

番木瓜兩性株花器形成過程之形態觀察¹

Morphological Examination of Floral Organization in

Hermaphroditic Papaya (*Carica Papaya* L.)

謝明憲 王聞淨 張龍生²⁾

by

Ming-Shien Hsieh, Wen-Jing Wang, and Loong-Sheng Chang

關鍵字：番木瓜、兩性花、花器形成、雄蕊心皮化、雌蕊退化

Key word : papaya, hermaphroditic flower, floral organization, carpelloid, pistilloid

摘要：台農二號番木瓜兩性株各齡花芽以解剖顯微鏡及掃描式電子顯微鏡(SEM)觀察。其花器形成過程依形態觀察可分為萼片及花瓣原基相繼出現的花被原基形成期(第 1-3 節)，雄蕊及心皮原基相繼開始形成的雌雄花器原基初形成期(第 4-6 節)，花藥與花絲明顯可見的雄蕊形成完整期(第 7-9 節)，以及心皮完全癒合且形成分支狀柱頭的雌蕊形成完整期(第 10-14 節)。花器形成之進程與其所著生之節數有穩定之關係，故可透過節位標定的方法來推測芽體的發育程度。番木瓜之花器形成為向頂的(acropetal)分化模式，以 SEM 觀察第 5-8 節腋花序軸頂花雌雄花器原體形態，可清楚地看出其變化。第 1 節可視為花器形成之始，而第 14 節則可視為花器形成完整之時期，其中雄蕊之形成在第 4-9 節而雌蕊在第 6-14 節。花器形成所需時間會依季節不同在 4-10 週間變動；而花器成熟所需時間則較恆定，約 3-5 週。在雄蕊形成期間不同階段發生之雄蕊心皮化現象會造成不同程度之畸形花型，而於雌蕊形成期間不同階段發生之發育受阻現象，則會形成不同心皮數及柱頭數的雌蕊。本研究之結果所找出各種花型在形態上之決定時機，與前人所推測環境因子影響雌雄蕊發育之關鍵時期有約 2-3 節之差異。

前 言

花芽分化的過程往往影響作物的產量，相關的研究一直是園藝研究領域中一個重要的主題。花芽分化的基礎研究可提供其他相關研究領域一較可信的標準。如 Smyth 等人⁽¹⁸⁾以掃描式電子顯微鏡(SEM)觀察 *Arabidopsis* 的花器發育，並比較顯著的特徵變化如雄蕊原基基部之縊縮、花藥之形成、柱頭之出現等，將其區分成 12 個階段，為其他研究中發育時期之定義提供了一個可信賴的標準^(8,11,17,22)。番木瓜(*Carica papaya* L.)為熱帶地區重要的果樹⁽⁹⁾，兩性株為主要栽培的性型，其不穩定的

1. 試驗期間承鳳試所主德男主任惠贈台農二號木瓜種子，種苗改良繁殖場屏東分場柯天雄主任試驗的協助，台大園藝系張喜寧教授之 SEM 技術指導，以及自然科學博物館邱少婷博士花器形成的探討。文成後復蒙台大園藝系林宗賢教授及楊雯如教授的指正，特此致謝。更感謝農委會給予經費補助(計畫編號 85-科技-1.4-糧-48)。

2. 國立台灣大學園藝系研究生及副教授、graduate student, graduate student and Associate professor respectively, Department of Horticulture, National Taiwan University.

3. 本文於 87 年 12 月 23 日收到。Date received for publication: Dec. 23, 1998.

花型表現常會影響果實的產量及品質⁽²⁾。許多研究嘗試以解剖⁽²⁰⁾及生理^(3,6,14)的方法研究木瓜花性變異的本質及其與環境間之關係。台灣目前主要栽培的番木瓜品種“台農二號”之花型變異問題亦相當嚴重，王⁽¹⁾曾調查其在網室內外植株之性型表現，推測其雄蕊心皮化(carpelloid)發生之主要原因為高日夜溫差，而謝⁽³⁾在以生長箱控溫的研究中則指出，高溫是造成其雌蕊退化(pistilloid)之主要環境因子。

番木瓜兩性花構造依 Lange⁽¹⁴⁾之分類，可分成正常(具有 10 枚雄蕊，5 枚心皮者)、偏雄(心皮退化，而雄蕊 10 枚者)及偏雌者(心皮 5-10 枚，而雄蕊心皮化者)。雖以往研究指出許多造成番木瓜花性變異之環境因子，但對其花器分化發育的形態觀察未有詳細報告，而這些環境因子與花器分化時期之關係也尚未釐清，仍難以對其內在生理機制作進一步的探討。Arkle 與 Nakasone⁽⁴⁾以“Solo”之兩性株為材料，觀察各節之腋花芽，認為雄蕊分化主要在花前 5-8 週，而雌蕊之分化則在花前 4-7 週左右。本研究以台灣主要栽培的“台農二號”番木瓜為材料，以解剖顯微鏡觀察其正常兩性花芽花器形成之順序及形態變化，與花性變異有關之花器形成過程，則以 SEM 觀察；並以節位標定估算各階段所需之時間，以完整建立其花芽發育之程序，供番木瓜花性變異相關研究之參考。

材料與方法

一、解剖顯微鏡觀察

“台農二號”番木瓜(*Carica papaya* L.)，於 1996 年 9 月間定植於種苗改良繁殖場屏東分場之試驗園，採 3 重複，每重複 5 株。於 1997 年 4 月初，已開花結果時，採取兩性株第 1-14 節之腋花芽(葉柄加葉身長約 1-1.4mm 之節定義為第 1 節，節數往植株基部遞增)，以 FPA(福馬林:丙酸:70% 酒精=1:1:18)固定後帶回實驗室，在 Nikon SNZ-U 解剖顯微鏡下觀察各節腋花序軸頂花器發育情形。

二、掃描式電子顯微鏡(SEM)之觀察

“台農二號”番木瓜(*Carica papaya* L.)，於 1997 年 9 月間定植於台大園藝分場簡易網室中。1998 年 4 月初鑑定性別，取兩性株約帶 9-10 節之頂芽，置於底部襯有濕潤紙巾之保鮮盒中，儘速帶回實驗室。將第 6-8 節腋花序分別切離後置於盛水之培養皿中，在解剖顯微鏡下切除軸頂花芽之萼片及花瓣等部位；第 1-5 節不分切，只除去幼葉後，以 2.5% glutaraldehyde 固定 8 個小時，然後進行丙酮系列脫水，再以液態 CO₂ 行臨界點乾燥(critical point drying)後，置上樣品鋁台覆以金-鉑合金。於 ABT-60 SEM 下觀察，加速電壓為 15KV。

三、花器形成與成熟所需時間之估算

番木瓜“S19-13”、“日陞”、“泰國”及“菲律賓”四品種自交系實生株於 1995 年 6 月 17 日定植於種苗改良繁殖場屏東分場之試驗園，每自交系每重複 15 株，4 個重複。植株進入始花期後，選定兩性株每週標定第 7 節，註明當週之週號數，並記錄標定節達第 14 節及開花時之週號數。

結 果

一、花器形成之形態觀察

解剖顯微鏡之觀察包括第 1-14 節腋花序軸頂花芽，而 SEM 之觀察則僅在雌雄蕊發育主要的第 5-8 節。各節腋花序軸頂花之發育狀況如下。

1.花被原基形成期(第 1-3 節腋花序軸頂花芽)

此期間主為花被原基(perianth primordium)之始形成期，萼片原基(sepal primordia)與花瓣原基(petal primordia)陸續形成。在解剖顯微鏡下，第 1 節腋花序軸頂花芽中已可見最外輪之萼片原基略有隆起(圖 1)，此可視為花器形成之始，故本研究將此節標為第 1 節。至第 2 節中萼片原基已明顯突起(圖

2)。花瓣原基於第 3 節腋花序軸頂花芽始見有隆起跡象(圖 3)，此時萼片原基已略有雛形。與性型表現有關之雄蕊原基(stamen primordia)與心皮原基(carpel primordia)此時尚不可見。

2.雌雄花器原基初形成期第 4-6 節腋花序軸頂花芽

此期間主為雄蕊原基與心皮原基之出現及隆起，而萼片與花瓣則逐漸成形。外輪雄蕊(upper stamen primordia)原基於第 4 節腋花序軸頂花芽中於花冠原基內側略有隆起(圖 4)，至第 5 節腋花序軸頂花芽中則已明顯突起(圖 5)。在 SEM 下可清楚觀察到 5 枚外輪雄蕊在第 5 節腋花序之軸頂花芽中已有明顯凸起，呈半球形，而在向軸側與其互生之位置上略有突起(圖 15)，應為內輪雄蕊(lower stamen primordia)原基。花芽中央之分生組織仍呈圓頂形狀，沒有任何花器突起的跡象。在第 6 節腋花序之軸頂花芽中，5 枚內輪雄蕊原基已明顯突出(圖 6；圖 16)。此時外輪雄蕊原基有往花芽中央部位延長並覆蓋之的趨勢，且於 SEM 下可觀察到其基部略有縮窄(constriction)之現象(圖 17)。花芽中央有突起跡象，於 SEM 下可觀察到其為與內輪雄蕊原基互生位置上之長條狀突起(圖 18)，且這些突出物之間雖緊鄰但並未相連，推測為離生之心皮原基。

3.雄蕊形成完整期第 7-9 節腋花序軸頂花芽

此期間以雄蕊之構型達完整為主，另在雌蕊形成上，心皮原基間已有初步癒合(connation)。雄蕊之基本構造，花藥(anther)與花絲(filament)，於第 7 節腋花序軸頂花芽中之外輪雄蕊上已可分辨(圖 7；19；20)。此時外輪雄蕊原基受內輪雄蕊原基之推擠而有向外挺起之趨勢。佔據中央位置、尚未癒合之 5 枚心皮原基已明顯突起，約與內輪雄蕊齊高(圖 21)，在這些原基所包圍的空間內可見有絨毛狀突起。在第 8 節腋花序之軸頂花芽中，解剖顯微鏡觀察到心皮原基更加突起，且仍呈離生(圖 8)，然在 SEM 下則可見心皮於子房部位者已癒合，僅在花柱(style)部份呈離生狀態(圖 22)。外輪雄蕊至第 8 節已具完整構形，而內輪雄蕊至第 9 節亦已具完整構形(圖 8；9)。

4.雌蕊形成完整期第 10-14 節腋花序軸頂花芽

此期間主為心皮癒合及柱頭(stigmas)之產生。解剖顯微鏡之觀察於第 10 節腋花序軸頂花芽中始見心皮原基基部有合生之現象(圖 9；10)，一直到第 12 節其頂部仍留有孔洞(圖 11；12)。心皮頂部於第 13 節腋花序軸頂花芽中呈現膨大突起(圖 13)，至第 14 節中已具柱頭構形(圖 14)。

二、花芽發育各時期於週年中所需時間之估算

將標定第 7 節時之週號數訂為 X 軸，並分別以其由第 1 到第 14 節及由第 14 節到開花所需之時間(週號數相減)訂為 Y 軸，將調查結果繪製成圖(圖 23)。可看出由第 1 到第 14 節(花器形成期)所需的時間在 10 月下旬前及二月中旬後約需 4-5 週，而在 11 月下旬至 1 月下旬約需 8-10 週；從第 14 節到開花所需的時間(花器成熟期)，在近週年的調查內呈現約需 3-5 週的變化。各品種間無明顯差異。

討 論

在花器發育的生理研究上，常需要在不破壞花芽的情況下，以間接的方法判知其發育的程度，如花芽誘導處理後天數、節位之標定⁽¹⁵⁾及芽體的大小⁽⁷⁾等。在番木瓜上，Arkle 與 Nakasone⁽⁴⁾以頂芽最幼節為第 1 節且節位數往下遞增的方式，作為其節位定義標準，並以解剖觀察找出各節腋花序軸頂花之發育程度。然而由於最幼節之判斷需透過破壞性的觀察，此標準在生理研究中可能不適用。本研究將節上腋花序軸頂花芽恰為花器始形成期的節位，訂為第 1 節，此節之葉柄加葉身長約 1-1.4mm，為初具營養葉雛形時期。由於仍被較成熟葉包裹，第 1 節葉片之大小應與環境因子關係不大，故依此方法標定可於不同植株狀況下得發育程度一致之節。本研究於不同年份在不同地點所作之觀察中，花器形成過程中各事件之發生與節位數間有不變而穩定的關係，顯示番木瓜花器形成於各節

中之進度為一預定之程序，不易受環境波動而變化。此標定方法中第 1 節之認定不會對植株造成傷害，故可提供相關研究工作在節位標定上一實用且客觀的標準。

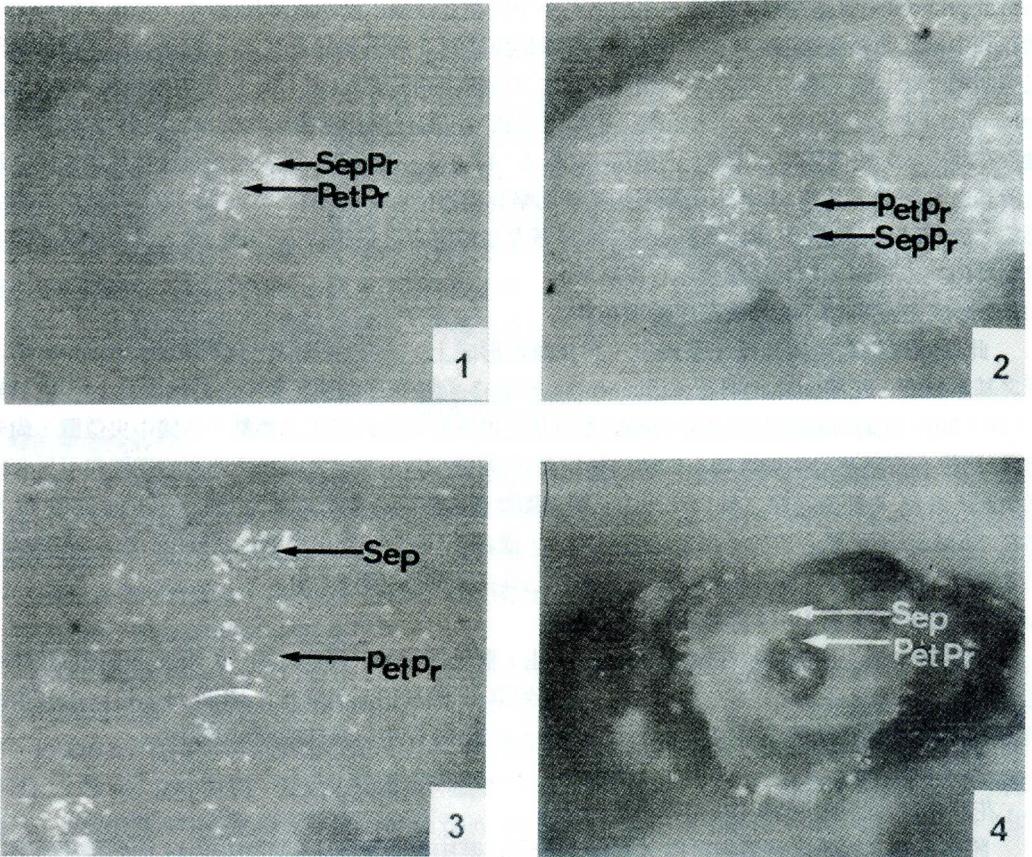


圖 1-4. 番木瓜兩性株第 1-4 節腋花序軸頂花芽形態之解剖顯微鏡觀察。圖 1) 第 1 節；萼片原基(SepPr) 僅略有隆起跡象；箭頭所指 PetPr 位置為推測花瓣原基出現之相對位置。圖 2) 第 2 節；萼片原基已呈突起。圖 3) 第 3 節；萼片(Sep)僅具雛形，其向軸側花瓣原基(PetPr)僅略有突起跡象。圖 4) 第 4 節，萼片已具出基本構型，其向軸側花瓣原基已明顯突起；更內側略有隆起者應為雄蕊原基。

Figure 1-4. The stereomicrograph of the apical flower bud of axillary inflorescence from node no.1 to no.4 of hermaphroditic papaya plants. Figure 1). The sepal primordia (SepPr) just have formed; the arrow of PetPr indicates site where petal primordia will initiate. Figure 2). Node no.2; Septal primordia have arisen obviously. Figure 3). Node no.3; Petal primordia (PetPr) have initiated at the whorl adaxil to the sepals (Sep) with primary shape. Figure 4). Node no.4; Sapels have had fundamental construction; and petal primordia have arisen obviously; buttresses at the whorl adaxil to petal primordia should be the stamen primordia.

番木瓜兩性株一般於 5-8 月間有較高之正常兩性花表現率⁽²⁾，而 4 月間“台農二號”從第 1 至第 14 節約需 5 週、從第 14 節至開花約需 4 週(圖 23)。綜上可推測本試驗於 4 月所採之花芽應多會發育出正常兩性花，故所作之觀察應為正常兩性花之發育情形。

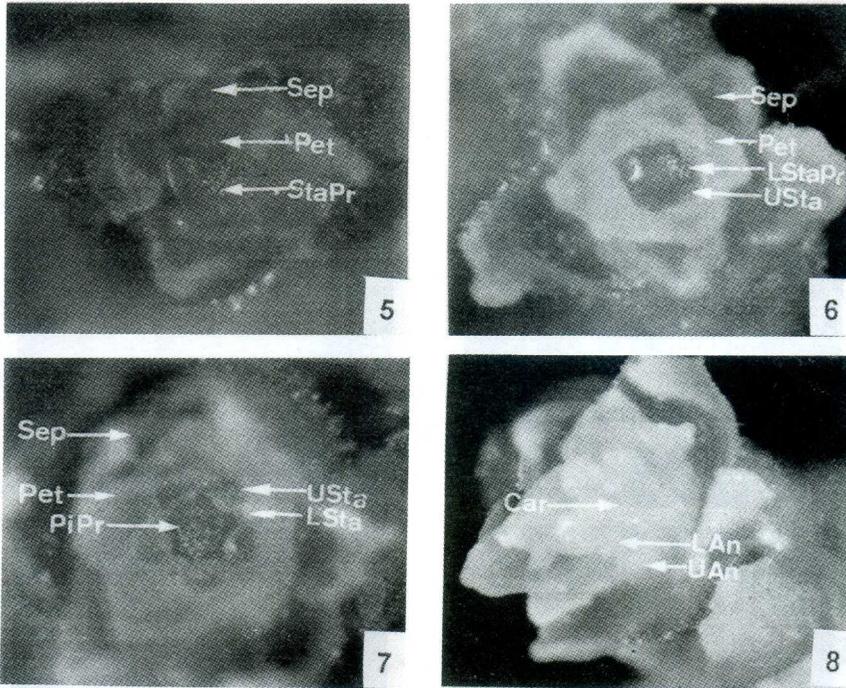


圖 5-8. 番木瓜第 5-8 節腋花序軸頂花芽形態之解剖顯微鏡觀察。圖 5) 第 5 節；花瓣(PetPr)已發展出雛形，長度約為萼片的 1/3，其向軸側雄蕊原基(StaPr)之外環者已具明顯突起，內環者僅略有隆起。圖 6) 第 6 節；萼片背軸有絨毛狀突起。花冠已發展出基本構型，其長度約為萼片的 1/2；外輪雄蕊(USta)已發展出雛形，內輪雄蕊原基(LStaPr)已具明顯隆起；位於中央位置之雌蕊原基略有隆起跡象。圖 7) 第 7 節；花冠約為萼片的 2/3；外輪雄蕊已具基本構型，內輪雄蕊僅發展出雛形，於其內側之雌蕊原基(PiPr)已具明顯隆起。圖 8) 第 8 節；萼片與花冠皆已具完整構型，花冠長度約為萼片的 3/4；外輪雄蕊已具完整構型，內輪雄蕊已發展出基本構型。

Figure 5-8. The stereomicrograph of the apical flower bud of axillary inflorescence from node no.5 to no.8 of hermaphroditic papaya plants. Figure 5) Node no.5; the length of petals(PetPr) was 1/3 of the length of sepals, and the upper stamen primordia(StaPr) have risen obviously, while the lower stamen primordia were just formed. Figure 6) Node no.6; initials of trichomes were observed at the abaxial surface of sepals, while the length of petals with fundamental construction was 1/2 of the length of sepals. Upper stamen (USta) with primary shape and lower stamen primordia(LStaPr) an obvious rise was observed, and pistil primordia have just risen at the center of the meristem. Figure 7) Node no.7; The length of petals was 2/3 of the length of sepals. Upper stamen primordia with fundamental construction while lower stamen primordia with primary shape were observed, and pistil primordia (PiPr) has risen obviously. Figure 8) Node no.8; both sepals and petals have completely organized and the length of petals with fundamental construction was 3/4 of the length of sepals. The completely organized upper stamens and lower stamens with fundamental construction were observed.

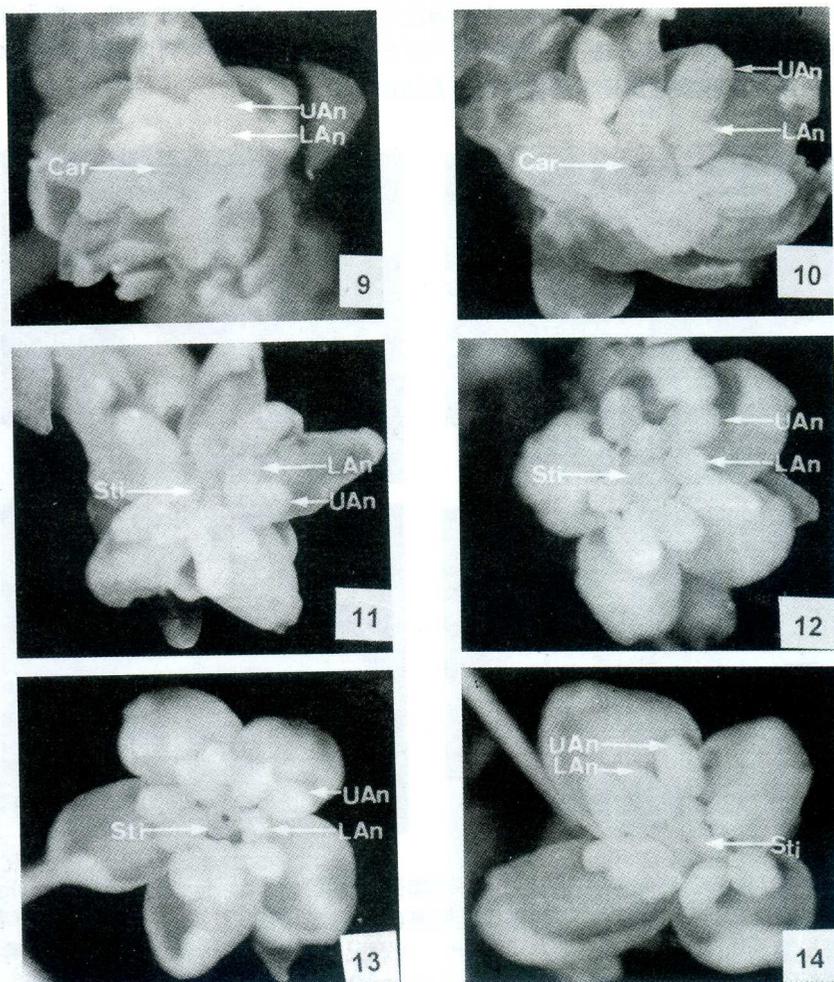


圖 9-14. 番木瓜第 9-14 節腋花序之軸頂花芽形態之解剖顯微鏡觀察。圖 9) 第 9 節；花冠長度約為萼片的 4/5；內外輪雄蕊皆已具完整構型。圖 10) 第 10 節；花冠與萼片約等長；五枚心皮於基部呈合生狀。圖 11) 第 11 節；Sti 所指位置為預測柱頭形成之處。圖 12) 第 12 節；合生之五枚心皮頂部仍留有孔洞。圖 13) 第 13 節；合生之各心皮頂部呈膨大突起。圖 14) 第 14 節；各心皮頂部呈膨大具柱頭(Sti)之構形。

Figure 9-14. The stereomicrograph of the apical flower bud of axillary inflorescence from node no.9-14 of hermaphroditic papaya plants. Figure 9) Node no. 9; the length of petals with fundamental construction was 4/5 of the length of sepals, and both whorls of stamens have completely organized. Figure 10) Node no.10; the length of petals with fundamental construction was equal to the length of sepals, and five carpels connated at the bases. Figure 11) Node no.11; The arrow of Sti indicates the position where stigmas will form. Figure 12) Node no.12; the connation of five carpels has completed except at their top, where there is a pore. Figure 13) Node no.13; the top of connated carpels grew out and became swollen. Figure 14) Node no.14; branched stigmas(Sti) can be observed on the top of connated carpels.

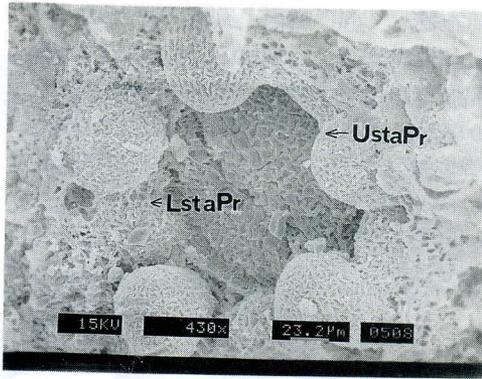


圖 15. 番木瓜第 5 節腋花序軸頂花芽形態之掃描式電子顯微鏡觀察。五枚外輪雄蕊原基(UstaPr)已呈半球型，寬約 40 μ m，稍內側與其對生位置上之突起部份判斷為五枚內輪雄蕊原基(LstaPr)。花萼及花冠均已摘除。

Figure 15. Scanning electron micrograph of apical flower of axillary inflorescence from node no. 5 of hermaphroditic papaya plant. Where five upper stamen primordia(UstaPr) were hemispherical and reached a breadth about 40 μ m. The buttresses between the upper stamen primordia(LstaPr).(both calyx and corolla dissected.)

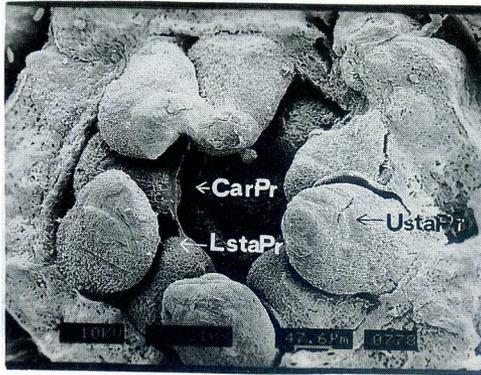


圖 16. 番木瓜第 6 節腋花序之軸頂花芽形態之掃描式電子顯微鏡觀察。外、內輪雄蕊交錯排列。花萼、花冠及 1 枚外輪雄蕊均已摘除。

Figure 16. Scanning electron micrograph of apical flower of axillary inflorescence was from node no. 6 of hermaphroditic papaya plant, where upper and lower stamen primordia arranged alternately.(calyx, corolla, and one upper stamen dissected.



圖 17. 掃描式電子顯微鏡觀察下番木瓜第 6 節腋花序之軸頂花芽外輪雄蕊原基之形態，其基部有縊縮(con)跡象最寬處約 80 μ m，縊縮處僅約 70 μ m。

Figure 17. Scanning electron micrograph of upper stamen primordia of apical flower on axillary inflorescence from node no. 6 of hermaphroditic papaya plant.

Constriction(con) at the base was observed, while maximum width was 80 μ m while the position of constriction is only 70 μ m wide.

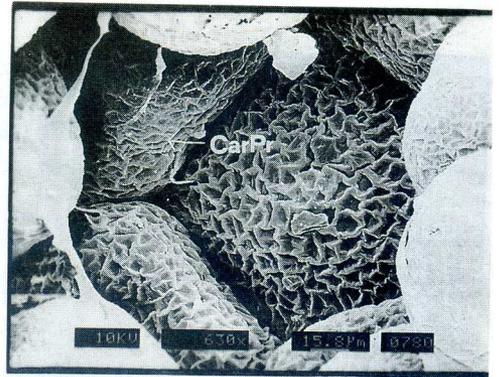


圖 18. 掃描式電子顯微鏡觀察下番木瓜第 6 節腋花序之軸頂花芽。心皮原基(CarPr)之形態。長條狀心皮原基與內輪雄蕊原基對生，長約 45 μ m。

Figure 18. Scanning electron micrograph of carpel primordia(CarPr) of apical flower on axillary inflorescence from node no. 6 of hermaphroditic papaya plant. Where carpel primordia about 45 μ m long were alternate to lower stamen primordia, and they were closed and not connected to each other.

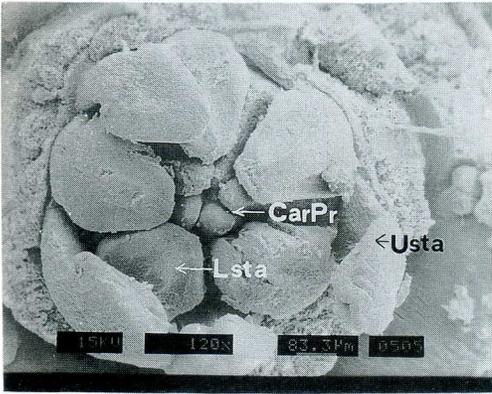


圖 19.番木瓜第 7 節腋花序之軸頂花芽形態之掃描式電子顯微鏡觀察。外輪雄蕊受內輪雄蕊原基之推擠而有向上挺起跡象，中央之心皮原基已約與內輪雄蕊原基齊高。

Figure 19. Scanning electron micrograph of apical flower of axillary inflorescence was from node no. 7 of hermaphroditic papaya plant, where lower ower stamen primordia push the upper stamen up, and carpel primordia in the center of the bud have been equal height with lower stamen primordia.

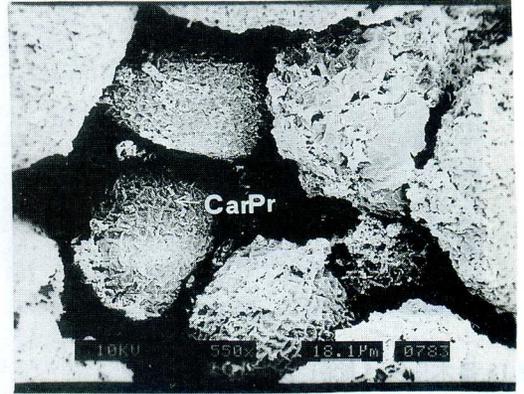


圖 21. 掃描式電子顯微鏡觀察下番木瓜第七節腋花序軸頂花仍呈離生之心皮原基。

Figure 21. Scanning electron micrograph of free carpel primordia on apical flower of axillary inflorescence from node no. 7 of hermaphroditic papaya plant.

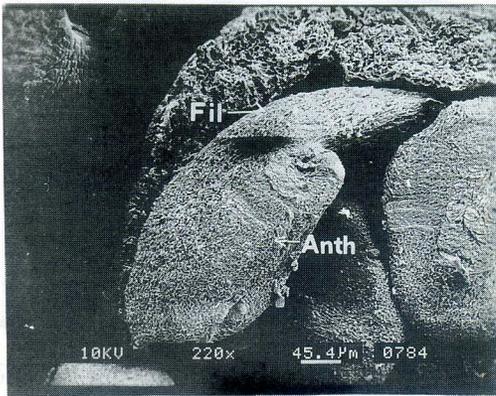


圖 20. 掃描式電子顯微鏡觀察下之番木瓜第 7 節腋花序之軸頂花芽之外輪雄蕊。花藥(Anth)與花絲(Fil)部份已可區分。

Figure 20. Scanning electron micrograph of upper stamen primordia of apical flower on axillary inflorescence from node no. 7 of hermaphroditic papaya plant, where anther (Anth) and filament (Fil) were distinguished.

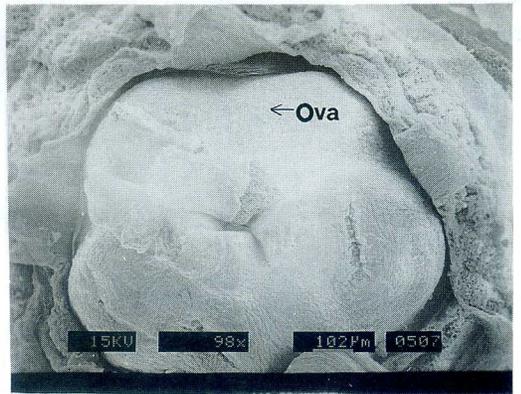


圖 22.番木瓜第 8 節腋花序軸頂花芽之掃描式電子顯微鏡觀察。心皮間於基部膨大處已完全癒合，而頂部仍呈離生。花萼、花冠及內外輪雄蕊皆已摘除。

Figure 22. Scanning electron micrograph of apical flower of axillary inflorescence from node no.8 of hermaphroditic papaya plant, where carpels have completely connated at the base but still free at the top. (calyx, corolla and both worles of stamen dissected).

與大多數的開花植物相同⁽¹²⁾，番木瓜之花器形成為向頂的(acropetal)分化模式。最外輪之萼片原基於第 1 節腋花序軸頂花芽中稍有突起，至第 7 節已具完整構形。花冠原基出現於第 3 節腋花序軸頂花芽，至第 8 節已具有完整構形。在第 5 節腋花序軸頂花芽中可以看出，外輪雄蕊原基之形成早於內輪雄蕊原基。而心皮原基則要到第 6 節才出現，突出到與內輪雄蕊對齊時已是第 7 節，此時內外輪雄蕊均已具雛形，而心皮卻尚無癒合之跡象。內外輪雄蕊分別於第 8、9 節腋花序軸頂花芽中完全成形，而雌蕊心皮間之完全癒合並形成柱頭要到第 14 節才完成。

以 SEM 觀察第 5-8 節腋花序軸頂花雌雄花器形狀，可看出其由簡而繁的變化。雄蕊之形成過程中，原基基部之增大程度較頂部為小，造成基部窄、頂部寬的形狀。基部較窄的部份延長成為花絲，而頂部較寬的部份則會發育成 4 個合生的小孢子囊(microsporangia)，即花藥。雌蕊在發育之初為 5 個離生的心皮，排列在內輪雄蕊內一圈，基部緊密相鄰。當其往上伸長時，之間間距會變大，造成上窄下寬的形狀。較寬的基部應會癒合而成為子房，而較窄之頂部癒合後則應形成花柱及柱頭。

心皮開始癒合之時期，在解剖顯微鏡與在 SEM 之觀察間約有 4 節之差異。在 SEM 下於第 8 節已觀察到心皮於子房之部分有開始癒合之跡象，而解剖顯微鏡則遲至第 12 節才觀察到此現象。可能是因為解剖顯微鏡之解析力較差且景深較淺，而將僅有頂端未癒合之心皮原基判斷為完全離生所致。

花器發育之過程可大致區分為花器形成(floral organization)及花器成熟(floral maturation)⁽¹³⁾，前者是由花器原體出現到花器構形完整，為花器的種類及外型在形態上決定之關鍵時期；而後者是從花

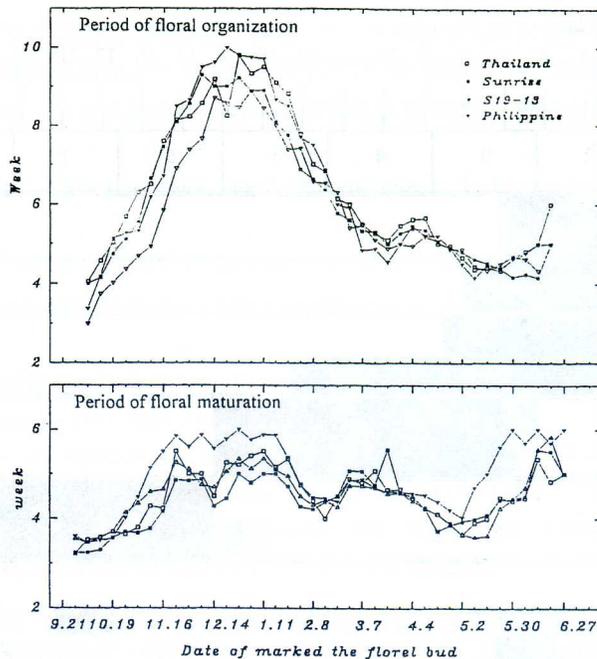


圖 23. 不同品種番木瓜兩性株花序軸頂花芽其花器形成及成熟所需週數。*花芽之標定：每週定期標定第 7 節花序軸頂花。1995 年 6 月 17 日種植，1995 年 9 月 21 日-1996 年 6 月 26 日調查。

Figure 23. Time period of floral organization and maturation in apical flower of inflorescence among hermaphroditic papaya cultivars. *Label of the floral bud of main axial in inflorescence from node no.7 weekly. Date of plantation: Jun. 17, 1995. Date of survey: Sep. 21, 1995.- Jun. 26, 1996.

器構形完整到開花，可影響花器之功能是否能完整地表現。番木瓜在第 1 節腋花序軸頂花芽中，僅有觀察到略為突起之萼片原基，故可將之視為其花器形成在形態上之起始點，而至第 14 節時，萼片、花瓣、雄蕊及雌蕊均已形成，可視為花器形成在形態上之終點。而在此節之後至開花之前，則為花器之成熟期。相同地，個別花器之形成期，萼片為第 1-7 節，花冠為第 3-8 節，雄蕊外輪為第 4-7 節、內輪為第 5-9 節，而雌蕊為第 6-14 節(圖 24)。花器成熟期所需的時間在本試驗中約需 3-5 週(圖 23)，與 Arkle 與 Nakasone⁽⁴⁾的結果相符。在花器形成方面，雌蕊形成之節數亦相符，然在雄蕊方面，Arkle 與 Nakasone⁽⁴⁾所觀察之蘇魯("Solo")木瓜雄蕊形成約需經 7 節，較本研究多出 3 節(圖 24)。由於他們並未敘述其判斷的依據，故無法得知此差異究為品種特性或僅是對器官形成完整定義上的不同。

依 Storey⁽²¹⁾觀察之結果，認為在番木瓜中不正常花型產生之原因，為雄蕊心皮化或雌蕊退化。Arkle 與 Nakasone⁽⁴⁾推論不同程度的雄蕊心皮化，是雄蕊在不同發育時期發生心皮化的結果。依本研究之結果可以看出，若雄蕊心皮化發生在第 5 節或之前，則兩輪雄蕊皆有完全心皮化的可能，而會形成無雄蕊殘跡之雌花；若在第 6 節發生心皮化，由於外輪雄蕊原基之基部已有縮縮現象，可能僅有內輪雄蕊能形成完整的心皮，而外輪雄蕊則形成基部較窄的心皮；在外輪雄蕊原基已可看出有花藥與花絲之分的第 7 節才發生心皮化作用，由於此時外輪雄蕊小孢子囊之分化方向已頗固定，應僅有基部分化較不專化的細柄部份具有心皮化之潛力，可能發育出正常雄蕊或頂端為花藥之心皮，而內輪雄蕊則仍有潛力受影響而發育成心皮；若外輪雄蕊正常發育而內輪雄蕊完全心皮化並癒合，所形成之花其子房具深陷凹溝、雄蕊 5 枚，一般稱作 5 裂形花(pentendria)；至第 8 節時，外輪雄蕊之花藥

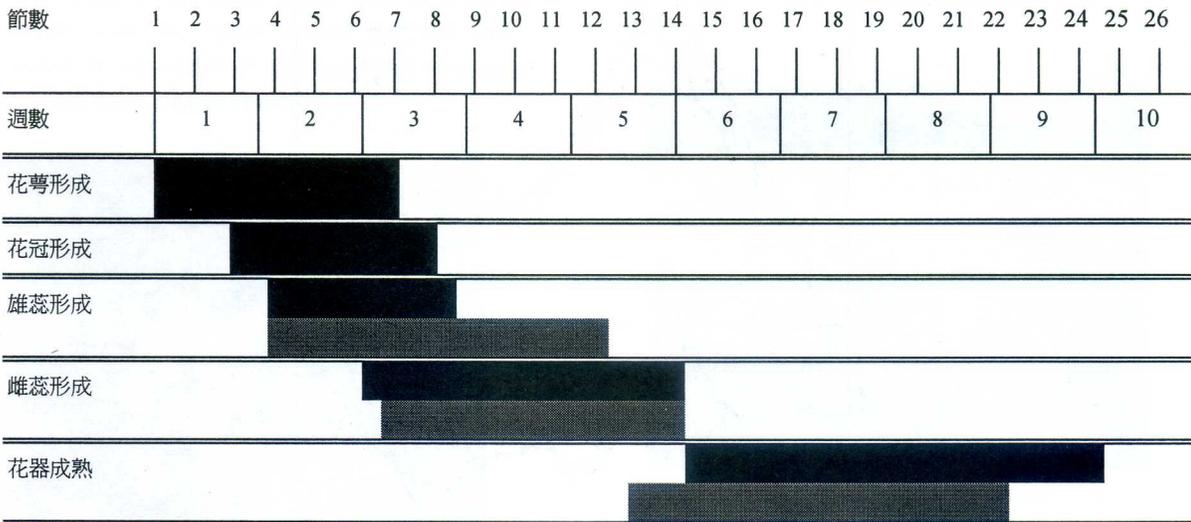


圖 24. 本研究觀察之番木瓜正常兩性花花芽發育期間各事件發生之時間(█)，與 Arkle 和 Nakasone(1989)之結論(█)比較。節數以本研究之方法定義，並假設兩者推論之雄蕊始形成期一致。週數依節位標定試驗所估算於四月間花器形成與成熟所需時間為準。

Figure 24. Comparison of the time period at developmental events observed in this study(█)and Arkle and Nakasone⁽⁴⁾(█). Node no. was defined at the same time of primordia initiated. Week no. was calculated upon the time period of floral organization and maturation estimated in node labeling experiments.

與花絲已分化完全，內輪雄蕊亦已具基本構形，此時發生之心皮化作用應僅能造成內輪雄蕊變成形狀似雄蕊但花絲部份略呈平板狀之不正常雄蕊，而外輪雄蕊則較不受影響。至於雄蕊心皮化發生之時機對花粉數目、活力及表現之影響則有待研究。

在雌蕊退化方面，Nakasone 及 Lamoureux⁽¹⁶⁾觀察不同形狀子房橫切面之背維管束之數量及分佈，其結果顯示愈呈狹長形之子房其背維管束數目愈少，心皮之發育亦較受限。可見影響雌蕊形狀之因素有二：心皮之發育程度，及癒合之心皮數。本研究結果顯示，若雌蕊發育受阻之時間在第 7 節，則這些心皮即使癒合亦只能形成狹長、不孕且無柱頭及子房的雌蕊；若雌蕊發育受阻在更早時期發生，有些心皮可能會因為太小而無法與其他心皮癒合，而使最後之心皮數目減少；於第 12、13 節發生之雌蕊發育受阻現象，由於柱頭及子房部份均已癒合，主要會影響分枝狀柱頭之發育，造成雌蕊無法接受花粉。雌蕊發育受阻之時機與胚珠發育間之關係有待研究。

本研究之結果可說明番木瓜兩性株各種花型在形態上發生之時機。Arkle 與 Nakasone⁽⁴⁾曾推測，造成雌雄蕊形成之環境因子於雌雄蕊始分化前 1-2 週即已有影響，而依謝⁽³⁾的結果推算，造成雌蕊退化的高溫約在雌蕊始分化前 1-3 週之間才有效果，此與形態上發生之時機約有 2-3 節之差異，顯見環境之效應要隔約 1 週才會顯現。此期間發生之生理及分子生物上事件之研究，應有助找出影響木瓜花性變異之機制。

參 考 文 獻

1. 王德男. 1997. 網室木瓜兩性花畸形化之探討. 提昇果樹競爭力研討會專集 I :141-146.
2. 王德男. 1980. 影響木瓜兩性之性型表現之因子研究. 中華農業研究 29(3):225-237.
3. 謝明憲. 1997. 品種、全互交及溫度於番木瓜兩性株性型之表現. 國立台灣大學園藝學研究所碩士論文.
4. Arkle, T. D. and H. Y. Nakasone. 1984. Floral differentiation in the hermaphroditic papaya. HortSci. 19(6):832-834.
5. Awada, M. and W. Ikeda. 1957. Effects of water and nitrogen application on composition, growth, sugar in fruit, yield, and sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). Haw. Arg. Expt. Sta. Tech. Bul. 33:1-13.
6. Awada, M. 1958. Relationship of minimum temperature and growth rate with sex expression of papaya plants (*Carica papaya* L.) Haw. Apr. Exp. Sta. Tech. Bul. 38:3-16.
7. Diggle, P. K. 1994. The expression of andromonoecy in *Solanum hirtum* (Solanaceae): phenotypic plasticity and ontogenetic contingency. Amer. J. Bot. 81(10):1354-1356.
8. Drew, G. N., J. L. Bowman, and E. M. Meyerowitz. 1991. Negative regulation of *Arabidopsis* homeotic gene AGAMOUS by the APETALA2 product. Cell 65:991-1002.
9. Ghosh, S. P. and S. P. Sen. 1975. The modification of sex expression in papaya (*Carica papaya* L.). J. Hort Sci. 50:91-96.
10. Giacometti, D. F. And D. F. Brasillia. 1987. Papaya breeding. Acta Horticulturae 196:53-60.
11. Jack, T., L. L. Brokman, and E.M. Meyerowitz. 1992. The homeotic gene APETALA3 of *Arabidopsis thaliana* encodes a MADS box and is expressed in petals and stamens. Cell. 68:683-697.
12. Kinet, J. M., R. M. Sachs, and G. Bernier. 1981. The physiology of flowering. volume III the development of flowers. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida, U.S.A. p.15-17.
13. Lang, A. 1952. Physiology of flowering. Annu. Rev. Plant Physiol. 3:265-306.

14. Lange, A. H. 1969. Factor affecting sex changes in the flowers of *Carica papaya* L. Amer. Soc. Hort. Sci. 77:252-263.
15. Leonard, M., J-M Kinet, M. Bodson, A. Havelange, A. Jacquard, and G. Bernier. 1981. Flowering in *Xanthium strumarium*: initiation and development of female inflorescence and sex expression. Plant Physiol. 67:1245-1249.
16. Nakasone, H. Y. and C. Lamoureux. 1982. Transitional forms of hermaphroditic papaya flowers leading to complete maleness. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 107:589-592.
17. Okamuro, J. K., B. G. W. den Boer, and K. D. Jofuku. 1993. Regulation of *Arabidopsis* flower development. Plant Cell 5:1183~1193.
18. Smyth, D. R., J. L. Bowman, and E. M. Meyerowitz. 1990. Early flower development in *Arabidopsis*. Plant Cell 2:755~767.
19. Storey, W. B. 1976. Papaya. Evolution of crop plants. Edited by N. W. Simmonds. London ; New York: Longman, p.21-24.
20. Storey, W. B. 1969. Pistillate papaya flowers: a morphological anomaly. Science 163:401-405.
21. Storey, W. B. 1967. Theory of derivations of the unisexual flowers of Caricaceae. Agromia Tropical 17:273-321.
22. Weigel, D., J. Alvarez, D. R. Smyth, M. F. Yanofsky, and E.M. Meyerowitz. 1992. LEAFY controls floral meristem identity in *Arabidopsis*. Cell 69:843-859.

Abstract

Floral buds of hermaphroditic papaya cv. "Tai-Nong No.2" were examined under stereomicroscope and scanning electron microscope. According to morphological characters, the processes of floral organization were divided to four stages : a) *perianth primordia formation stage* in which sepal primordia appear followed by sepal primordia do; b) *sexual organ primordia initiation stage* in which stamen and carpel primordia initiate subsequently; c) *complete stamen organization stage* in which anthers and filaments can be recognized easily; and d) *complete gynoecium organization stage* in which the connection of carpels is finished while the branched stigmas were observed. The pattern of floral organization of papaya, like most plant species, was acropetal in the order of floral organ occurrence. The degree of floral organization of apical bud in a inflorescence depended on the order of the node on which the inflorescence subtended. Therefore through the reliable labeling method of this study, nondestructive estimation of condition of the floral bud was possible. Floral organization began at node no. 1 and finished at node no. 14. Stamen organization was from node no. 4 to node no. 9 while pistil organization was from node no. 6 to node no. 14. The duration of floral organization fluctuates 4-10 weeks due to seasonal variation, but the floral maturation was constant, it was needed 3-5 weeks no matter of season change. Carpeloid occurring in various stages of stamen organization resulted in various kinds of teratologic flowers, while abortion of carpels occurring in various stages results in pistil with various number of carpels and stigmas. The morphological determination point of various flower types surmised in this study is 2-3 node later than the period that environmental factors could effect floral organization. Further physiological and molecular biological studies of this period will be needed in constructing the mechanism of papaya floral variation.