

## 風中奇緣－禾草小花的演化

文·圖／黃俊霖

### 摘要

花博以近 900 萬參觀人次風光落幕，在那裏花以其獨特的造型及豐富的色彩變化，吸引不是幫其傳粉的動物，而是排山倒海的人潮駐足欣賞，它已搖身一變成爲人們心靈的滋養劑，創造另類的共同演化的關係，本館員工也特別揪團共襄盛舉，爲博館人生增添精采的一頁。其實萬花齊放的榮景，在夏天的科博館草坪也是可見，主要有地毯草(*Axonopus compressus*)、兩耳草(*Paspalum conjugatum*)、竹節草(*Chrysopogon aciculatus*)、假儉草(*Eremochloa ophiuroides*)，它們是風媒花，花穗軸挺立向上展開，花藥在柔軟細長的花絲頂端，隨風擺盪散播花粉，如毛刷狀的柱頭，等待著攔截幸運的花粉。只是它們太小了，不是根本不被察覺，就是很頻繁地慘遭割草機的毒手，我們「看」到的都只是一片綠油油的草坪。

這些組成草坪的小草，是屬於單子葉禾本科的植物。在中學的自然課，提到典型的單子葉植物的花被通常是 3 或 3 的倍數，我們可以從百合、蘭花這些具有艷麗花冠的蟲媒花，很容易觀察到這樣的特徵。而禾本科植物爲風媒花，不再需要花瓣以吸引傳媒，由演化的歷史來看，它們是由具有花瓣的祖先演變而來的，在這轉型的過程，花瓣是被捨棄而完全消失不見呢？還是被遺留下來，且開發出新的用途呢？

綜合目前研究所提出的觀點，在禾草微小薄膜狀的鱗被，是相對應於花瓣的構造，但它並非完全失去功能，而是轉型成爲將花打開的關鍵樞紐。讓我們由禾草小穗的基本組成、各種觀點的演變及鱗被特殊的構造，來認識這段獨特的演化歷史。

關鍵詞：禾本科、小穗、花、演化

花博以近 900 萬參觀人次風光落幕，在那裏花以其獨特的造型及豐富的色彩變化，吸引不是幫其傳粉的動物，而是排山倒海的人潮駐足欣賞，它已搖身一變成爲人們心靈的滋養劑，創造另類的共同演化的關係，本館員工也特別揪團共襄盛舉，爲博館人生增添精采的一頁。其實萬花齊放的榮景，在夏天的科博館草坪也是可見，主要有地毯草(*Axonopus compressus*) (圖 1)、兩耳草(*Paspalum conjugatum*) (圖 2)、竹節草(*Chrysopogon aciculatus*) (圖 3)、假儉草(*Eremochloa ophiuroides*) (圖 4)，它們是風媒花，花穗軸挺立向上展開，花藥在柔軟細長的花絲頂端，隨風擺盪散播花粉，如毛刷狀的柱頭，等待著攔截幸運的花粉。只是它們太小了，不是根本不被察覺，就是很頻繁地慘遭割草機的毒手，我們「看」到的都只是一片綠油油的草坪。



圖 1. 地毯草的花穗



圖 2. 兩耳草的花穗



圖 3. 竹節草的花穗



圖 4. 假儉草的花穗

這些組成草坪的小草，是屬於單子葉禾本科的植物。在中學的自然課，提到典型的單子葉植物的花被通常是 3 或 3 的倍數，我們可以從百合、蘭花這些具有艷麗花冠的蟲媒花，很容易觀察到這樣的特徵。而禾本科植物為風媒花，不再需要花瓣以吸引傳媒，由演化的歷史來看，它們是由具有花瓣的祖先演變而來的，在這轉型的過程，花瓣是被捨棄而完全消失不見呢？還是被遺留下來，且開發出新的用途呢？

### 基本法則—小穗剖析

從事植物分類工作的樂趣之一是可以透過放大的顯微鏡頭，仔細地鑑賞一件件精巧的藝術品。對我們來說小小的米粒，在禾草界已算是數一數二的巨大果實，所以要觀察屬於「微」米級禾草的花，除了眼力要好之外，其花是由層層機關所保護，還必須要有一雙巧手，透過解剖顯微鏡操作解剖刀、鑷子，才能一窺其完整的面貌。

禾草的花極其精簡，不同於典型的花以花萼、花瓣、雄蕊、雌蕊 4 輪組成，它以另一類模組化的結構—小穗(spikelet)為基本單位(圖 5)，實際上小穗即為花序，眾多小穗在穗軸上再排列成穗狀、指狀、總狀及圓錐狀，就是我們常見禾草花穗的樣貌。小穗軸(rachilla)基部有一對呈互生排列的穎片(glume)，下方或外面的稱為外穎(outer glume)，上方或裡面的稱為內穎(inner glume)，兩者質地、形狀相似，外穎通常較內穎小，且具較少的脈，穎之上的小穗軸上有 1 至數朵互生排列的小花(floret)，較原始的小穗常具多數小花，較特化之禾草則僅具一朵小花，或具有定數如二朵小花、三朵小花所構成。

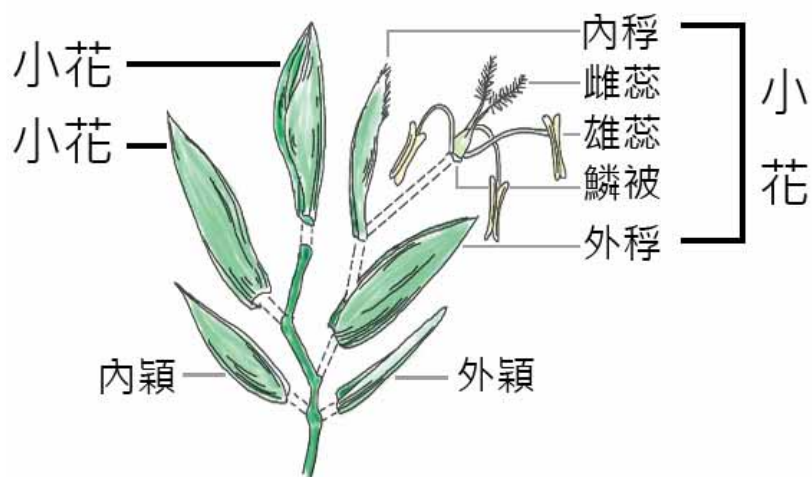


圖 5. 展開的小穗

每朵小花由外而內依序為外稃(lemma)、內稃(palea)、鱗被(lodicule)、雄蕊、雌蕊所組成。外稃在形態上與穎相似，內稃背部具有兩脊，兩脊間凹入，脊常延伸的有狹翼(wing)，外、內稃形成如同盒子的上、下蓋，將鱗被、雄蕊及雌蕊整

個包在其中。鱗被為微小、半透明膜質的構造，位在相對於雄蕊花絲及雌蕊子房的基部外側，通常為兩片，呈披針形、截形或方形。雄蕊通常為 3 枚，具細長的花絲，頂端著生在花藥的中央，呈 T 字型。雌蕊子房一室，僅一倒生胚珠，通常子房有兩根花柱，其頂端的柱頭呈毛刷狀。

## 驗明正身

長期以來，除了雌蕊及雄蕊外，由於構造上與典型的花有著的極大差異，植物分類學家基於解剖學、發育學的基礎，對於禾草的小穗各部分構造的解釋，尤其是內稃及鱗被的定位，提出了相當不同的看法。主要可區分為雙花被(dichlamydeous)、單花被(monochlamydeous)、無花被(achlamydeous)及假花(pseudanthial)的假說：(1)雙花被說認為小花同時具有花萼及花瓣的構造，但相對應的構造為何？經歷數種觀點演變。早在 18、19 世紀，林奈(Linnaeus)認為內、外穎就是花萼，而內、外稃為花瓣；布朗(Brown)認為內、外稃是花萼，而鱗被才是花瓣。至 20 世紀，特平(Turpin)則強調內、外稃應視為不同的構造，而且外稃是在小穗軸上，而內稃是在小花軸上，所以只有內稃可視為花萼；舒斯特(Schuster)更進一步指出，內稃是由兩個花萼癒合而成的構造，而鱗被是花瓣。(2)單花被說認為只有鱗被是花瓣，而內稃是前葉(prophyll)。(3)無花被說基於鱗被及內、外稃並未呈輪狀排列，而排除將它們歸為花被。哈克爾(Hackel)進一步指出，後側鱗被（如果存在）與一對前側鱗被在小花軸上並非在同一輪上。鱗被及內稃被認為是對生的苞片；或是另外一種看法為，內稃為前葉，而鱗被只是附屬構造或是托葉。(4)假花說認為禾草的小花是極度退化的枝條，內、外穎及內、外稃為葉子，雄蕊為特化的枝條，而鱗被則是葉或枝條。

近年來，演化發育學 (evolutionary-developmental biology, 簡稱 evo-devo) 為這長期以來的爭議提供另一層的證據。由十字花科的阿拉伯芥的研究，花各部分組織的發育主要由一群 MADS-box 基因決定 (與其他調控發育的基因有相似的序列，故以它們共同的序列特徵來簡稱)，並分屬花的「ABCDE」調控模式下的不同類別：花萼由 A 型決定，花瓣由 A+B 型決定，雄蕊 B+C 型由決定，雌蕊由 C+D 型決定，另外，E 型則參與各部分的發育。A 基因除了參與決定最外兩輪—花萼及花瓣，並且決定花早期的發育，然而已知禾草的 A 型基因只決定花早期的發育，且並未在特定部位表現，所以無法由 A 基因的突變來判斷在禾草何者為花瓣、花萼。但由玉米及水稻 B 型基因的突變的結果，雄蕊部位變成了雌蕊，而鱗被變為類似內、外稃構造的結果，支持鱗被應為花瓣，至於內、外稃是否為花萼，還需更進一步的實驗來證明。

## 開花，有「瓣」法！

雖然禾草是風媒花，花瓣並沒有功成身退，而且還有膨大、縮小的特異功能，控制「開」花的重要工作。在開花之前，兩片鱗被為薄膜狀，位於外稃基部兩側，在適當的氣候條件及時間點，鱗被內部細胞鉀離子濃度增加，迅速充滿水分而膨大，撐開內、外稃基部使其展開，接著雄蕊的花絲快速伸展，使花藥在小花之外

開裂，傳播花粉，同時毛刷狀的柱頭也由內、外稃間的側面伸出，等待著接受花粉；最後鱗被萎縮，小花閉合，完成整個開花過程。

鱗被由特化可膨脹的細胞所組成，其外細胞壁有橫向增厚的纖維素，而內細胞壁有縱向增厚的纖維素，形成柵欄狀的結構，使其有足夠的強度，不被內部的膨壓所撐破，且提供足夠的力道，可以將內、外稃撐開。水稻是自花授粉的植物，但其還是會開花，只是柱頭已變短，不再外露於小花之外，同一朵小花的花粉成爲主要的提供者。另外，不開花而自行授粉者，稱之爲閉鎖花(cleistogamous flower)，例如柔枝莠竹(*Microstegium vimineum*)的雄蕊有大小之分，具有小型雄蕊的小花並不開花，在內部進行自花授粉。可見鱗被決定打開花的功能，可以影響異花授粉或自花授粉這重要的生殖特性，亦亟具農藝的應用價值。

禾本科植物這類超過一萬種的大家族，除了鱗被是在功能及結構上重大的轉變，每一種禾草小穗的造型更是變化多端，並且衍生出多樣的傳播機制。它們雖然沒有豔麗的花朵，但有著一段獨特的演化歷史，大自然的驚奇常在細微之處，透過顯微鏡仔細觀察，相信你也可以享受發現的樂趣。