

由演化與基因調控 看花對稱型轉變—— 以苦苣苔科芒毛苣苔族兩側對稱花與 輻射對稱花的 *GCYC* 基因表現模式為例

Symmetric Transition of Flowers from Perspectives of Evolution and Gene Regulation: an Example of *GCYC* Gene Expression Pattern in Zygomorphic and Actinomorphic Flowers of *Trichosporeae* (Gesneriaceae)

辛冠霆

國立臺灣大學生命科學系

Hsin, Kuan-Ting

Department of Life Science, National Taiwan
University

鄭貽生

國立臺灣大學生命科學系

Cheng, Yi-Sheng

Department of Life Science, National Taiwan
University

前言

植物演化的過程，從水生綠色植物進化到陸生綠色植物，從平鋪的苔蘚植物、直立的蕨類植物、到裸子植物與被子植物，每一個進展都讓土地逐漸被佔領，讓地球成為綠色的星球。高等植物花朵作為繁衍之用，從無花被到有花被的構造，明顯耀眼、不同花色、具香味或是具產蜜的花朵，可以吸引授粉者來協助其傳播花粉，增加該類群植物的存活機率。因此花被演化若能成為授粉者眼中獨特易見的單元，就能讓該植物較其他物種更容易延續它的子代。分析花被的形態形成，是一個有趣的課題。被子植物的生殖器官包括花、果實及種子等構造，花作為吸引授粉者的角色，依其構造可將一朵花分為四輪 (four whorls) 花器，由外而內為萼片 (sepals)、花瓣 (petals)、雄花器 (androecium) 與雌花器 (gynoecium)。這四輪花器中，任一輪花器的形狀、數量或是形態發生改變，皆會對花產生重要的改變。由廣為研究的花被 (perianth) 構造來看，花被是萼片和花瓣的總稱，花被形狀、數量或是形態的改變會影響花的對稱性，如兩側對稱花 (zygomorphic flower) 或輻射對稱花 (actinomorphic flower)。若正面看著一朵花，僅能夠畫出一條對稱軸的花，稱為兩側對稱花 (圖1：A至C)；若能畫出多條對稱軸的花，則稱為輻射對稱花 (圖1：D至F)。

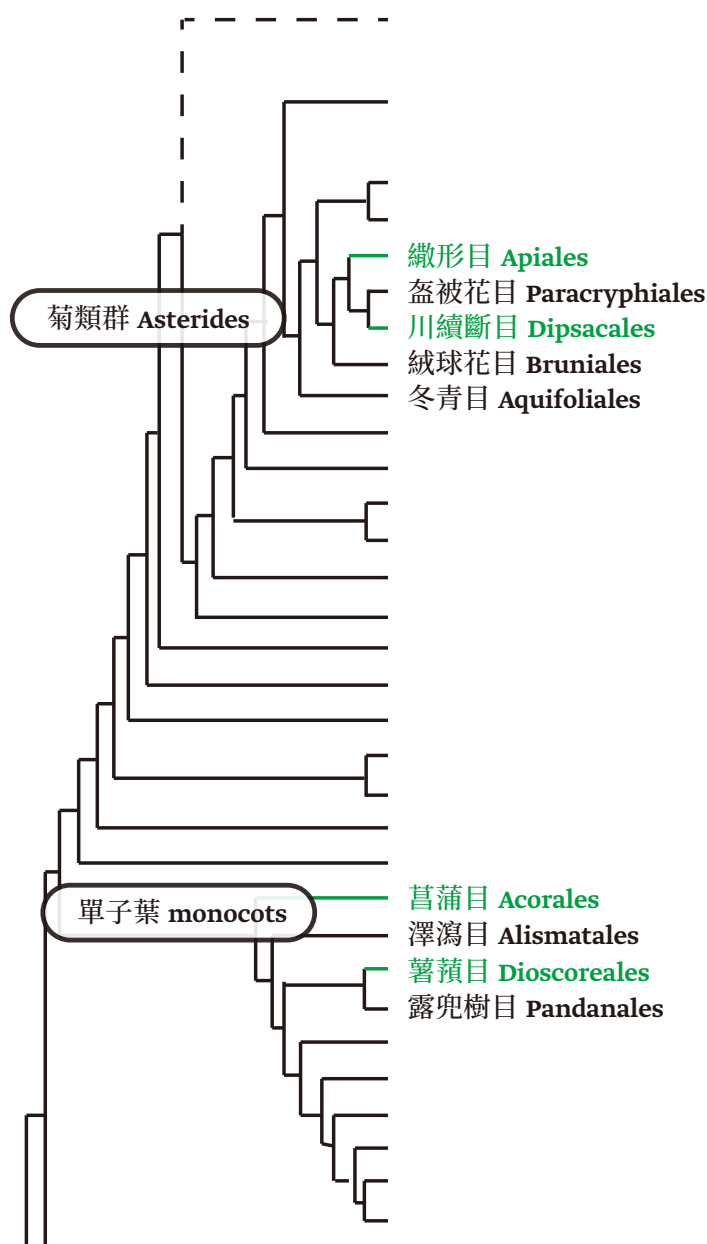


1

花對稱類型：(A) 蔓花生 (*Arachis duranensis*)、(B) 佛氏通泉草 (*Mazus fauriei*)、(C) 野生型大岩桐 (*Sinningia speciosa*)，僅能由正面畫出一條對稱軸，為兩側對稱花；(D) 黃仙丹 (*Ixora coccinea* 'Maui Yellow')、(E) 紫花酢醬草 (*Oxalis debilis* var. *corymbosa*)、(F) 突變型大岩桐 (*Sinningia speciosa*)，能由花正面畫出多於一條的對稱軸，為輻射對稱花

被子植物演化歷史中花對稱性反轉的例子

若將被子植物花對稱性型態當作演化特徵，並依照物種演化過程標示於演化樹上，則開出輻射對稱花的無油樟 (*Amborella trichopoda*) 屬於被子植物基群，顯示相較於兩側對稱花，輻射對稱花是被子植物的祖徵 (Hileman, 2014)。輻射對稱花若經演化後轉變為兩側對稱花，再轉變為輻射對稱花，此一事件可稱為「對稱性反轉」，綜觀被子植物的演化歷史，兩側對稱花與輻射對稱花的物種間雜於被子植物演化樹中，顯示被子植物發生多次花對稱性反轉的獨立事件。舉例來說，在單子葉植物，具有兩側對稱花物種的澤瀉目 (Alismatales) 間雜在由輻射對稱花組成的菖蒲目 (Acorales) 與薯蓣目 (Dioscoreales) 中 (圖2)。在真雙子葉植物，花對稱性反轉事件也發生於菊類群與薔薇類群：在菊類群中，具有輻射對稱花的盔被花目 (Paracryphiales) 間雜在由兩側對稱花物種的繖形目 (Apiales) 與川續斷目 (Dipsacales) 之間 (圖2)；而薔薇類群中，具有輻射對稱花的流蘇子目 (Crossosomatales) 間雜於具有兩側對稱花的桃金娘目 (Myrtales) 及無患子目 (Sapindales) 之間。



由演化的觀點來看，若輻射對稱花是有助於物種適合度(fitness)的演化特徵，則輻射對稱花應該要普遍存在於被子植物中。反之，若兩側對稱花為有利特徵，則具有兩側對稱花物種應該要廣泛地存在於被子植物中。但是，目前被子植物演化結果是具有兩側對稱花的物種中，間雜出現具有輻射對稱花的物種，顯示不論是輻射對稱花或是兩側對稱花都有利於物種生存。被子植物的花是傳粉性狀的關鍵，因此以下將由傳粉性狀的角度探討兩側對稱花與輻射對稱花的特性。

花對稱性轉變與傳粉者之關連分析

影響兩側對稱花物種與輻射對稱花物種數量差異的關鍵因素，來自於花對稱性對於傳粉效率的影響，分為「特定接近路徑」與「多條接近路徑」(Sargent, 2004)。以兩側對稱花而言，「差異化發育的背側花瓣與腹側花瓣」、「腹側花瓣上的蜜標模式」與「花瓣所形成的花冠筒」，這三個形態特徵往往能限制，並引導傳粉者以特定的方向靠近花朵。

- (1) 差異化發育的花瓣：腹側花瓣通常大於背側花瓣，進而形成提供傳粉者降落的平面。
- (2) 腹側花瓣上的蜜標模式：相較於背側花瓣，腹側花瓣上通常會有條狀或是點狀的蜜標。蜜標的特色之一是能反射紫外光；雖然人類無法看見紫外光，但是昆蟲具有察覺紫外光的能力。以膜翅目蜜蜂為例，蜜蜂能察覺到紫外光的反射，因此在昆蟲眼中蜜標的對比度高於花瓣其他部位。對於昆蟲而言，透過辨識蜜標位置能更清楚定位降落位置。相對地，輻射對稱花花瓣間的型態差異不大，且多為開放花，並無法明確提供傳粉者訪花的方向性。
- (3) 花瓣所形成的花冠筒：花冠筒的開口大小亦限制傳粉者大小。一般而言，兩側對稱花物種的花冠筒開口大小與寬窄是有一定大小。換言之，傳粉者的體型必須要能符合該物種花冠筒尺寸，才能接近花並取得花粉或是花蜜。因此符合花冠筒尺寸的傳粉者，較能專一地為目標物種進行傳粉，授粉成功機率較高；相較於兩側對稱花的物種，輻射對稱花的物種，允許多種類的傳粉者進行授粉，多種類傳粉者意味著較無專一性，傳粉者攜帶花粉種類數量多變，能成功授粉的機率相對較不一定，但這個傳粉機率可藉由同時間大量開花增加其授粉成功的機會。

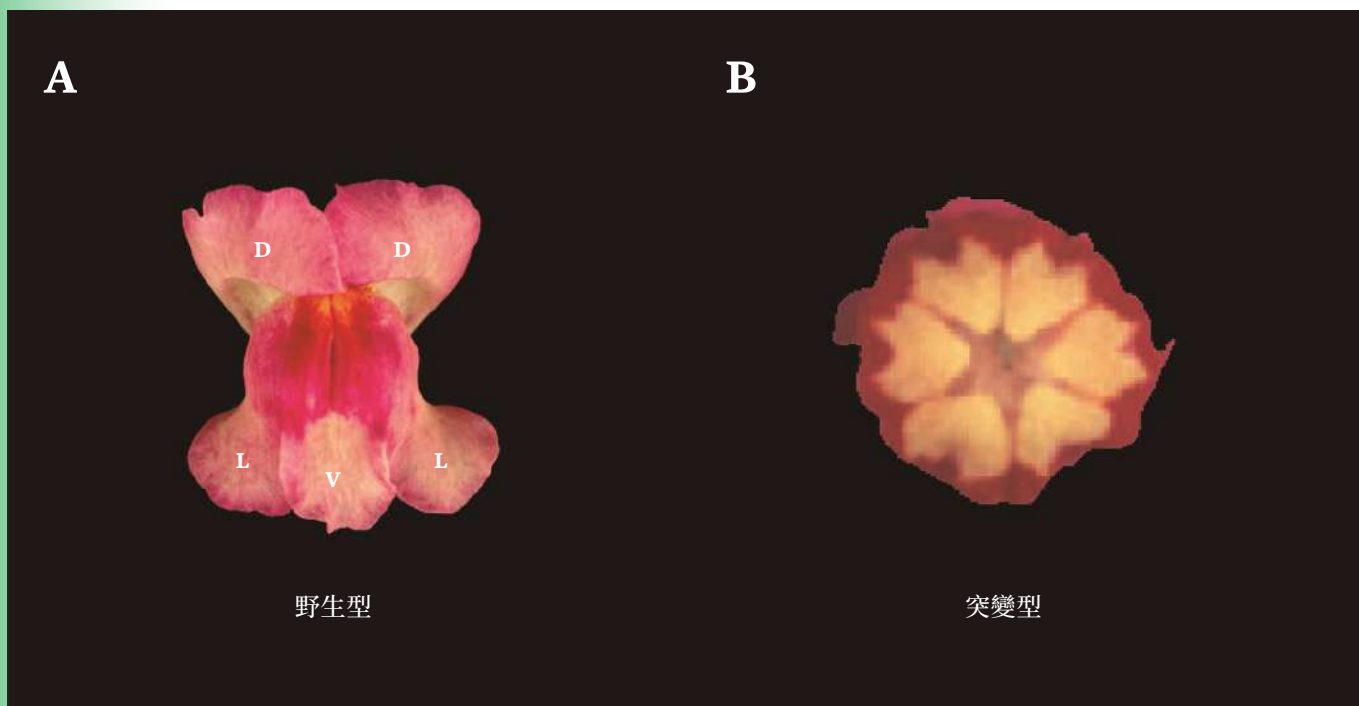
花被演化也受環境的影響，如生長環境在高山或鬱閉的林下等的被子植物物種，因其傳粉者數量相對稀少，因此演化為輻射對稱花較能提高傳粉者拜訪機率。相對地，在傳粉者豐度高的環境下，演化出兩側對稱花，吸引專一性傳粉者則能避免與其他物種競爭傳粉者，如此才能增加傳粉成功機率。對於被子植物而言，發育出兩側對稱花或是輻射對稱花是影響物種存續的關鍵。物種的形態發育受基因所調控，花被發育為兩側對稱花或是輻射對稱花的關鍵基因，經過科學家數十年的研究發現，*CYCLOIDEA*基因的表現模式與花對稱性形成具有重要關連。

影響花對稱性的基因 *CYCLOIDEA*

影響花發育為兩側對稱的分子調控機制，首先在車前科金魚草 (*Antirrhinum majus*) 中被研究。野生型金魚草為兩側對稱花，具有5枚花瓣。依照花瓣排列順序與形態特徵可將野生型金魚草5枚花瓣分為三類：2枚背側花瓣 (*dorsal petals*)、2枚兩側花瓣 (*lateral petals*) 與1枚腹側花瓣 (*ventral petal*，如圖3：A)。觀察經由跳躍子 (*Transposon*) 插入基因體所產生的突變種金魚草花朵，發現突變種的花瓣由5枚增加為6枚，且這6枚花瓣間並沒有明顯的形態差異 (如圖3：B)。除了花瓣數量與花瓣形態特徵的差異，花朵對稱性也由野生型的兩側對稱改變為突變型的輻射對稱。

透過限制酶剪切與特定跳躍子標定，研究人員找出一段被命名為 *CYCLOIDEA* (*CYC*) 的基因，可轉譯出287個胺基酸的蛋白質，這個蛋白與花對稱性改變有關。當金魚草 *CYC* 基因被突變，無法正常轉譯出蛋白質時，金魚草花朵會失去兩側對稱性。除了在金魚草發現無法轉譯出完整的 *CYC* 蛋白會影響花對稱形式外，苦苣苔科的大岩桐 (*Sinningia speciosa*) 花對稱性改變，也與金魚草 *CYC* 基因的同源突變有關。以下為了簡化說明，苦苣苔科中的 *CYC* 同源基因統稱為 *GCYC*；大岩桐的 *CYC* 基因，則分別取其屬名與種名第一個英文字母將大岩桐的 *CYC* 基因命名為 *SsCYC*。

大岩桐為苦苣苔科岩桐屬，原產巴西，在19世紀引入英國馴化培養出觀賞用大岩桐。目前在花市都能看到大岩桐，是相當受歡迎的栽培物種。為了避免後續用詞混淆，先在此將原產於巴西的大岩桐稱為野生型大岩桐 (圖1：C)，而觀賞用的大岩桐稱為栽培型大岩桐 (圖1：F)。由花部的形態觀察，可以辨識出野生型與栽培型大岩桐的差異，野生型大岩桐為兩側對稱花，栽培型大岩桐則為輻射對稱花。從野生型大岩桐到栽培型大岩桐如何在短時間內人為培育下，由兩側對稱花的對稱型轉變為輻射對稱花對稱型呢？經由比對野生型大岩桐與栽培型大岩桐的 *SsCYC* 基因序列，研究人員發現栽培型大岩桐在 *SsCYC* 基因上出現了10個鹼基對的缺失。由於正確地轉譯成蛋白質需要每3個核苷酸轉譯為1個胺基酸，栽培型大岩桐的 *SsCYC* 基因出現10個鹼基對缺失，顯示栽培型大岩桐的 *SsCYC* 出現了框移突變 (*frameshift mutation*)，導致栽培型大岩桐的 *SsCYC* 蛋白無法正確轉譯，栽培型大岩桐因而發育出輻射對稱花。



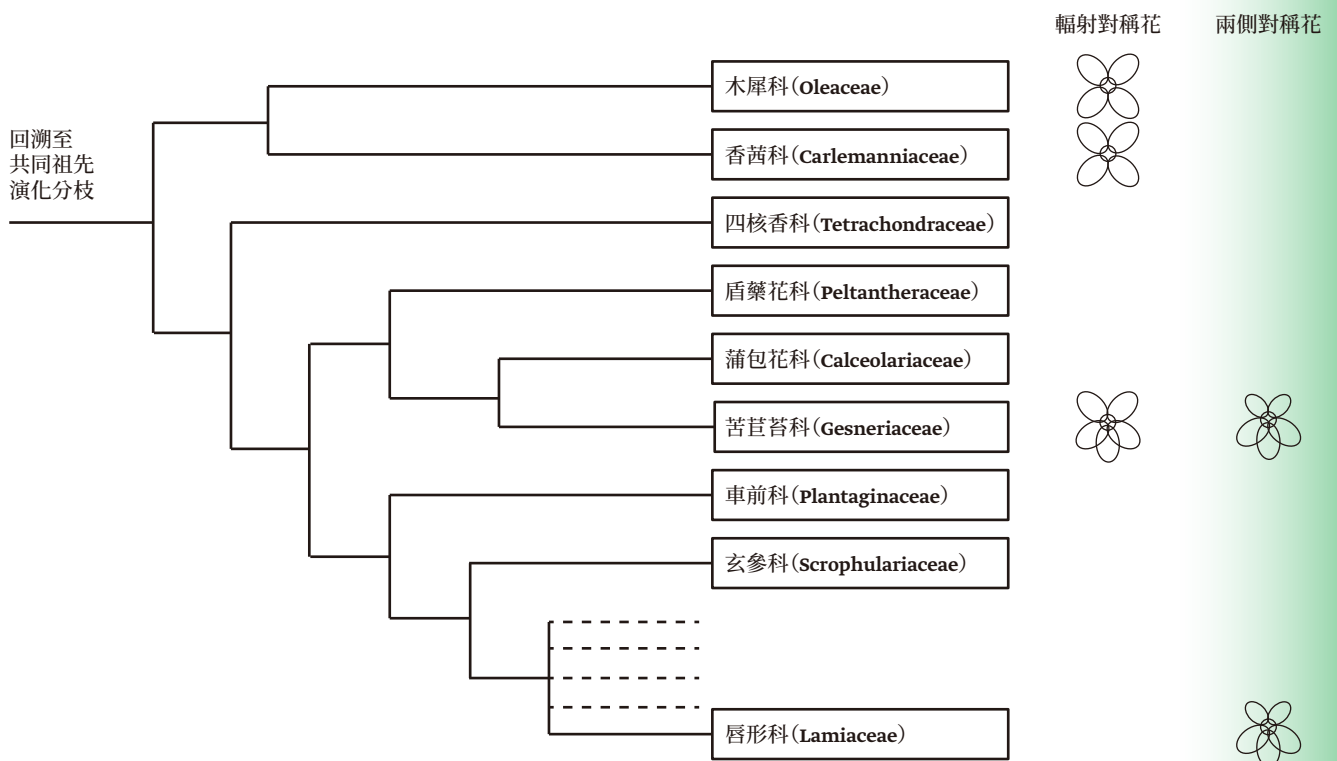
3

金魚草花對稱性改變前後的型態：(A) 野生型金魚草能清楚辨識背側 [D]、兩側 [L] 與腹側 [V] 花瓣；(B) 突變型金魚草無法分辨背側、兩側與腹側花瓣。
(A)、(B) 分別依 Howard (2009)、Corley et al. (2005) 重製

芒毛苣苔族 (Trichosporeae) 之多樣花對稱性調控基因表現模式

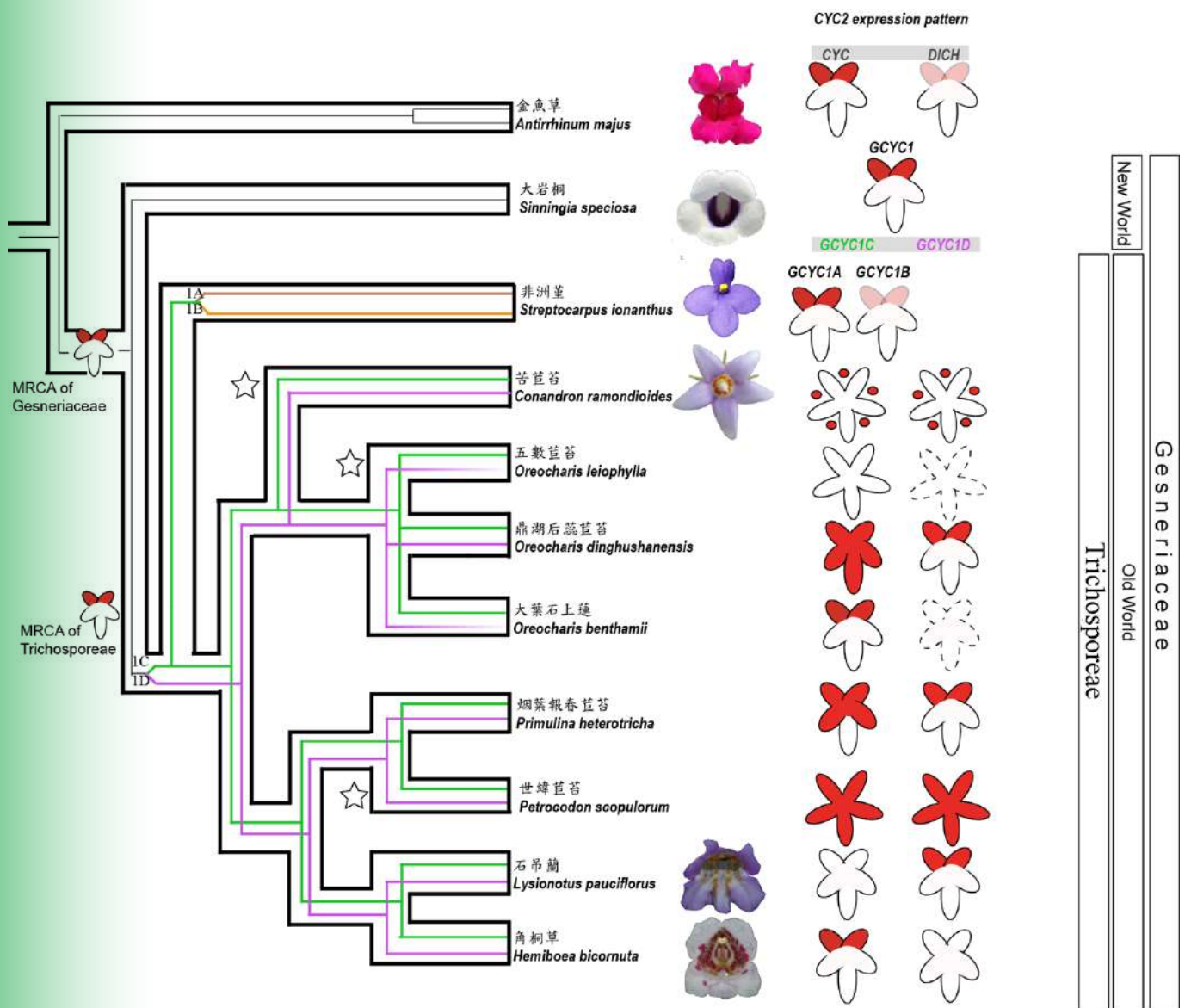
苦苣苔科 (Gesneriaceae) 是唇形目的一員，在親緣演化樹上位於靠近基群的位置 (圖4)。唇形目 (Lamiales) 的基群為木犀科 (Oleaceae) 與香茜科 (Carlemanniaceae)，這兩個科的花多為輻射對稱花。相較於唇形目基群以輻射對稱花為主，近期演化出的科——如唇形科，則相對是以兩側對稱型花為主；因此，唇形目花部對稱性演化係由輻射對稱型逐漸演化為兩側對稱型。靠近基群的苦苣苔科雖然以兩側對稱花為主，但是在苦苣苔科有許多具有輻射對稱花物種間雜在兩側對稱花物種中，暗示著在苦苣苔科中具有多次由兩側對稱花獨立演化成輻射對稱花的事件。

芒毛苣苔族 (Trichosporeae) 是由分布於舊世界的苦苣苔科物種組成，該族 (tribe) 也是苦苣苔科中具有最多輻射對稱花物種的分類群，包含了四數苣苔屬 (*Bournea*)、苦苣苔屬 (*Conandron*)、歐洲苣苔屬 (*Ramonda*)、世緯苣苔屬 (*Tengia*) 與輻花苣苔屬 (*Thamnocharis*)。依據分類學者韋伯等人 (Weber et al., 2020) 最新之苦苣苔科分類，臺灣有9個芒毛苣苔族的屬，包含了芒毛苣苔屬 (*Aeschynanthus*)、南洋苣苔屬 (*Henckelia*)、漿果苣苔屬 (*Cyrtandra*)、蛛毛苣苔屬 (*Paraboea*)、半蒴苣苔屬 (*Hemiboea*)、尖舌苣苔屬 (*Rhynchoglossum*)、線柱苣苔屬 (*Rhynchotechum*)、吊石苣苔屬 (*Lysionotus*) 與苦苣苔屬 (*Conandron*)。若以花對稱性分類，臺灣產芒毛苣苔族物種中僅苦苣苔 (*Conandron ramondiioides*) 為輻射對稱花，其餘則為兩側對稱花。由過去的研究中發現，芒毛苣苔族不論是兩側對稱花或是輻射對稱花的物種都有多拷貝的 *CYC* 同源基因，暗示著芒毛苣苔族曾發生多次 *GCYC* 基因重複 (gene duplication) 事件。



在金魚草中，**CYC**基因表現於野生型花的背側花瓣，使得背腹側花瓣出現異速發育進而建立金魚草的兩側對稱性；在突變型的金魚草花瓣中，**CYC**基因則因變異後在突變型的花瓣中無法表現具有功能的蛋白，使得突變型金魚草失去建立花部兩側對稱性的能力，因而發育出輻射對稱花。根據金魚草研究結果，我們可以推論**CYC**基因侷限於花背側的表現是建立兩側對稱性的關鍵。芒毛苣苔族與金魚草(車前科)同屬於唇形目，親緣相近的分類群或許可能有類似的基因表現模式，推測在兩側對稱的芒毛苣苔族物種侷限表現於背側花瓣，而**GCYC**基因在具有輻射對稱花的芒毛苣苔族則不表現於花瓣。

在上述的前提假設下，整合目前對於芒毛苣苔族 *GCYC* 基因在花部的表現研究，可歸納出 *GCYC* 基因呈現多樣的表現模式（圖5）：



5
已知芒毛苣苔族 *GCYC* 基因表現模式：深紅色表示 *GCYC* 相對表現量多，花瓣較小；粉紅色表示 *GCYC* 相對表現量少。圓圈表示花萼，依 Hsin et al. (2019) 重製

(1) 在兩側對稱花的物種中，*GCYC*基因表現形式有下列三種情況：(1)多拷貝的*GCYC*基因表現於背側花瓣，如圖5中的非洲堇 (*Streptocarpus ionanthus*)；(2)單一拷貝表現於背側，另一個單一拷貝表現於全花瓣，如圖5中的鼎湖后蕊苣苔 (*Oreocharis dinghushanensis*)；及(3)僅表現一個拷貝於背側花瓣的石吊蘭 (*Lysionotus pauciflorus*) 與角桐草 (*Hemiboea bicornuta*)。

(2) 在輻射對稱花的物種中，*GCYC*基因表現形式出現以下三種情形：(1) *GCYC*基因可能丟失而不在花瓣表現，如圖5中的五數苣苔 (*Oreocharis leiophylla*)；(2) *GCYC*基因異位表現於花萼，如苦苣苔 (*Conandron ramondiioides*)；或是(3) *GCYC*基因在全花瓣表現，如世緯苣苔 (*Petrocodon scopulorum*)。

為什麼*GCYC*基因能在兩側對稱花物種與輻射對稱花物種中保有多拷貝的*GCYC*基因，且呈現多樣的表現模式呢？達爾文所提及的天擇概念，或許能用於解釋在芒毛苣苔族中所觀察到多拷貝且多樣的*GCYC*基因表現模式。

演化彈性提供芒毛苣苔族保留多拷貝*GCYC*基因與花多樣表現的關聯

天擇考驗物種的適應能力，能存活的個體有機會將其基因型傳遞給下一代；相對地，不能存活的個體，其基因型就此消失。生物的基因在複製的過程可能因為複製過程的問題而產生多條拷貝。大部分的拷貝基因會因為失去功能而變為假基因 (**Pseudo-gene**)，不在生物體表現。少部分的重複拷貝基因可能獲得與祖先型基因不同的功能，稱為新功能化 (**Neo-functionalization**)；有些則是獲得與祖先型相同的功能，稱為附屬功能化 (**Sub-functionalization**)。然而在多拷貝基因走向上述的命運前有一段空檔能讓多拷貝基因共存，定義為演化彈性 (**evolutionary flexibility**)。處於演化彈性階段的多拷貝基因隨機地獲得功能或是失去功能：若獲得有利於生存的功能，則多拷貝基因可被留下來；若不利於生存，則多拷貝基因會消失。由芒毛苣苔族物種花部表現基因*GCYC*呈現多拷貝與多樣的表現來推論，演化彈性可能是造成多拷貝*GCYC*與芒毛苣苔族花部多樣化表現的原因。

結語

在芒毛苣苔族建立兩側花對稱性或是失去花兩側對稱性都與*GCYC*基因相關，暗示著在演化的過程中透過改變或是調整已有的基因調控是存在的。有學者將在跨物種都能觀察到的基因調控機制稱為分子工具包 (**molecular toolkit**)，在演化的過程中透過調整分子工具包中的基因表現進而達成形態改變，進一步促進物種適應，或許是芒毛苣苔族能發生多次失去花兩側對稱性而發育出輻射對稱花演化事件的原因。

參考文獻

- Corley SB, Carpenter R, Copsey L, Coen E (2005). Floral asymmetry involves an interplay between TCP and MYB transcription factors in *Antirrhinum*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102 (14), 5068-5073. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501340102>
- Howard JC (2009). Why didn't Darwin discover Mendel's laws?. *J Biol.* 8 (15). <https://doi.org/10.1186/jbiol123>
- Hileman LC (2014). Trends in flower symmetry evolution revealed through phylogenetic and developmental genetic advances. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 369. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0348>
- Hsin KT, Lu JY, Moeller M, Wang CN (2019). Gene duplication and relaxation from selective constraints of *GCYC* genes correlated with various floral symmetry patterns in Asiatic Gesneriaceae tribe Trichosporeae. *PLoS ONE*, 14 (1), e0210054. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210054>
- Sargent RD (2004). Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. *Proc Biol Sci*, 271(1539), 603-608. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2644>
- Weber A, Middleton DJ, Clark JL, Moeller M (2020). Keys to the infrafamilial taxa and genera of Gesneriaceae. *Rheede*, 30 (1), 05-47. <https://dx.doi.org/10.22244/rheede.2020.30.01.02>