

小麦各种并生小穗之间关系的初步分析

解俊峰

麦共直垂(一)

(中国科学院西北高原生物研究所)

摘 要

试验中得到了4种小穗并生类型。它们是垂直并生型、平行并生型、混合并生型和相对并生型。

经观察:侧生小穗是花序2次轴小穗。侧生小穗的小花原始体可以发育为3次轴小穗,使侧生小穗变为2次轴分枝穗。并查清了各种并生小穗的来源、形成和彼此之间的关系。

关键词: 小麦;并生小穗;关系

维管植物在进化中逐渐专化的趋势主要是减化、融合和对称改变,最普遍的规律是减化(G. L. 史旦宾斯,1965)。现代植物中凡是较简单者都不是原发性简单,而是长期适应环境的演化中减化、简化和专化的结果。这个演化过程就是适应整个环境条件做为一个整的有机体完善化的演化过程(A. Л. Тахтаджян, 1954)

根据达尔文的看法,祖先的征状在连续的一系列后代中成隐性而假眠着,以待条件来到时则做为返祖现象重新出现。当正常发育进程被破坏后,在正常发育中处在抑制状态或中立状态的这些全部的发育能力都被激化而实现。(Stebbins, G. L., 1972)

因此,使植物的遗传基础发生动摇(染色体加减、远缘杂交、辐射和药物处理等),再给以一定外界条件影响,破坏其正常的发育规律,植物体在系统演化中隐去或假眠的祖先征状就会不同程度地作为返祖现象而重新出现。

本文仅报道小麦的各种小穗并生现象,即同一穗轴节上着生2个以上小穗或分枝穗。

一、材料和方法

从阿勃×6508后代中选出的一个单体材料为基础(解俊峰等,1980),再与冬小麦高加索杂交,其后代种植于温湿度较高,光照条件较差的温室里,春季种植于西宁本所试验田,得到了各种小穗并生类型的标本。

本文仅研究变异材料本身,对产生变异的条件和原因以及所用单体材料另做专题研究。

在具2次轴分枝穗的类型中,2次花序轴 r_1 的扁平面垂直于穗轴R的扁平面,3次花序轴 r_2 的扁平面则垂直于 r_1 的扁平面,即在花序中子轴的扁平面垂直于母轴的扁平面(图版II:1)。小穗的护颖垂直于母穗轴或母分枝穗轴的扁平面,以此做为判断并生小穗之间关系的基础。

文中为说明方便以横[—]代表侧生小穗和与其平行并生小穗的扇面展开方向,竖[|]代表与侧生小穗垂直并生的小穗扇面展开方向。

二、结果与分析

(一) 垂直并生

1. 垂直并生型的基本类型及其形成原因的分析

试验得到的材料中,从小穗并生的节数看,有一节小穗并生和多节小穗并生(图版I:1—4)。从穗轴1个节上并生小穗的数目看,有2小穗并生,3小穗并生和多小穗并生(图版I:1—4)。还有小穗与2次轴分枝穗并生的(图版I:6,7)。从并生小穗在穗轴上发生的节位看,一般在下部和中部,上部很少发生(图版I:1—4)。

2个小穗垂直并生时,小穗扇面之间不是呈I型垂直就是呈—型垂直(图版I:1)。以—型垂直为例(图版I:1中),左边小穗的扇面平行于其他侧生小穗和穗轴的扁平面;小穗轴 r_1 的扁平面垂直于穗轴R的扁平面(图版I:1下;图版II:5)。显然此小穗是2次轴侧生小穗。右边小穗的扇面垂直于侧生小穗和穗轴的扁平面,小穗轴 r_2 的扁平面垂直于侧生小穗轴 r_1 而平行于穗轴R的扁平面(图版I:1下右;图版II:5右)。因此,它不是穗轴R的分枝,而是侧生小穗轴 r_1 上的3次轴小穗。

从并生小穗护颖的形态看,左边侧生小穗的护颖是异形的,其无并生小穗的左侧护颖为偏向单龙骨瓣状普通护颖。有小穗并生的右侧护颖为正向单龙骨瓣小花外稃状护颖,此护颖的腋内常有退化的雌雄蕊或内稃,说明此护颖来自小花的外稃。而与侧生小穗垂直并生的小穗所处位置总是与侧生小穗另一侧的小花或护颖呈相对互生状态,它的两片护颖都是偏向单龙骨瓣状普通护颖。说明与侧生小穗垂直并生的小穗是侧生小穗基部的小花原始体或护颖腋内的潜伏花芽发育为3次轴小穗的结果。

如果3小穗垂直并生,一般呈H型(图版I:3)。中间小穗的扇面平行于同侧其他侧生小穗和穗轴的扁平面,其两片护颖垂直于穗轴的扁平面。此小穗的小穗轴 r_1 的扁平面垂直于穗轴R的扁平面(图版II:4)。显然,中间的小穗是此节上的2次轴侧生小穗。两侧2小穗的扇面垂直于侧生小穗和穗轴的扁平面,它们的护颖垂直于侧生小穗轴的扁平面;而两侧小穗的小穗轴 r_2 的扁平面垂直于侧生小穗轴 r_1 的扁平面,而平行于穗轴R的扁平面(图版II:4)。因此,此2小穗都不是穗轴R上的分枝,而是侧生小穗轴 r_1 上的3次轴小穗。

从护颖看,中间小穗的护颖都是正向单龙骨瓣小花外稃状,显然它们来自小花外稃。两侧小穗的着生位置低于中间的侧生小穗并与其基部小花呈连续互生状态,此2小穗的护颖都是偏向单龙骨瓣普通护颖。说明此2小穗都是侧生小穗基部小花原始体或护颖腋内的潜伏花芽发育成的3次轴小穗。

4个以上小穗垂直并生时(图版I:4),只是与侧生小穗垂直并生的小穗数不同,而无本质差别。也是平行于其他侧生小穗和穗轴扁平面的是2次轴侧生小穗,两侧与之垂直

并生的所有小穗都是侧生小穗基部小花原始体或护颖腋内的退化花芽发育成的3次轴小穗。实际上这种类型是2次轴尚未伸长的雏形2次轴分枝穗，中间的侧生小穗相当于分枝穗的顶生小穗(图版 I:4 下)。

总之，小穗垂直并生型是3次轴小穗与2次轴侧生母小穗并生于一节的现象。

从个体发育上讲，与侧生小穗垂直并生的3次轴小穗是在器官形成第4阶段结束时，穗原始体的一些2次轴小穗突起的基部不开始形成小花，而代之以3次轴小穗突起，由小穗突起形成新的与侧生小穗垂直并生的3次轴子小穗(图版 II:10—12)。在器官形成第5阶段3次轴子小穗基部形成颖片折皱，并几乎与2次轴侧生小穗同时进入小花分化阶段(图版 II:13)。所以，一般3次轴子小穗的发育、大小和结实情况与2次轴侧生小穗几乎相同，两片护颖均为正常同形护颖。而2次轴侧生小穗则常因其基部产生3次轴小穗失去其原来的护颖，代之以由基部小花的外稃变来的小花外稃状新护颖。

2.2 次轴分枝穗的形成与垂直并生型相似

在单体的杂交后代中得到一些由侧生小穗变为2次轴分枝穗的中间材料，可以说明侧生小穗变为2次轴分枝穗的过程。

图版 I:6 中，有一个雏型2次轴分枝穗。其右侧都是3次轴小穗，每一小穗的外侧都有一个正向单龙骨瓣小花外稃状苞片。显然这是本该发育为小花的位置，在一定条件下发育为3次轴小穗的结果，外侧的苞片相当于小花的外稃。而左侧为和3次轴小穗互生于同一个2次轴上未发生变异的小花。这就形成小花和小穗，小花的外稃和小穗外侧的苞片相对互生于同一个轴上的局面。说明侧生小穗的小花可以代之以3次轴小穗形成2次轴分枝穗。

图版 I:7 中，也发育成一个2次轴分枝穗，2次分枝穗轴上的部分3次轴小穗的外侧仍带有正向单龙骨瓣外稃状苞片。说明此2次轴分枝穗上的3次轴小穗也源于侧生小穗的小花原始体。基部一个3次轴小穗与分枝穗呈垂直并生型，但其小穗轴 r_2 的扁平面与分枝穗轴 r_1 相垂直，而平行于中上部的3次小穗轴(图版 I:7 下；图版 II:2)。说明此小穗仍属分枝穗轴上的3次轴小穗。

随着分枝穗轴的伸长，3次轴小穗外侧的苞片退化，与之并生的基部小穗也明显地回到2次分枝穗轴上，形成完全正常的2次轴分枝穗(图版 I:5；图版 II:1)。

所以，侧生小穗变2次轴分枝穗的实质是小花原始体发育为3次轴小穗，侧生小穗轴变分枝穗轴。

(二) 平行并生

与侧生小穗平行并生的小穗通常叫辅助小穗，辅助小穗一般发生在穗轴中下部侧生小穗的外侧(图版 I:8—11)。

平行并生型一般只有2个小穗并生，小穗的扇面相互平行并且都平行于穗轴的扁平面和同侧其他侧生小穗。小穗轴 r_2 和 r_1 的扁平面也彼此平行并且都垂直于穗轴 R 的扁平面(图版 I:9；图版 II:7)。它们都有两个偏向单龙骨瓣状普通护颖，这些护颖都垂直于穗轴的扁平面。侧生小穗并不因辅助小穗的产生而改变自己的结构和护颖的形态，说明它们之间的关系不如垂直并生型密切。

从发育状况看，近轴的侧生小穗其大小、结构和发育状况与其他侧生小穗均无差别。

而各个辅助小穗之间其大小、结构和发育状况有很大差异。有的只是一个双龙骨双层颖片，其顶端有2个相对的芒状体，实际上这是2个彼此相连的颖，即雏型小穗(图版 I:11 下)。有的虽已形成雏型小穗，但2个护颖不在小穗的两侧而在外侧，有时还彼此粘连(图版 I:17 下)。在多节发生辅助小穗时，一般穗轴中下部的发育较好，两端的发育较差，穗子的尖端部分一般不发生辅助小穗(图版 I:10)。说明辅助小穗的发生和发育状况与发生时间和营养物质的供应密切相关。

从个体发育上讲，辅助小穗发生于侧生小穗的外侧并与侧生小穗同处于一个苞原始体的腋内(图版 II:14)。但辅助小穗发生的部位总是低于侧生小穗的第1护颖，说明侧生小穗护颖之下的2次轴还具有类似分蘖节那样的密集的节间，辅助小穗就是从护颖下边的节上长出来的3次轴小穗。

另外，虽然辅助小穗与侧生小穗呈平行并生的形式，但辅助小穗常常不在侧生小穗的正下方而左右偏离(图版 I:12)，甚至有时辅助小穗在侧生小穗下与之呈T型垂直共生，两个护颖平行于侧生小穗和穗轴的扁平面(图版 I:13)。小穗轴 r_2 的扁平面垂直于侧生小穗轴 r_1 的扁平面平行于穗轴。也说明辅助小穗从根本上讲还是花序2次轴基部的3次轴分枝，是侧生小穗的子小穗。由于花序2次轴基部节间过于密集使之发生了 90° 的扭转才形成与侧生小穗平行并生的形式。

同时，还发现几个3小穗平行并生的标本(图版 I:14、15)。3个小穗的扇面彼此平行并且都平行于穗轴的扁平面和其他侧生小穗，小穗的护颖也彼此平行并垂直于穗轴的扁平面。3个小穗中，近轴小穗最大，而且具有2个偏向单龙骨瓣状普通护颖，它的着生位置也最高，可以肯定它是2次轴侧生小穗；另外2个小穗较小，也都具有2个正常形态的护颖，它们的着生位置都低于侧生小穗的第1护颖，说明此2小穗都是从侧生小穗下边的节上长出的3次轴子小穗。说明侧生小穗基部的密集节间至少有2个以上。

(三) 混合共生

混合共生是1个小穗与侧生小穗平行共生，而另1个小穗与侧生小穗垂直共生(图版 I:16—19)。

3个小穗中，近轴的小穗扇面平行于同侧其他侧生小穗和穗轴的扁平面，其护颖垂直于穗轴的扁平面。其大小、结构、发育程度和着生方位与其他侧生小穗基本相同。2片护颖的形态为异形的，其无垂直共生小穗的一侧为偏向单龙骨瓣普通护颖，有垂直共生小穗的一侧为正向单龙骨瓣外稃状护颖。可以肯定此小穗为2次轴侧生小穗。

与侧生小穗垂直共生的小穗扇面垂直于侧生小穗和穗轴的扁平面，其2个护颖都是偏向单龙骨瓣普通护颖，护颖的平面垂直于侧生小穗的护颖平行于穗轴的扁平面。此小穗在侧生小穗的基部与侧生小穗另一侧的护颖或基部小花呈连续互生状态。显然它是侧生小穗基部小花原始体或护颖腋内的潜伏花芽变异而来的3次轴小穗。

与侧生小穗平行共生的小穗扇面与侧生小穗相平行，但此小穗一般较小，其大小、结构和发育程度很不一致(图版 I:16—18)。在发育不完全的情况下它的护颖经常在小穗的外侧。其着生位置不但低于侧生小穗的第1护颖，而且也在与侧生小穗垂直共生的3次轴小穗之下。

从各小穗轴与穗轴之间的关系分析(图版 II:8)。近轴小穗的小穗轴 r_1 垂直于穗轴

R的扁平面,与之垂直并生小穗的小穗轴 r_2 垂直于 r_1 的扁平面。很明显, r_1 是R上的2次轴分枝, r_2 又是 r_1 上的3次轴分枝。而辅助小穗的小穗轴 r_{2t} 的扁平面平行于侧生小穗轴 r_1 垂直于穗轴R,但 r_{2t} 与 r_1 不在一个水平面上而常常左右偏离,有时甚至与 r_1 相垂直,加之它的着生位置也总是低于 r_1 和 r_2 。所以, r_{2t} 是 r_1 更低节位改变了方向的3次轴分枝。

另外还得到一些小穗与2次轴分枝穗混合并生的标本(图版 I:20、21)。图中可以看出2次轴分枝穗的基部的3次轴小穗,由于分枝穗轴的短小与分枝穗形成垂直并生的形式,但这种小穗与直接长在分枝穗轴上的3次轴小穗的着生方向是完全一致的,而且呈连续互生状态。所以它们是2次轴分枝穗的一部分,是2次轴分枝穗基部的3次轴分枝。

图中还可看出,在2次轴穗正下方有一个着生位置最低的小穗,其小穗扇面平行于穗轴的扁平面而垂直于2次分枝穗轴上的所有3次轴小穗,其两片护颖垂直于穗轴的扁平面。显然此小穗是辅助小穗,是改变了方向的2次轴基部更低节位的3次轴分枝。

通过以上分析,3种小穗之间的关系就基本清楚了。近轴小穗是2次轴侧生小穗,与之垂直并生的小穗是从侧生小穗护颖腋内或基部小花外稃腋内长出的3次轴小穗,而与侧生小穗平行并生的小穗则是2次轴基部更低节位处长出的3次轴小穗,由于2次轴基部节间的密集和空间的限制,形成了与侧生小穗或2次轴分枝穗平行并生的形式。

(四) 相对并生

即两小穗分别着生于穗轴两侧同一节位上呈对生状态。此现象多发生于穗轴基部或中部,上部很少发生(图版 I:22)。

对生2小穗的扇面分别平行于其同侧其他侧生小穗和穗轴的扁平面,它们的护颖都是偏向单龙骨瓣状普通护颖并且都垂直于穗轴的扁平面。2个小穗轴 r_1 的扁平面分别垂直于穗轴R的扁平面(图版 II:9)。因此两个小穗都是2次轴侧生小穗。这是1个穗轴节间未伸长使2相邻节趋于融合所形成的两个2次轴侧生小穗对生的形式。

三、讨 论

通过对各种并生类型小穗之间关系的分析,有以下几点看法。

(1)小麦的侧生小穗轴是穗轴上的2次轴分枝,因此侧生小穗是花序2次轴小穗。

(2)与侧生小穗垂直并生的小穗是侧生小穗护颖腋内的潜伏花芽或基部小花原始体变异而成的3次轴小穗。其小穗轴是护颖以上的侧生小穗轴上的3次轴分枝。

(3)侧生小穗变异为2次轴分枝穗的实质是小花原始体发育为3次轴小穗,侧生小穗轴伸长变为分枝穗轴,侧生小穗未变异部分的基部小花退化掉腋内的雌雄蕊和内稃,由外稃变异为新的护颖,形成2次轴分枝穗的顶生小穗。这就是小麦的穗状花序在辐射、染色体加减、药物处理或其他特异条件下,发生垂直并生小穗或穗分枝现象的根本原因。对圆锥小麦(*Triticum turgidum* L.)分枝穗的形成过程和起源的理解可能有一定的帮助。

(4)与侧生小穗平行并生的辅助小穗是从侧生小穗第1护颖以下的2次轴上长出的3次轴小穗,其小穗轴应为2次轴更低节位处的3次轴分枝,这在混合并生型和小穗与2次轴分枝穗平行并生时更为明了。从3小穗平行并生型的出现可知,在侧生小穗第1护颖

之下的2次轴基部还有类似分蘖节一样的密集关节,辅助小穗就是从这些关节上长出的3次轴小穗。因这种小穗一般发育较迟,受空间的限制和其下面侧生小穗的挤压,其座落位置发生了不同程度的扭转形成与侧生小穗平行并生的形式。

这对库别尔曼发现的“在已有正常小穗的穗轴关节上开始形成辅助小穗。在颖片里面可看到很多原始突起(小穗)”(Ф. М. 库别尔曼,1958)是一个进一步的证明。而且对小麦花序的演化及其与其他禾本科植物之间演化关系的研究也提供了一些有益的线索。

参 考 文 献

- 郭本兆、王世金,1981,我国小麦族的花序形态演化及其属间亲缘关系的探讨,西北植物研究,1(1): 12—19。
解俊峰、孙立南,1981,一个春小麦单体材料的初步鉴定,遗传, 2(1): 17—20。
G.L. 史旦宾斯(复旦大学遗传研究所译),1965,植物的变异和进化,上海科学技术出版社,388—418。
Ф. М. 库别尔曼等著(蔡可译),1958,禾本科植物结实器官的形成阶段,科学出版社,32—63。
Stebbins, G. L., 1972, The evolution of the grassfamily. The Biology and Utilization (Youngners? V. B & C. M. McKell, eds.) Acad. Press, P. 1—15. New York & London.
А. Л. Тахтаджян. 1954, Вопросы Эволюционной Морфологии Растений Издательство Ленинградского Университета.

RELATIONS BETWEEN THE VARIOUS COLLATERAL SPIKELETS OF WHEAT

Xie Junfeng

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining)

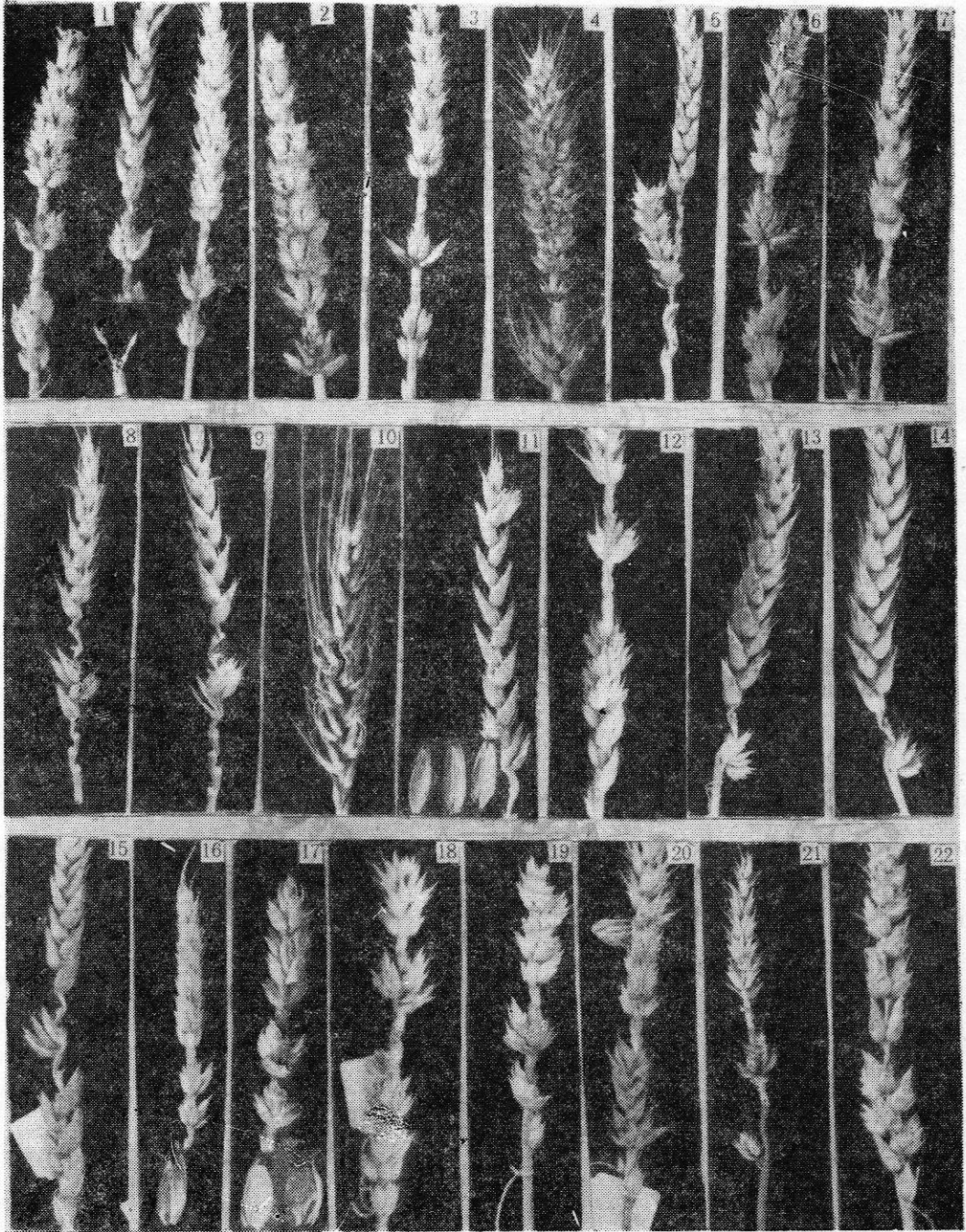
We have gained four kinds of the collateral spikelets of wheat. They are vertical, parallel, mixed and opposite collateral type.

The lateral spikelets are all the second axial spikelets.

The latent florets in axils of glumes and florets of the lateral spikelets can all develop into third axial spikelets. Therefore, the lateral spikelet can develop into second axial spike.

1. The spikelets to be vertical to the lateral spikelet are all the third axial spikelets on the base of the lateral spikelet.
2. The spikelets to be parallel to the lateral spikelet are also the third axial spikelets below the first glume of the lateral spikelet.
3. The mixed collateral type embraces the parallel and the vertical collateral type.
4. The opposite collateral type is the result of two neighbouring nodes of rachis merging each other into one.

Key words :Wheat; Collateral spikelets; Relations



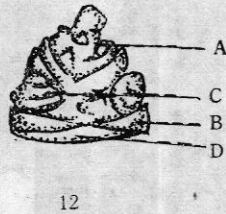
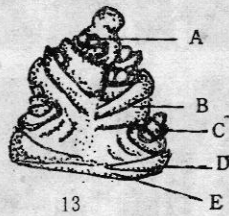
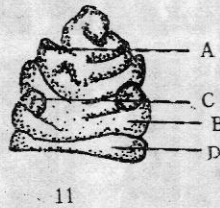
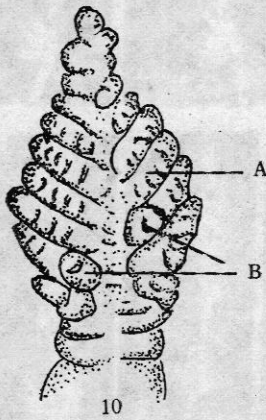
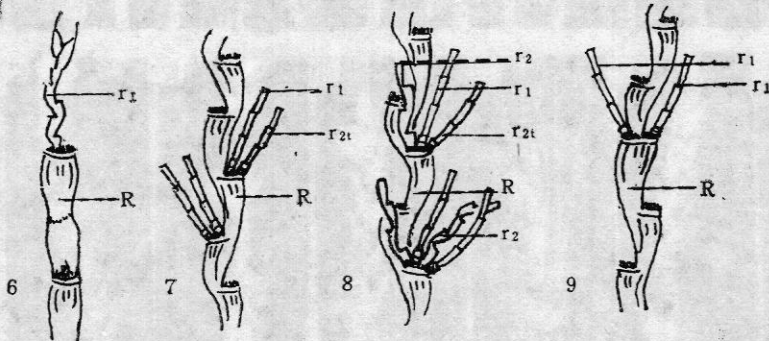
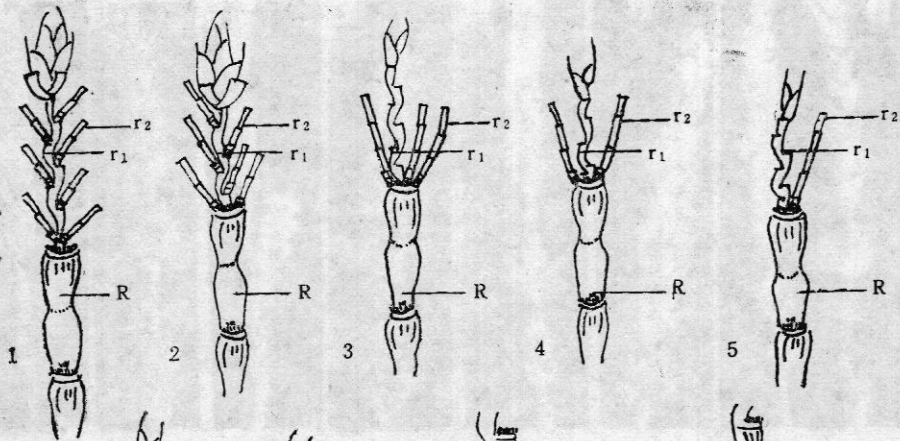


图 版 说 明 I

1.2 小穗垂直并生。下,小穗轴与穗轴之间的关系; 2.多节 2 小穗垂直并生。基部小穗已变分枝穗; 3.3 个小穗呈H型垂直并生; 4.多节多小穗垂直并生。下,1 节小穗的放大; 5.2 次轴分枝穗; 6.雏型二次轴分枝穗。右侧为有外稃状苞片的三次小穗,左侧仍为小花; 7.1 个小穗与 2 次轴分枝穗垂直并生。分枝穗的 3 次轴小穗外侧有外稃状苞片; 8.2 小穗平行并生; 9.平行并生的小穗轴与穗轴的关系; 10.多节 2 小穗平行并生; 11.雏型小穗与侧生小穗平行并生。下,雏型小穗的放大; 12.偏平行并生; 13.2 小穗呈T型并生, 14,15,3 小穗平行并生; 16,17,18,19 混合并生。与侧生小穗平行的小穗发育程度各不相同; 16 下,雏型小穗的放大; 17 下,小穗外侧的 2 护颖; 20,21 小穗与 2 次轴分枝穗混合并生; 22.2 小穗对生

1. The vertical collateral type of two spikelets. Lower: Relations between the rachillas and rachis; 2. The vertical collateral type of two spikelets at many nodes of rachis, a second axial branch spike is on the base of rachis; 3. Three spikelets in H shape; 4. The vertical collateral type of several spikelets at many nodes of rachis. Lower: Enlargement of spikelets at a node; 5. The second axial branch spike; 6. The embryonic form of the second axial spike, The third axial spikelets are all at the right hand of the second axial. The florets are at the left hand of the second axial; 7. The vertical collateral type of a spikelet and the second axial spike. The third axial spikelets of the branch spike are all in axils of bracts; 8. The parallel collateral type of two spikelets; 9. Relations of two rachillas to rachis; 10. The parallel collateral type of two spikelets at many nodes of rachis; 11. The parallel collateral type of embryonic spikelet and lateral spikelet. Lower: Enlargement of the embryonic spikelet; 12. The slant parallel collateral type; 13. Two spikelets in T shape; 14—15. The parallel collateral type of three spikelets; 16—18. 19. The mixed collateral type. The spikelets paralleling to the lateral spikelets having shown off distinct forms, 16. Lower: Enlargement of the embryonic spikelet, 17. Lower: Two glumes outside the spikelet; 20—21. The mixed collateral type of spikelets and the second axial spike; 22. The opposite collateral type of two spikelets

图版说明 II

1—9. 并生小穗轴与穗轴之间的关系, R 为一次轴(穗轴), r_1 为 2 次轴(侧生小穗轴或 2 次穗轴), r_2 为 3 次轴, r_{2t} 为变向 3 次轴(辅助小穗轴)。1. 2 次轴分枝穗; 2. 小穗与 2 次轴分枝穗垂直并生型; 3. 4 小穗垂直并生型; 4. 3 小穗垂直并生; 5. 2 小穗垂直并生; 6. 侧生小穗轴与穗轴的关系; 7. 2 小穗平行并生型; 8. 多小穗混合并生型; 9. 相对并生型; 10—14. 并生小穗的形成; 10. 穗生长锥: A. 侧生小穗, B. 3 次轴小穗原始体; 11. 侧生小穗: A. 小花原始体, B. 护颖原始体, C. 3 次轴小穗突起, D. 苞叶原始体; 12. 侧生小穗: A. 小花原始体, B. 护颖原始体, C. 3 次轴小穗原始体, D. 苞叶原始体; 13. 侧生小穗: A. 雄蕊原始体, B. 新护颖, C. 3 次轴小穗分化出小花, D. 原护颖, E. 苞叶原始体; 14. 侧生小穗和辅助小穗: A. 侧生小穗的小花原始体, B. 侧生小穗的护颖原始体, C. 辅助小穗突起, D. 苞叶原始体。

1—9. Relations between various rachillas and rachis. R—The first axial (rachis), r_1 —The second axial (lateral rachilla and rachis), r_{2t} —Turned third axial (assist spikelet axial), r_2 the third axial; 1. The second axial branch spike; 2. The vertical collateral type of spikelets and the second axial spike; 3. The vertical collateral type of four spikelets; 4. The vertical collateral type of three spikelets; 5. The vertical collateral type of two spikelets; 6. Relations of lateral to rachis; 7. The parallel collateral type of two spikelets; 8. The mixed collateral type of several spikelets; 9. The opposite collateral type of two spikelets, 10—14. Formative course of the collateral spikelets; 10. The young spike. A. The lateral spikelet, B. The embryos of the third axial spikelets; 11. The young lateral spikelet. A. The embryo of floret. B. The embryo of glume. C. The embryos of the third axial spikelets. D. Embryonic bract; 12. The young lateral spikelet. A. The embryonic floret. B. The embryo of glume. C. The embryos of the third axial spikelets. D. The embryonic bract; 13. The young lateral spikelet. A. The embryonic stamens. B. New glumes. C. The third axial spikelet has developed out embryonic florets. D. The old glumes. E. The degenerate bract; 14. The lateral and assist spikelets. A. The embryonic florets of lateral spikelet. B. The embryonic glumes of lateral spikelet. C. The young assist spikelet. D. The degenerate bract.