

叶脉与叶形相关性分析及其可能进化原因

鲁伯坝 王昕 张昊 (复旦大学生命科学院)

叶脉类型与叶片本身的形状是描述植物叶子的两个主要性状。两者在进化上有无关联,目前尚无定论。本文作者通过实验证明了两者的相关性,并探讨了其可能进化原因及其运用。

《叶脉脉序与资源运输模式》(见参考文献[1])一文中,提出了以叶脉形状作为资源运输管道的模型,其根据是在大多数植物中以营养运输为主要功能的叶脉,在保证将水、盐、有机物等输送至每个细胞的前提下,应该尽可能节省材料,这样可能有进化上的优势。这与生产实践中资源运输的要求是一致的,因此可以有仿生学上的应用价值。这实际上是以叶脉和叶形的相关性为前提的。如果两者在统计学上不相关,叶脉也就不可能对叶形存在最优关系,从而失去了应用价值。参考文献[1]中还利用数学计算,说明了这样一个结论,即对离心率比较大的椭圆叶片,平行脉及弧形脉在进化上占优势;反之,网状脉占优势。本文以此为突破口,统计不同叶脉类型的叶片在离心率的分布上有无不同。如果有显著不同,则说明真实植物界中确实有此相关性,并有其进化原因及应用价值。

材料与方法

1. 采集标本。

于中国浙江省西天目山采集各植株上的完整、成熟、椭圆叶片,每种若干。用标本夹压平。共计取材 35 个科,66 个种。

2. 测量。

所采集的每个种随机取三片完整、成熟叶片,用毫米尺测量其长轴和短轴长度,估读至 0.1mm。

3. 计算。

对所测三片叶片,求其长轴与短轴之比,作为基础数据,计算每个种的平均值、标准误。再进行统计分析。

基础数据见下表:

脉型	科	种	长宽比 1	长宽比 2	长宽比 3	平均	标准偏差
A	败酱科	败酱	1.80	2.17	1.94	1.97	0.14
A	大戟科	白背叶	1.07	0.98	1.01	1.02	0.04
A	大戟科	叶下珠	1.75	1.82	1.88	1.81	0.04
A	豆科	黄檀	1.68	1.59	1.47	1.58	0.07
A	豆科	小槐花	1.94	2.00	1.67	1.87	0.14
A	豆科	大叶胡枝子	1.29	1.47	1.41	1.39	0.07
A	豆科	山合欢	2.33	2.67	2.23	2.41	0.17
A	豆科	云实	1.92	2.00	2.31	2.07	0.16
A	豆科	野大豆	1.33	1.47	1.25	1.35	0.08
A	杜仲科	杜仲	2.19	2.62	2.50	2.44	0.17
A	椴树科	扁担杆子(尖叶)	2.32	2.03	2.75	2.37	0.25
A	椴树科	扁担杆子(圆叶)	1.33	1.71	1.54	1.53	0.13
A	胡桃科	山核桃	3.42	3.39	3.46	3.42	0.03
A	胡桃科	青钱柳	2.71	2.90	2.68	2.76	0.09
A	胡桃科	化香	2.10	1.80	1.97	1.96	0.10
A	胡颓子科	余山胡颓子	2.18	2.12	2.00	2.10	0.07
A	胡颓子科	胡颓子	2.62	2.95	3.15	2.91	0.19
A	葫芦科	绞股蓝	2.50	2.05	2.50	2.35	0.20
A	葫芦科	板栗	2.86	2.83	2.78	2.82	0.03
A	虎耳草科	土常山	2.16	2.00	2.10	2.09	0.06
A	虎耳草科	虎耳草	0.98	1.11	1.00	1.03	0.05

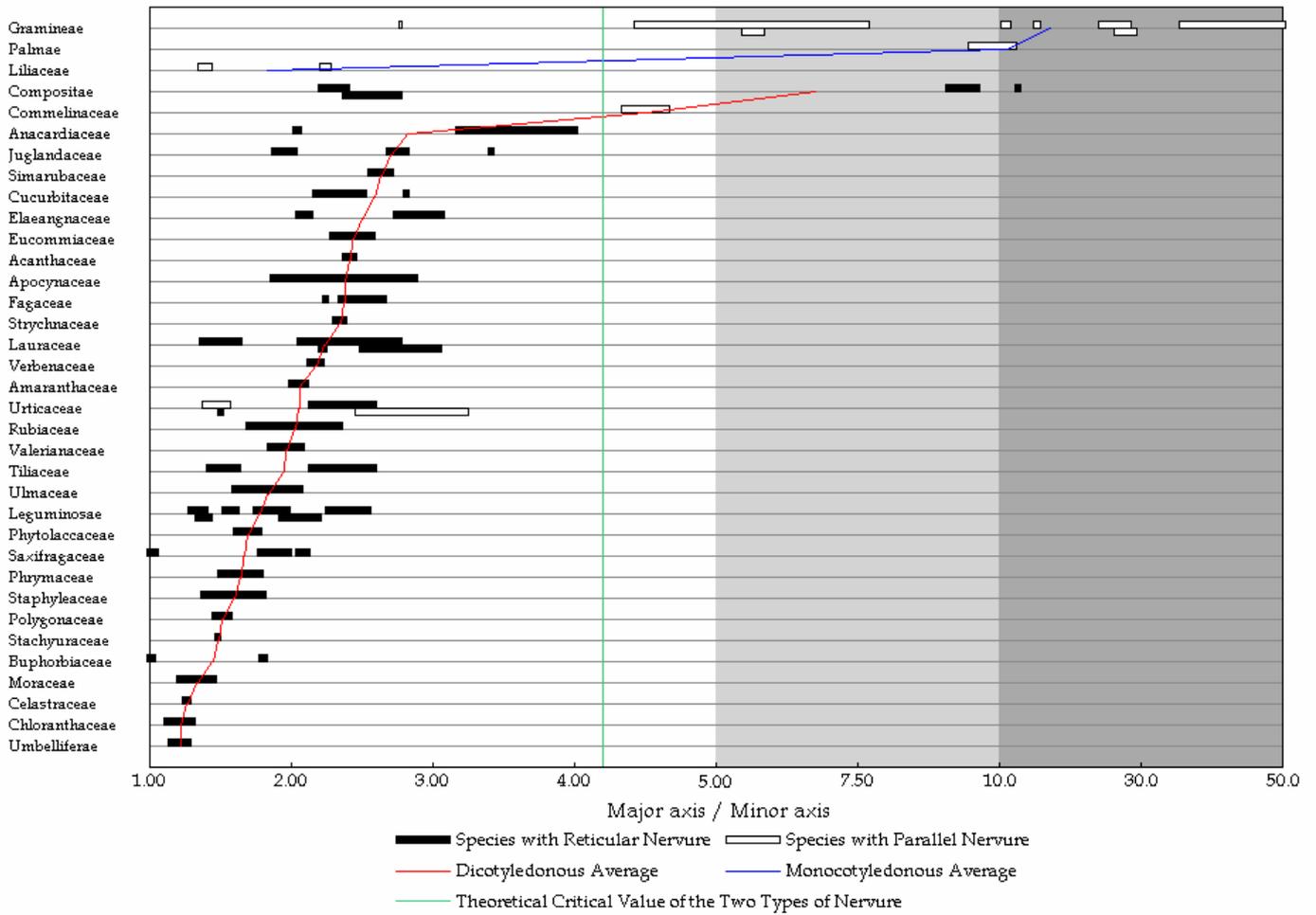
A	虎耳草科	山梅花	1.93	1.70	2.05	1.89	0.13
A	夹竹桃科	络石	1.58	2.50	3.06	2.38	0.53
A	金粟兰科	金粟兰	1.04	1.30	1.30	1.22	0.12
A	旌节花科	旌节花	1.52	1.50	1.45	1.49	0.03
A	菊科	三脉叶马兰	2.41	2.42	2.92	2.58	0.22
A	菊科	奇蒿	2.50	2.22	2.22	2.31	0.12
A	菊科	金鸡菊	9.50	9.70	8.88	9.36	0.32
A	菊科	香丝草	12.50	12.38	13.71	12.86	0.57
A	爵床科	九头狮子草	2.38	2.38	2.50	2.42	0.06
A	壳斗科	苦槠	2.21	2.30	2.23	2.25	0.03
A	壳斗科	麻栎	2.78	2.33	2.42	2.51	0.18
A	苦木科	臭椿	2.55	2.59	2.79	2.64	0.10
A	蓼科	虎杖	1.61	1.55	1.40	1.52	0.08
A	马鞭草科	紫珠	2.13	2.13	2.28	2.18	0.07
A	马钱科	醉鱼草	2.35	2.44	2.25	2.35	0.06
A	漆树科	黄连木	3.75	2.94	4.12	3.60	0.44
A	漆树科	盐肤木	2.11	2.00	2.05	2.05	0.04
A	荨麻科	苕麻	1.55	1.50	1.47	1.51	0.03
A	荨麻科	楼梯草	2.67	2.00	2.44	2.37	0.25
A	茜草科	六月雪	1.50	2.12	2.46	2.03	0.35
A	伞形科	鸭脚芹	1.35	1.16	1.15	1.22	0.09
A	桑科	薜荔	1.45	1.45	1.12	1.34	0.15
A	商陆科	美洲商陆	1.75	1.82	1.54	1.70	0.11
A	省沽油科	野鸭椿	1.45	1.41	1.96	1.60	0.24
A	透骨草科	透骨草	1.55	1.50	1.90	1.65	0.17
A	卫矛科	丝棉木	1.33	1.25	1.22	1.27	0.04
A	苋科	牛膝	2.00	2.00	2.19	2.06	0.08
A	榆科	糙叶树	2.23	1.67	1.62	1.84	0.26
A	樟科	狭叶山胡椒	2.70	2.71	1.84	2.42	0.38
A	樟科	山胡椒	2.29	2.17	2.25	2.23	0.04
A	樟科	天目木姜子	1.37	1.42	1.75	1.51	0.16
A	樟科	紫楠	3.22	2.43	2.68	2.78	0.30
B	禾本科	疏花雀麦	31.64	50.14	47.75	43.18	7.69
B	禾本科	求米草	2.82	2.75	2.78	2.78	0.02
B	禾本科	五节芒	29.65	25.26	29.16	28.02	1.84
B	禾本科	淡竹叶	11.33	9.74	12.00	11.02	0.86
B	禾本科	芒属某种	27.92	29.09	22.80	26.60	2.54
B	禾本科	狗尾草	15.00	16.60	15.00	15.53	0.71
B	禾本科	缩箬	5.00	8.60	4.67	6.09	1.67
B	禾本科	柳叶箬	5.33	5.93	5.73	5.67	0.22
B	鸭跖草科	鸭跖草	4.40	4.78	4.36	4.51	0.18
B	棕榈科	棕榈	9.82	9.88	13.50	11.06	1.62
B	百合科	菝葜	1.30	1.41	1.49	1.40	0.06
B	百合科	油点草	2.27	2.18	2.30	2.25	0.05
B	蓴麻科	糯米团	3.48	2.80	2.31	2.86	0.41
B	蓴麻科	冷水花	1.58	1.55	1.31	1.48	0.11

表中叶脉类型用符号表示, A 表示网状脉, B 表示平行或弧形脉。由于平行脉与弧形脉的拓扑结构一致,所以并作一类。

结果与分析

首先,下图表明了两个性状分布的总体情况。

图中,纵坐标是 35 个科,横坐标表示长轴与短轴比例(以下简称长短比)的分布。黑色条形表示测量得网状脉的长短之比范围,白色条形表示测量得平行与弧形脉的长短之比范围。红线

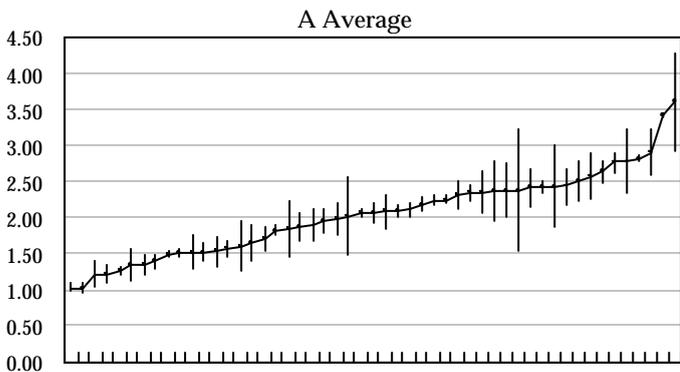


是由双子叶植物每个科长短比的平均值连接而成，而蓝线是由单子叶平均值连成。此图概括了我们测量结果的所有信息，并可以从中看出一些规律。

第一，黑色条形集中在红线附近，而白色条形集中在蓝线附近，说明单子叶植物多平行或弧形脉，而双子叶植物多网状脉。这一点早有植物学家发现，我们只是又证明了其正确性，同时也说明我们采的这么多科还是较有代表性，且符合总体分布规律的。

第二，黑色条形集中在横坐标为 1.00~5.00 的区间内，而白色条形广布于整个区间，并在 10.00 以上处较密集。这说明了两种类型的叶脉，叶形的变异程度不同。平行或弧形脉的叶形变异显然大于网状脉。

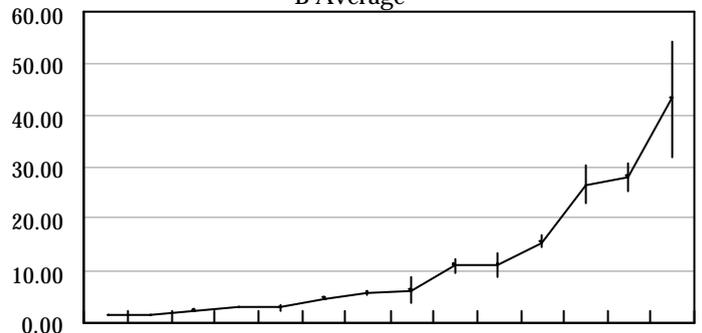
第三，我们分别考察了网状脉和平行或弧形脉的叶形的平均



值和标准差。它们分别可以用下图表示：

其中，A 型各种总平均值为 2.38，标准差为 1.86；B 型各种

B Average



总平均值为 11.60，标准差为 12.62。首先，做 F 测验，过程如下：

$$H_0: \sigma_A = \sigma_B; H_A: \sigma_A \neq \sigma_B$$

$$F = \frac{\sigma_B^2}{\sigma_A^2} = \frac{12.62^2}{1.86^2} = 6.78$$

而 $df_A = 51$ ， $df_B = 13$ 时的临界值 $F_{0.01} = 2.50$ ，所以标准差差异极显著。B 类的叶形变异大。

再进行 t 测验：

$$H_0: \mu_A = \mu_B; H_A: \mu_A \neq \mu_B$$

$$t = 5.00$$

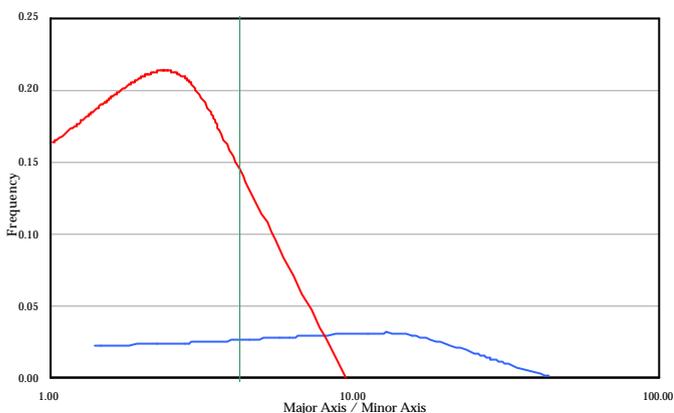
而 $df_A = 51$ ， $df_B = 13$ 时的临界值 $t_{\alpha/2, 0.01} = 2.66$ ，所以平均值差异极显著。

这就说明，网状脉和平行或弧形脉的叶形差异是极显著的，即两者存在相关性，且与参考文献[1]理论计算结果一致。

第四，我们考察了一下参考文献[1]中提到的一个量化结论：就运输效率考虑，叶脉类型 A 在长宽比小于 4.2 时占优势，B 在大于 4.2 时占优势，4.2 是临界转变点。图中绿线即为 4.2。很明显，黑色条形集中于线左侧，白色条形集中于线右侧。所以，实

测的临界点与理论计算值十分一致。此外，下图所示的是测量得到的两种脉型的总体分布（横轴取对数标度），理论转变点 4.2 也在图中画出。可以清楚地看到，两总体分布的主要部分分居理论转变点的两侧。

讨论



根据以上分析，我们发现两个新结论：

结论一 B类叶的叶形变异程度远大于A类叶(极显著水平)，就相对变异度来说，也是B大于A；我们认为B类叶大多属于单子叶植物，在进化上的地位比较低等，所以总体来说，关于叶形的遗传信息较少，变异也就较大。另外，我们可以看出，同样的叶脉类型中，叶形都有较大程度变异，A类的叶形变异度为0.78，B为1.09。我们认为这可能是叶脉的进化相对叶形滞后引起。叶脉的形状相对复杂，所需遗传信息较多，改变需要更多的突变，也就需要更多的时间。这样，叶脉进化滞后于叶形，而存在一个叶脉适应叶形的过程。如果决定这种适应过程的主要因素是营养运输的效率，则以叶脉作为资源运输模式就有其意义。

结论二：叶脉与叶形有极显著水平的相关性。就我们的实验来说，这种相关性表现为：A型脉的叶片长宽比较B型脉的叶片明显要小。

这一点的形成应该有其进化原因。参考文献[1]提出的进化动力是资源运输效率最大化。而实际的进化动力应该有多种，包括叶脉的支撑功能，叶脉所受周围气孔等特殊结构的影响，叶脉对叶片三维结构而非二维的适应等。但是，我们的统计结论说明，不同叶脉的叶形分布有显著不同，而且符合进化动力是资源运输效率最大化的假设。更重要的是，我们实际测得的A型脉向B型脉转变的临界点为4.2，恰与参考文献[1]的理论计算一致。以上这些均说明，大多数植物的叶脉的主要的进化动力是资源运输效率最大化。

这实际上说明了叶脉仿生学应用的可行性。参考文献[1]假设营养运输功能为叶脉的主要功能，忽略了一些其它因素的影响，所以必然有一些反例。比如，我们在天目山上发现了不少植物的叶脉侧向伸出叶缘，如麻栎 (*Quercus acutissima*) 的叶缘芒刺，这就营养运输的效率来说是一种浪费，但是这种结构起到了很好的支撑作用，因其形若伞骨一般。我们做的统计中，也有一些A型叶脉的叶片长短轴之比很大 (>12)，而B型很小 (<3)。但是，我们上面对进化动力的分析说明大多数情况下营养运输效率是主要因素。因此，以叶脉作为资源运输模式是可行的。

然而，统计上可行不能说明对每一个个体均可行。我们不能忽略这个仿生学模型的局限，在运用它是应注意下面几点：

1. 这种仿生学限制在“大脉”上，细微的叶脉结构受其它因素影响程度太大。
2. 应避免使用叶脉所起支撑作用不可忽略的叶子。这一点可以通过叶片的质材、大小来考察。一般说来，对质地较硬、中等大小的叶片，叶脉主要起营养运输功能。
3. 此方法不能完全替代计算机运算，得出结果一定要检验。

总结与展望

我们的工作证明了叶脉与叶形有极显著的相关性，且与营养运输效率有关。这种相关性一定有其进化原因，我们只是提出了一些猜测。更深入的原因应从基因分析得到。

就仿生学应用来说，参考文献[1]的方法是可以的，只是要注意一些限制。另外，叶脉的支撑功能也许也可以有仿生学应用前景。

除仿生学运用外，叶脉的运输效率表示了其对叶形的适应程度，用它结合叶形可以构系统发育树。

参考书籍与文献

- [1] 鲁伯坝，“叶脉脉序与资源运输模式”，《数学的实践与认识》，Vol.32，No.2，中国数学会。
- [2] 顾惠娟，《生物统计学》，复旦大学遗传和遗传工程系，2002.1。
- [3] 杨继、郭友好、杨雄、饶广远，《植物生物学》，高等教育出版社 & Springer-Verlag，1999.7。
- [4] 徐荣章，《天目山木本植物图鉴》，中国林业出版社，1989。
- [5] 冯志坚等，《植物学野外实习手册》，上海教育出版社，1993。