

幽暗之藍—植物的虹光現象

文·圖—黃俊霖

植物的花果會呈現藍色，主要是由花青素所決定，擔任吸引傳媒者或傳播者的角色，在葉子中雖然也有花青素存在，但我們鮮少見到藍色的葉子。然而許多生長在熱帶雨林底層的植物，包括秋海棠科、卷柏及蕨類植物，均具有獨特的藍色葉子的特性。在我們的週遭亦有許多植物的葉子表現出此特質，例如引進的園藝植物翠雲草(*Selaginella uncinata*)及原生植物秋海棠科的水鴨腳(*Begonia formosana*)，尤其是在閃光燈下拍出的照片(圖1、2)。由於這些植物也是生長在森林中相對比較陰暗的生態環境，探討植物如何形成及為何形成此獨特的顏色，是自然界有趣且待解的謎團。

翠雲草在葉表面有水的狀況下，藍色就消失了(圖1中紅線內)，顯示這並非色素呈色的結果。植物學家大衛·李(David Lee)為探討此現象的先驅，他透過穿透式電子顯微鏡，觀察藤卷柏(*Selaginella willdenowii*)及翠雲草呈現藍色的表皮細胞橫切面，發現這些細胞除了在上表皮形成如凸透鏡般的弧面，並在其細胞壁外側的角質層具有兩層約80奈米(nanometer)厚度的結構。由於光波的特性，使得此奈米級的結構產生薄膜干涉(thin-film interference)效應，如同油膜於水面上形成彩虹般的光彩的光學機制。卷柏上表皮細胞衍生的薄層在特定厚度、層疊及折射率的組合之下，即顯現出我們所見的藍葉。另外，生長於美洲熱帶雨林的蕨類*Danaea nodosa*，其上表皮細胞的細胞壁更多達18~30層疊結構，每一層約160奈

米，其中纖維素在不同的層位還轉換為不同的角度排列，形成更複雜的螺旋(helicoid)組合，除了具有光學干涉的效果，還有偏光的作用，進而反射出特定波長。然其藍葉現象只在嫩葉發生，成熟的葉子因這些層疊排列會消失或具有不同的厚度，就轉變為綠色。

植物含水的細胞壁纖維素及胞器的膜的折射係數(refractive index)均為1.40，都可以層疊而產生光學干涉效應。在正常功能的葉綠體中，有由類囊體堆疊組成的葉綠餅(grana)及連結其中的基質片層(stromal lamellae)，但秋海棠特化的虹光質體(irioplast)，只具有延長層疊的類囊體，形成如同美式鬆餅的構造。虹光質體分布於葉表皮細胞的底部，亦形成光學干涉的結構，使葉子呈現藍色。另一種生長於美洲熱帶雨林的蕨類*Trichomeanea elegans*是藉由葉綠體中極短的基質片層連結葉綠餅而形成層疊構造，呈現出如塑膠植物的藍綠色質感。這些植物因採用的方式不同，而反射出不同波長的藍光，藤卷柏反射的波長約405 nm, *D. nodosa*為446 nm，及*T. elegans*為530 nm。

除了葉子之外，目前只有少數果實被發現是由結構光學的作用，呈現出美麗的寶藍色光澤。做為佛教唸珠的金剛子(rudraksha)，為圓果杜英(*Elaeocarpus angustifolius*)的種子，表面細胞在其細胞膜外及細胞壁中會形成虹光體(iriosome)，為單獨一層的光學干涉層而呈現藍色。生長於非洲雨林的杜若屬的草本植物*Pollia condensata*，除其果皮細

胞壁的纖維素有螺旋層疊外，每個細胞又有不同的層疊厚度及層數，使其藍色的果實呈現更豐富的色彩層次；由於為結構色(structural coloration)，即使是在標本館已有數十年的臘葉標本，其果實依然是如藍寶石般閃爍動人。

動物羽毛、甲殼及翅膀上的藍色，有擬態、警告或性擇的演化及生態適應的意義。藍色的葉子是許多生長在陰暗環境中不同類別植物共有的特徵，這是否代表其適應此特殊環境的結果呢？紅光及藍光都是光合作用中重要的光譜組成，為何在光資源稀少的情況下，葉子還捨棄藍光呢？大衛·李推論：對卷柏而言，這作用如同鏡



圖2 水鴨腳(*Begonia formosana*)

片上的抗反射鍍膜，可以讓對植物有利的特定波長的光波有更好的穿透性。理論上較長波長的紅光，應該有較低的反射率及較高的穿透性。在全日照下，葉綠體可以運用較廣範圍的可見光進行光合作用；但在雨林的底層，只有全日照光量的0.1~1.9%，且只有長波長的紅光及遠紅外光可以抵達，而這也是藍色葉子有最佳吸收效率的波長，因此藍色只是附帶的產物。但2010年，烏爾里希·施泰納(Ullrich Steiner)的研究團隊，實際測量比較藤卷柏的虹光及非虹光葉子的長波長反射光譜(600~700 nm)的數據，發現兩者間並無差別而推翻了此推論。

除了在葉子表面的角質層外，另一些造成藍色的因子則是位在葉子中，例如虹光質體或是細胞壁的纖維素排列，並不適用抗反射鍍膜的推論，故而有另一種推論—保護機制。這些適應低光照的植物，在一些狀況下仍會有些灑落下來的光斑照在葉子上，有了這些結構，可排除較短波長的強光進入葉子中對葉子造成嚴重的傷害。此外，其他可能的解釋，為對植食動物的視覺防禦，因不同的角度有不同的虹光，會混淆昆蟲對此物體的確認，使植食昆蟲錯失此植物；或是像在藻類*Mazzaella flaccida*的例子，有虹光的個體會被認為不是食物而減少被取食的機會。

在新幾內亞及澳洲昆士蘭，巨果鳩(fruit pigeon)、食火雞(cassowaries)、緞藍亭鳥(bowerbird)會取食或收集圓果杜英的成熟後掉落地面的藍色果實，協助傳播其中堅硬的種子。另外，物理色結構具有良好的光線穿透性，使果實即使是在成熟掉落地面後，仍能利用其果皮下方豐富的葉綠素，持續行光合作用，提供發育所需的能量。這些結構及生理上的優點，使圓果杜英的果實，在陰暗的森林底層，仍有持久的寶藍色，增加被鳥類傳播的機會。

在自然界，演化扮演的角色是神奇的補鍋匠，不用另起生產線，而由現有的素材即能拼湊出新的功能。角質層、細胞壁及葉綠體都是植物的基本組成，但在結構組合上改變，色彩就能神奇地由綠轉藍，以適應特殊的幽暗的環境。生物的結構色是生物學家與物理學家跨界的舞臺，相信仍有更多的例子尚待發掘，藉由光學結構、生理、生態適應及演化等不同角度的整合，我們將會對此自然界的特異功能有更深入的認識。



圖1 翠雲草(*Selaginella uncinata*)