

花的起源—老把戲變新花樣？

文·圖／黃俊霖

這個達爾文稱之為「令人心煩的神秘」，長期以來一直是植物學家渴望能解開的演化謎團。不斷出土的化石提供花出現時間及形態特徵的證據，以及由裸子植物與被子植物形態、解剖構造的比較，推論衍繹的假說——真花說（Euanthium theory）及假花說（Pseudanthium theory），至近年來由分子系譜學、演化發育學（evolutionary-developmental biology，簡稱evo-devo）的發展，及陸續被找出決定開花的基因，提供嶄新的資訊，新的花的起源的假說被提出，為這個神秘的問題開創另一種解答的途徑。

遼寧古果（*Archaeofructus liaoningensis*）這曾經被視為代表最早出現於侏羅紀晚期古花樣貌的植物，經重新定年後，卸下了「最古老的花」的光環，修正其出現的年代為白堊紀中期，這年代即是其他眾多被子植物化石出土的年代；另外，其心皮及雄蕊成螺旋狀排列的構造，也已被重新解釋為花序的構造，而非單一花朵。化石的證據目前還未能為失落的環節提供有力的線索。

1980年代起由現生及化石種子植物的形態特徵所建構的演化樹，現生的買麻藤目，包括麻黃（*Ephedra*）、二葉樹（*Welsitschia*）、買麻藤（*Gnetum*）（圖1），及已滅絕的本內蘇鐵目，這類植物的生殖構造被推論為典型裸子植物毬穗及被子植物花的中間型態，提供了可能的演化歷程。然而，隨著分子系譜學的發展，大量的DNA序列（包括開花相關的基因）建構出更為一致的系譜樹，買麻藤目不再歸類為被子植物，而是最近緣的裸子植物；也就是說，先前其被認為可能是花的原型的生殖構造，只是眾多裸子植物毬穗的一個特化的分支而已。另外，假花說認為花被是由買麻藤雄穗外的苞片轉變而來的，但是由開花基因（見下文）的表現結果，發現買麻藤苞片表現C型基因，而非一般花朵花瓣表現的B型基因。這些結果使早期廣泛被採用的花的起源的假說——假花說，也走入了死胡同。

典型的裸子植物雌、雄毬穗是獨立的生殖構造，而一般的花都同時具有雌、雄兩性。毬穗與花有如此顯著的不同，如果說花是植物一項「新

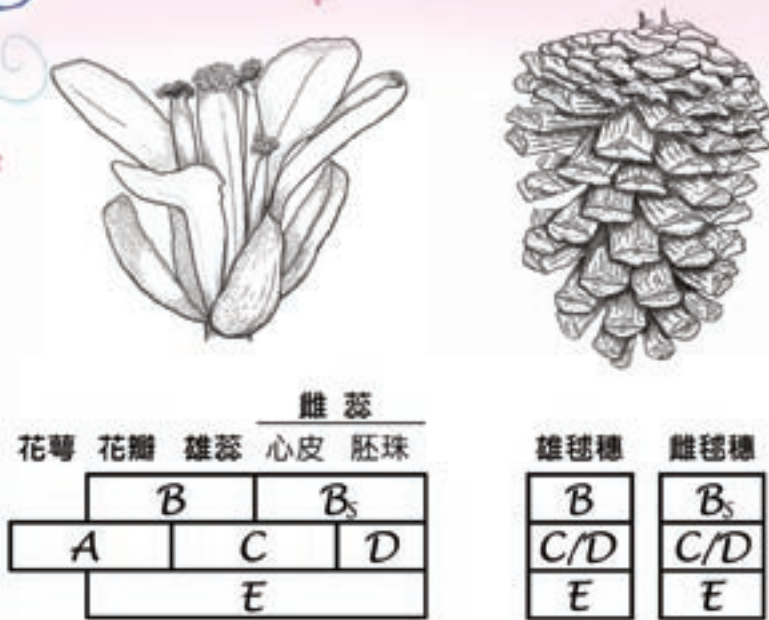


圖2.被子植物開花基因（左）及裸子植物毬穗基因（右）

奇」的改變，提供了更好的傳粉效率、讓種子有更好的保護……等，那麼是否找出塑造這些新奇改變的開花基因，是否可以提供我們有關花的起源的線索呢？

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「ABBS_sCDE」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，雄蕊由B+C型決定，雌蕊由B_s+C型（心皮）及D型（胚珠）決定；另外，E型則參與各部分的發育（圖2）。另外，還有LEAFY基因為上游的調控因子，決定生長點命運，其表現時就代表此一生長點開始邁入花的發育歷程，後續再以「ABBS_sCDE」的指令形塑出一朵花的各部分的構造。但是令人感到訝異地，後續的研究發現，裸子植物也都具有這些開花基因（圖1、2），而且經由基因轉殖實驗，一些裸子植物的基因轉殖進入十字花科的阿拉伯芥（*Arabidopsis thaliana*）還能在功能上補償部分開花基因的缺失。推測約3億年前種子植物形成時，裸子及被子植物的共同祖先就已經具有這些與開花有關的基因了；然而原始的材料不變，為什麼裸子植物是毬穗，而被子植物卻變出新的「花」樣？

就如同一道菜色，各種調味料下的比例不同，就會有截然不同的風味，藉由比較裸子、被子植物開花基因的組成、表現的實際差異，或許能提供些線索。這正是演化發育學的概念，其探討在發育過程的變化，所造成型式上的重大改變，並呈現演化上的意義。裸子植物的LEAFY基因有兩份，一個為Leaf基因決定雄毬穗的發育（圖1，綠線），另一個為Needle基因決定雌毬穗的發育（圖1，紅線），它們分別治理，如同我們所見的裸子植物毬穗有雌、雄之分。而被子植物缺失掉一份，只保留比較近似Leaf的一份，而買麻藤也有相似的結果，與被子植物同為獨立的演化事件；雌、雄構造的發育轉變至同一生長點進行，這可能就是演化出花同時具有兩性構造的關鍵。另外，開花的B型與B_s基因在決定雌、雄構造時亦扮演決定性的角色，兩者可能互為攝

抗表現（圖2）。基於演化發育學的觀點，新的花的起源假說被提出來。去雄/去雌假說（Out-of-Male/Out-of-Female theory）認為B型基因表現量的改變，即可創造出兩性花，可能於雄毬穗B型基因由頂端減弱表現，或是B型基因在雌毬穗由基部增加表現的結果（圖3），這與由本內蘇鐵的生殖構造所推論的真花說較為相似，提供了這假設遺傳學上的推測。另外，雄性主體假說（Mostly-Male theory）基於被子植物保留的LEAFY是於裸子植物決定雄毬穗的基因，認為可由D型基因表現位置的改變，異位胚珠（ectopic ovules）先表現於

雄毬穗的小孢子葉上，而心皮的構造再後續由小孢子葉演變而來；並推論此乃造成大部分的花朵中，雄蕊多於雌蕊的結果；而且因為胚珠異位表現，造成不同被子植物的胚珠數量及胎座的形式有極大的變化；並有許多觀察、實驗的支持，例如銀杏的葉子上可觀察到異位表現的胚珠，於矮牽牛大量表現D型基因，可於花瓣及花萼產生胚珠……等，表示基因的異位表現的突變是有可能發生的。這些假設基本上，都只是涉及少數開花基因在表現時間及空間的改變，並後續演化出心皮的構造，成為無花被兩性花的原始樣貌。由於裸子植物並無A型基因決定花被構造，所以花被可能為後續才演化出來，因其增進傳粉效率的功能，伴隨著昆蟲傳媒的共同演化，具有複雜的花樣植物於是成為演化的主流。

新的花的起源劇本已被提出，可利用植物化石特徵的搜尋及詮釋，及更進一步的實驗設計來檢驗這些假說。但相對於約30萬種的被子植物所衍生出花的樣貌，目前的基礎是建立於少數模式植物的研究結果，未來仍需藉由比較不同分類群開花的基因，及其調控網絡的研究來建立更多的線索。雖然這令人心煩的神秘還是難解，但植物學家已向著新的方向大步邁進。

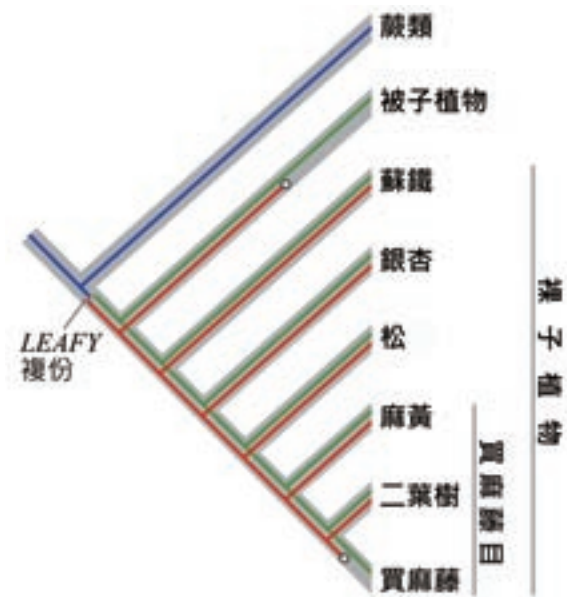


圖1.維管束植物系譜樹及LEAFY基因樹

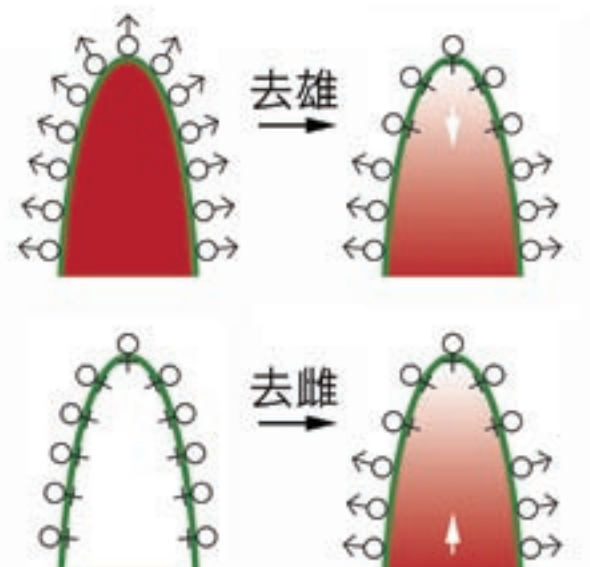


圖3.去雄（上）/去雌（下）假說