時一起開裂，瓣是向上提起打開的，內壁層之加厚局限於瓣和

其附著花藥的位置 (Endress and Hufford, 1989)。

(二) 小孢子發生

在 *Cinnamomum iners*、錫蘭肉桂(*C. zeylanicum*) 及 *Litsea sebifera*，花藥具有多細胞的孢原 (multicelled archesporium)，位於花藥下表皮(hypodermis) 的一列 5~6 個細胞，經平周分裂(periclinal division) 形成靠外層的初生邊壁細胞(primary parietal cell) 與靠內層的造孢細胞(sporogenous cell)。造孢細胞進行有絲分裂(mitosis)，形成許多小孢子母細胞，隨後進行減數分裂，至小孢子四分體(microspore tetrad) 階段為兩側對稱形(isobilateral) 或四面體形(tetrahedral) (Sastri, 1958)。

另外，無根藤屬、樟屬、月桂屬、釣樟屬、木薑子屬、新木薑子屬、酪梨屬、檫樹屬及 *Umbellularia*，小孢子母細胞為次第型(或連續型) 的胞質分裂(successive cytokinesis) 方式形成小孢子四分體，其形狀為四面體形、兩側對稱形，很少為 T 字形(T-shaped) 或線形(linear) (Davis, 1966; Bhandari, 1971)。

(三) 花粉粒

在無根藤屬、樟屬、月桂屬、釣樟屬、木薑子屬、新木薑子屬、酪梨屬、檫樹屬及 *Umbellularia* 中，花粉粒為二細胞(Sastri, 1958; Davis, 1966; Bhandari, 1971)，花粉外壁具小刺(spinule) (王仁禮, 1969; Sastri, 1958; Bhandari, 1971; Huang, 1993)，在無根藤屬及月桂屬為單溝(monocolpate) 或無溝的(acolpate) (Bhandari, 1971)。湯庚國與向其柏(1995) 更提出，釣樟屬、木薑子屬、楨楠屬、新木薑子屬、賽楠屬、酪梨屬、雅楠屬與檫樹屬之花粉外壁具有明顯的薄壁區與不規則小穿孔。

牛樟的花粉(王仁禮, 1969) 為近球體(spheroidal) 或球狀近長球體(prolate spheroidal)，直徑約 $23\text{~}31\mu\text{m}$ ，無溝孔(inaperturate)。外壁(exine) 具澎潤性且易於破裂，其外層雕紋(sexine pattern) 多為小刺紋(小於 $3\mu\text{m}$)，密度 $8\text{~}10/25\mu\text{m}^2$ ，並以小刺較密為其特徵；內壁(intine) 與外壁約距 $2\text{~}4\mu\text{m}$ ，在外壁開裂後，內壁與所包藏之原生質物向外壁突出。

(四) 花藥壁層的發育

在 *Cinnamomum iners*、錫蘭肉桂及 *Litsea sebifera*，初生邊壁細胞會進一步平周分裂成 4 層壁層細胞(不包括表皮)，其中最內層為營養層(tapetum)，在 *Cinnamomum iners* 及 *Litsea sebifera* 營養層細胞是 2 核的，而錫蘭肉桂可達 4 核(Sastri, 1958)。Bhandari(1971) 在無根藤(*Cassytha filiformis*) 及 *Cinnamomum iners* 觀察到營養層細胞是多核的。

在 *Cinnamomum iners*、錫蘭肉桂及 *Litsea sebifera*，單核小孢子形成時，營養層細胞壁破裂，原生質進入藥室(loculus) 中，圍繞在小孢子周圍(Sastri, 1958)；樟屬、月桂屬(Bhandari, 1971)、木薑子屬、酪梨屬、檫樹屬及 *Umbellularia* 屬的營養層為類變形蟲營養層(amoeboid tapetum)，但在無根藤屬中為腺質營養層(glandular tapetum) (Davis, 1966; Bhandari, 1971)。

在無根藤屬、樟屬、月桂屬、釣樟屬、木薑子屬、新木薑子屬、酪梨屬、檫樹屬及 *Umbellularia*，當單核小孢子形成時，內壁層(endothecium) 細胞壁徑向地延長(radially elongate)，並有纖維狀的加厚壁(fibrous thickening) (Sastri, 1958; Davis, 1966; Bhandari, 1971; Heo *et al.*, 1998)，加厚位置局限於藥瓣和其附著花藥的位置(Endress and Hufford, 1989)；中間層(middle layer) 2~3 層，壓扁狀但不瓦解(Davis, 1966)，而 Heo *et al.*(1998) 認為最後花藥成熟時中間層會瓦解；表皮繼續存在至花藥成熟(Sastri, 1958; Davis, 1966; Bhandari, 1971; Heo *et al.*, 1998)。

二、樟科雌花器的研究（胚珠形成、至成熟果實、種子形成）

(一) 雌蕊之構成及形態

樟科由單一心皮(carpel) 形成子房(ovary)，子房上位(superior)，稀下位(inferior)，1 室 1 胚珠(ovule)，花柱絲狀(style filiform) (Liao, 1996a)。

(二) 胚珠

在已有的觀察紀錄中，樟科的胚珠具有一些共同點，即倒生(anatropous)，懸垂(pendulous)，厚珠心(crassinucellate) 及具有兩層珠被(bitegmic) (Sastri, 1958；

Davis, 1966 ; Heo *et al.*, 1998)。

(三) 珠被

在無根藤屬、樟屬、月桂屬、釣樟屬、木薑子屬、新木薑子屬、酪梨屬、檫樹屬及 *Umbellularia*，珠被原體在孢原時期便已發生，在大孢子母細胞時期尚未發育完全，到大孢子四分體時發育完全。樟屬、釣樟屬及木薑子屬的外珠被最後發育為 4~5 層細胞厚，內珠被在樟屬與釣樟屬為 2~3 層細胞厚，木薑子屬為 2 層細胞厚(Sastri, 1958; Heo *et al.*, 1998)。

樟科大部分屬之珠孔(micropyle) 由內珠被形成(Heo *et al.*, 1998)，包括 *Actinodaphne*、*Aiouea*、*Aniba*、*Apollonias*、*Aspidostemon*、瓊楠屬、*Caryodaphnopsis*、樟屬、厚殼桂屬、*Endiandra*、*Hypodaphnis*、月桂屬、*Licaria*、釣樟屬、*Mezilaurus*、*Nectandra*、新木薑子屬、*Ocotea*、酪梨屬、雅楠屬、*Pleurothyrium*、*Potameia*、檫樹屬及 *Umbellularia* 等屬；無根藤屬為內外珠被共同形成珠孔(Sastri, 1962)，其內珠被生長長度不超過珠心，所以珠孔很寬廣且珠柄呈拱形橫跨(overarching)，直接接觸珠心組織(Bhandari, 1971)。

(四) 大孢子發生

在無根藤屬、樟屬、月桂屬、釣樟屬、木薑子屬、新木薑子屬、酪梨屬、檫樹屬及 *Umbellularia*，大孢子為多細胞的孢原，從位於珠心下表皮一群細胞，或下表皮下方 1~2 層細胞開始分化，但只有一個可以繼續分化成大孢子母細胞 (Sastri, 1958; Davis, 1966)；Bhandari(1971) 則指出大孢子可以是單孢原(如：月桂屬、*Umbellularia*) 或多孢原的(如：無根藤屬和樟屬)。

在無根藤屬中，胚珠珠心頂端下表皮層的每個孢原細胞會平周分裂成外層的初級邊壁細胞和內層的亞下表皮細胞 (subhypodermal cell)，而此亞下表皮細胞直接行大孢子母細胞的功能，邊壁細胞則約有 6 層(Davis, 1966)，在錫蘭肉桂和 *Litsea sebifera* 中邊壁層為 6 層細胞，且這 6 層細胞繼續存活到種子階段(Sastri, 1957)，樟屬珠心頂端邊壁層(parietal layer) 則約有 4~5 層細胞 (Heo *et al.*, 1998)。

在錫蘭肉桂及 *Cinnamomum iners* 可看到珠心頂端表皮細胞平周分裂成兩層細胞(Sastri, 1958)；在 *Litsea sebifera* 珠心組織頂端表皮細胞則平周分裂為 3 層細胞，形成珠心帽 (nucellar cap) (Davis, 1966), Heo *et al.*(1998) 也有在樟屬觀察到珠心帽的形成。

在樟屬、月桂屬、釣樟屬、木薑子屬、新木薑子屬、酪梨屬、檫樹屬及 *Umbellularia*，大孢子母細胞減數分裂，形成沿珠孔至合點(chalaza) 方向的直線形大孢子四分體(Heo *et al.*, 1998), Sastri(1958) 更指出只有合點端的大孢子是有功能的，其他 3 個之後會瓦解。另外在無根藤屬，1 個胚珠有 25~40 個大孢子母細胞，發育成多數大孢子四分體，甚至發育成 6 個成熟胚囊(Davis, 1966)。

(五) 胚囊

在樟屬、月桂屬、木薑子屬、新木薑子屬、釣樟屬、檫樹屬及 *Umbellularia*，胚珠中成熟胚囊為 1 個(Heo *et al.*, 1998)，而在酪梨屬中有發現過 2 個胚囊(Schroeder, 1952)，甚至在無根藤屬發現有多胚的現象，4~6 個胚囊於珠孔端延伸經過珠心、珠孔，最後存在珠柄或內珠被中(Bhandari, 1971)。*Cinnamomum iners*、錫蘭肉桂及 *Litsea sebifera* 的成熟胚囊為狹長形，胚囊發育方式屬於蓼型(Polygonum type) (Davis, 1966; Sastri, 1958)。*Cinnamomun iners* 胚囊外的珠心細胞有明顯的核和豐富的細胞質(Sastri, 1958)。

(六) 極核

在 *Cinnamomum iners*、錫蘭肉桂及 *Litsea sebifera* 中，極核於受精前融合(Sastri, 1958)。

(七) 助細胞

樟屬植物的助細胞是短命的，在受精前就已退化，木薑子屬植物則在受精後才退化(Sastri, 1958)，而 *Litsea iners* 的助細胞在受精後還會留存一段時間(Bhandari, 1971)。月桂(*Laurus nobilis*)、*Litsea sebifera* 及 *Umbellaria californica* 的助細胞內

可觀察到絲狀器(filiform apparatus) (Davis, 1966)。

(八) 反足細胞

在無根藤屬、樟屬、酪梨屬、檫樹屬及 *Umbellularia* 中，3 個反足細胞非常短命，受精前就已退化，木薑子屬植物則在受精後才退化，可存活到胚胎發育早期 (Sastri, 1958; Davis, 1966)，但是二級增加(secondary multiplication) 則只有在月桂中有報導(Davis, 1966)，Bhandari(1971) 更指出反足細胞是宿存，會繼續分裂形成反足複合體(antipodal complex)。

(九) 授精

在 *Cinnamomum iners*、錫蘭肉桂及 *Litsea sebifera* 所觀察到，來自柱頭(stigma) 之花粉管，通過花柱(style)，經珠柄、珠孔而達到胚囊，屬於珠孔受精(porogamy) (Sastri, 1958)。



(十) 果實

在無根藤屬、樟屬、月桂屬、木薑子屬、酪梨屬、檫樹屬及 *Umbellularia*，果皮(pericarp) 的表皮細胞充滿丹寧(tannin)，中果皮(mesocarp) 肉質(fleshy)，屬於薄壁組織，內果皮(endocarp) 是 1 層徑向延長的細胞，呈圓柱體形(columnar) 且木質化(lignified)，由心皮內層表皮發育而來，另外樟屬和木薑子屬，在充滿丹寧的表皮細胞下還存有 4~5 層石細胞(stone cells) (Bhandari, 1971)。

(十一) 種子

在無根藤屬、樟屬和木薑子屬的種皮(seed coat)，是由外珠被單獨形成的，包括 1 層徑向延長的表皮細胞，數層薄壁細胞，以及 1 層延長且螺旋加厚壁(helical thickening) 的內表皮(Bhandari, 1971)。

(十二) 胚乳

在 *Cinnamomum iners*、錫蘭肉桂及 *Litsea sebifera*，初生胚乳核比接合子(zygote) 先行分裂，在接合子第一次分裂時，就有 8~10 個胚乳核沿著胚囊邊界分布；胚乳

細胞是薄壁的，有很多小的閃光晶體(glistening crystalline bodies) (Sastri, 1958)。在瓊楠屬、樟屬、厚殼桂屬、*Hypodaphnis*、月桂屬、釣樟屬、木薑子屬、*Ocotea*、酪梨屬、雅楠屬及檫樹屬中，胚乳的發育都是核型的(nuclear type) (Heo *et al.*, 1998)，但是在無根藤屬和 *Umbellularia*，胚乳發育從早期就是細胞型 (*ab initio* cellular type) (Davis, 1966; Heo *et al.*, 1998)。

在瓊楠屬、樟屬、月桂屬、釣樟屬、酪梨屬及 *Umbeelularia*，胚乳核在原胚(proembryo) 四細胞或球形胚(globular embryo) 階段形成細胞壁，而無根藤屬之初生胚乳核第一次橫分裂後，靠合點端胚乳核再一次橫分裂，結果形成三細胞胚乳，中間的細胞之後先經歷一次縱分裂，之後的分裂是任何方向，最後形成一大團組織，從珠心組織伸出進入珠孔。吸器構造(haustorial structure) 在寄生植物的胚乳中很普遍，但在無根藤屬卻沒有觀察到(Bhandari, 1971)。

(十三) 胚

在 *Cinnamomum iners*、錫蘭肉桂及 *Litsea sebifera*，合子第一次分裂為橫向分裂，分為頂細胞(apical cell) 和基細胞(basal cell)，兩個細胞之後都形成垂直的壁，產生 1 個 4 細胞的原胚(Sastri, 1958)。在瓊楠屬、樟屬、月桂屬、釣樟屬、酪梨屬及 *Umbeelularia*，原胚四細胞時期壁的方向是多方向的，之後子葉形胚具有發育良好胚根(radicle) 和胚芽(plumule)，胚芽頂部已有 2 個葉原體(leaf primordia) (Bhandari, 1971) 或初生葉(primary leaf) (陳穎宜, 2003；呂志怡, 2006)。

胚胎的發育在樟屬和木薑子屬中符合柳葉菜型(Onagrad type)，酪梨屬則屬於紫苑型(Asterad type) (Davis, 1966)，檫樹屬是胡椒型(Piperad type) (Bhandari, 1971)，但在無根藤屬中，雖然接合子的第一次分裂是橫向的，但是之後的發育並不在現有的描述型式中(Davis, 1966)。

參、材料與方法

選取牛樟樣木，分別位於台東市召會聚會所庭院 2 株(圖 1a, 1b)，台東縣初鹿村張卓然民宅後院 2 株(圖 1c, 1d)，以及台東縣初鹿村大藏寺南隅圍欄外 4 株(圖 1e)。材料採集時間自 2007 年 7 月 30 日至 2008 年 10 月 19 日，採集頻率依季節調整，第一年 10 月、11 月與第二年 6 月至 10 月，每月採集 1~2 次，而第一年 12 月至隔年 5 月為花季前後，每周採集 1~2 次。採集材料為牛樟 1 年生枝條上之頂芽、腋芽或當年生花序、果實，頂芽與腋芽每次共採 5~8 個，花序則每次採 3~5 支，果實每次 5~6 顆。採取之材料立即以 FAA(formalin : acetic acid : 50% alcohol=1 : 1 : 18 in volume) (Johansen, 1940) 固定並攜回實驗室。

材料以 50% 乙醇清洗，並切取適當之大小後，使用正丁醇(n-butyl alcohol) 和乙醇混合液進行脫水序列(Gerlach, 1969)。植物製片步驟參照蔡淑華(1975) 及 Johansen(1940) 之石蠟切片法(paraffin section)，並以熔點 58~63°C 之石蠟及包埋。利用轉動式切片機(Leica, RM2125RT, Germany) 將材料切成連續之蠟帶，厚度約 8~16 μ m，依序張貼於塗上美爾氏黏附劑(Mayer's adhesive) 的載玻片上，待蠟帶於約 45°C 下展開並烘乾。接著進行脫蠟與染色，以番紅精(safranin-O) 與苯胺藍(aniline blue) 進行雙重染色，最後用加拿大香脂(Canada balsam) 封片製成永久片。使用光學顯微鏡(BH2, Olympus) 觀察切片，並繪圖或拍照(C35AD-4, Olympus; Insight Color Mosaic, Diagnostic)。另將花置於立體顯微鏡(SZ40, Olympus) 下在解剖刀與挑針輔助下觀察及攝影。牛樟樣株及果實則以數位相機(DC C850, BenQ) 拍攝。

為檢測胼胝質之螢光反應，將厚度約 12 μ m 的切片，經脫蠟序列過渡至清水，而後置於配製好的苯胺藍磷酸水溶液(0.05% w/v 的苯胺藍配製於 0.067M 的磷酸鹽緩衝溶液) (Smith and McCully, 1978) 20 分鐘至 4 小時，以清水洗去多餘之染劑，並用甘油水封片製成臨時片，於正立式螢光顯微鏡(Optiphot-2, Nikon) (台灣大學生命科學院，科技共同空間，生物影像平台；TechComm5, Bio-image Tools) 下觀察並攝影(C5060, Olympus)。

為檢測澱粉粒，先將 1 克碘化鉀(KI) 溶於 100 毫升蒸餾水，再加入 1 克碘(I₂)，配成約 1% 碘的碘化鉀水溶液(Johansen, 1940)，切片(厚度約 16 μm) 經脫蠟序列過渡至蒸餾水後，於前述之碘的碘化鉀水溶液中浸泡數分鐘，再以蒸餾水清洗，甘油水封片製成臨時片，於光學顯微鏡下觀察並照相。



肆、結果

一、花的形態

(一) 花序形成與物候

牛樟為常綠大喬木，當年生枝條具頂芽(apical bud) 與腋芽(axillary bud)，芽有鱗片包覆，屬於鱗芽(scaly bud)。十月下旬頂芽長約 6~9mm，寬約 4~7mm；腋芽長約 5~8mm，寬約 4~5mm。十二月中旬芽體膨大，頂芽長約 11~15mm，寬約 6~8mm(圖 2a)；腋芽長約 7~13mm，寬約 4~7mm。一月中下旬至二月中旬，芽陸續展開(圖 2b)，芽鱗脫落，芽生長莖與新葉，新葉位於莖之上段，中段著生側枝(lateral shoot)，下段頂生 4~6 支花序，並且側枝、葉序與花序均為螺旋狀(spiral) 排列。此為同時生長葉芽與花芽之混合芽(mixed bud)。二月下旬，莖完全伸展，花序位於當年生枝條基部，為圓錐狀聚繖花序(paniculate cyme)(圖 2c)，每支花序著生 4~6 朵花，花序軸基部有一對側生綠色苞片，於花序伸展後脫落。三月上旬花被片與雄蕊開始枯萎而後自然脫落，三月下旬花柱枯萎而後脫落，果實開始發育。七月下旬果實青綠色，末端呈僧帽狀(長約 16mm，寬約 14mm，高約 12mm)，果托(hypocarp) 包覆果實基部約 1/5。九至十月果實呈紫黑色，果柄(stalk) 木質乾燥，果實自果柄基部脫落(圖 3)。

(二) 花之構成

花輻射對稱(actinomorphic)(圖 4a)，兩性。花被片(tepal) 2 輪，每輪 3 片，互生(alternate)。稔性雄蕊(fertile stamen) 3 輪，不稔性雄蕊(staminode) 1 輪，第 1 輪與第 2 輪稔性雄蕊排列於一同心圓上，其內為第 3 輪稔性雄蕊與第 4 輪不稔性雄蕊排列於同心圓上，第 1、3 輪雄蕊與第 1 輪花被片對生(opposite)，第 2、4 輪雄蕊與第 2 輪花被片對生(圖 4a)。花藥具 4 室，第 1、2 輪內向(introrse) 開裂，頂端 2 室較小，基部 2 室較大，且於高度上有部分重疊，每室具 1 個向上打開的藥瓣(圖 4b)。第 3 輪雄蕊高度較第 1 與第 2 輪稍高，花藥頂部 2 個花粉囊內向近側向(lateral) 開裂，基部 2 個花粉囊外向(extrorse) 近側向開裂，花絲基部背軸(abaxial) 面兩側各具一腺體(gland)(圖 4c、d)。第 4 輪不稔性雄蕊高度最低，花藥箭頭形(sagittate)，偶爾可見花絲基部具腺體(圖 4e)。雌蕊(pistil) 1 支，由單心皮構成，子房(ovary) 上

位，花柱(style)頂端柱頭(stigma)約與第3輪雄蕊之花藥等高(圖4a、f)。

二、花的發育

(一) 雄花器的發育

1. 雄蕊原體形成

2007年十二月下旬至隔年一月中旬，鱗芽長約12mm，寬約7mm，此時可見頂生於芽基部的幼花序，花軸上著生3朵幼花。幼花由外而內為第1輪花被片、第二輪花被片、第1輪雄蕊原體與第二輪雄蕊原體(圖5)，花藥原體約6~7個細胞長、5~6個細胞寬，可區分外圍1層原始表皮(protoxylem)，與內部基本分生組織(fundamental meristem)；原始表皮細胞垂周向長方體形，約 $3\sim 5 \times 10 \mu\text{m}$ ，基本分生組織直徑約4個細胞寬，垂周向長方體形至等徑(isodiametral)體形，約 $3\sim 7 \mu\text{m}$ 。

2007年十二月下旬，幼花由外而內可見第1輪花被片、第二輪花被片、第1輪雄蕊原體、第二輪雄蕊原體、第三輪雄蕊原體與心皮原體(carpel primordium)(圖6)，雄蕊原體稍向軸彎曲，呈短柱狀，第1輪與第二輪約12~13個細胞長、7~8個細胞寬，第三輪約11~12個細胞長、6~7個細胞寬。

2. 孢原與造胞形成

十二月下旬，雄蕊原體形狀近半橢圓體，徑向約7~8個細胞，側向約11~12個細胞，孢原細胞出現於第一輪雄蕊原體側方角隅之次表皮層，靠近向軸面處，形狀近三角形，徑幅約 $8\sim 10 \mu\text{m}$ ，比周圍細胞大(圖7)。

十二月下旬，第一輪雄蕊原體徑向約8~9個細胞，側向約12~13個細胞(圖8)，側方角隅靠近向軸面處，表皮下第一個細胞為初級邊壁細胞，形狀近長方體，厚約 $6\sim 7 \mu\text{m}$ ，長約 $12\sim 13 \mu\text{m}$ ，表皮下第二個細胞為初級造孢(組織)細胞，近三角形，徑幅約 $7\sim 8 \mu\text{m}$ (圖8)。

3. 造孢組織形成

2008年一月上旬，幼花藥分為表皮層(epidermis)與表皮下2~3層之邊壁層(parietal layers)(圖9)，花藥兩側各具一團造孢組織(sporogenous tissue)，排列緊密，

徑幅約 3~4 層細胞厚，兩團造孢組織間的基本組織(fundamental tissue) 約 6~9 層細胞，其中央靠近背軸面有一團約 3 層的細胞，形小、質濃且核大，為 1 束維管束(vascular bundle)，基本組織與維管束組織構成藥隔(connective)。表皮層細胞略呈平周向長方體形，約 $5\sim 8 \times 6\sim 12 \mu\text{m}$ ；2~3 層邊壁層細胞平周向長方體形，大小相近，約 $3\sim 5 \times 8 \mu\text{m}$ ；造孢細胞約為等徑體形，排列緊密，約 $5\sim 10 \mu\text{m}$ 。

4. 花藥壁層發育

一月上旬，幼花藥兩側為各有一團造孢組織(圖 9)，各自與表皮層間有 2 層與 3 層之邊壁層，表皮層細胞略呈平周向長方體形，大小約 $5\sim 8 \times 6\sim 12 \mu\text{m}$ 。2 層的邊壁層分為靠近表皮層的次級邊壁外層與靠近造孢組織的次級邊壁內層，平周向長方體形，兩層之細胞大小相近，約 $3\sim 5 \times 8 \mu\text{m}$ ；3 層的邊壁層中靠近造孢組織的 1 層為次級邊壁內層，靠近表皮層之兩層細胞，為次級邊壁外層行平周分裂形成，3 層邊壁層細胞均平周向長方體形，大小約 $3\sim 5 \times 8 \mu\text{m}$ 。

5. 小孢子母細胞形成

一月中旬，小孢子母細胞(microspore mother cell) 彼此緊密排列於小孢子囊(microspore sac) 中央(圖 10)，形成寬約 3 個細胞，高約 4 個細胞徑幅的細胞團，細胞近等徑體形，直徑約 $15\sim 20 \mu\text{m}$ ，細胞核直徑約 $10 \mu\text{m}$ ，細胞染色深紅色。花藥壁各層發育，表皮層細胞平周向長方體形，細胞大小約 $3\sim 5 \times 15 \mu\text{m}$ ，細胞核直徑約 $4 \mu\text{m}$ ；內壁層細胞平周向長方體形，細胞大小約 $5 \times 10\sim 15 \mu\text{m}$ ，細胞核直徑約 $3\sim 5 \mu\text{m}$ ；中間層細胞平周向長方體形，細胞大小約 $3\sim 5 \times 10\sim 15 \mu\text{m}$ ，細胞核直徑約 $3 \mu\text{m}$ ；營養層細胞平周向長方體形，細胞大小約 $6\sim 10 \times 15\sim 17 \mu\text{m}$ ，細胞核直徑約 $7\sim 12 \mu\text{m}$ ，核仁約 $2\sim 4 \mu\text{m}$ 。

一月中旬，小孢子母細胞團集中於小孢子囊中央，寬約 3~4 個細胞徑幅，高約 4 個細胞徑幅，小孢子母細胞形狀近等徑體形，直徑約 $12\sim 20 \mu\text{m}$ ，胼胝質壁厚，約 $1\sim 2 \mu\text{m}$ ，細胞質濃，細胞核大，直徑約 $10 \mu\text{m}$ ，核仁約 $2\sim 3 \mu\text{m}$ ，核仁與核膜(nuclear membrane) 間可觀察到染色絲(chromatin) (圖 11a)。

花藥壁之各層，表皮層細胞平周向長方體形，細胞大小約 $5\sim7\times10\sim12\mu\text{m}$ ，細胞核直徑約 $3\sim4\mu\text{m}$ ；內壁層細胞平周向長方體形，細胞大小約 $6\times9\sim12\mu\text{m}$ ，細胞核直徑約 $3\sim5\mu\text{m}$ ；中間層 2~3 層，細胞平周向長方體形，細胞大小約 $3\sim5\times6\sim12\mu\text{m}$ ，細胞核直徑約 $2\sim4\mu\text{m}$ ；營養層細胞平周向長方體形，細胞大小約 $6\times12\sim15\mu\text{m}$ ，具 2 核(直徑約 $4\sim6\mu\text{m}$) 或 4 核(直徑約 $3\sim4\mu\text{m}$) (圖 11b)。

6. 小孢子母細胞減數分裂

一月中下旬，適值小孢子母細胞減數分裂時期。位於小孢子囊內的小孢子母細胞，呈等徑體形，細胞直徑約 $12\sim20\mu\text{m}$ ，胼胝質(callose) 壁厚度約 $1\sim2\mu\text{m}$ (圖 11a)，細胞質濃，細胞核約 $10\mu\text{m}$ ，核內可見一核仁(nucleolus)，約 $2\sim3\mu\text{m}$ 。接著小孢子母細胞進入減數分裂第一階段前期(prophase I)，核膜消失，有染色體(chromosome) 出現，圍繞核仁四周(圖 12)，此時營養層細胞為平周向長方體形，約 $5\sim12\times11\sim19\mu\text{m}$ ，具 2 核，核徑約 $4\sim6\mu\text{m}$ 。小孢子母細胞減數分裂第一階段中期(metaphase I)，細胞大小約 $11\sim16\mu\text{m}$ ，細胞壁厚度 $1\sim3\mu\text{m}$ ，核仁消失，染色體集中於細胞中央，排列在赤道板上(圖 13)，此時營養層細胞呈不規則皺縮狀長方體形，細胞核不明顯(圖 13)。小孢子母細胞減數分裂第一階段後期(anaphase I)，染色體向紡錘絲兩極(polar) 分開(圖 14)，而第一階段末期(telophase I) 紡錘體兩極之染色體具有核膜(圖 15)，而後沿赤道板形成分隔壁(圖 16a)，成為小孢子二分體(microspore dyad) (圖 16b)，直徑約 $20\sim40\mu\text{m}$ ，二個子細胞直徑各約 $20\mu\text{m}$ ，包被於共同的胼胝質壁中，壁之厚度約 $3\sim6\mu\text{m}$ ，細胞核大小約 $4\sim5\mu\text{m}$ ，核仁約 $1\sim2\mu\text{m}$ 。小孢子母細胞接著進入減數分裂第二階段中期(metaphase II)，染色體集中於小孢子二分體兩個子細胞中央，排列在赤道板上(圖 17)；減數分裂第二階段後期(anaphase II)，染色體位於紡錘體兩極(圖 18)；減數分裂第二階段末期(telophase II)，紡錘體兩極之染色體具有核膜(圖 19a)。此時，小孢子二分體的二個子細胞間為一道胼胝質壁，經苯胺藍染色後，可於螢光顯微鏡下可觀察到螢光反應(圖 19b)。

7. 小孢子四分體形成

一月中下旬，小孢子母細胞減數分裂後，小孢子二分體的 2 個子細胞各自形成一道分隔壁，產生 4 個細胞為一組的小孢子四分體(圖 20a、b)，4 個子細胞包被

於共同的胼胝質細胞壁中，且細胞之間有胼胝質壁分隔，經苯胺藍染色後，於螢光顯微鏡下可觀察到胼胝質壁具螢光反應(圖 20c)，其厚度約 $2\mu\text{m}$ 。小孢子四分體排列為兩側對稱形(圖 20a)，大小約 $23\text{~}26\mu\text{m}$ ，子細胞大小約 $10\text{~}16\mu\text{m}$ ，核仁約 $1\text{~}2\mu\text{m}$ ，極少數為四面體形(圖 20a)或 T 字形(圖 20b)，前者大小約 $16\text{~}18\mu\text{m}$ ，子細胞大小約 $8\text{~}10\mu\text{m}$ ，核仁約 $1\text{~}2\mu\text{m}$ ，後者大小約 $12\text{~}21\mu\text{m}$ ，子細胞大小約 $6\text{~}11\mu\text{m}$ ，核仁約 $1\text{~}2\mu\text{m}$ 。

8. 游離小孢子

一月下旬，游離之小孢子分散於小孢子囊中，形狀近球形(圖 21)，直徑約 $7\text{~}10\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ ，營養層細胞游離，平周向壓扁狀長方體形，細胞質濃。此時也可觀察到細胞壁薄，胞質不飽滿，呈皺縮狀之小孢子(圖 22)，大小約 $7\text{~}14\mu\text{m}$ ，其營養層排列於小孢子囊內緣，細胞平周向長方體形，相鄰或分離，細胞質濃，大小約 $7\text{~}10\times 20\mu\text{m}$ 。

9. 二細胞之花粉粒

二月上旬，小孢子經有絲分裂(圖 23a)，產生 2 個細胞的花粉粒(圖 23b)，並有周緣質團(periplasmodium)散佈小孢子囊中。花粉粒近球形，無溝孔(inaperturate)，大小約 $20\text{~}22\mu\text{m}$ ，其內 2 個細胞，分別為營養細胞(vegetative cell)及生殖細胞(generative cell)，營養細胞較大，位於花粉粒中央，直徑約 $18\text{~}20\mu\text{m}$ ，核約 $5\text{~}6\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\text{~}3\mu\text{m}$ ，生殖細胞較小，凸透鏡狀橢圓球形，緊貼花粉粒細胞壁內緣，直徑約 $6\text{~}8\mu\text{m}$ ，核約 $3\mu\text{m}$ ，核仁約 $1\mu\text{m}$ 。

二月上旬，花粉粒直徑 $30\text{~}32\mu\text{m}$ ，經 $\text{I}_2/\text{KI}_{(\text{aq})}$ 檢測，內含多數深藍紫色圓球形至橢圓球形顆粒，為澱粉粒(starch grain)(圖 26)，大小約 $2\text{~}3\mu\text{m}$ 。此外，有些小孢子囊中存在皺縮狀至破解狀之花粉粒(圖 25)。

10. 內壁層之次級加厚

二月上旬，小孢子囊中花粉粒近球形，約 $22\text{~}25\mu\text{m}$ ，並有少許營養層之細胞殘壁散布其間。花藥壁之表皮層細胞平周向長方體形，大小約 $8\text{~}14\times 22\text{~}32\mu\text{m}$ ，外

平周壁(outer periclinal wall) 向細胞外微凸，細胞內染色深紅，於花藥裂口(stomium)處具有二個小而近方形的細胞，為唇細胞(lip cell)(圖 24)，徑約 $7\sim 13\mu\text{m}$ ；藥瓣上的內壁層細胞為垂周向長方體形，大小約 $10\sim 18\times 25\mu\text{m}$ ，平周壁與垂周壁均加厚，厚度約 $1\sim 2\mu\text{m}$ ，尤其垂周壁具垂周向纖維狀加厚(圖 24)，細胞內可見細胞核，大小約 $5\sim 7\mu\text{m}$ ；中間層 2~3 層，細胞平周向扁長形，最內一層中間層之內平周壁(inner periclinal wall) 較厚，約 $2\mu\text{m}$ 。

11. 花藥開裂

二月中旬，成熟花藥之藥瓣向上開裂，花粉囊(pollen sac) 內已幾乎無花粉粒，藥瓣之花藥壁僅存一層表皮層與一層內壁層(圖 27)，表皮層細胞於花藥連接處常坍陷，僅存細胞壁，此處約 7~9 個內壁層細胞，僅內平周壁與壁垂周壁有次級加厚。上下之花粉囊間有隔膜(septum) 區隔(圖 27)，花藥開裂時細胞萎縮。



縮寫說明

CS：橫切面 cross section

OCS：斜橫切面 oblique cross section

LS：縱切面 longitudinal section

OLS：斜縱切面 oblique longitudinal section

m：米 meter

mm：毫米 millimeter

μm ：微米 micron

圖片標示說明



a	花藥	anther
b	苞片	bract
c	藥隔	connective tissue
ca	心皮	carpel
ccs	中央細胞團	central cell mass
ch	合點	chalaza
co	子葉	cotyledon
cp	心皮原體	carpel primordium
e	表皮層	epidermis
ec	內果皮	endocarp
ed	內壁層	endothecium
en	胚乳	endosperm
es	胚囊	embryo sac
f	珠柄	funicle
fi	花絲	filament
fl	花	flower
fm	基本分生組織	fundamental meristem

fruit	果實	fruit
g	腺體	gland
hc	果托	hypocarp
hco	下胚軸	hypocotyl
ii	內珠被	inner integument
isp	次級邊壁內層	inner secondary parietal layer
l	裂片	lobe
m	珠孔	micropyle
mc	中果皮	mesocarp
ml	中間層	middle layer
mmc	小孢子母細胞	microspore mother cell
n	珠心	nucellus
nc	珠心帽	nucellar cap
oi	外珠被	outer integument
op	胚珠原體	ovule primordium*
osp	次級邊壁外層	outer secondary parietal layer
ovary (或 o)	子房	ovary
p	胚芽	plumule
pc	花粉囊	pollen sac
pca	果皮	pericarp
pd	原始表皮	protoderm
pdi	花柄	pedicel
pdu	花序軸	peduncle
pp	周緣質團	periplasmodium
r	胚根	radical
rc	根冠	root cap
s	造孢組織	sporogenous tissue
sc	種皮	seed coat
se	隔膜	septum



seed	種子	seed
sp1	第一輪雄蕊原體	stamen primordium whorl 1
sp2	第二輪雄蕊原體	stamen primordium whorl 2
sp3	第三輪雄蕊原體	stamen primordium whorl 3
st	果柄	stalk
stigma	柱頭	stigma
sta	不稔性雄蕊	staminode
style	花柱	style
s1	第一輪雄蕊	stamen whorl 1
s2	第二輪雄蕊	stamen whorl 2
s3	第三輪雄蕊	stamen whorl 3
t	營養層	tapetum
teg	內種皮	tegmen
tes	外種皮	testa
te1	第一輪花被片	tepala whorl 1
te2	第二輪花被片	tepala whorl 2
tri	毛茸	trichome
v	維管束	vascular bundle
va	花藥裂瓣	valve





圖 1. 牛樟採集樣株。

- 1a. 台東市召會聚會所庭院東側樣株，樹高約 7m。
- 1b. 台東市召會聚會所庭院西側樣株，樹高約 6m。
- 1c. 台東縣初鹿村張卓然民宅後院南側樣株，樹高約 5m。
- 1d. 台東縣初鹿村張卓然民宅後院北側樣株，樹高約 6m。





1a



1b



1c



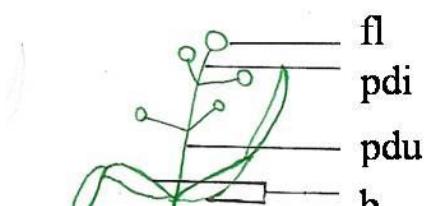
1d

圖 1e. 台東縣初鹿村大藏寺南隅圍欄，產業道路北側，共有 14 株牛樟，樹高約 5~9m，箭號為 4 株取樣之樣株。

圖 2. 牛樟之鱗芽與花序。

- 2a. 十二月中旬，一年生枝條頂端之鱗芽。尺刻度=1mm/格。
- 2b. 三月上旬，花序與苞片從芽頂展開。Bar=5cm。
- 2c. 牛樟花序示意圖。b：苞片。fl：花。pdi：花柄。pdu：花序軸。





2c

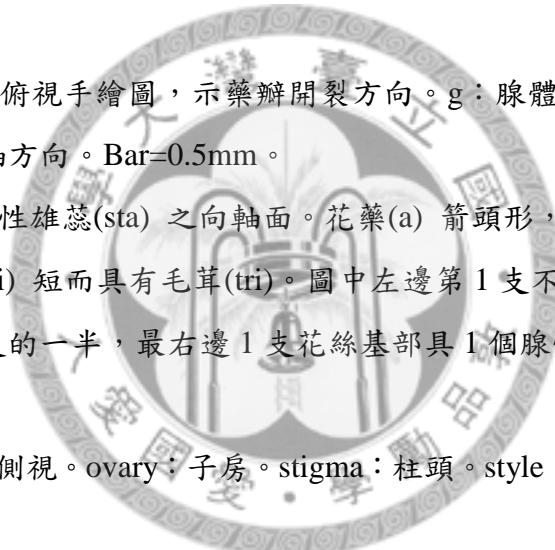
圖 3. 牛樟果實及種子外觀。seed：種子。st：果柄。hc：果托。fruit：果實。
尺刻度=1mm/格。





圖 4. 花之構成。

- 4a. 花之俯視外觀。s1：第一輪雄蕊。s2：第二輪雄蕊。s3：第三輪雄蕊，基部具 2 腺體(g)。te1：第一輪花被片。te2：第二輪花被片。*：第四輪不稔性雄蕊。◎：雌蕊之柱頭。尺刻度=1mm/格。
- 4b. 第一輪(s1) 與第二輪雄蕊(s2) 之向軸面，外觀無差異。有 3 支雄蕊之花藥
(a) 已開裂，可見向上掀開的花藥裂片(va) 與花粉囊(pc)，花藥頂部 2 個花粉囊較小，基部 2 個花粉囊較大。fi：花絲。尺刻度=1mm/格。
- 4c. 第三輪雄蕊(s3) 之向軸面，花藥頂部 2 個花粉囊內向近側向(長箭)，基部 2 個外向近側向(短箭)。2 個腺體(g) 位於花絲基部近背軸面之兩側。花絲基部至花托於向軸面具有多數毛茸(tri)。3：第三輪雄蕊。尺刻度=1mm/格。
- 4d. 第三輪雄蕊俯視手繪圖，示藥瓣開裂方向。g：腺體。va：花藥裂片。粗箭號：背軸方向。Bar=0.5mm。
- 4e. 第四輪不稔性雄蕊(sta) 之向軸面。花藥(a) 箭頭形，由兩側朝向軸面折合狀，花絲(fi) 短而具有毛茸(tri)。圖中左邊第 1 支不稔性雄蕊較小，長度僅另外 2 支的一半，最右邊 1 支花絲基部具 1 個腺體(g)。尺刻度=1mm/格。
- 4f. 剝離之雌蕊側視。ovary：子房。stigma：柱頭。style：花柱。尺刻度=1mm/格。



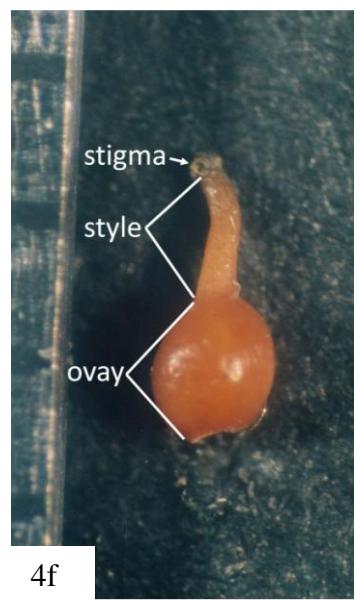
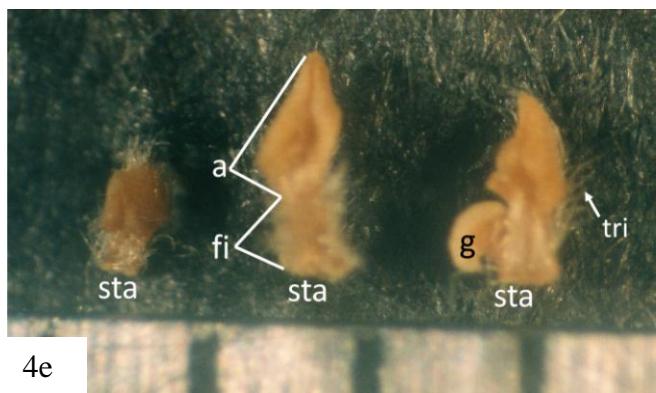
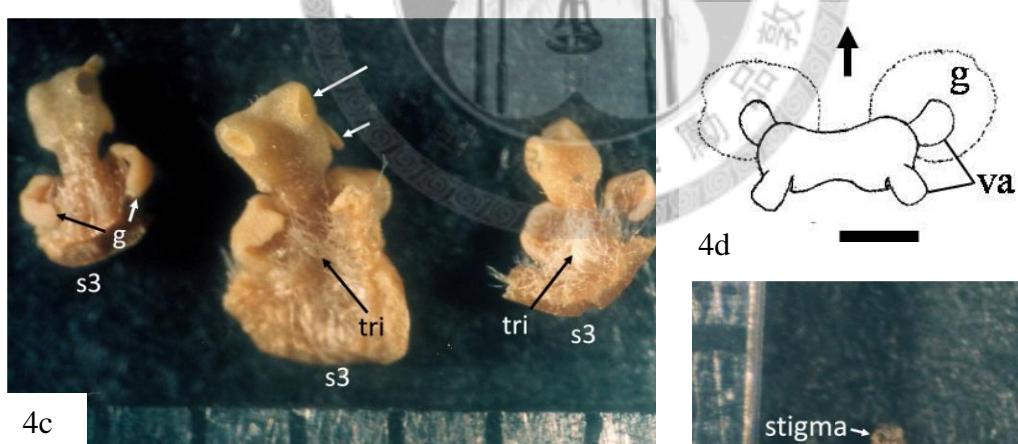
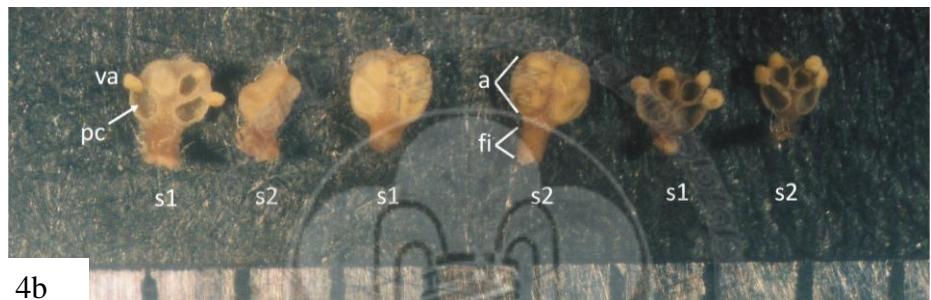
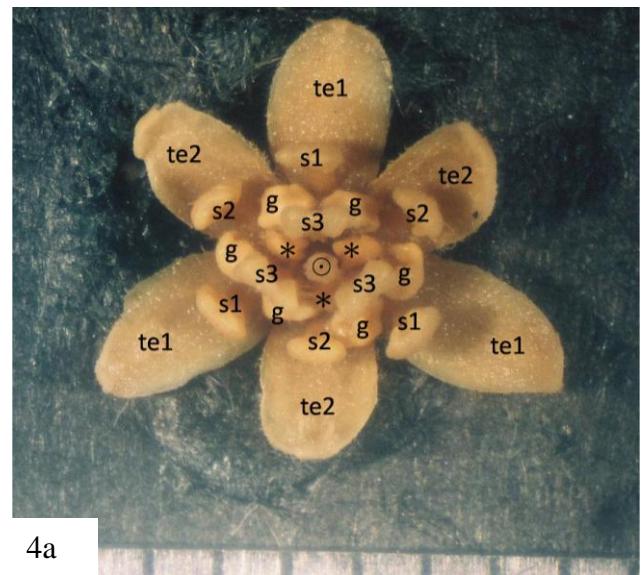


圖 5. (LS) 幼花第一輪雄蕊原體(sp1)，由一層原始表皮(pd) 和一團基本分生組織(fm) 構成。b：苞片。te1：第一輪花被片。te2：第二輪花被片。Bar=40 μ m。

圖 6. (LS) 幼花第一輪(sp1)、第二輪(sp2) 與第三輪雄蕊原體(sp3)。第三輪雄蕊原體由一層原始表皮(pd) 和一團基本分生組織(fm) 構成。te1：第一輪花被片。te2：第二輪花被片。Bar=40 μ m。

圖 7. (CS) 第一輪雄蕊原體之次表皮層處，一個孢原細胞(箭號) 位於側方角隅近向軸面處，比周圍細胞大。e：表皮層。*：中央組織。粗箭號：向軸方向。Bar=10 μ m。

圖 8. (CS) 第一輪雄蕊原體之次表皮層處，初級邊壁細胞(長箭) 與初級造孢(組織) 細胞(短箭) 位於側方角隅近向軸面處。e：表皮層。*：中央組織。粗箭號：向軸方向。Bar=10 μ m。

圖 9. (CS) 花藥橫切面，兩側各有一個小孢子囊，造孢組織(s) 與表皮層(e) 之間分別具 2 層和 3 層細胞，前者分為次級邊壁內層(isp) 與次級邊壁外層(osp)，後者為次級邊壁內層與兩層有共同垂周壁的邊壁層(箭號)。c=藥隔。v=維管束。Bar=20 μ m。

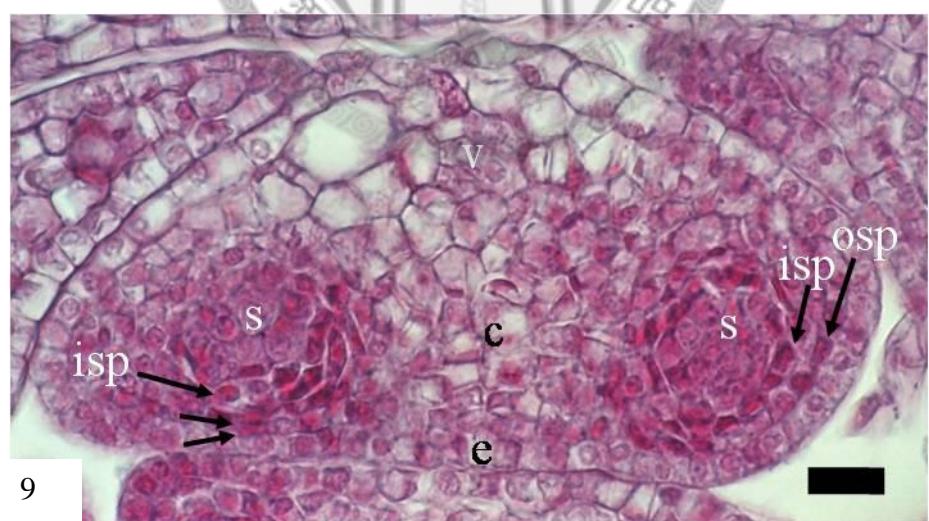
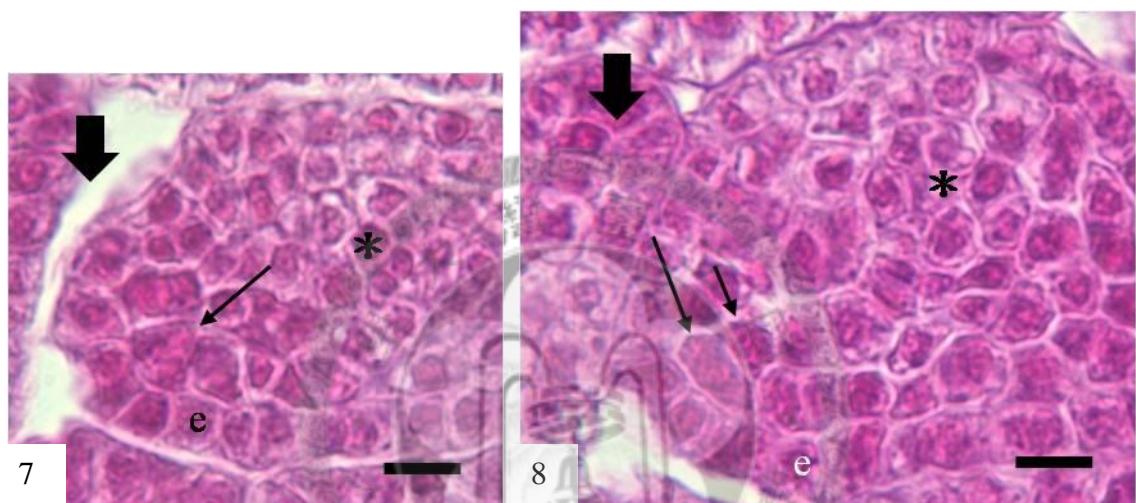
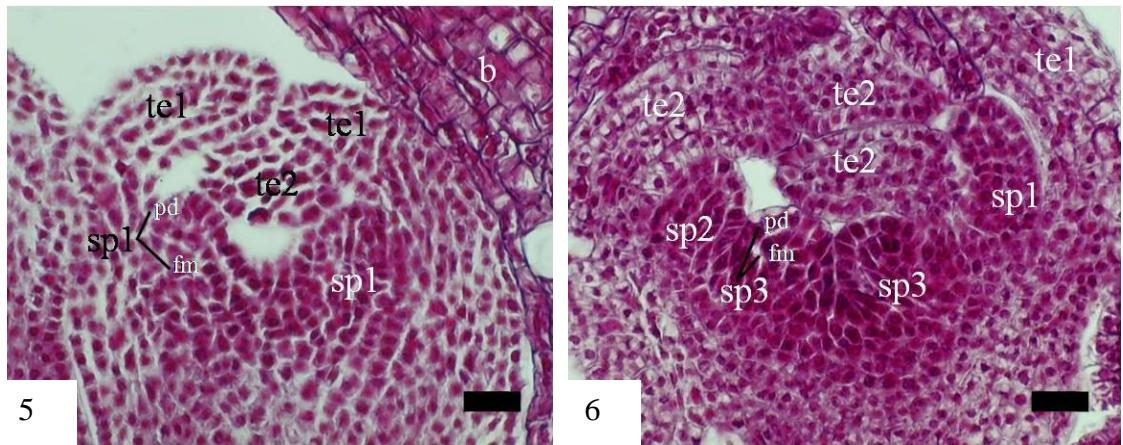


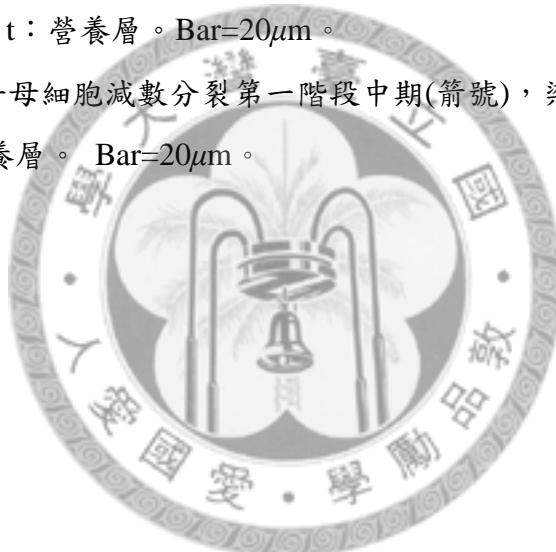
圖 10. (LS) 小孢子囊內具小孢子母細胞(mmc)，細胞近等徑體形，排列緊密。花藥壁為 5 層細胞，由外而內依序為表皮(e)、內壁層(ed)、2 層中間層(ml)與營養層(t)。Bar=20 μ m。

圖 11. 小孢子母細胞時期。

- 11a. (LS) 小孢子母細胞(mmc) 近等徑體形，胼胝質壁厚(虛線箭號)，細胞核大，核仁明顯，核內具有染色絲(長箭)。營養層(t) 細胞可觀察到核分裂後期(短箭) 與 2 核(箭頭) 之情形。Bar=20 μ m。
- 11b. (LS) 小孢子母細胞(mmc) 時期，營養層(t) 細胞具有 4 個細胞核(箭頭)。Bar=20 μ m。

圖 12. (LS) 小孢子母細胞(mmc) 減數分裂第一階段前期(箭號)，核膜消失，染色質濃縮。t：營養層。Bar=20 μ m。

圖 13. (LS) 小孢子母細胞減數分裂第一階段中期(箭號)，染色體排列於細胞中央。t：營養層。Bar=20 μ m。



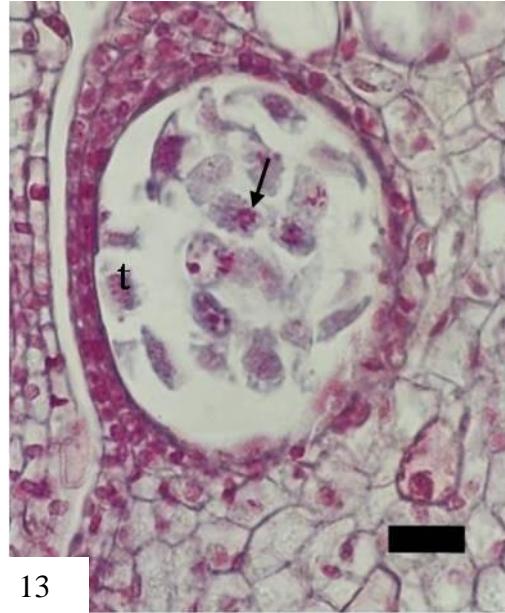
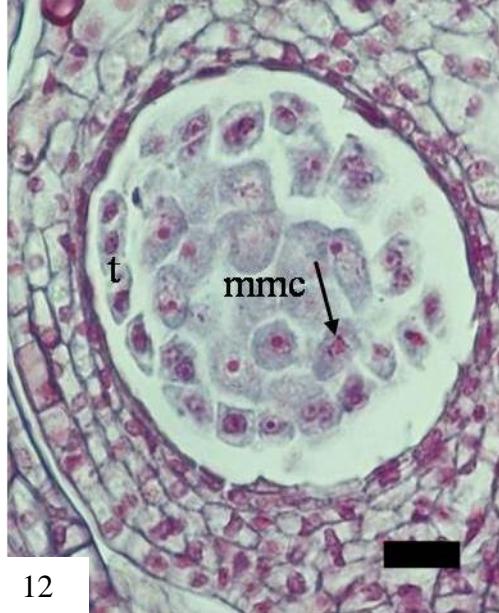
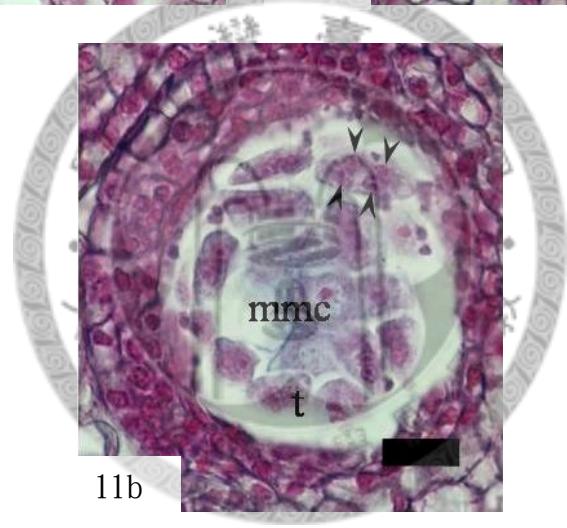
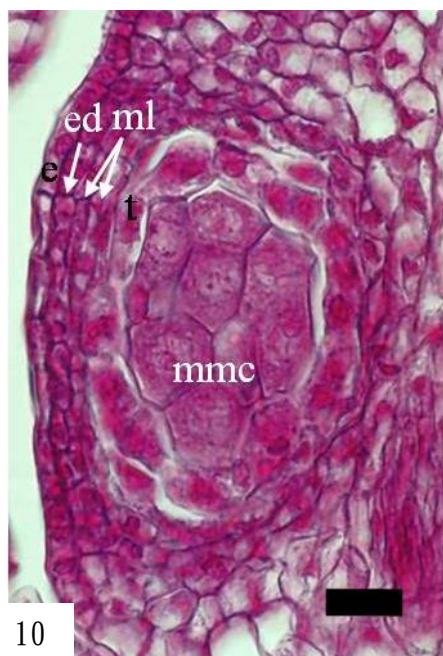


圖 14. (CS) 小孢子母細胞減數分裂第一階段後期(箭號)。t：營養層。Bar=20 μ m。

圖 15. (CS) 小孢子母細胞減數分裂第一階段末期(箭號)，細胞兩極之染色體具有核膜。e：表皮層。ed：內壁層。ml：中間層。t：營養層。Bar=20 μ m。

圖 16. 小孢子二分體形成。

16a. (CS) 小孢子母細胞具有 2 核，2 核間具有分隔壁(箭號)。t：營養層。
Bar=20 μ m。

16b. (LS) 小孢子母細胞被分隔壁分為 2 個細胞，形成小孢子二分體(箭號)。t：
營養層。Bar=20 μ m。





圖 17. (CS) 小孢子母細胞減數分裂第二階段中期(箭號)，染色體排列位於細胞中央。t：營養層。Bar=20 μ m。

圖 18. (CS) 小孢子母細胞減數分裂第二階段後期(箭號)，染色體位於紡錘體之兩極。t：營養層。Bar=20 μ m。

圖 19. 小孢子母細胞減數分裂第二階段末期。

19a. (LS) 小孢子母細胞減數分裂第二階段末期(箭號)。t：營養層。Bar=20 μ m。

19b. (CS) 小孢子母細胞減數分裂第二階段末期(箭號)，經苯胺藍染色，於可見光下觀察之情形。

19c. (CS) 小孢子母細胞減數分裂第二階段末期(箭號)，經苯胺藍染色，於紫外光激發下，胼胝質壁具螢光反應。Bar=20 μ m。



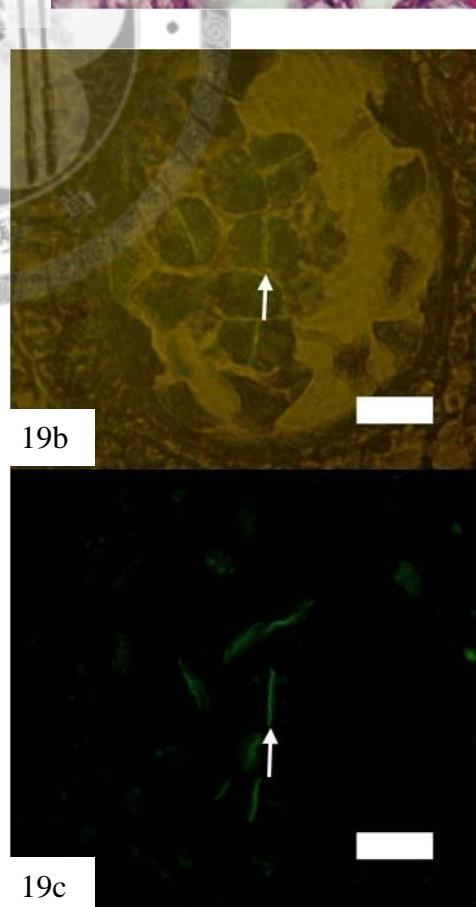
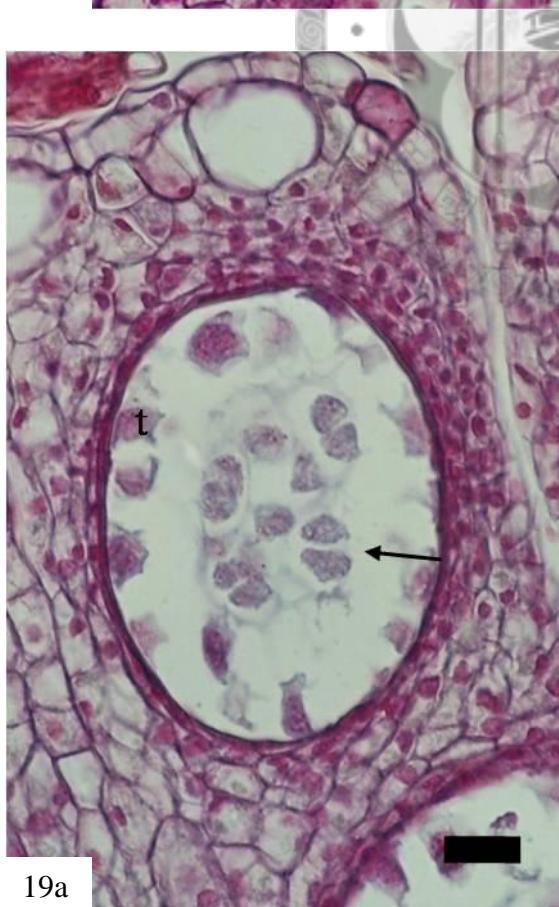
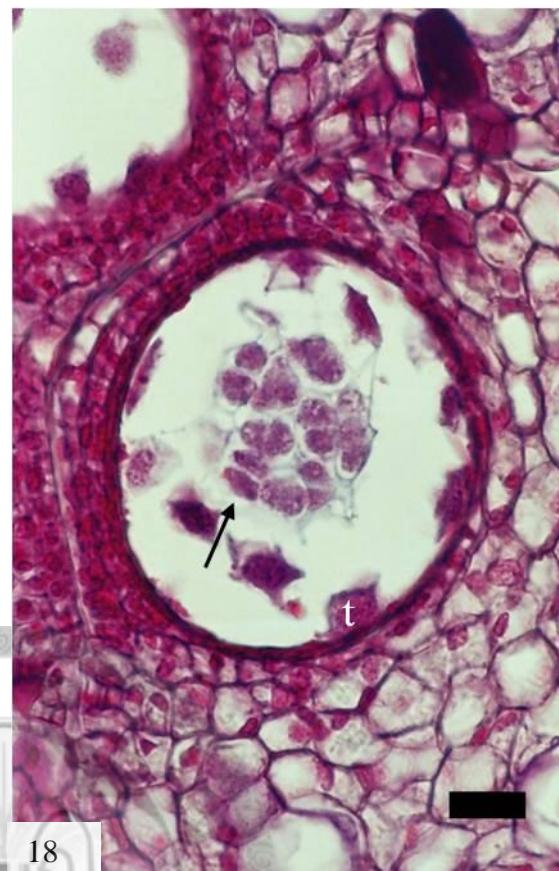


圖 20. 小孢子四分體時期。

- 20a. (LS) 小孢子四分體包被於共同的細胞壁內，以分隔壁分為 4 個子細胞，4 個子細胞之排列呈兩側對稱形(長箭) 或四面體形(短箭)。t：營養層。
Bar=20 μ m。
- 20b. (OCS) 小孢子四分體的 4 個子細胞為 T 字形(箭號) 之排列方式。t：營養層。Bar=20 μ m。
- 20c. (CS) 小孢子四分體(箭號) 經苯胺藍染色，於可見光下觀察之情形。
Bar=20 μ m。
- 20d. (CS) 小孢子四分體(箭號) 經苯胺藍染色，於紫外光激發下，胼胝質壁具螢光反應。Bar=20 μ m。



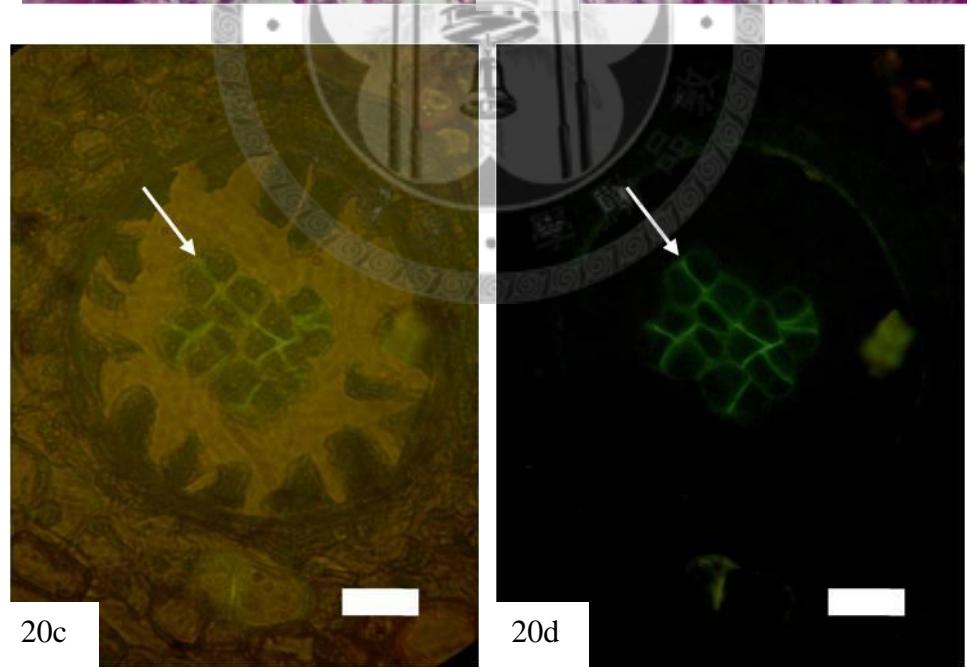
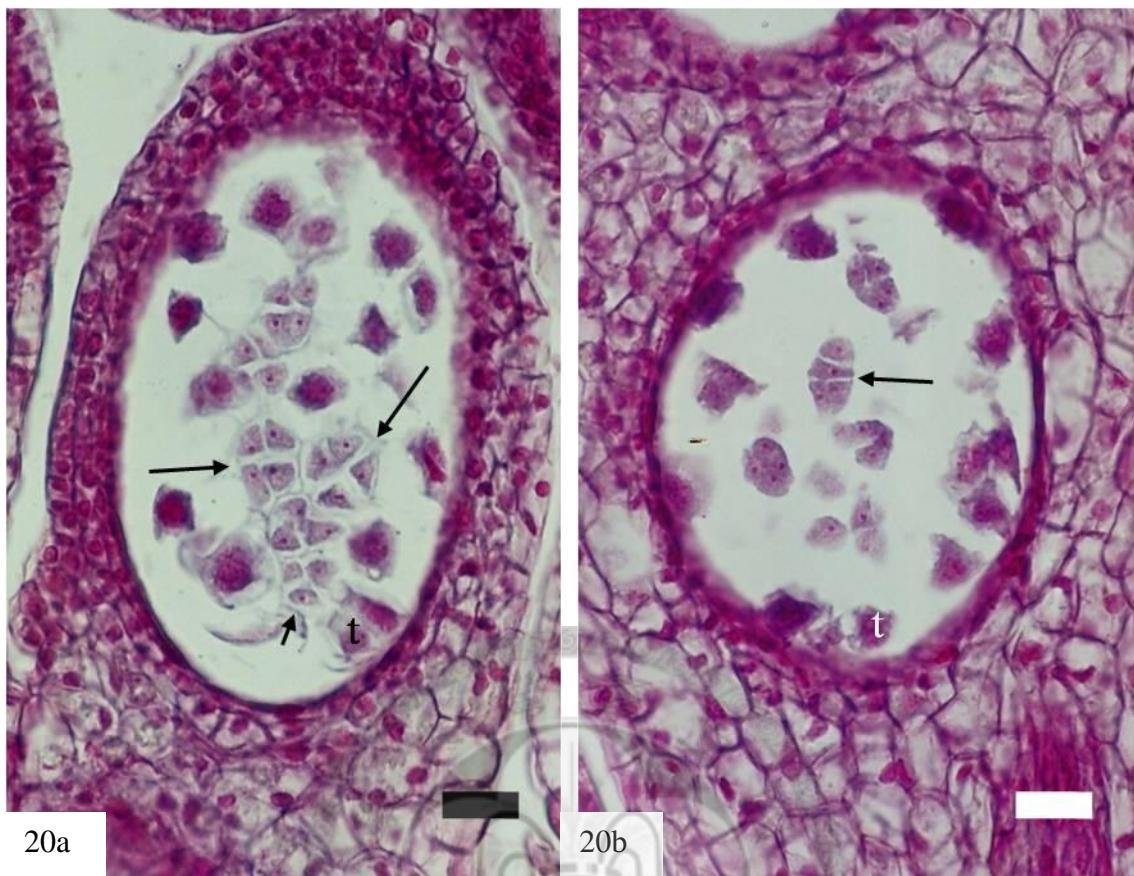
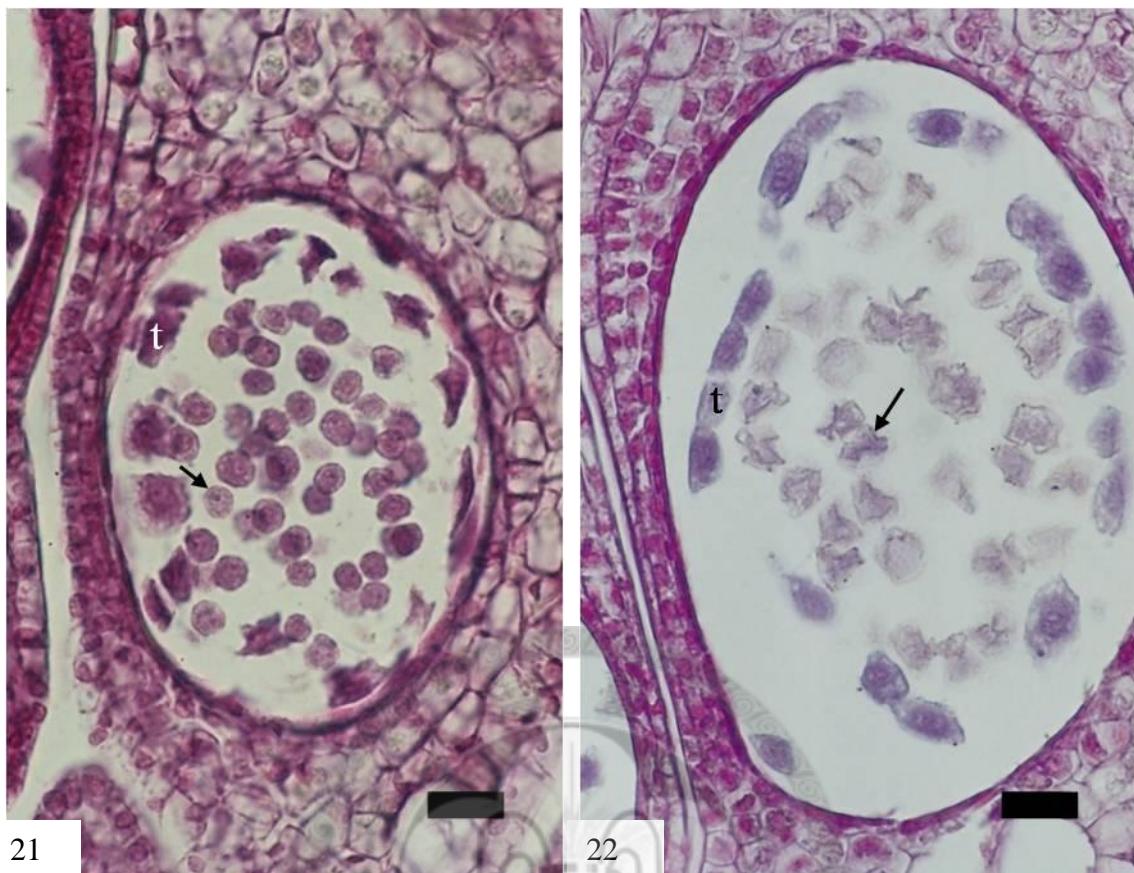


圖 21. (LS) 游離之小孢子(箭號)。t：營養層。Bar=20 μ m。

圖 22. (LS) 不飽滿的游離小孢子 (箭號)，細胞壁薄而呈皺縮狀。t：營養層。

Bar=20 μ m。





21

22



圖 23 2 細胞之花粉粒形成。

23a. (LS) 小孢子形成花粉壁(黑短箭)，並可見小孢子核分裂中期(白長箭)。

此時營養層細胞僅存細胞殘壁(箭頭)。Bar=20 μ m。

23b. (LS) 2 細胞之花粉粒，具有營養細胞(長箭) 與生殖細胞(短箭)，前者位於花粉粒中央，細胞核與核仁均大，後者靠近花粉內壁，細胞壁(箭頭)呈凸透鏡狀橢圓球形，細胞核與核仁較小。花粉粒周圍具有周緣質團(pp)。Bar=20 μ m。

圖 24. (CS) 花藥裂瓣(白短箭之間) 之花藥壁層，表皮層(e) 平周向長方體形，外平周壁向外圓凸，染色深，藥瓣開裂處具二只唇細胞(長箭)，細胞較一般表皮細胞小。內壁層(ed) 細胞垂周向長方體形，細胞壁厚，並於垂周壁上具有纖維狀加厚(虛線箭號)。三層中間層(ml) 細胞平周向扁平狀。Bar=20 μ m。



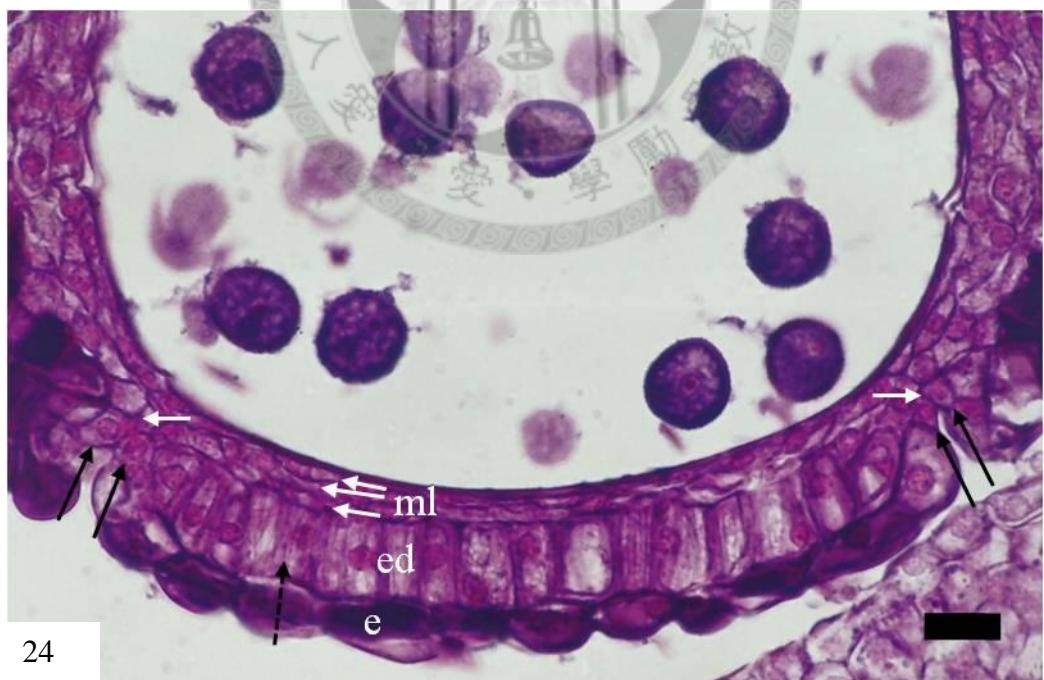
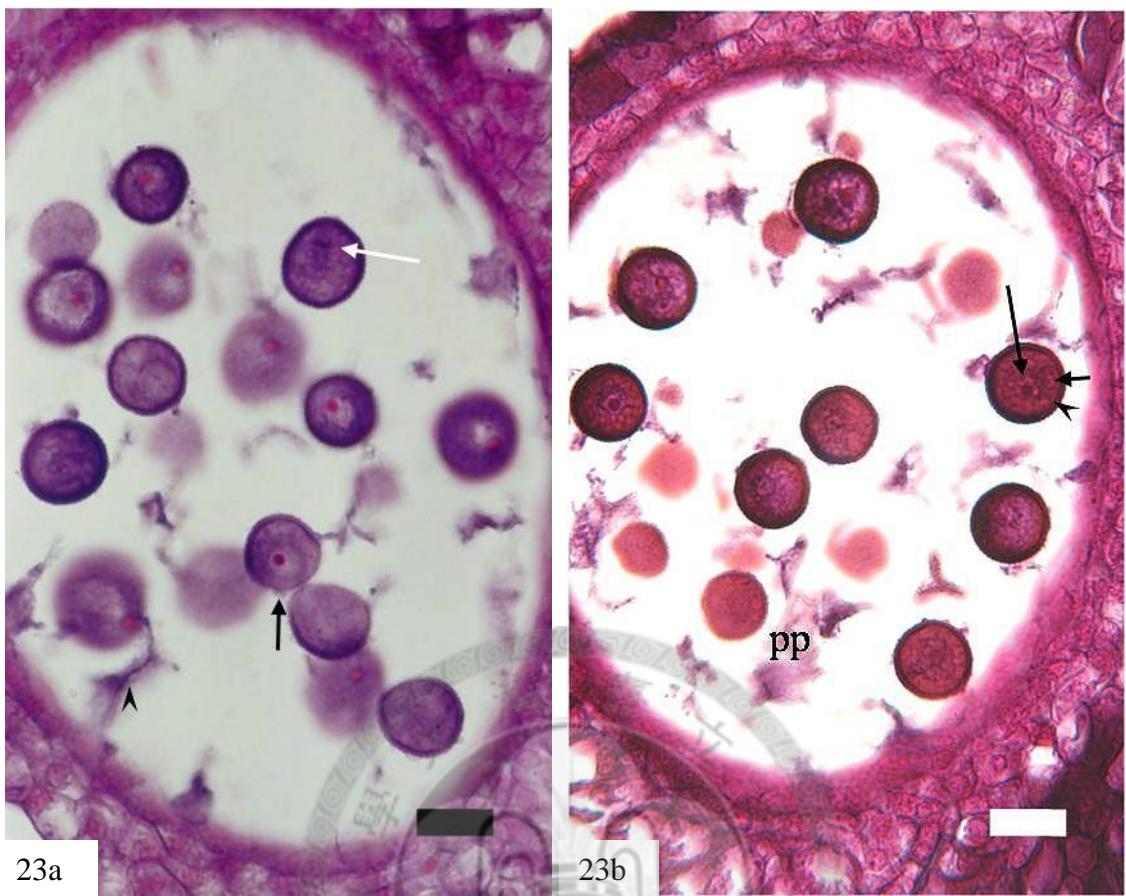


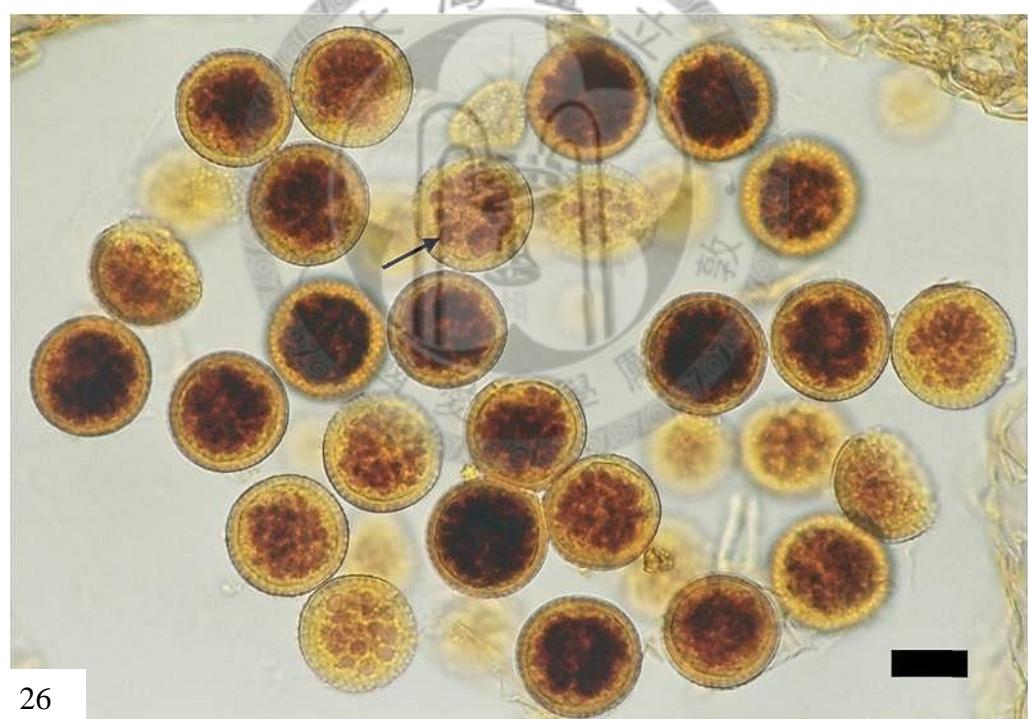
圖 25. (LS) 皺縮狀花粉粒。箭頭：營養層細胞殘壁。Bar=20 μ m。

圖 26. (LS) 經 I₂/KI_(aq)測試，花粉粒內充滿藍黑色澱粉粒(箭號)。Bar=20 μ m。





25



26

圖 27. (LS) 花藥頂端的花粉囊開裂。藥瓣與花藥連接處(兩短箭之間) 表皮層細胞常坍陷，內壁層細胞(長箭) 之內平周壁與垂周壁具次級加厚。se：隔膜。Bar=40 μ m。





27

(二) 雌花器的發育

1. 心皮原體形成

一月上旬，花蕾(直徑約 $460\mu\text{m}$ ，長約 $280\mu\text{m}$) 縱切面(圖 28)，心皮原體位於花蕾中央，為第三輪雄蕊所圍繞，形狀接近圓錐狀突起，高約 7 個細胞，基部徑幅約 11~12 個細胞，此時第一輪、第二輪與第三輪雄蕊原體之高度相近，約為心皮原體的 2 倍高。相同日期，稍大的花蕾(直徑約 $560\mu\text{m}$ ，長約 $340\mu\text{m}$)，一張心皮原體呈環形杯狀(圖 29)，杯口邊緣具有高低差，兩邊緣高度分別為 4~5 個與 11~12 個細胞高，基部徑幅約 16 個細胞，此時之第三輪雄蕊高度約為心皮原體高峰的 2 倍。

一月中旬，心皮呈環形杯狀(圖 30)，杯口邊緣具有高低差，較高之邊緣約 30 層細胞，厚約 6~8 層細胞，較低之邊緣向軸彎曲約 45 度，高約 20 層細胞，厚約 8~10 層細胞。

2. 胚珠原體形成

一月中旬，子房縱切面，一個胚珠原體(ovule primordium) (圖 31) 於子房室中段的心皮內表皮呈球形突起，形成胎座之位置。胚珠原體由一層表皮與其內一團薄壁組織構成，約 8~10 個細胞徑幅(約 $50\text{~}74\mu\text{m}$)，表皮細胞垂周向長方體形至方形，薄壁細胞等徑體形任意排列。表皮細胞下第三個細胞其核(約 $6\mu\text{m}$) 與核仁(約 $2\mu\text{m}$) 較周圍細胞(核約 $3\text{~}4\mu\text{m}$ ，核仁約 $1\mu\text{m}$) 大。

3. 大孢子母細胞形成

一月中下旬，子房之縱切面(圖 32)，其內壁著生一枚倒生胚珠(anatropous ovule)，珠心長軸與珠柄約夾 30 度，大孢子母細胞位於胚珠表皮下第 5 層，長方體形，長軸指向珠心頂端，大小約 $16\text{~}18\times 24\mu\text{m}$ ，垂周壁厚，約 $2\text{~}6\mu\text{m}$ ，細胞核大，約 $6\text{~}10\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ 。珠心表皮下具一層次表皮，與表皮層細胞有共同垂周壁，此 2 層細胞構成珠心帽(nucellar cap)。次表皮層與大孢子母細胞之間的 3 層細胞，另成一垂周向行列，是為珠心組織(nucellus)。珠心帽與珠心組織細胞均平周向長方體形，約 $4\text{~}6\times 10\mu\text{m}$ ，核約 $5\mu\text{m}$ 。此時內珠被約 3~4 個細胞高度，近珠心高度的

一半，寬 2~3 個細胞；外珠被長寬均 2~3 個細胞，位於內珠被背軸面基部。

一月中下旬，子房之橫切面(圖 33)，胚珠中具有兩個大孢子母細胞，垂周向橢圓體形，兩側相鄰並列，細胞各約 $16 \times 26\mu\text{m}$ 與 $16 \times 25\mu\text{m}$ ，垂周壁約厚 $2\mu\text{m}$ ，細胞核約 $6 \sim 8\mu\text{m}$ 與 $7 \sim 9\mu\text{m}$ ，核仁約 $3\mu\text{m}$ 。

4. 大孢子母細胞減數分裂

一月中下旬，大孢子母細胞接近減數分裂第一階段前期(圖 34)，細胞核大，約 $8 \sim 14\mu\text{m}$ ，且具染色絲，核仁約 $2\mu\text{m}$ ，細胞形狀為垂周向長方體形，約 $20 \times 40\mu\text{m}$ ，垂周壁約 $2 \sim 3\mu\text{m}$ 厚，內、外平周壁斜向平行，厚約 $4\mu\text{m}$ 。珠心表皮至大孢子母細胞之間的 5 層細胞，分為表皮與次表皮 2 層細胞構成的珠心帽，和 3 層細胞構成的珠心組織。此時內珠被 5~6 個細胞高度，約珠心高度的 $4/5$ ，寬 2~3 個細胞，外珠被高約 3~5 個細胞，約達珠心的 $1/2$ ，寬約 3~4 個細胞。

一月中下旬，大孢子母細胞減數分裂第一階段結束，產生大孢子二分體(圖 35)，2 個子細胞排列垂直珠心頂端表皮，2 細胞之核與核仁大小相近，分別約 $6\mu\text{m}$ 與 $2\mu\text{m}$ ，細胞形狀接近方形或梯形，靠近珠心表皮的細胞約 $12 \times 18\mu\text{m}$ ，另一個細胞約 $12 \times 12\mu\text{m}$ 。珠心帽 2 層細胞，珠心組織約 3~4 層細胞。內珠被約 5 個細胞高度，與珠心同高，寬 2~3 個細胞，外珠被約 5~6 個細胞高，寬約 3~4 個細胞，高度約達珠心的 $1/2$ 。

一月中下旬，大孢子母細胞減數分裂第二階段結束，產生大孢子四分體(圖 36)，4 個子細胞排列為直線形(linear)，長軸指向珠心頂端，靠近珠心表皮 3 個細胞扁方形，由珠心表皮方向數來第一及第二個細胞小，約 $4 \times 12\mu\text{m}$ ，後者細胞內無觀察到原生質；由珠心表皮數來第三個細胞次大，約 $6 \sim 10 \times 12\mu\text{m}$ ，細胞內具原生質；遠離珠心表皮之細胞最大，近圓柱體形，兩個底面不平行，寬約 $14\mu\text{m}$ ，高約 $16 \sim 20\mu\text{m}$ ，靠珠心頂端具有液胞，細胞質濃，核約 $5\mu\text{m}$ 。珠心帽 2~3 層細胞，珠心組織約 3~4 層細胞。內珠被約 7 個細胞高，接近珠心高度的 $4/5$ ，寬 2~3 個細胞，外珠被約 3~4 個細胞高，寬約 3 個細胞，高度約達珠心的 $1/2$ 。

5. 大孢子形成

一月中下旬，胚珠縱切面(圖 37)，珠心內具一個大孢子，位於珠心頂端表皮下約第 9 層細胞，為兩端圓鈍的短棒狀，其長軸垂直珠心頂端珠心表皮，長約 $42\mu\text{m}$ ，寬約 $20\mu\text{m}$ ，大孢子內具一個橢圓球形細胞核，約 $7\sim10\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ 。大孢子靠珠心表皮端之相鄰細胞梯形，外平周壁為較短之底，底與高約 $8\sim12\times10\mu\text{m}$ ，四面細胞壁均向細胞內凹，細胞質染色深，核小，為退化不具功能之大孢子。此時珠心帽約 3~4 層細胞，厚約 $20\mu\text{m}$ ，珠心組織約 4~5 層細胞，厚約 $40\mu\text{m}$ ，內珠被達珠心頂端，兩邊緣相距約 $30\mu\text{m}$ ，外珠被高度約與珠心頂端同高，約 4 個細胞寬。

6. 胚囊二核

一月中下旬，二核胚囊沿珠心頂端至合點方向長棍棒形(圖 38a、b)，約 $25\times130\mu\text{m}$ ，1 核位於胚囊內靠近珠心頂端 $1/6$ 處，另 1 核位於靠近合點端 $1/3$ 處，2 核大小相同，約 $7\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ 。此時之珠心頂端最外層為 4~5 層細胞的珠心帽，約 $30\mu\text{m}$ 厚，其下的珠心組織約 1~2 層細胞，約 $16\mu\text{m}$ 厚。內珠被達到珠心頂端，兩邊緣相距約 $44\mu\text{m}$ ，寬 2~3 個細胞，外珠被約達珠心組織的 $4/5$ 高，寬約 3~5 個細胞，約 $33\sim50\mu\text{m}$ 。

7. 胚囊四核

一月中下旬，胚珠縱切面(圖 39a~c)，胚囊沿珠孔至合點方向長棍棒形，長約 $290\sim300\mu\text{m}$ ，珠孔端較寬約 $40\mu\text{m}$ ，合點端較窄，約 $15\mu\text{m}$ 。胚囊於珠孔端具有 2 個大小相近的核(圖 39a)，約 $10\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\sim3\mu\text{m}$ ，合點端另有 2 個大小相近的核(圖 39b、c)，約 $7\sim8\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ ，此為 4 核胚囊時期。此時之珠心頂端最外層為 2~3 層細胞構成的珠心帽，約 $30\sim33\mu\text{m}$ 厚，其下的珠心組織約 3~4 層細胞，約 $16\mu\text{m}$ 厚，內珠被約 2~3 層細胞厚，於珠心頂端相接形成珠孔(圖 39a)，珠孔頂端突出外珠被而與珠柄接觸。外珠被稍較珠心組織頂端為高。

8. 胚囊六核與二個助細胞

一月中下旬，胚珠斜縱切面(圖 40a~e)，胚囊沿珠孔至合點方向長匙形，珠孔端較寬，約 $45\mu\text{m}$ ，合點端較窄，約 $8\sim10\mu\text{m}$ 。胚囊珠孔端具有 2 個助細胞(圖 40a)

與 2 個核(圖 40b)，2 個助細胞相鄰靠著胚囊珠孔端之內緣，細胞形狀半球體形至橢圓體形，細胞直徑約 $10\sim15\mu\text{m}$ ，2 細胞內各有 1 核，徑約 $4\sim5\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ ；胚囊珠孔端 2 個核(圖 40b)，其中 1 個與胚囊珠孔端內緣接觸，核徑約 $5\sim7\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ ，另 1 個直徑約 $10\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ 。胚囊中段內有 2 個核(圖 40c)，核徑約 $6\sim8\mu\text{m}$ ，核仁約 $1\sim2\mu\text{m}$ ，胚囊靠合點端約 $2/5$ 處，內有 1 個核(圖 40d)，核徑約 $7\sim8\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ ，胚囊合點端約 $1/10$ 處，內有 1 個核(圖 40e)，核徑約 $5\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ 。

此時之珠心頂端最外層為 3~4 層細胞構成的珠心帽(圖 40a、b)，約 $24\sim26\mu\text{m}$ 厚，其下的珠心組織約 2~3 層細胞，約 $16\sim17\mu\text{m}$ 厚，內珠被約 2~3 層細胞厚，於珠心頂端相接形成珠孔(圖 40a)。胚囊四周約 3~4 層珠心細胞大(圖 40c、d)，橢圓體形至長橢緣體形，其長軸與胚囊長軸平行，細胞寬可自約 $7.5\mu\text{m}$ 至 $25\mu\text{m}$ 。

9. 成熟胚囊

二月上旬，胚珠縱切面(圖 41a~c)，胚囊沿珠孔至合點方向長匙形，珠孔端較寬，約 $55\mu\text{m}$ ，合點端較窄，約 $12\mu\text{m}$ 。胚囊珠孔端具有 2 個助細胞(圖 41a) 與 1 個卵細胞(圖 41b)，2 個助細胞相鄰靠著胚囊珠孔端之內緣，其中 1 個助細胞近正三角形，邊長約 $13\sim15\mu\text{m}$ ，1 核，徑約 $7\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ ，另 1 個助細胞沿珠孔至合點方向橢圓體，直徑約 $12\times20\mu\text{m}$ ，1 核，徑約 $7\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ 。卵細胞近倒三角形，其底靠著胚囊珠孔端之內緣，約 $26\sim28\mu\text{m}$ ，高約 $20\mu\text{m}$ ，卵核約 $7\mu\text{m}$ ，核仁約 $1\sim2\mu\text{m}$ 。胚囊近珠孔 $1/5$ 處看見一大核(圖 41c)，直徑約 $12\sim13\mu\text{m}$ ，具有兩個核仁，核仁約 $2\sim3\mu\text{m}$ ，此核為次級核。

珠心頂端為 4~5 層細胞構成的珠心帽(圖 41a、b)，厚約 $35\mu\text{m}$ ，內珠被寬 2~3 層細胞，於珠心帽外相接形成珠孔(圖 41a、b)，或也有內珠被達珠心帽側方而露出珠心帽之情形(圖 42)。胚囊四周約 3~4 層珠心細胞大(圖 41c)，橢圓體形至長橢緣體形，其長軸與胚囊長軸平行，細胞寬可自約 $7.5\mu\text{m}$ 至 $25\mu\text{m}$ 。

圖 28. (LS) 心皮原體(cp) 位於花蕾中央，為第三輪雄蕊(s3) 所圍繞。s1：第一輪雄蕊。s2：第二輪雄蕊。te1：第一輪花被片。te2：第二輪花被片。Bar =40 μm 。

圖 29. (LS) 心皮原體(cp) 環形杯狀，杯口邊緣具有高低差。s1：第一輪雄蕊。s2：第二輪雄蕊。te1：第一輪花被片。te2：第二輪花被片。Bar=40 μm 。



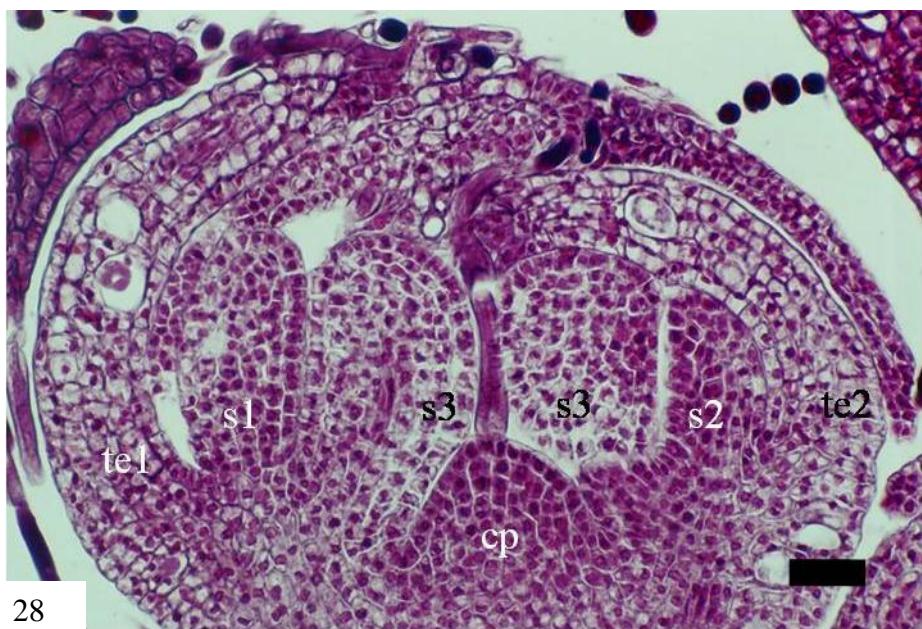


圖 30. (LS) 心皮(ca) 呈環形杯狀，杯口邊緣具有高低差，較低之邊緣向軸彎曲。

Bar =20 μ m。

圖 31. (LS) 子房(o) 內一個胚珠原體(op)，表皮下第 3 個細胞(箭號) 細胞核與核仁大形。(此切片為胚珠原體之斜橫切面，是切到胚珠原體之第二片連續片，切片厚度為 9 μ m，因此約切到胚珠原體 10~18 μ m 深；而胚珠原體表皮細胞垂周向長度約 8 μ m，表皮內細胞垂周向長度約 6~8 μ m，推算此切面約為表皮下第 1 或第 2 層細胞。) Bar =20 μ m。



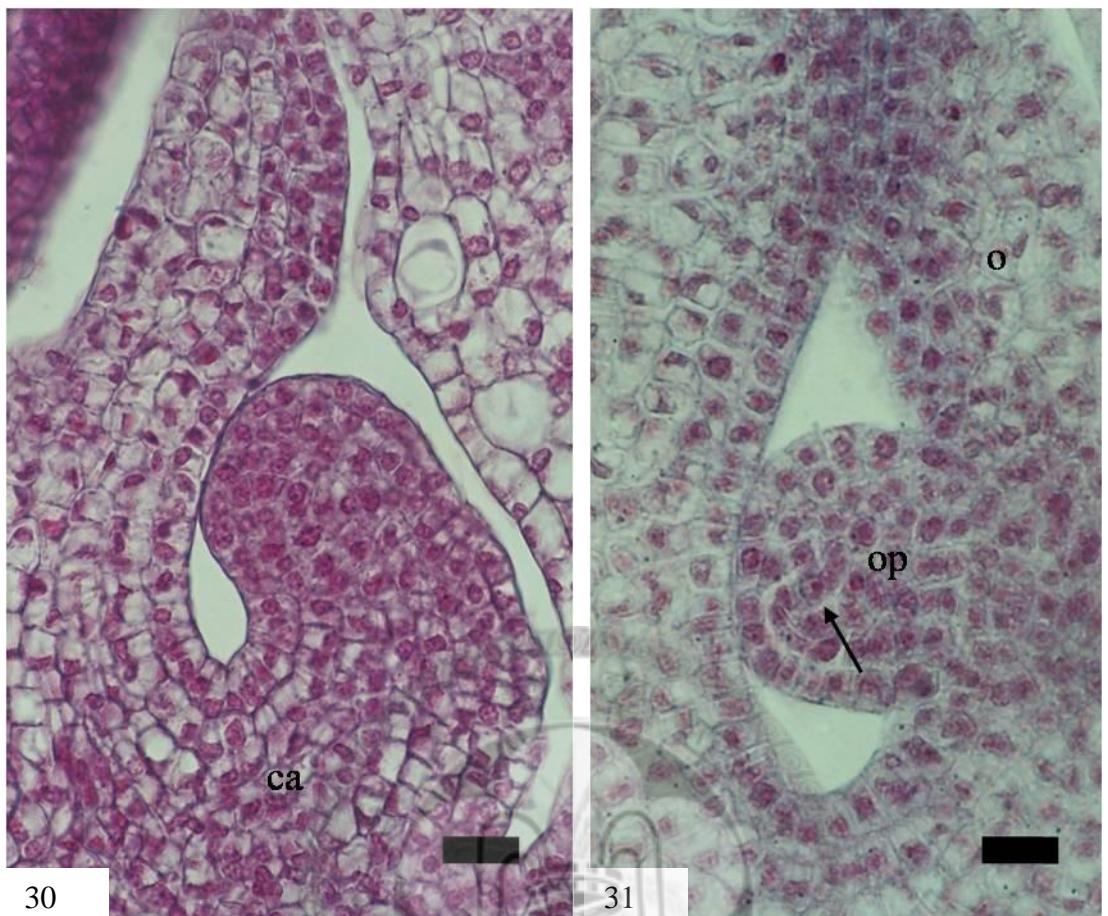


圖 32. (LS) 胚珠倒生，珠心頂端表皮下第 5 層，具一個大孢子母細胞(箭頭)。f：珠柄。ii：內珠被。nc：珠心帽。oi：外珠被。Bar=20 μ m。

圖 33. (CS) 子房(o) 橫切面，珠心頂端表皮下第 2~3 層，具二個大孢子母細胞(箭頭)。ii：內珠被。nc：珠心帽。Bar=20 μ m。

圖 34. (CS) 子房(o) 橫切面，珠心頂端表皮下第 5 層，具一個大孢子母細胞(箭頭)，細胞核內具染色絲。ii：內珠被。nc：珠心帽。oi：外珠被。Bar=20 μ m。

圖 35. (OCS) 子房(o) 斜橫切面，珠心頂端表皮下第 5 層，具一個大孢子二分體(箭頭)。ii：內珠被。nc：珠心帽。oi：外珠被。Bar=20 μ m。



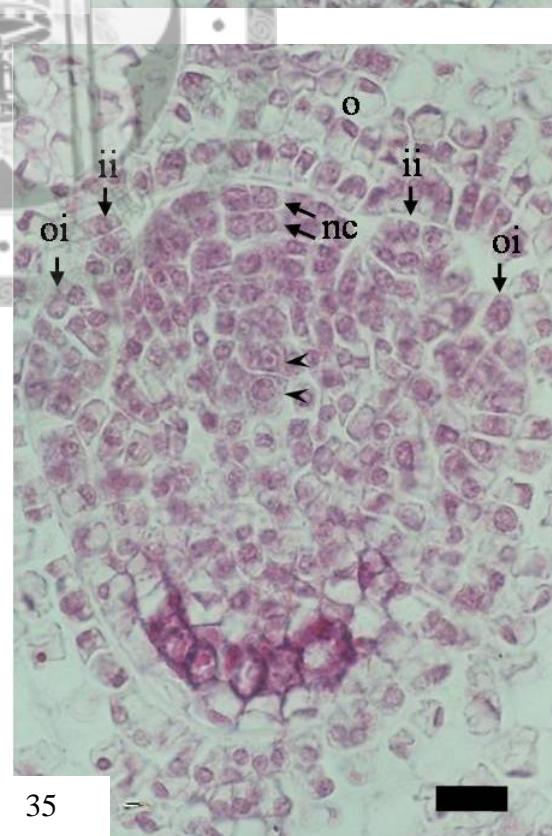
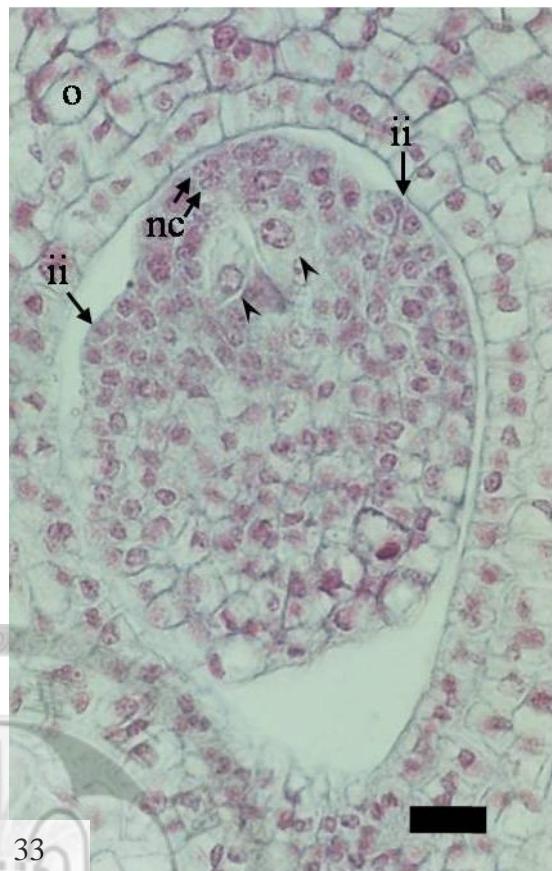
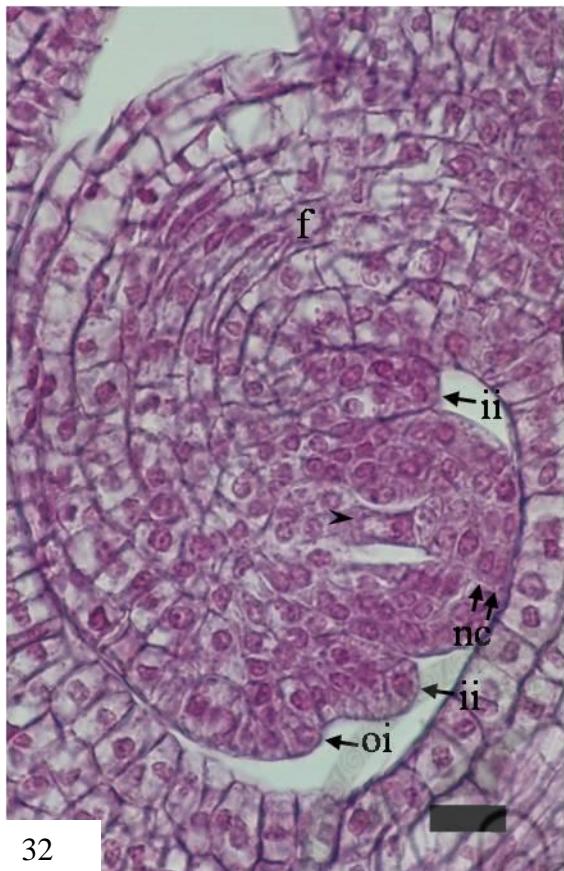


圖 36. (CS) 子房(o) 橫切面。珠心(n) 內具一個大孢子四分體，由珠心表皮數來第 2 個細胞小(箭頭)，無原生質；由珠心表皮數來第 1 及第 3 個細胞次大(箭號)，具原生質；遠離珠心表皮之細胞最大(粗箭)，具原生質。ii：內珠被。oi：外珠被。◎：液胞。Bar=20 μ m。

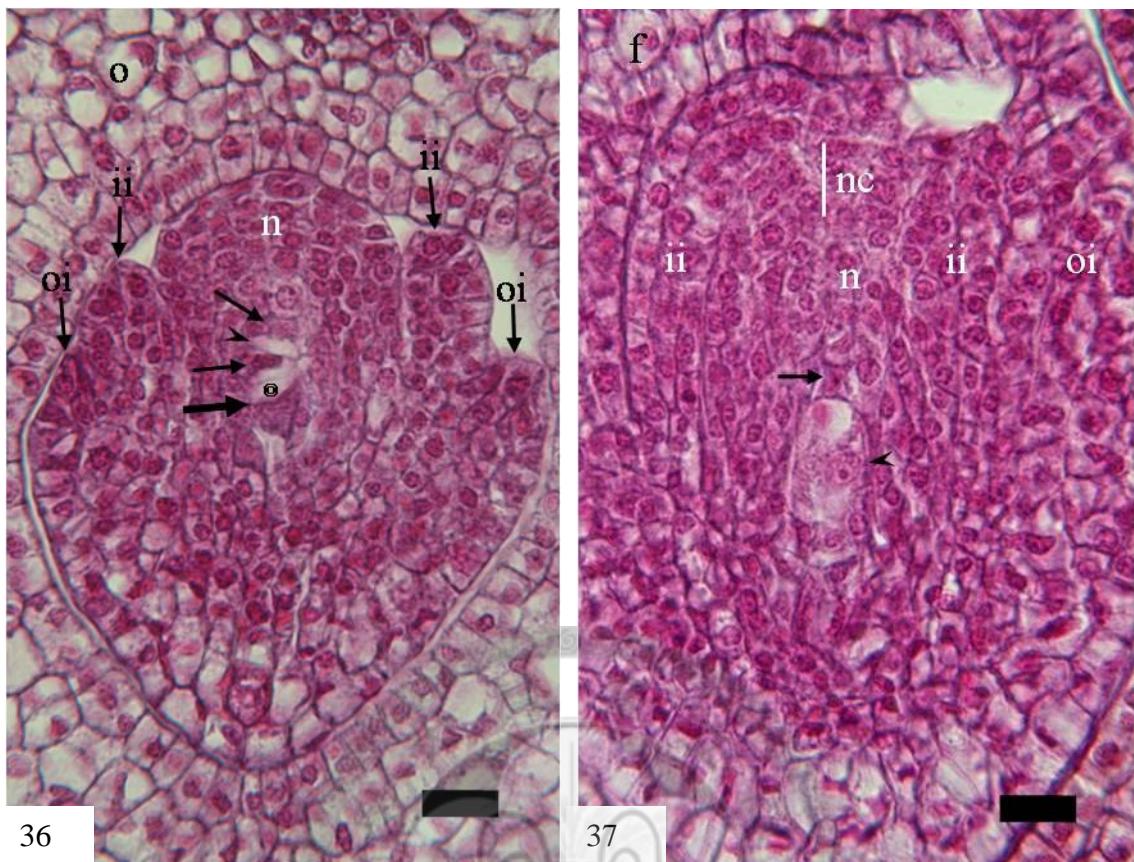
圖 37. (LS) 珠心(n) 內 1 個功能性大孢子(箭頭)，靠珠心頂端相鄰 1 個退化大孢子之殘遺(箭號)。f：珠柄。ii：內珠被。nc：珠心帽。oi：外珠被。Bar=20 μ m。

圖 38. 胚囊二核時期。

38a. (LS) 胚囊靠近珠孔端具一細胞核(箭頭)。ii：內珠被。n：珠心。nc：珠心帽。oi：外珠被。Bar=20 μ m。

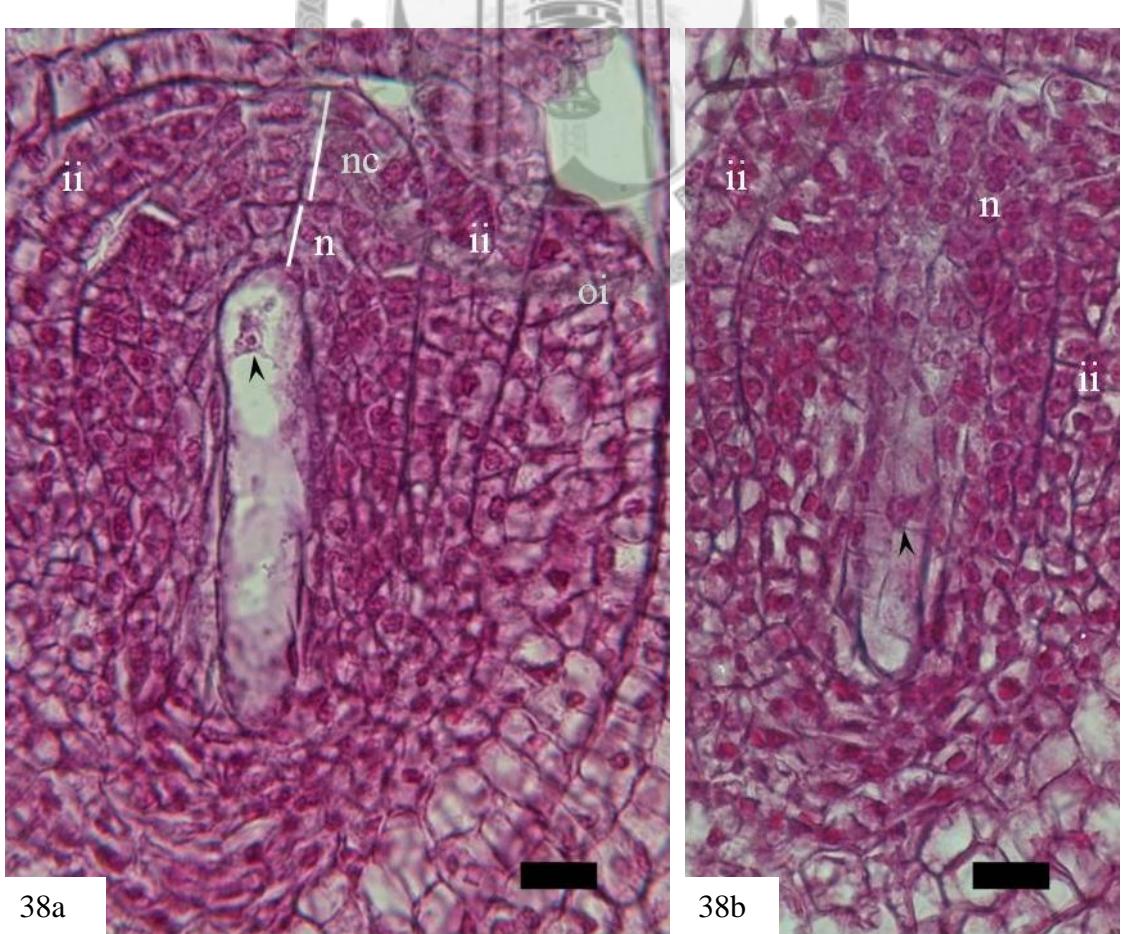
38b. (LS) 圖 38a 之連續片。胚囊靠近合點端具一細胞核(箭頭)。ii：內珠被。n：珠心。Bar=20 μ m。





36

37



38a

38b

圖 39. 胚囊四核時期。

39a. (LS) 胚囊珠孔端之縱切面，胚囊內具 2 個細胞核(箭頭)。f：珠柄。ii：內珠被。m：珠孔。n：珠心。nc：珠心帽。oi：外珠被。Bar=20 μ m。

39b. (LS) 圖 39a 之連續片，為胚囊合點端之縱切面，胚囊內具 1 個細胞核(箭頭)。Bar=20 μ m。

39c. (LS) 與圖 39b 同一張切片而焦點不同，為胚囊合點端之縱切面，胚囊內具 1 個細胞核(箭頭)Bar=20 μ m。



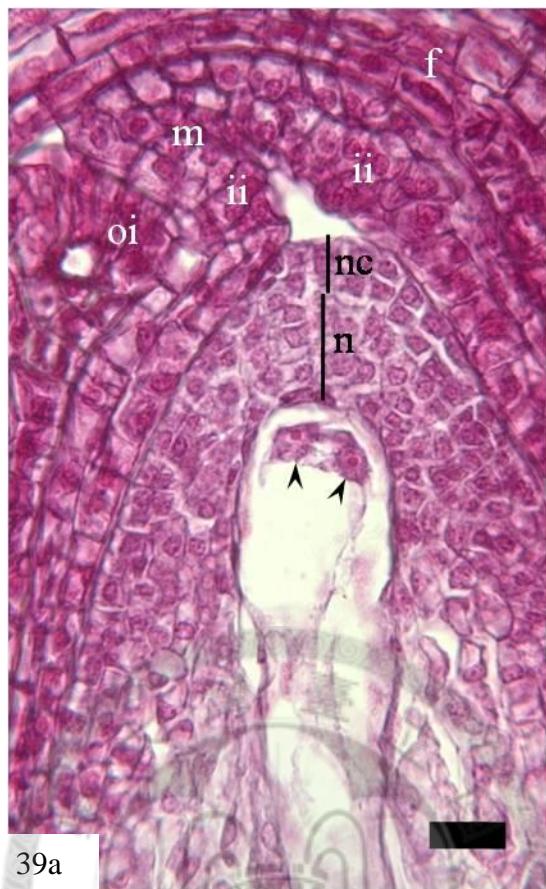


圖 40. 胚囊六核與二個助細胞時期。

40a. (OLS) 胚囊珠孔端具有 2 個助細胞(箭頭)。ii：內珠被。m：珠孔。n：珠心。nc：珠心帽。Bar=20 μ m。

40b. (OLS) 圖 40a 之連續片。胚囊珠孔端具有 2 個核(箭頭)。ii：內珠被。n：珠心。nc：珠心帽。Bar=20 μ m。

40c. (OLS) 圖 40a 之連續片。胚囊中段，內有 2 個核(箭頭)。n：珠心。Bar=20 μ m。

40d. (OLS) 圖 40a 之連續片。胚囊靠合點端約 2/5 處，內有 1 個核。n：珠心。Bar=20 μ m。

40e. (OLS) 圖 40a 之連續片。胚囊合點端約 1/10 處，內有 1 個核。Bar=20 μ m。



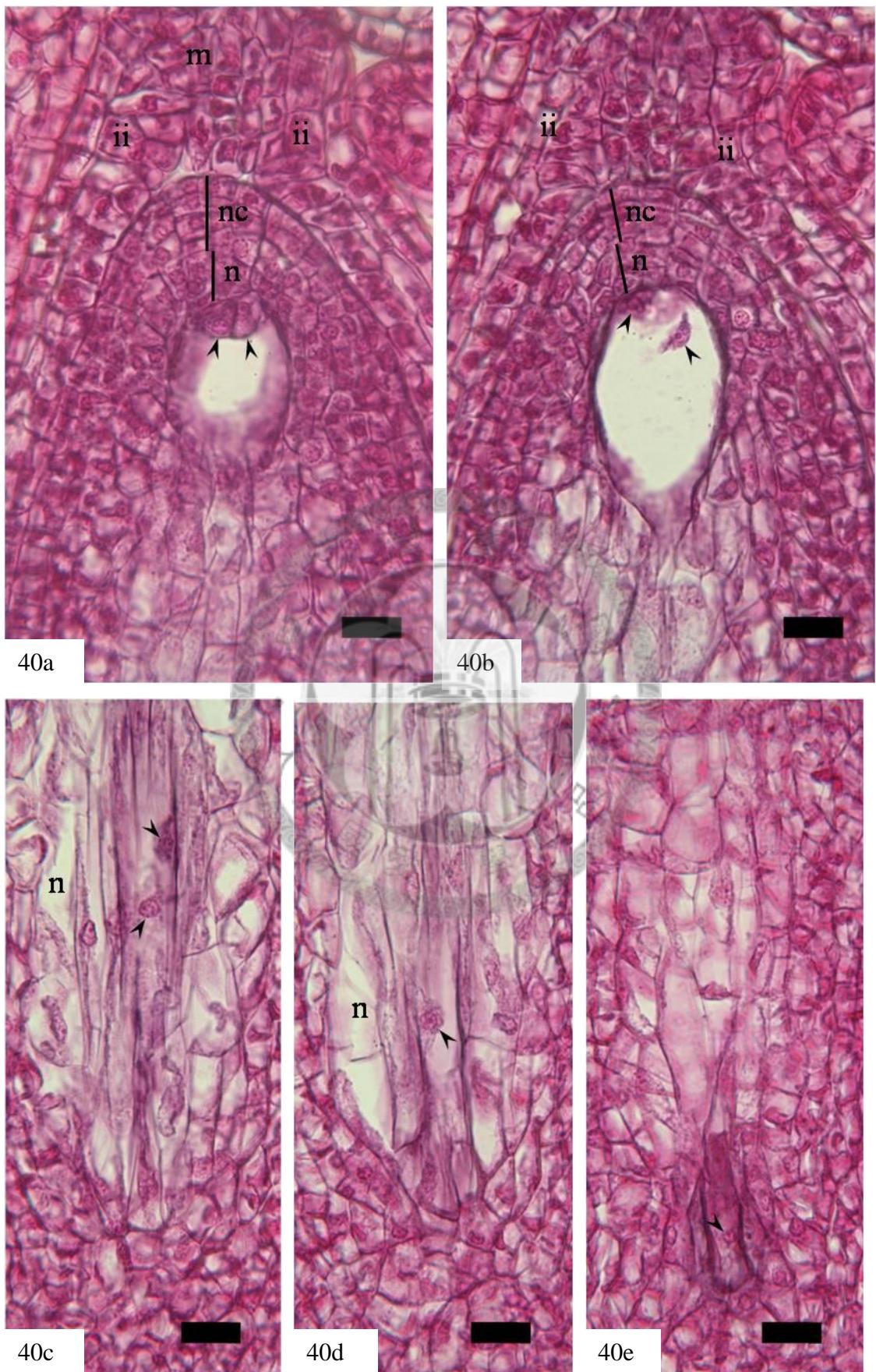


圖 41. 成熟胚囊時期。

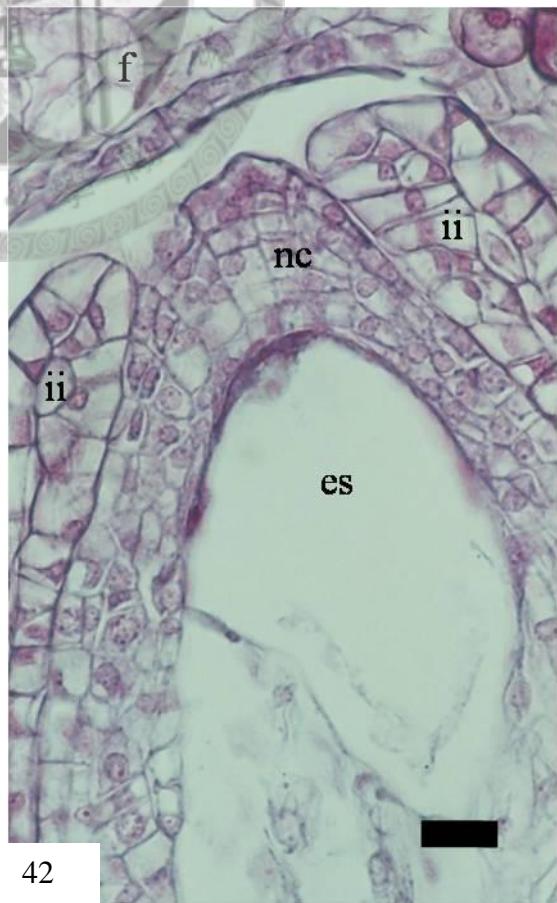
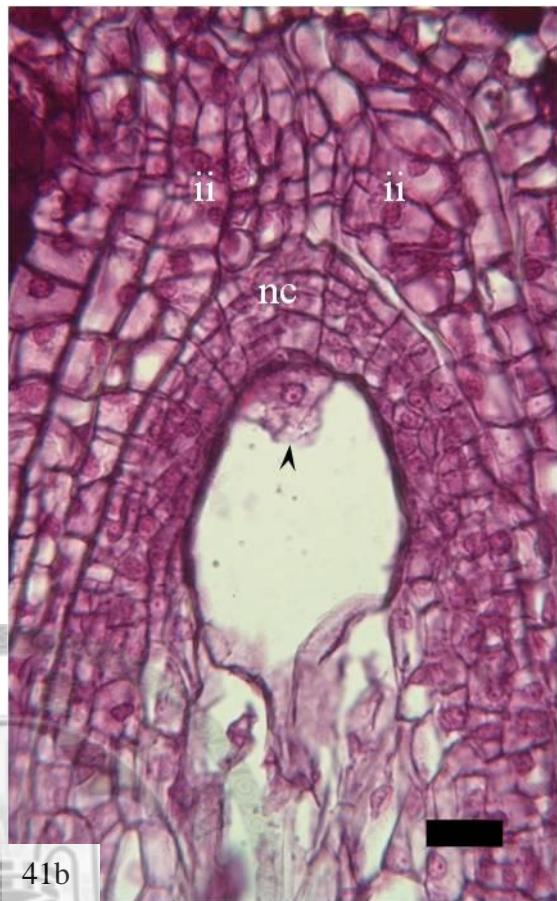
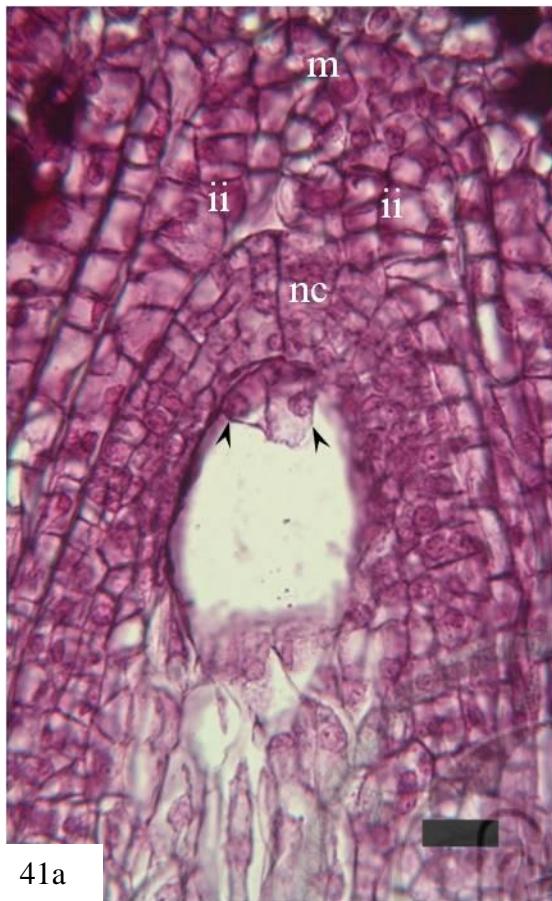
41a. (LS) 胚囊珠孔端具有 2 個助細胞(箭頭)。ii：內珠被。m：珠孔。nc：珠心帽。Bar=20 μ m。

41b. (LS) 圖 41a 之連續片。胚囊珠孔端具有 1 個卵細胞(箭頭)。ii：內珠被。nc：珠心帽。Bar=20 μ m。

41c. (LS) 圖 41a 之連續片。胚囊近珠孔端 1/5 處，1 大核具有 2 個核仁，為次級核(箭頭)。ii：內珠被。n：珠心。Bar=20 μ m。

圖 42. (LS) 內珠被(ii) 位於珠心帽(nc) 周圍。f：珠柄。es：胚囊。Bar=20 μ m。





(三) 胚及胚乳的發育

1. 接合子

三月中旬，胚珠縱切面(圖 43a~e)，胚囊匙形，長約 $290\mu\text{m}$ ，珠孔端最寬處約 $110\mu\text{m}$ ，合點端最窄處約 $16\mu\text{m}$ 。胚囊珠孔端為 1 枚接合子(圖 43b)，細胞近橢圓球形，約 $12\sim 18\mu\text{m}$ ，核約 $7\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ ，兩個退化之助細胞(圖 43a) 位於珠孔端，形狀不規則，一個仍可見一小核，約 $4\mu\text{m}$ ，另一個反足細胞不具核，細胞內染色深，具一短棒狀深色區域，約 $2\times 5\mu\text{m}$ 。2 枚次級胚乳核(圖 43d、e) 位於胚囊近珠孔端 $1/3$ 處，橢圓球形至圓球形，大小分別約 $10\sim 14\mu\text{m}$ 與 $12\mu\text{m}$ ，核仁約 $4\mu\text{m}$ 。

四月上旬，胚囊仍保持接合子階段(圖 45)，接合子體積大，近球體，徑約 $24\mu\text{m}$ ，核約 $6\sim 10\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ ，珠孔端可見花粉管殘遺，直徑約一個珠心帽細胞的寬幅相等，約 $6\sim 8\mu\text{m}$ 。

2. 胚乳發育

三月中旬，接合子階段之胚囊(圖 44)，經連續片計算約 13 個胚乳核，胚囊珠孔端具有垂周向的細胞壁，連接胚囊兩側，將胚乳核區隔為數個近圓柱體形的細胞，細胞寬約 $48\sim 82\mu\text{m}$ ，高約 $44\sim 60\mu\text{m}$ ，核約 $10\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ 。

四月中旬，胚囊為 2 細胞原胚時期，此時胚乳組織沿珠孔至合點方向橢圓球形(圖 46b)，寬與長約 $1300\times 2500\mu\text{m}$ ，胚乳組織邊緣之細胞垂周向長方體形，約 $100\sim 180\times 140\sim 240\mu\text{m}$ ，中央的胚乳組織細胞較大，近等徑體形，徑約 $360\mu\text{m}$ 。胚乳組織近合點端的細胞壁末端開放而不相連接(圖 46b)。

3. 原胚二、四、八細胞

四月中旬，胚囊為 2 細胞原胚(圖 46a) 時期，2 細胞沿珠孔至合點方向排列，靠近珠孔端者，與胚囊內緣相接觸，細胞大，平周向橢球形至梯形，約 $16\sim 24\times 20\mu\text{m}$ ，細胞核約 $4\mu\text{m}$ ，細胞內具大液胞，是為基細胞(base cell)(圖 46a)；另一遠離珠孔端之細胞，細胞小，近倒三角形，與基細胞接觸之底約 $16\mu\text{m}$ ，高約 $10\mu\text{m}$ ，細胞核大，約 $6\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ ，細胞質濃，為頂細胞(apical cell)(圖 46a)。

珠孔端珠心帽細胞平周向長方體形，排列緊密，珠心組織 5~7 層細胞厚(圖 46a)，由胚囊兩側以至於合點端，厚度逐漸由約 $60\mu\text{m}$ 增加至約 $120\mu\text{m}$ (圖 46b)。種皮厚約 $200\sim 280\mu\text{m}$ (圖 46b)，內種皮約 3 層細胞，厚度約 $10\sim 40\mu\text{m}$ ，細胞平周向長橢球形，緊鄰外種皮內緣；外種皮約 4~6 層細胞，厚度約 $183\sim 240\mu\text{m}$ ，除了外層表皮細胞垂周向長方體形外，其他層細胞平周向長橢球形，細胞較內種皮之細胞大。

四月中旬，基細胞與頂細胞各產生一道垂周壁，且兩道垂周壁互相垂直，形成 4 細胞原胚(圖 47a、b)。靠近珠孔端之 2 個細胞，細胞大，垂周向長方體形，約 $14\times 20\sim 22\mu\text{m}$ ，液胞大，細胞核約 $4\sim 5\mu\text{m}$ ，核仁約 $1\mu\text{m}$ ，此 2 個細胞構成懸柄(suspensor)。遠離珠孔端 2 細胞近倒三角形，與基細胞接觸之底約 $12\mu\text{m}$ ，高分別約 $10\mu\text{m}$ 與 $18\mu\text{m}$ ，細胞核大小相近，約 $6\sim 7\mu\text{m}$ ，核仁約 $3\mu\text{m}$ ，細胞質濃。

此時於果實先端縱切面(圖 47c)，可觀察到果皮(pericarp) 包覆於種皮(seed coat) 外，果皮厚度約 $500\sim 650\mu\text{m}$ ，其外表皮層細胞垂周向長方體形，細胞長約 $35\sim 40\mu\text{m}$ ，外平周壁增厚，約有 $10\mu\text{m}$ ，外表皮層下方約 3~8 層薄壁組織染色深紅，常排列為垂周向行列，行列長約 $60\sim 175\mu\text{m}$ 。果皮內薄壁組織約厚 $400\sim 450\mu\text{m}$ 。果皮內表皮細胞垂周向長方體形，細胞長約 $10\sim 25\mu\text{m}$ 。種皮(seed coat) 包覆胚囊，由果實基部向末端逐漸增厚。種皮包含外種皮(testa) 及內種皮(tegment)，外種皮較厚，約 $95\sim 110\mu\text{m}$ ，內種皮較薄，約 $5\sim 60\mu\text{m}$ ，

四月中旬，原胚 8 細胞時期(圖 48a~d)，基細胞被兩道互相垂直，形成 T 字形的垂周壁，分為 1 大(圖 48b) 2 小(圖 48b、c) 的 3 個細胞，較大的細胞約 $18\sim 22\mu\text{m}$ ，核約 $8\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ ，較小的 2 個細胞約 $14\sim 22\mu\text{m}$ ，其核約與 $6\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ ，此 3 個細胞構成懸柄。頂細胞被兩道互相垂直之垂周壁分為 4 個細胞，其中一個再由一道斜平周壁分成 2 個細胞，共 5 個細胞，較懸柄細胞小，縱切面呈三角形或倒三角形，底與高約 $12\mu\text{m}$ 與 $10\mu\text{m}$ ，細胞質濃，細胞核約 $2\sim 6\mu\text{m}$ ，核仁約 $2\mu\text{m}$ 。

胚囊中央為多數胚乳組織(圖 48d)，靠近邊緣之細胞小且呈壓扁狀，約

20~60 μm ，胚乳中央細胞大形，近等徑體，徑約 75~90 μm 。珠心之珠孔端為 3~5 層細胞的珠心帽(圖 48c)，厚約 30 μm ，胚囊兩側之珠心則約 4~5 層細胞(圖 48d)，厚約 50~125 μm 。種皮主要由外種皮構成，約 7~10 層平周向長方體形或橢圓球形之細胞(圖 48d)，厚約 70~120 μm ；內種皮位於外種皮內緣，厚度約 10 μm 。果皮內緣表皮垂周向長方體形(圖 48d)，細胞壁木質加厚，為內果皮(endocarp)，厚約 23~25 μm 。

4. 球形胚

五月中下旬，幼果實縱切面，為球形胚時期(圖 49a)，球體直徑約 45 μm ，由其連續片計算約 40 個細胞，細胞近等徑體形，排列緊密，細胞直徑約 7~22 μm 不等，細胞核約 5~7 μm ，核仁約 2 μm 。懸柄細胞多數，長橢圓球形平貼於珠孔端之胚囊內緣，厚約 2~3 層細胞，約 30 μm 。

珠心帽 4 層細胞(圖 49a)，厚約 30 μm ，內種皮於珠孔端約 4~6 層細胞，厚約 44~48 μm 。外種皮細胞約 8~10 層，厚約 60~90 μm ，細胞平周向長橢球形。內果皮層細胞為垂周向微彎長柱狀(圖 49b)，由胚囊側方朝珠孔逐漸增加長度，約自 24 μm 至 250 μm 。中果皮由薄壁組織構成，厚度約 1~2mm，其細胞大小不等，近等徑體形，任意排列或有垂周向 2~8 個細胞的行列鑲嵌其中，於靠近外層表皮處，約有 3~6 層細胞染色深紅(圖 49b)，厚度約 40~80 μm (圖 49b)。果皮之外表皮細胞垂周向長方體形，外平周壁約增厚 8~16 μm (圖 49b)。

5. 子葉形胚

六月上旬，果實縱切面，為子葉形胚時期(圖 50a~d)，胚軸長約 670~815 μm ，兩片耳狀(auricle) 之子葉位於下胚軸兩側，頂端相距約 3470 μm ，胚芽頂端具一初生葉之原體(圖 50a、b)，胚根頂端具根冠(root cap)(圖 50c、d)，胚乳靠近子葉，呈扁形等徑體(圖 50a)。此時之種皮約 160~240 μm 厚，內果皮層之垂周向長柱狀細胞，於珠孔處可達約 480 μm 厚。

七月上旬，種子縱切面，子葉形胚充滿種子(圖 51a)，兩片耳狀之子葉位於下

胚軸兩側，由薄壁組織構成(圖 51c)，胚芽頂端可見 4 片初生葉(圖 51c)。外種皮內層約 2~3 層細胞，細胞具螺旋狀次級加厚壁(圖 51b)，厚約 75~80 μm ，外種皮外層約 2~3 層細胞平周向橢圓球形，細胞染色深紅，厚約 40~80 μm 。內果皮(endocarp)為約兩層垂周向長柱體之細胞所構成，排列緊密，厚約 500~550 μm ，細胞壁木質化加厚；中果皮靠近內果皮處，約 1~3 層細胞染色深紅，厚約 32~112 μm 。



圖 43. 接合子階段之胚囊。

43a. (LS) 胚囊珠孔端之接合子(箭頭)。Bar=20 μ m。

43b. (LS) 圖 43a 之連續片。胚囊珠孔端 2 個退化之助細胞(箭頭)，其中一個尚可分辨細胞核。ii：內珠被。m：珠孔。Bar=20 μ m。

43c. (LS) 圖 43a 之連續片。胚囊近珠孔端 1/3 處具有 1 個次級胚乳核(箭頭)。Bar=20 μ m。

43d. (LS) 圖 43a 之連續片。胚囊近珠孔端 1/3 處另 1 個次級胚乳核(箭頭)。ii：內珠被。Bar=20 μ m。



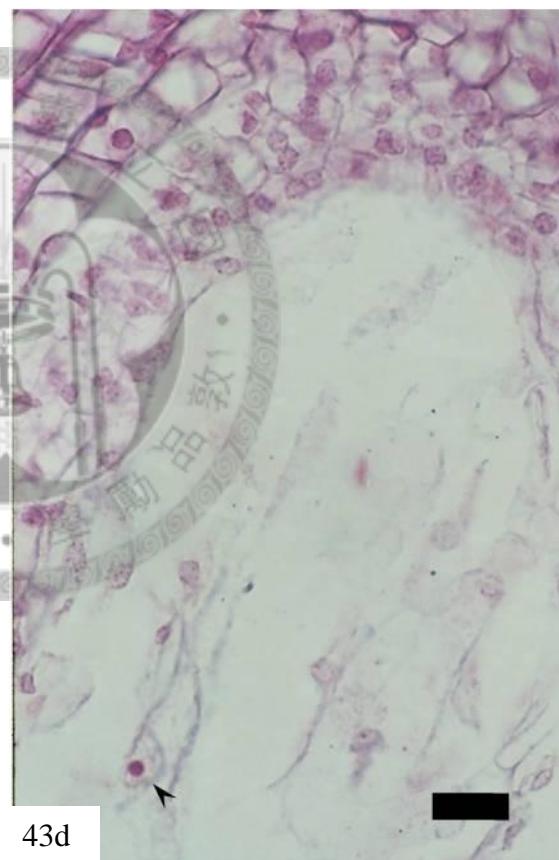
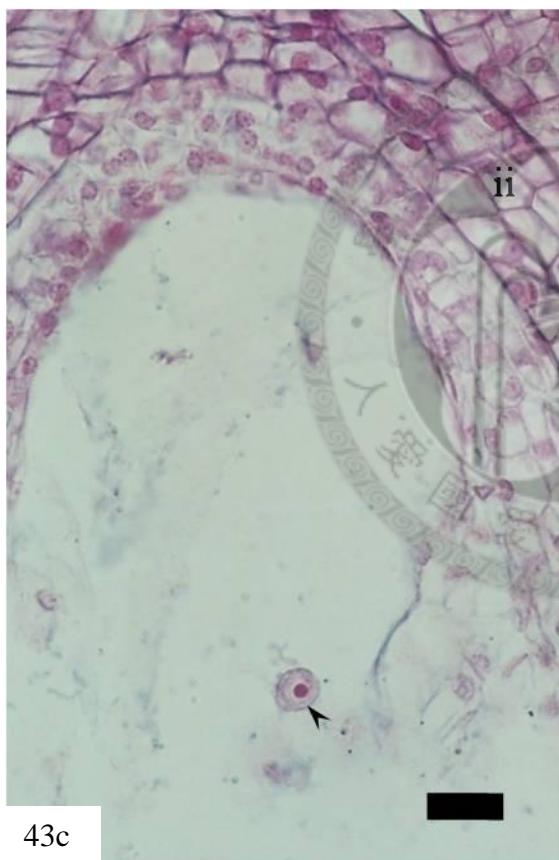
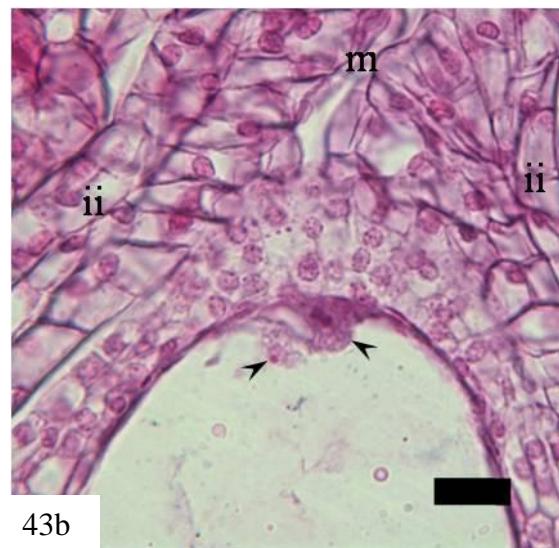


圖 44. (LS) 胚囊內珠孔端具有垂周向的細胞壁(箭號) 包圍胚乳核。箭頭：接合子。Bar=40 μ m。

圖 45. (LS) 珠心頂端具有一支花粉管(箭號) 達到接合子(箭頭)。Bar=20 μ m。

圖 46. 原胚二細胞時期。

46a. (LS) 二細胞之原胚，靠近珠孔端為 1 個基細胞(短箭)，遠離珠孔端為 1 個頂細胞(箭頭)。en：胚乳。nc：珠心帽。sc：種皮。◎：液胞。Bar=20 μ m。

46b. (LS) 與圖 46a 同一張切片之低放大倍率。胚乳(en) 沿珠孔-合點方向橢球形，胚乳細胞大，近等徑體形。n：珠心。pc：果皮。sc：種皮(外種皮加內種皮)。teg：內種皮。tes：外種皮。v：維管束。*：空隙。△：靠近合點端的胚乳細胞壁末端開放不相連接。Bar=150 μ m。



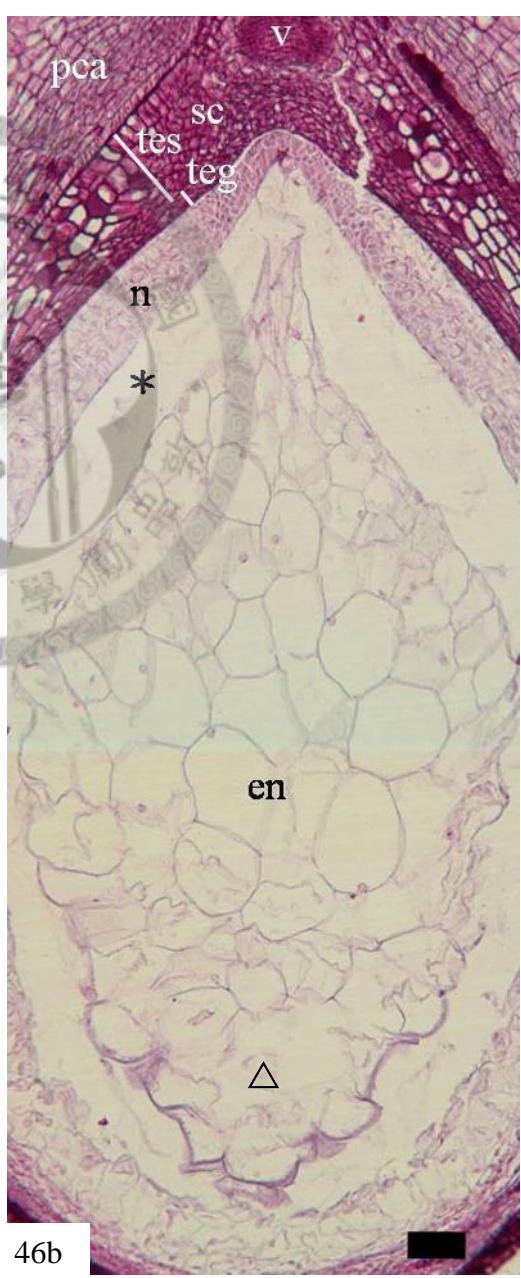
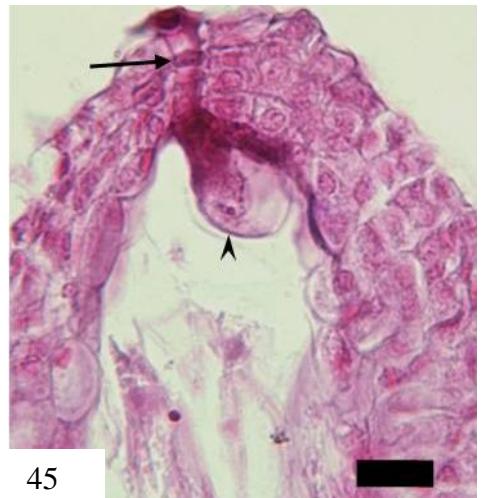
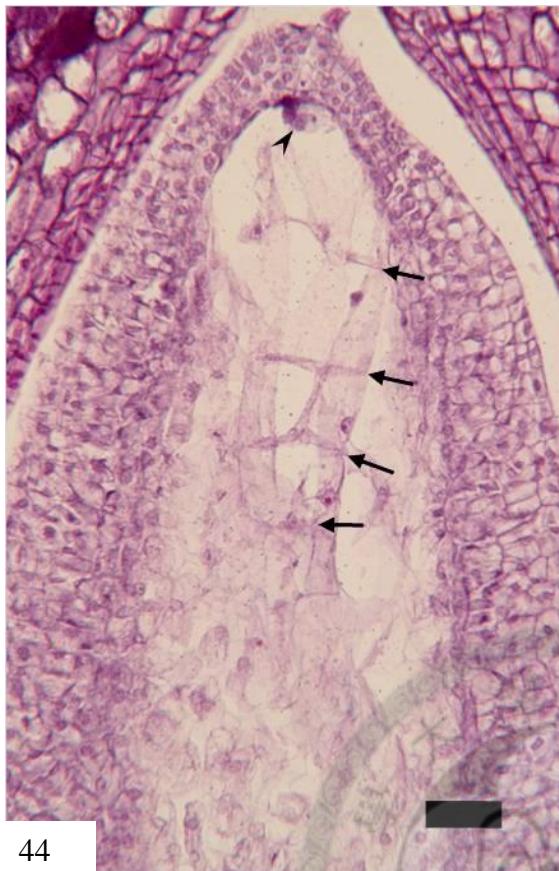


圖 47. 原胚四細胞時期。

47a. 原胚於靠近珠孔端具兩個懸柄細胞(箭頭)，遠離珠孔端為一個胚細胞(箭頭)。nc：珠心帽。sc：種皮。(LS) Bar=20 μ m。

47b. (LS) 圖 47a 之連續片。原胚於遠離珠孔端為一個胚細胞(箭頭)。nc：珠心帽。sc：種皮。Bar=20 μ m。

47c. (LS) 與圖 47a 同一張切片之低放大倍率，觀察果實先端縱切面之局部。

果皮外側表皮以下約 3~8 層薄壁組織(*) 染色深紅。果皮內表皮細胞(箭號) 垂周向長方體形。e：果皮之外側表皮。n：珠心。pca：果皮。sc：種皮。teg：內種皮。tes：外種皮。v：維管束。Bar=80 μ m。



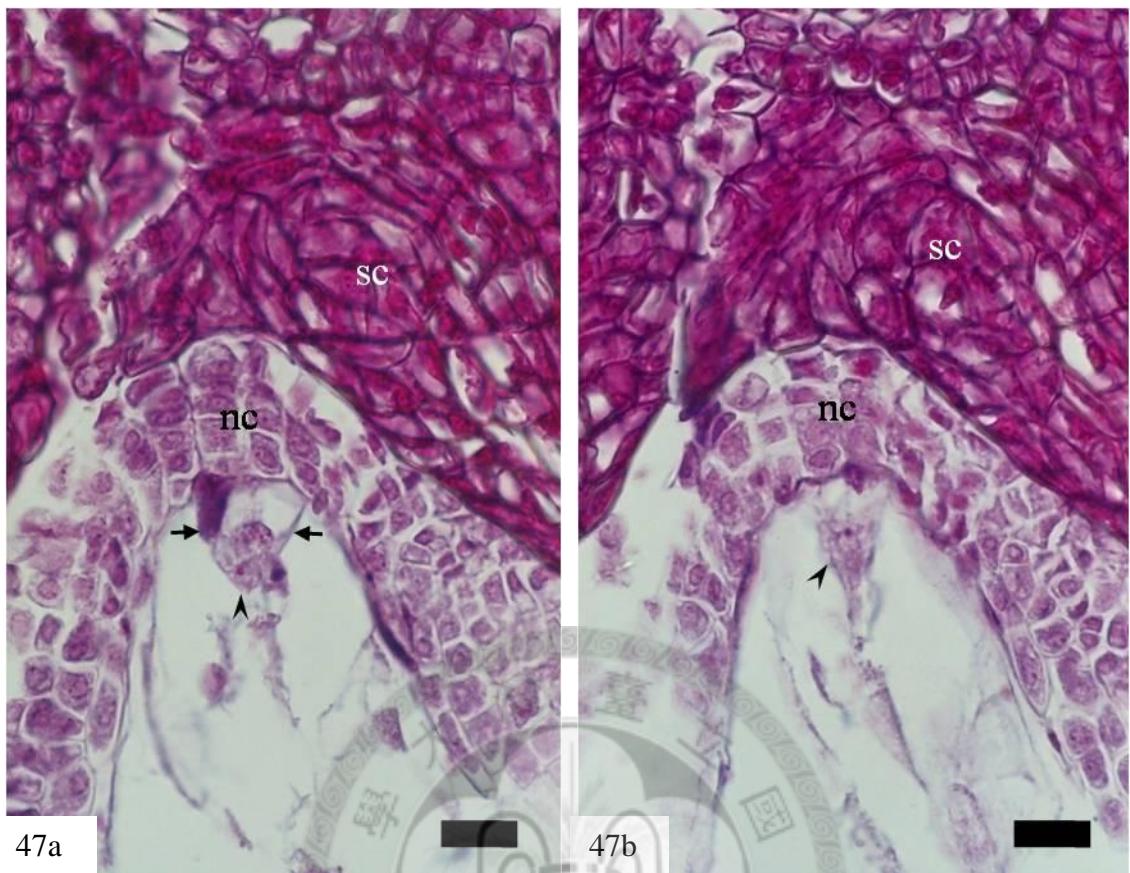


圖 48. 原胚八細胞時期。

48a. (LS) 胚囊珠孔端的原胚，具 1 個遠離珠孔端的胚細胞(箭頭)。nc：珠心帽。

短箭：花粉管殘跡。長箭：胚乳細胞。Bar=20 μ m。

48b. (LS) 與圖 48a 同一張切片而焦點不同。胚囊珠孔端的原胚，靠近珠孔端具 2 個懸柄細胞(箭號)，而遠離珠孔端為 2 個胚細胞(箭頭)。Bar=20 μ m。

48c. (LS) 圖 48a 之連續片。原胚靠近珠孔端 1 個懸柄細胞(箭號)，靠近合點端具 2 個胚細胞(箭頭)。Bar=20 μ m。

48d. (LS) 圖 48a 之低放大倍率，觀察果實先端部分胚乳組織(en) 與種皮(sc)。

果皮內側表皮細胞(箭號) 垂周向長方體形，細胞壁木質加厚，珠心(n) 細胞大形。pca：果皮。teg：內種皮。tes：外種皮。v 維管束。*：空隙。

Bar=80 μ m。



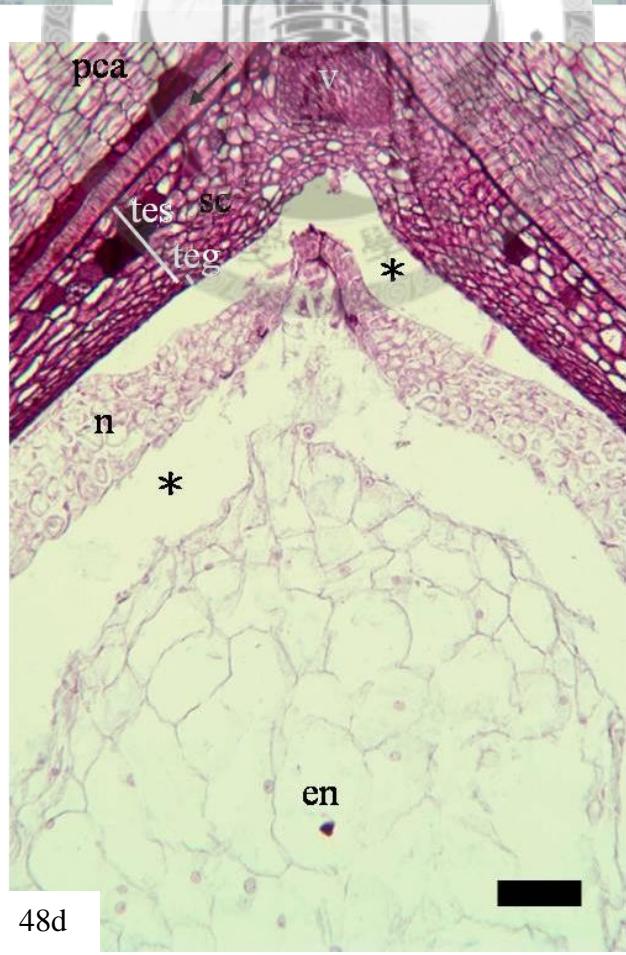
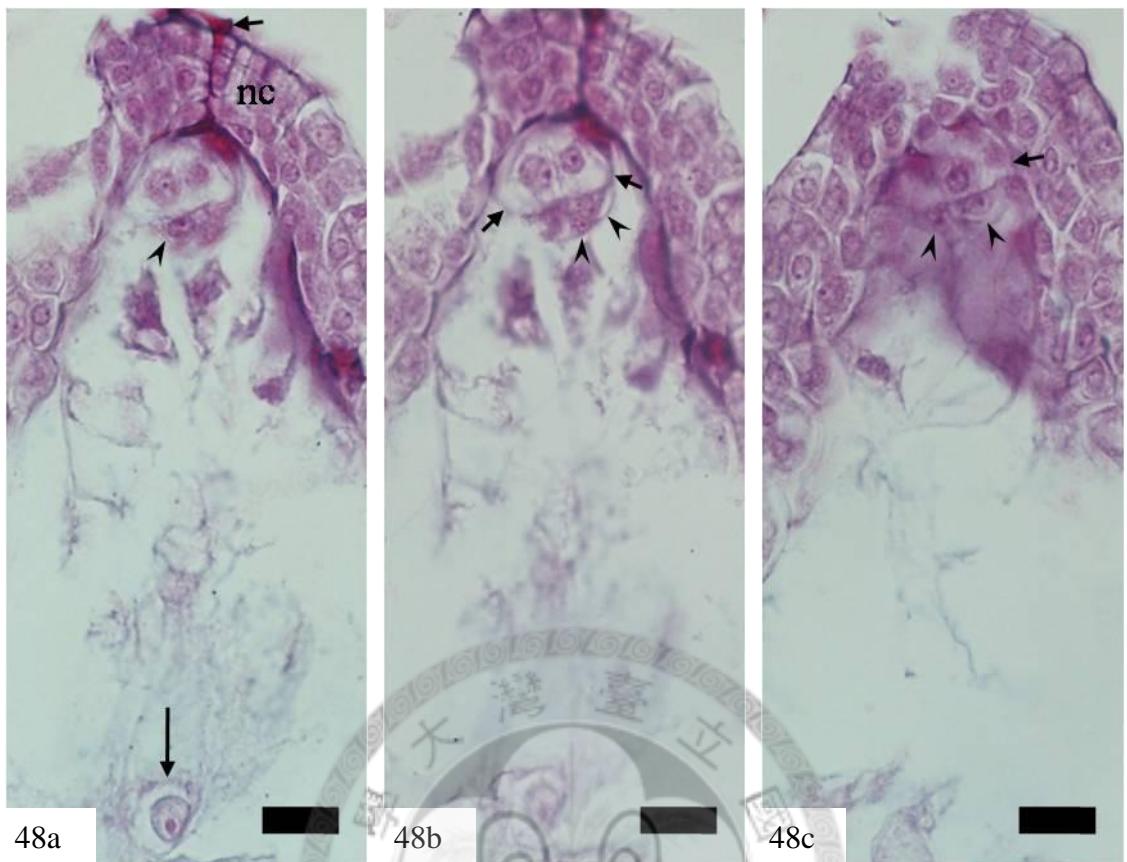


圖 49 球形胚時期。

49a. (LS) 球形胚(箭頭) 時期。nc：珠心帽。teg：內種皮。tes：外種皮。短箭：懸柄。長箭：胚乳細胞。Bar=20 μ m。

49b. (LS) 圖 49a 之同一張切片，於低放大倍率下觀察果皮至種皮之局部。內果皮(ec) 細胞為垂周向微彎長柱狀，由胚囊側方朝珠孔方向(箭號方向) 逐漸增加寬度。果皮之外表皮(e) 外平周壁增厚，其下約 3~6 層中果皮(mc) 細胞染色深紅(*)。n：珠心。tes：外種皮。Bar=80 μ m。



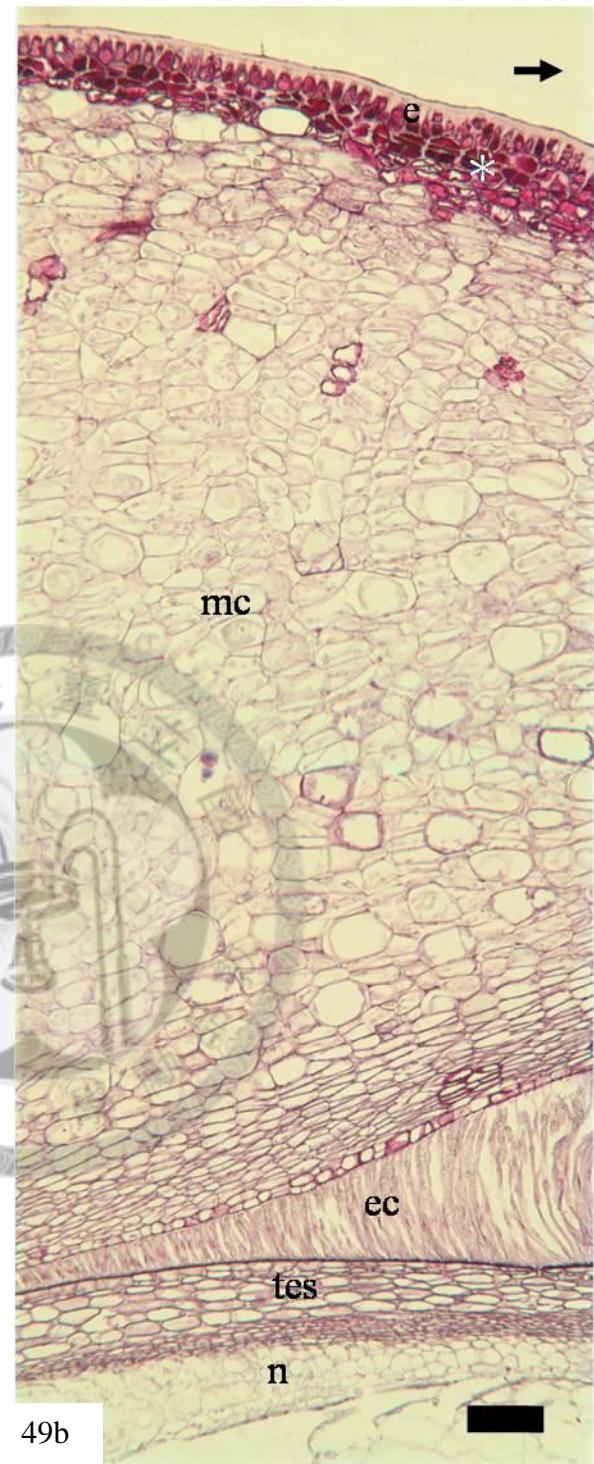
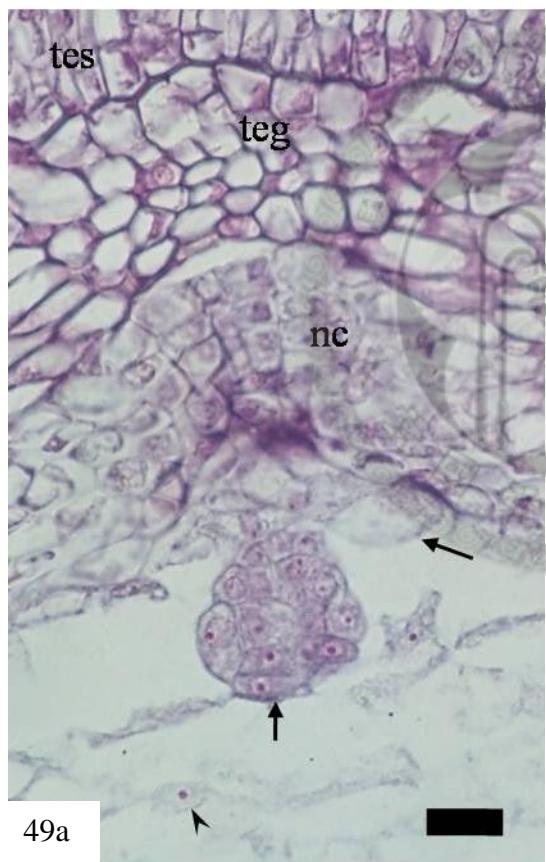


圖 50. 子葉形胚時期。

50a. (OLS) 子葉形胚，表示耳狀之子葉(co)、下胚軸(hco)、耳狀子葉之裂片(l)、胚根(r) 與胚芽(p) 等各部。ec：內果皮。en：胚乳。mc：中果皮。sc：種皮。v：維管束。箭頭：初生葉原體。Bar=400 μ m。

50b. (OLS) 圖 50a 之胚芽(P) 處放大。co：子葉。hco：下胚軸。r：胚根。箭頭：初生葉原體。Bar=40 μ m。

50c. (OLS) 圖 50a 之連續片。胚根(r) 末端具染色深之區域(箭頭)。Bar=400 μ m。

50d. (OLS) 圖 50b 之胚根放大圖。根冠(rc) 位於胚根(r) 末端，由排列緊密的薄壁細胞構成。Bar=40 μ m。



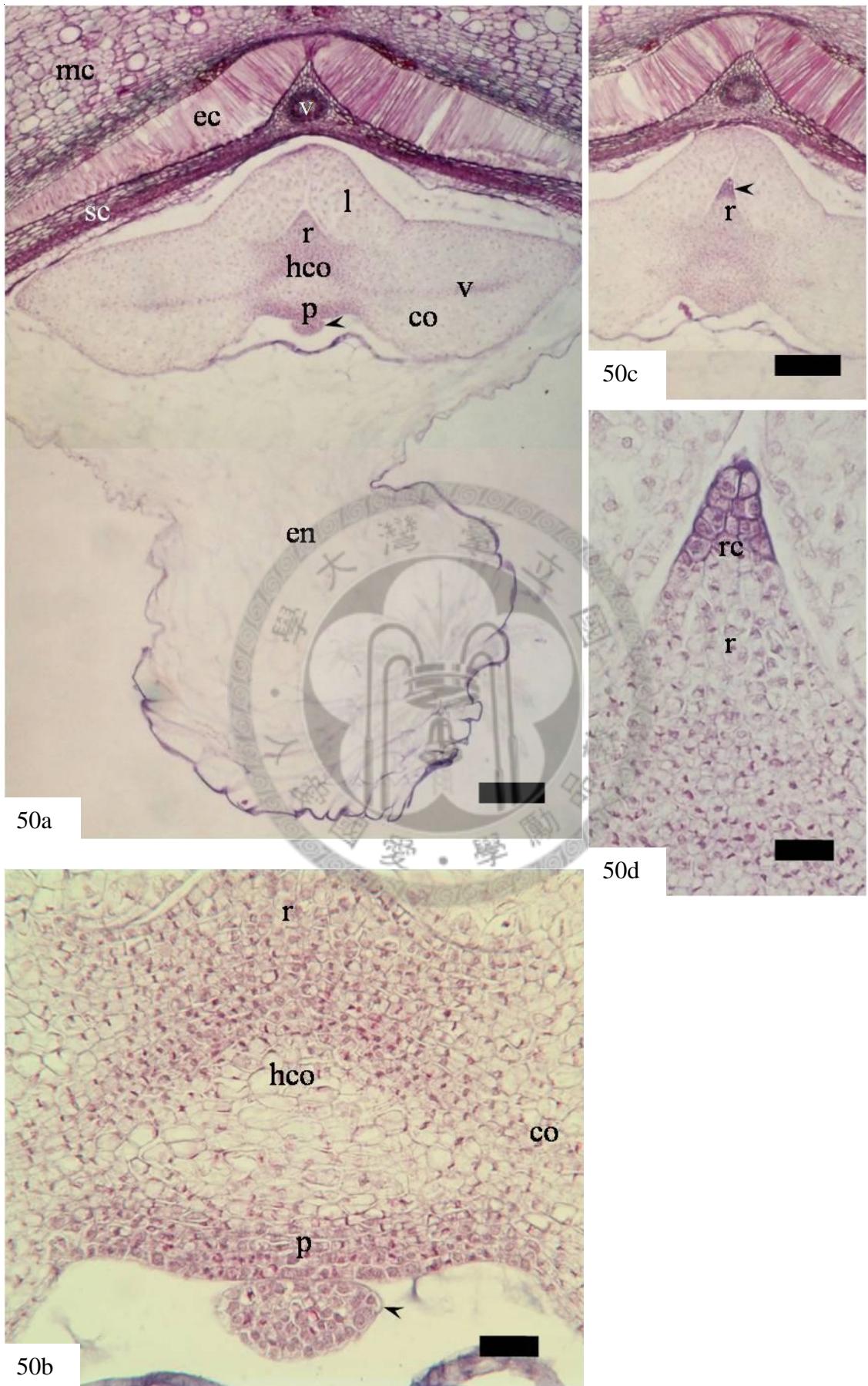


圖 51. 種子縱切面。

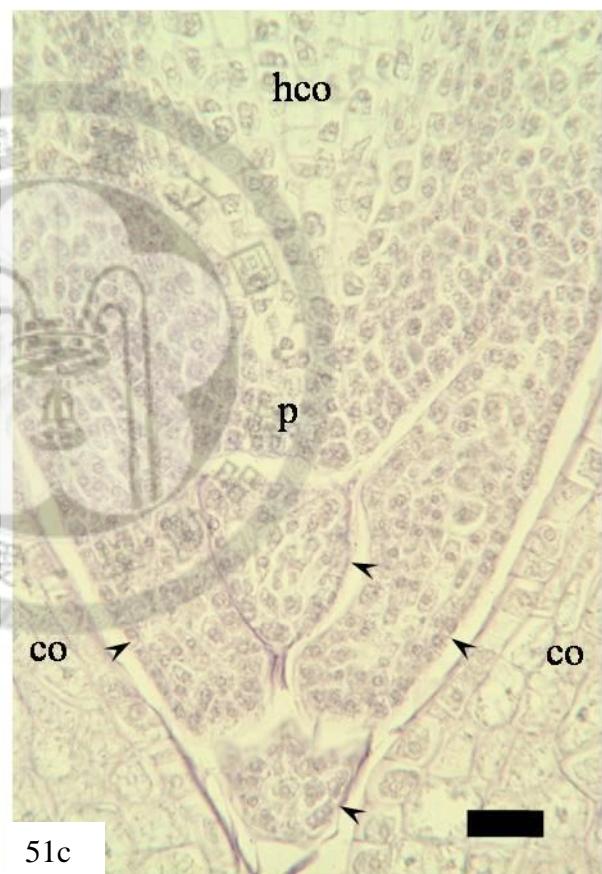
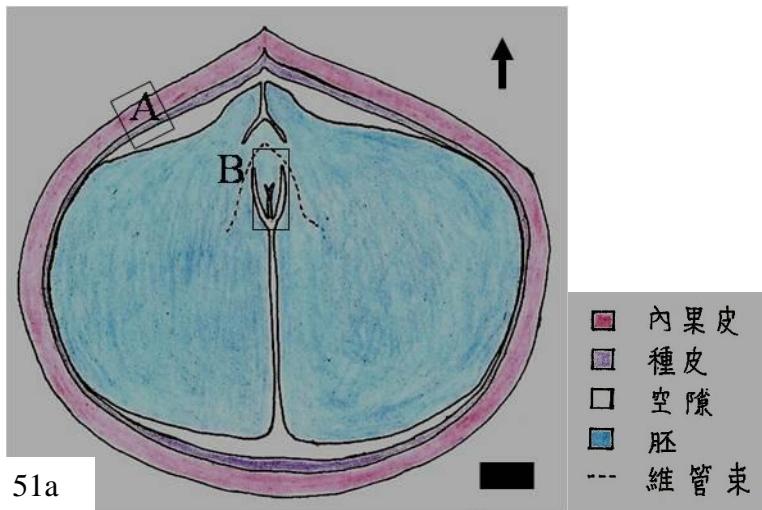
51a. (LS) 種子縱切面示意圖。Bar=1mm。

51b. (LS) 圖 51a 之 A 格放大。內果皮(ec) 細胞垂周向加厚。mc：中果皮。

teg：外種皮。*：中果皮組織，染色深紅。☆：外種皮外層組織，染色深紅。箭號：果實頂端方向。Bar=80 μ m。

51c. (LS) 圖 51a 之 B 格放大。co：子葉。hco：下胚軸。p：胚芽。箭頭：初生葉。Bar=40 μ m。





伍、討論

一、牛樟的物候

牛樟的開花時間僅有零星之觀察紀錄。《台灣植物誌》中的牛樟標本採自台北台灣大學栽培森林苗圃、坪林小格頭及花蓮富里新港山，其花期為11~12月，果實於9~10月成熟(Liao, 1996a)；林讚標(1997)曾提到台東成廣澳山之牛樟於11~12月開花，10月底成熟，南投縣人倫(海拔1300m左右)之牛樟在10~11月開花，花蓮縣富里三民苗圃的牛樟則從12月開至次年3月。本研究觀察之牛樟採自台東市與卑南鄉初鹿村，其物候現象如圖52，花期為1~3月，9~10月果實成熟，花期較前人之觀察晚1~2個月，果實成熟時期相同。Lin等人(1997)提到牛樟具有不穩定的花期，約自10月至2月都有。此現象可能為棲地環境與南北地理差異之影響，抑或各地不同品系而有的物候差異，值得後續長期觀察研究。

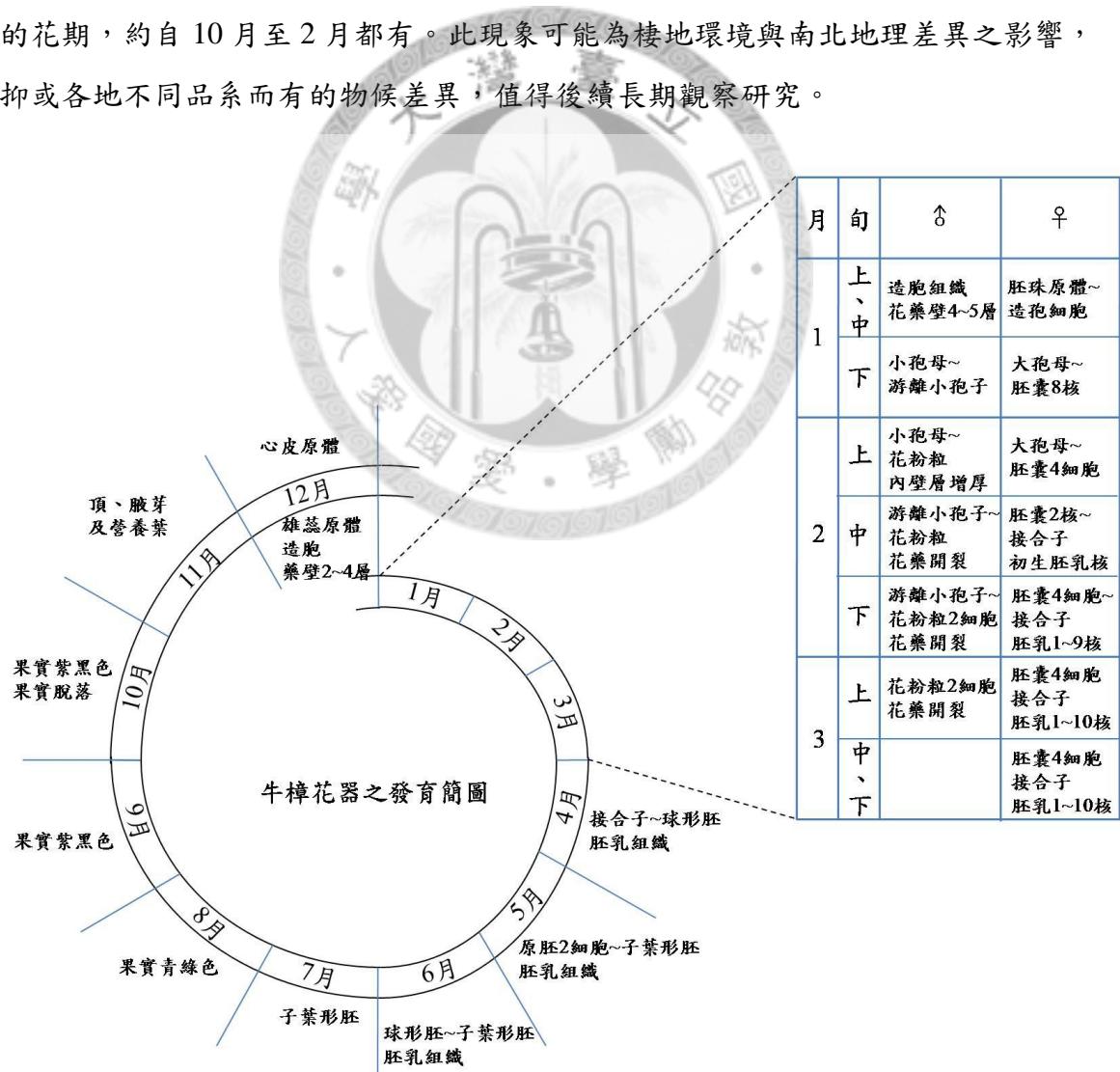


圖 52 牛樟物候時期簡圖。

二、第3輪雄蕊開裂方向

樟科植物常有3輪可稔性雄蕊，第1與第2輪雄蕊內向開裂，第3輪外向開裂(Liao, 1996a)。本研究的觀察結果，對牛樟第3輪雄蕊之花藥開裂方向，有進一步補充，即花藥頂部二個花粉囊為內向至側向開裂，基部二個花粉囊為外向至側向開裂。

三、雄花器之發育

(一) 花藥壁層的發育

在已發表的研究中，樟科各屬之花藥壁層，均為基本型的發育形式(Sastri, 1958; Davis, 1966; Heo *et al.*, 1998)，即初級邊壁層(primary parietal layer) 平周分裂產生次級邊壁外層及次級邊壁內層，兩者再行平周分裂，共同產生中間層之細胞層(Davis, 1966)。本次觀察牛樟的花藥壁，具有次級邊壁外層與次級邊壁內層，前者進行一次平周分裂，向內提供一層中間層，直至花藥壁成熟時具有5(~6)層細胞，由外而內分別為：表皮層，內壁層，2(~3)層中間層及營養層。然而牛樟花藥壁層的發育，仍須進一步確定中間層的來源，才可判斷花藥壁層屬於基本型或雙子葉型(中間層只由次級邊壁外層分裂提供)。

(二) 營養層

在樟科中，營養層的類型大多為類變形蟲營養層(Davis, 1966; Heo *et al.*, 1998)，例如 *Actinodaphne*、*Aiovea*、*Apollonias*、樟屬、*Hypodaphnis*、月桂屬、*Licaria*、木薑子屬、*Mezilaurus*、*Nectandra*、*Ocotea*、酪梨屬、雅楠屬、檫樹屬以及 *Umbellularia*；屬於腺質營養層的種類較少，例如：無根藤屬(Sastri, 1962)、*Aspidostemon*、瓊楠屬、*Caryodaphnopsis*、厚殼桂屬、*Endiandra* 以及 *Potameia* 等。本研究中，牛樟的營養層於小孢子母細胞至小孢子時期逐漸破解，釋出周緣質團至小孢子囊中，是屬於類變形蟲營養層。

營養層細胞核的數目在樟科有許多變異，營養層細胞核的數目為2的有：
Beilschmiedia pendula(Heo *et al.*, 1998)、無根藤(Sastri, 1962)、樟樹 (*Cinnamomum camphora*) (Tongiorgi, 1935)、*C. iners*(Sastri, 1958)、*C. sieboldii* (Täckholm &

Soderberg, 1917)、*Sassafras veriifolium* (Coy, 1928)；4核的情況有：、*Laurus canariensis* 和 *Umbellularia californica* (Bambacioni-Mezzetti, 1941) 以及酪梨 (Schroeder, 1952)；同時有2核或4核存在者有月桂(Heo *et al.*, 1998)、錫蘭肉桂(Sastri, 1958) 等。本研究中，牛樟的營養層細胞可達4核。

(三) 小孢子母細胞

樟科植物的小孢子母細胞減數分裂過程，多為次第型的胞質分裂方式(Heo *et al.*; 1998)，例如瓊楠屬、無根藤屬、樟屬、厚殼桂屬、月桂屬、釣樟屬、木薑子屬、新木薑子屬、酪梨屬、檫樹屬及 *Umbellularia* 等，少數屬於同時型的胞質分裂 (simultaneous cytokinesis) 方式，如 *Sassafras albidum*(Stone; 1987)。牛樟的小孢子母細胞減數分裂，於第一階段末期之後形成一道分隔壁，產生小孢子二分體，接著於第二階段結束後形成第二道分隔壁，產生小孢子四分體，因此是屬於次第型的胞質分裂。

(四) 小孢子四分體

樟科植物的小孢子四分體多為四面體形、兩側對稱形，很少為T字形、線形 (Davis, 1966; Bhandari, 1971; Heo *et al.*, 1998)。而本研究中，牛樟的小孢子四分體多觀察到兩側對稱形，少數有四面體形或T字形。

(五) 花粉粒

牛樟的花粉為近球形或球狀近長球形，無溝孔(王仁禮，1969)，外壁具小刺(王仁禮，1969；Sastri, 1958; Bhandari, 1971)，本研究所觀察與前人研究結果相符。

在樟科中，飛散時的成熟花粉粒為2細胞的構造(Brewbaker, 1967)；Gardner (1974) 曾發表 *Beilschmiedia tarairi* 和 *B. tawa* 的成熟花粉粒為3細胞的形態，但是 Heo *et al.*(1998)在 *B. ovalis* 和 *B. pendula* 中只觀察到2細胞的成熟花粉粒。本研究的牛樟成熟花粉粒為2細胞。

大葉楠(陳穎宜, 2003) 的小孢子與烏藥(呂志怡, 2006) 的小孢子與花粉粒，曾觀察到呈不飽滿皺縮狀之情形，而牛樟於本實驗也有呈不飽滿皺縮狀之小孢子與花粉粒，觀察介於此時期的 107 朵花中，不飽滿皺縮狀的情形出現在 46 朵中，而其中 34 朵花，3 輪可稔性雄蕊全數呈不飽滿皺縮狀，另外 12 朵花僅部分花粉囊中具不飽滿皺縮狀小孢子與花粉粒。因著同一朵花的每個花藥，於實驗過程中是接受相同的處理，卻能同時觀察到飽滿與不飽滿皺縮狀之小孢子或花粉粒，因此可能非人為操作因素所影響，乃為植物體本身於發育過程中造成。

四、雌花器的發育

(一) 孢原細胞與大孢子母細胞

樟科大部分之屬，胚囊的起源是單孢原的，如：月桂屬、酪梨屬、雅楠屬、檫樹屬及 *Umbellularia*，這些都是已被報導過的，但是也有些具有多孢原，如 *Cinnamomum iners* 及 *Litsea sebifera* (Sastri, 1958)、無根藤屬 (Sastri, 1962) 和三蕊楠屬 (Heo *et al.*, 1998)，Sastri (1963) 認為，樟屬和無根藤屬在他所研究過的種類中均為多孢原的；但 Endress (1972) 則認為樟屬及木薑子屬都是單孢原，Heo *et al.* (1998) 也在這 2 屬中只觀察到單孢原。本次觀察牛樟胚珠原體，可於表皮下第 2 或第 3 層細胞，觀察到 1 個核與核仁均大的細胞，推測為孢原或造孢細胞。而本次觀察的 12 個胚珠原體中，有 3 個具有 2 個孢原或造孢細胞，且於 24 個幼胚珠中，有 7 個具有 2 個大孢子母細胞，因此牛樟應具有 1 或 2 個孢原或造孢細胞，及 1 或 2 個大孢子母細胞之情形。

(二) 胚囊

在樟科大多數的屬中，成熟的胚珠只有 1 個胚囊(Sastri, 1963; Heo *et al.*, 1998)，但 Sastri (1963) 在酪梨中偶爾會發現有 2 個胚囊的情形，在無根藤屬中，約有好幾個至幾十個成熟胚囊形成，最多達 25~40 個，Heo *et al.* (1998) 在三蕊楠屬及 *Ocotea rubra* 中有發現 2~4 個成熟胚囊的情形。本研究所觀察牛樟的 77 個胚珠中，72 個具有 1 個成熟胚囊，5 個具有 2 個胚囊，可見牛樟的成熟胚珠中，多為 1 個胚囊，偶爾存在 2 個胚囊的情形。

大孢子母細胞歷經減數分裂，形成一直線形之大孢子四分體，合點端的大孢子具有功能，功能大孢子進行3次核的連續分裂，逐步形成2核、4核、至8核的胚囊，成熟胚囊包含1個卵細胞，2個助細胞，3個反足細胞和一具有2個極核的中央細胞，此為蓼型的胚囊發育形式。樟屬之 *Cinnamomum iners* 及錫蘭肉桂的胚囊發育為蓼型(Sastri, 1958)，且樟科其他屬也多為此型(Davis, 1966；Heo et al., 1998)。牛樟的胚囊大體上為蓼型的發育方式，然而可能因為反足細胞退化得很早，於成熟胚囊中僅觀察到2個助細胞、1個卵細胞與1個中央細胞，形成胚囊具4核4細胞之情形。

(三) 反足細胞

多數樟科植物的反足細胞核很小，且很快就退化消失，如 *Sassafras veriifolium* (Coy, 1928)、*Umbellularia* (Mezzetti-Bambacioni, 1941)、酪梨 (Schroeder, 1952) 等；樟樹的反足核很快就退化，在 *C. sieboldi*、*C. iners* 及錫蘭肉桂中反足核會變成細胞，但也是很早就退化(Sastri, 1958)。Sastri(1962) 觀察無根藤屬的反足核通常在形成細胞壁之前就退化了。然而，月桂的反足核存活很久，且還可能再分裂，使核的數目增加，形成反足複合體 (Bambacioni-Mezzetti, 1935)，*Litsea sebifera* 的反足核更是長命，甚至可以存活到受精時期 (Sastri, 1958)。Sastri (1963) 形容樟科反足細胞是多樣化的。

本研究中，牛樟的反足細胞於82個胚囊中出現5次，而觀察到的反足核(或細胞)不僅小，徑約2~6 μm ，其中3個胚囊僅能分辨1或2個核，因此認為反足核於胚囊成熟時普遍地已退化消失。

(五) 珠心帽

珠心頂端之表皮細胞，約於大孢子母細胞時期開始，會平周分裂形成2~6層細胞厚的珠心帽，已報導過的 *Cinnamomum iners* 及 *Litsea sebifera*(Sastri, 1958)、*Lindera benzoin*(Boyle, 1980) 及 *Sassafras albidum*(Coy, 1928) 都有觀察到珠心帽的存在。Mirande (1905) 認為無根藤具有珠心帽，但 Sastri(1958) 及 Heo et al.(1998) 並無觀察到珠心帽的存在。在本研究中，牛樟的珠心頂端表皮，於大孢子母細胞

時期之後，會逐步平周分裂形成2~5層細胞厚的珠心帽。

五、胚及胚乳的發育

(一) 胚的發育

樟科中，胚的發育已報導屬於柳葉菜型的種包括：*Cinnamomum iners* 及 *Litsea sebifera*(Sastri, 1958) 與 *Laurus nobilis*(Souèges *et al.*, 1967)。牛樟胚的發育，首先由接核子經過一次橫分裂，產生靠近珠孔端的一個基細胞與靠近合點端的一個頂細胞，頂細胞進行2次縱向分裂後，繼續分裂形成胚體，而基細胞於之後胚的發育階段中，不參加或僅很少程度參加胚體的形成，如此於已知的胚發生類型中，符合柳葉菜型的發育方式。

(二) 胚乳的發育

樟科各屬的胚乳發育方式多為核型，如已報導過的樟屬、木薑子屬(Sastri, 1958) 以及檫樹屬(Coy, 1928)；但在無根藤屬(Sastri, 1962; Hoe *et al.*, 1998) 及 *Umbellularia* (Mezzetti-Bambacioni, 1941) 這兩屬中，胚乳之形成從開始就是細胞型(*ab initio* cellular type)。本研究對牛樟的觀察，於接合子時期，胚囊內具有2個次級胚乳核，核間無細胞壁，因此胚乳的發育方式為核型；13個胚乳核時，可見珠孔端的胚乳核間具有垂周向之細胞壁分隔，直至原胚2細胞時，已具有大量胚乳細胞，然而胚囊合點端之胚乳細胞壁邊緣是開放無封閉的，因此胚乳細胞在接合子至原胚2細胞期間，由珠孔端向合點端，沿著胚囊內緣而形成。

(三) 細胞內之次級代謝物

Heo *et al.*(1998) 描述 *Beilschmiedia pendula* 與 *Mezilaurus triunca* 之藥瓣上的表皮層，與 *Phoebe sheareri* 之外種皮具有丹寧。而牛樟藥瓣上之表皮層、果實之中果皮最外層與最內層，以及外種皮外層，細胞被番紅精染成深紅色，此可能為類似的情形，至於細胞內含物之組成則須更進一步研究確認。



陸、結論

牛樟花藥具 4 個小孢子囊，瓣裂，花藥壁層由外而內為表皮層、內壁層、2(~3)層中間層以及營養層，內壁層於花藥開裂時具垂周向纖維狀加厚壁，中間層從造胞組織至花粉粒階段逐漸壓扁或瓦解，營養層為類變形蟲型，細胞可達 4 核。

小孢子母細胞減數分裂之胞質分離為次第型，小孢子四分體之排列大多為兩側對稱形，少數為四面體形或 T 字形。成熟花粉粒為二細胞。

胚珠倒生，兩層珠被，厚珠心，珠孔由內珠被形成，胚珠頂端具珠心帽，厚 2~5 層細胞。大孢子為單孢原，胚囊多為 1 個，少有 2 個，匙形，珠孔端較寬，胚囊發育屬於蓼型，反足細胞常於受精前即已退化，成熟胚囊 4 細胞。珠孔受精。

胚乳發育為核型，成熟種子無胚乳。胚發育屬柳葉菜型，子葉形胚直立，具兩枚大形耳狀子葉。外種皮外層與中層無明顯區別，外種皮內層約 1~3 層細胞，細胞壁螺旋狀加厚，內種皮僅存壓扁狀細胞壁。外果皮與靠近外果皮之 1~7 層中果皮細胞染色深紅，中果皮為 50 層以上之薄壁細胞，肉質，靠近內果皮之 1~3 層細胞垂周向延長，染色深紅，具有丹寧，內果皮徑向延長，圓柱體形，具木質化加厚壁。

柒、引用文獻

- 王仁禮 (1969) 台灣產樟部諸科植物花粉粒形態之比較研究，台灣省林業試驗所報告第 175 號。
- 呂志怡 (2006) 烏藥的胚胎學。國立台灣大學森林環境暨資源學系碩士論文，p 14、41、59-60、72-75。
- 林讚標 (1997) 談牛樟與冇樟。牛樟生物學及育林技術研討會論文集，pp. 27-34。台灣省林業試驗所。台北市。
- 林茲芬 (2004) 不同發酵碳源之牛樟芝菌絲體發酵過濾液對人類肝癌細胞株之影響。國立台灣大學食品科技研究所碩士論文，p 46。
- 陳穎宜 (2003) 大葉楠之胚胎學。國立台灣大學森林學研究所碩士論文，p 10、26、54、69-70。
- 黃松根、何坤益、吳國伍、沈勇強、劉文玉 (1997) 牛樟天然林組成與結構之調查。牛樟生物學及育林技術研討會論文集，p. 12。台灣省林業試驗所。台北市。
- 黃增泉、吳俊宗、謝長富 (1999) 台灣地區特稀有植物名錄，pp. 26-28。中華民國自然生態保育協會。國立台灣大學植物學系。
- 湯庚國、向其柏 (1995) 樟科植物花粉形態研究，植物分類學報 33(2): 161-170。
- 蔡淑華 (1975) 植物組織切片技術綱要，pp. 30-44。茂昌圖書有限公司。台北市。
- 劉業經、呂福原、歐辰雄 (1994) 樟科 (Lauraceae)，臺灣樹木誌 增補修訂版，p. 105。國立中興大學農學院出版委員會。台中市。
- Bambacioni-Mezzetti V. (1935) Ricerche morfologiche sulle Lauracee, Lo sviluppo dell'ovulo e dei sacchi pollinici nel *Laurus nobilis* L. *Annali di Botanica* 21: 186-204.
- Bambacioni-Mezzetti V. (1941) Ricerche morfologiche sulle Lauracee, Embriologia della *Umbellularia californica* Nutt. e del *Laurus canariensis* Webb. *Annali di Botanica* 22: 99-119.
- Bhandari N.N. (1971) Embryology of the Magnoliales and comments on their relationships. *Journal of the Arnold Arboretum*, 52: 1-39 285-304.
- Boyle E.M. (1980) Vascular anatomy of the flower, seed and fruit of *Lindera benzoin*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107(3): 409-417.
- Brewbaker J. L. (1967) The distribution and phylogenetic significance of binucleate and

- trinucleate pollen grains in the angiosperms. *American Journal of Botany* 54: 1069-1083.
- Coy G.V. (1928) Morphology of Sassafras in relation to phylogeny of angiosperms. *Botanical Gazette* 86: 149-171, plates VIII, IX.
- Davis G. L. (1966) Systematic Embryology of the Angiosperms. John Wiley and Sons, New York.
- Endress P. K. (1972) Zur vergleichenden Entwicklungsmorphologie, Embryologie und Systematik bei Laurales. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 92: 331-428.
- Endress P. K. and Hufford L.D. (1989) The diversity of stamen structures and dehiscence patterns among Magnoliidae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 100: 45-85.
- Gardner R.O. (1974) Trinucleate pollen in *Beilschmiedia* Nees (Lauraceae). *New Zealand Journal of Botany* 12: 243-244.
- Gerlach D. (1969) *Botanische Mikrotechnik*, p. 60. Georg Thieme Verlag. Stuttgart, Germany.
- Gilpin M. E. and M. E. Soulé. (1986) Minimum Viable Populations: Progresses of Species Extinction. pp.22-23. In M. E. Soulé, eds. *Conservation biology*. Sinauer Associates, INC., Sunderland, Massachusetts. 584pp.
- Heo K., Werff H. van der and Tobe H. (1998) Embryology and relationships of Lauraceae (Laurales). *Botanical Journal of the Linnean Society* 125: 93-168.
- Huanh T.-c. (1972) Pollen Flora of Taiwan. Department of Botany, National Taiwan University, Taipei, Taiwan, R. O. C.. 134p.
- Johansen D. A. (1940) *Plant microtechnique*, pp.80-82, 470-491. McGraw-hii, New York, U. S. A.
- Liao J.C. (1996a) Lauraceae. (樟科) In: Flora of Taiwan, 2nd Ed. Vol. II, pp.433-499. Editorial committee of the Flora of Taiwan, 2nd Ed. National Taiwan University, Taipei, Taiwan, R. O. C.
- Liao J.C. (1996b) Flora of Taiwan, 2nd Ed. Vol. VI, pp.4-5. Editorial committee of the Flora of Taiwan, 2nd Ed. National Taiwan University, Taipei, Taiwan, R. O. C.
- Lin T. P., Y. P. Cheng, and S. G. Huang (1997) Allozyme Variation in Four Geographic Areas of *Cinnamomum kanehirae*. *Journal of Heredity* 88: 433-438.
- Mirande M. (1905) Recherches sur le développement et l'anatomie des Cassythacées. *Annales des Sciences Naturelles; Botanique* 9: 181-285.

- Rohwer J. G. (1993) Lauraceae. In: Kubitzki K., Rohwer J. G., Bittrich V, eds. The Families and Genera of Vascular Plant. II . Flowering Plant, Dicotyledons. Berlin: SpringerVerlag, 366-391.
- Sastri R.L.N. (1958) Studies in Lauraceae. II . Embryology of *Cinnamomum* and *Litsea*. *Journal of The Indian Botanical Society* 37: 266-278.
- Sastri R.L. N. (1962) Studies in Lauraceae. III . Embryology of *Cassytha*. *Botanical Gazette* 37: 266-278.
- Sastri R.L.N. (1963) Studies in Lauraceae. IV . Comparative embryology and phylogeny. *Annals of Botany* 27: 425-433.
- Schroeder C.A. (1952) Floral development, sporogenesis, and embryology in the avocado. *Persea americana*. *Botanical Gazette* 113: 270-278.
- Smith M. M., and McCully M. E. (1978) A critical evaluation of the specificity of aniline blue induced fluorescence. *Protoplasma* 95: 229-254.
- Souèges R., Guignard J.L., and Mestre J.C. (1967) Développement de l'embryon chez le *Laurus nobilis* L. (Lauraceae). *Phytomorphology memorial*: 255-261.
- Stone D. E. (1987) Developmental evidence for the convergence of Sassafras (Laurales) and Heliconia (Zingiberales) plen. *Grana* 26: 179-191.
- Su H. J. (1985) Studies on the climate and vegetation types of the natural forest in Taiwan(II). Altitudinal vegetation zones in relation to temperature gradient. Quarterly Joural of Chinese Forestry. 17(4): 57-73.
- Täckholm G., and Söderberg E. (1917) Über die Pollenentwicklung bei *Cinnamomum* *nebst* Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentyps. *Arkiv für Botanik* 15: 1-14.
- Tongiorgi E. (1935) Il tipo delle dicotiledoni e il tipo della monocotiledoni nella formazione del veroi periplasmadio nella famiglia delle Lauraceae. *Nuovo Giornale Botanico Italiano* 42: 387-397.

附 錄

牛樟花器之發育簡表

器官 時間	雄花器	雌花器
12月中旬		花序原體~花原體。
12月下旬	雄蕊原體~造胞組織； 花藥壁 2~4 層。	心皮原體。
1月中、上旬	造胞組織；花藥壁 4~5 層。	胚珠原體~造孢細胞。
1月下旬	小孢子母細胞， 小孢子母細胞減數分裂， 小孢子四分體， 游離小孢子。	大孢子母細胞， 大孢子母細胞減數分裂， 功能性大孢子， 胚囊 2 核至 8 核。
2月上旬	小孢子母細胞， 小孢子母細胞減數分裂， 小孢子四分體， 游離小孢子， 花粉粒； 內壁層增厚。	大孢子母細胞， 大孢子母細胞減數分裂， 功能性大孢子， 胚囊 2 核至 8 核， 胚囊 4 細胞。
2月中旬	游離小孢子， 花粉粒； 花藥開裂。	胚囊 2 核至 8 核， 接合子。 初生胚乳核。
2月下旬	游離小孢子， 花粉粒； 花藥開裂。	胚囊 4 細胞， 接合子。 胚乳核 1~9 個。
3月上旬	花粉粒 2 細胞； 花藥開裂。	胚囊 4 細胞， 接合子。 胚乳核 1~10 個。
3月中、下旬	—	胚囊 4 細胞， 接合子。 胚乳核 1~10 個。
4月	—	接合子~球形胚， 胚乳組織。
5月	—	原胚 2 細胞~子葉形胚， 胚乳組織。
6月	—	球形胚~子葉形胚， 胚乳組織。
7月	—	子葉形胚。
8月	—	果實青綠色。
9~10 月	—	果實紫黑色。