

叶脉网络系统的构建和系统学意义研究进展

孙素静^{1,2}, 李芳兰^{1*}, 包维楷¹

(1. 中国科学院成都生物研究所, 中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 成都 610041; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为了解国内外叶脉网络系统的研究状况, 综述了基因、激素对叶脉网络系统发育的调控机理, 并剖析了叶脉的功能和系统学意义, 分析了光、温度、水和外力破坏等环境因子对叶脉密度、叶脉直径等结构性状的影响。同时, 综合考量植物碳投入经济权衡, 阐明了叶脉网络系统是在遗传控制基础上由环境与碳投入共同调控建成。最后, 对植物叶脉网络系统研究中存在的问题与未来发展方向进行了展望。

关键词: 基因; 环境; 维管束; 功能; 性状; 系统发育

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.03.018

Advances on Construction of Leaf Venation System and Its Significance of Phylogeny

SUN Su-jing^{1,2}, LI Fang-lan^{1*}, BAO Wei-kai¹

(1. Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization, Key Laboratory of Ecological Restoration Biodiversity Conservation in Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to understand the research status of leaf venation system, the regulation mechanisms of leaf venation development by genes and hormones were reviewed, and the function of leaf venation and its significance were analyzed. The effects of environment factors, such as light, temperature, water, on the structure characters (density, diameter of leaf venation) was also analyzed. Meantime, comprehensive consideration of plant carbon into economic trade-offs, it was clarified that leaf venation system was constructed co-regulated by environment and carbon input based on genetic control. At last, the problems and future direction in studying of leaf venation system were prospected.

Key words: Gene; Environment; Vascular bundle; Function; Character; Phylogeny

叶脉是由茎的维管束分支而来的维管组织集合体, 在叶片中彼此连通成一个网络系统, 具有运输、支撑和保护叶片等重要的生物功能。叶脉性状是植物适应生态系统的关键决定因素^[1]。早期对叶脉的研究主要围绕植物分类和植物化石鉴定而展开^[2-5]。随着植物学理论研究的深入和发展, 叶脉

的性状及其相关内容得到广泛关注, 譬如较多的学者关注叶脉性状与植物功能之间的关系, 包括叶脉与叶光合能力^[6]、水分利用能力^[7-8]的关系等; 同时, 在生态学领域主要研究叶脉性状对环境因子如光照^[9]、温度^[10]、水^[11]等的响应, 定性和定量地分析叶脉性状与环境因子的相关关系。

收稿日期: 2014-09-22

接受日期: 2015-01-12

基金项目: 国家十二五科技支撑项目(KSCX2EJ22); 国家自然科学基金项目(C030301)资助

作者简介: 孙素静(1988~), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为恢复生态学。E-mail: sunsj@cib.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: lifl@cib.ac.cn

人们对叶脉网络结构发育特点的认识主要是通过通过对拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[12-13]、豌豆(*Pisum sativum*)^[14]等模式植物的研究。近年来,随着人们对植物功能的深入探索,叶脉性状的研究也在基因调控、分子机制、激素调控、环境影响和碳投入经济权衡等方面取得了重要进展^[15-19],为叶脉性状和功能的相关研究提供了科学理论基础。研究表明,叶脉网络系统中有些结构性状(如叶脉类型)受基因控制,即具有遗传效应,因此不因环境变化而发生改变;而另外一些结构性状(如细脉密度)则受外界环境因子的影响明显,并随着叶片发育和网络结构形成受环境变化而发生较大变化。本文综述了叶脉发育的过程及特点,比较了不同脉型的结构和功能差异性,重点综合分析了基因、激素和环境因子等对叶脉网络系统发育的调控机理及对叶脉网络系统结构的影响,阐释了叶脉的功能以及叶脉网络建成中碳投入的经济权衡理论,同时详细叙述了叶脉在系统学中的重要意义,最后对当今叶脉网络结构研究领域关注的焦点以及未来需重点解决的学科问题和发展方向进行了展望。

1 叶脉类型与发育过程

1.1 叶脉类型与结构

在早期的植物学研究中,叶脉类型多应用于植物的分类^[2,20]和古植物化石的识别归类^[21-22]。随着对叶脉结构特征认识的不断深入,建立了叶脉网络结构及其发育与功能的关联。由于各级叶脉结构特征不同,在物质运输、机械支撑和保护等功能中的贡献明显不同,因此不同叶脉类型因其各级叶脉的密度和比例变化而显示出功能上的显著差异。

在一个完整的叶脉网络系统中,根据其结构的成熟度和粗细程度可分为一级脉(即主脉,又称中脉)、二级脉、三级脉,依次至细小末端叶脉^[23]。叶脉系统构成了叶片维管束网络系统,因此具有植物维管束组织的基本特点。一条典型的成熟叶脉由木质部和韧皮部组成^[24],两者分别位于叶片的近轴面和远轴面^[25]。叶脉脉序等级越高,叶脉越细,结构也愈简化,简化过程为:形成层消失,机械组织逐渐减少至无,最后木质部和韧皮部结构简化。主脉的远轴面机械组织较为发达,因此形成叶片下表皮显著凸起,近轴面机械组织发达程度次之;次级脉一般不含机械组织,而是由初生组织组成;高级脉

往往结构极其简单,仅由管胞和筛管分子组成^[26]。

叶脉网络系统的复杂程度反映了植物的进化水平和适应环境程度。根据在叶片中的分布形态,叶脉可分为叉状脉、平行脉和网状脉3种系统类型。叉状脉的叶脉从叶基生出后均呈二叉状分枝,是较为原始的形式,多适应于阴湿环境。目前对此类叶脉性状与叶片功能的关系研究较少。平行脉的主脉与侧脉、细脉均平行排列,或侧脉之间平行而与主脉近乎垂直,其木质部和韧皮部间不存在形成层^[25,27],维管束外围无延伸区结构,但平行脉植物中的C₄植物维管束鞘细胞较大且含叶绿素,形成花环结构,能使植物适应低浓度CO₂环境^[25]。网状脉有明显主脉,经过逐级分支,各级叶脉连接形成网状。其结构最为复杂,因而比其它脉型的叶脉密度高,运输能力、支撑能力更强,学术界对这一类型叶脉的研究亦相对较深入。网状脉的木质部和韧皮部之间有活动期短暂的形成层,可以进行叶脉的生长和加粗,从而增强运输、支撑以及保护叶片的能力^[25,27]。此外,网状脉的维管束鞘外围的薄壁细胞扩展到叶表皮处构成维管束鞘延伸区^[28],有利于叶肉组织和维管组织间的物质交换及叶表皮与叶脉的物质运输^[29]。网状脉还可分为掌状叶脉和羽状叶脉。掌状脉有多条直径和结构接近于主脉的二级脉,整体粗脉密度较高,抵御主脉损伤造成的水压崩溃的能力高于其他类型叶脉^[30]。网状脉还可以根据二三级脉是否联合而分为开放型和闭锁型两种脉型^[31]。潘锦堂等报道虎耳草属(*Saxifraga*)的叶脉类型由开放型向闭锁型演化,并推测闭锁型叶脉比开放型叶脉给予植物更强的环境适应能力^[32]。

1.2 叶脉起源和网络的形态建成

叶脉网络系统的发育从叶原基开始,叶脉结构随叶的发育而复杂化^[17]。发育过程主要包括缓慢发育阶段和快速发育阶段两个关键阶段^[1]。缓慢发育阶段是只具有顶尖分生组织和边缘分生组织的叶原基进行了大量细胞增殖的过程。当细胞数量达到某个临界值后,叶脉原形成层束开始萌动,分生组织感知到这种信号后形成维管束组织。快速发育阶段是细胞体积增大的过程,维管束组织逐渐成熟,并随叶片扩展而发育成为完整的叶脉网络系统。主脉和二级脉发育起始于慢发育阶段,三级脉发育在两者之后,细脉发育起始于快速发育阶段。

当一级叶脉发育到一定的密度阈值,便开始进行分级,同时叶脉密度下降。但最近的研究表明,细脉密度自始至终都处于稳定状态^[1]。

叶脉的发育基本是按照从一级脉到高级脉的顺序进行,先中间,后两边。较原始的叉状脉植物辽藁本(*Ligusticum jeholense*)叶脉的发生过程为:主脉先发育,随后两条侧脉与主脉近乎平行发育,构成了三出脉状,然后进一步在中脉的两侧发生第二次、第三次叉状分枝脉,最终形成了三出叉状脉^[33]。双子叶植物和单子叶植物叶的高级脉都是在较粗的脉间发生,从近叶尖的部位逐步连续向下发育^[26]。玉米(*Zea mays*)等单子叶植物叶片中大小相似的脉(平行脉)同时向叶顶发育^[34],先形成主脉,在主脉发育的同时向两侧发散形成二级脉,二级脉也可加粗发育为一级脉,同样二级脉发散形成三级脉,依次进行下去直至高级脉发育。多数双子叶植物所具有的网状脉的发育特征为:主脉纵向分化、向顶发育,即主脉先在叶基部出现,而后在较高部位出现,侧脉从中脉向边缘发育^[26]。粗脉形成的同时,它们之间的区域形成细脉,各级叶脉连接形成一个完整的叶脉网络。

2 叶脉网络系统建成的细胞学和分子生物学基础

叶脉网络系统建成的整个过程受基因和环境的共同调节。早期的研究认为是某种激素调控叶脉建成。1969年 Sachs 关于叶脉发育提出并逐步完善了“渠化假说”(Sachs canalization hypothesis),假设生长素作为信号指导叶脉位置的确定^[14,35-36]。其后的研究支持渠化假说,并完善了生长素调节叶脉发育机制的观点。

在叶形成之初,细胞分为基础细胞和脉细胞两类。基础细胞可分化成其他类型的细胞,而脉细胞则是发育成叶脉的细胞^[37]。每个细胞都能产生并释放生长素,调控细胞生长与分化。低浓度生长素促进细胞生长^[38],而当细胞周围生长素浓度累积超过阈值后,细胞生长受到抑制或停止^[39]。每个细胞将产生的生长素通过细胞膜和细胞壁运输出去,叶细胞团中的生长素积累和流动会产生高浓度生长素位点和浓度梯度^[17],这两者作为信号在细胞间流动,决定新脉产生的位置和方向^[1]。当某个细胞周围的生长素浓度达到阈值后,生长素的流动和累积

浓度可作为信号,让信号传递路径上的一部分基础细胞分化成为脉细胞^[40]。基础细胞分化成脉细胞后,会立刻排散自身的生长素,当它的细胞表面感知到周围生长素浓度超过阈值后,引起相邻细胞转化成脉细胞^[41],随即形成“链式”发展。Sack 等认为,叶片中生长素高浓度位点的不断移动可以解释叶脉分布于叶片的每个部位这种现象^[1]。

受技术水平的限制,当前叶脉发育的基因调控理论研究还不足,对调控机制认识较晚,随着叶脉发育研究的深入,已逐步认识到基因对叶脉网络建成调控的遗传学意义。若诱导拟南芥等植物基因突变会导致叶脉格局发生改变^[12-13]。Hardtke 等报道,拟南芥通过 *MP* 基因(MONOPTEROS)的表达来调控生长素信号流,从而调控叶脉形成^[16]。此外,一些研究表明, *MP* 基因编码的蛋白质可以促进细胞生长素外排,生长素流通的路径预示了叶脉形成的位置^[17-19]。Wenzel 等则提出了生长素、*MP* 基因和生长素输出载体 PIN1 的反馈调控机制^[18],生长素由 PIN1 运输至胞外,胞外生长素累积能激活 *MP* 基因表达,而 *MP* 基因和生长素共同调控 PIN1 的表达,三者反馈循环,促进叶脉形成。Sack 等对叶脉性状与叶片大小比例关系的研究进一步证明,在叶脉发育初期,维管束形成基因的表达后在基本分生组织中进行信号转导,这种信号就是慢发育阶段中促进维管束形成的信号,信号促进原形成层的分化,从而形成维管束^[1]。

3 叶脉网络系统建成的环境调控

环境变化是影响叶脉网络系统发育和建成的外在因素。已有的研究揭示了环境因子,包括光照、温度、水和外力破坏,在叶脉网络结构建成中的驱动作用^[15]。但是,目前的研究未能详细表述环境因子对叶脉发育各阶段的影响,而只是通过成熟叶脉系统的结构性状,如叶脉密度、叶脉直径,与环境参数做相关性分析来推断环境因子对叶脉网络建成的影响。

3.1 光照与叶脉网络系统的关系

光照能影响植物的叶脉密度。同种植物在强光照和弱光照下的叶脉密度差别主要在于细脉的密度^[42]。对不同生境下栓皮栎(*Quercus variabilis*)叶片进行形态解剖,生长在阴坡的栓皮栎 1 cm² 叶

片有叶脉 3.03 条,而阳坡的有 8.08 条,说明光照下植物叶脉密度比弱光或者背光的高^[43]。对不同光强下 14 种绿化植物的叶片进行形态解剖,大部分植物在 45% 遮光条件下中脉厚度下降,叶脉系统发育较强光下差^[9]。同一物种由于脉型相同,可以忽略基因对叶脉网络系统的影响,从而可以判断光照对叶脉网络系统的叶脉密集程度有一定影响。然而,同种植物叶脉密度是否随着光强的增强而增加,还需要更多的证据。但是,对于同一生态系统的不同种植物的这种现象^[15],还需要考虑不同物种间脉型差异等因素的影响,因为脉型及其密度的差异首先是由基因决定的,因此,即使不同生活型植物在同种环境下生存,叶脉密度的差异还不能判断是否来自于现存生态系统的光照差异。

3.2 温度与叶脉网络系统的关系

温度变化也会影响植物的叶脉密度。有研究报告,叶脉密度与年平均温度呈正相关^[15]。早在 1929 年, Maximov 等就对草本植物进行研究,认为同种植物的细脉密度随温度升高而增加^[44],其后 Hughes 对小花凤仙花(*Impatiens parviflora*)和 Chonan 对小麦(*Triticum aestivum*)的控温形态解剖研究也证实了这一观点^[10,45]。这可能是温度升高直接影响叶表面蒸腾速率升高,为了适应高温下的高蒸腾速率,叶脉系统必须增加水分运输的量与速率,这就要求有高的叶脉密度。

3.3 水分与叶脉网络系统的关系

水分变化会影响植物的叶脉密度和叶脉直径,因为叶脉密度和叶脉直径等结构性状决定了叶脉网络系统的输导水能力^[8,15],可表征叶脉网络系统运输水分和养分的能力。干旱胁迫下的植物倾向于延长叶片的寿命^[11],可通过增加叶组织的机械强度,即增加叶脉密度或叶脉直径来实现。叶脉密度大或叶脉直径大的叶片普遍较厚,可以抵御食草动物或其它环境因素的胁迫,如寒风造成的穿透和撕裂,从而延长叶寿命。已有研究表明,干旱胁迫下的植物会倾向于选择小叶片^[46],小叶在这里的意义是拥有相对高的叶脉密度,可以在干旱胁迫造成的叶脉木质部栓化的情况下,通过在栓塞周围运输水以保证单位面积内的水分充足和高光合效率,而给予植物干旱耐受性^[1,30,46]。

水分传导效率在各级叶脉间存在差异。研究

表明,完整叶片的导水率与主脉密度基本无关^[30],因为主脉作为大容量的横向供应主线^[47],是由木质部导管的总数量和大小决定其水力导度,而不是密度^[8]。与此相反,细脉以其显著的高密度为水转移至叶肉提供更大的接触面积^[6],在一定程度上细脉密度越高则叶片导水率越大^[8]。因此,在长期的环境选择进化中,植物对水分的需求,驱动着叶脉网络、主脉直径与细脉密度等的进化适应,决定着叶片对水分的运输效率差异。

3.4 外力破坏与叶脉网络系统的关系

叶脉的重要作用之一是机械支撑和保护,对外力破坏的抵御和恢复。外力对叶脉的破坏,如动物啃食践踏和风雪冰雹等,会造成叶脉内水运输中断和叶脉系统水压崩溃,影响叶片的正常生理功能。总体上,植物为了抵御外力破坏,有提高叶脉密度的进化倾向。不同类型叶脉对外力破坏造成的水压崩溃表现出不同的耐受性^[30],如掌状脉型叶片比其他叶脉类型的粗脉密度高,即使一条粗脉受损伤,还有其他与之平行的粗脉木质部水通道^[6,8],保障水等物质顺利运输。因此叶脉网络系统中粗脉密度越高,叶脉系统的物质运输能力越强^[1,7],抵抗物理损伤的能力则越强。若叶脉类型相同,那么细脉密度较高的叶片任意两点间水流运输可选择路径更多,使一条或部分路径中断造成的影响更小^[30]。同样,相同叶脉类型的物种中,叶片越小则叶脉密度相对越大,抵抗叶脉损伤造成的水压崩溃的能力越强^[46]。

4 叶脉网络系统建成的经济权衡

从环境因子与叶脉网络系统的选择进化关系来看,增大叶脉直径、提高叶脉密度是植物抵抗不良环境的有利因素。然而植物并不能无限量改变叶脉直径和密度,因为叶脉的建成还需要大量的碳投入。这涉及到了叶片对叶脉建成的碳投入和叶脉功能回报的“投入-收益”经济权衡问题。叶脉网络系统的发育和构型是叶脉结构性状根据生存的环境特点进行经济权衡的结果,自然环境的选择塑造了植物的形态和功能^[48],植物会根据自身的生存需求,在碳投入-收益的权衡下,选择最佳的叶脉构型策略,从而决定叶脉网络系统的最终形态^[49]。总体来说,叶脉网络系统的最终形态,是由基因和环

境因素驱动下的植物碳投入-收益权衡共同决定的^[50]。

经典的收-支模型(Cost-benefit model)预测,叶片同化 CO₂ 在获得植物生长能力的同时也制约了植物的数量和生长与生存时间,影响植物的环境适应性^[51]。植物在叶脉的发育建成中要进行碳投入的经济权衡^[48],叶脉以其运输、支撑和保护作用来偿还叶片碳投入,收益高于投入是植物生存的前提^[52-53]。叶经济谱通过对叶脉性状与其他植物性状的关系阐述,预测叶片的最佳生理和功能状态,即高的最大光合速率(A_m)、长的叶寿命(LLS)、低的比叶重(LMA)和氮浓度(N_{mass}),从而具有最大相对生长速率(RGR)^[50,54]。然而若要 A_m 值高,则叶脉末端距离要近,即叶脉密度大,因而需要高的碳投入在叶脉建成上,从而导致 LMA 和 N_{mass} 较高^[49];另外,延长 LLS 需要较大的建成和维持投入,从而增加支撑和运输成本,即增大粗脉直径或提高粗脉密度^[1,7],增加了碳投入,这与低碳投入理论相悖。

5 叶脉的功能与系统学意义

5.1 叶脉的功能

叶脉作为植物叶片的重要组织结构,主要具有运输、支撑和保护的功能^[44]。首先,叶脉是茎分支结构的延伸,位于光合和蒸腾过程中营养物质及水分运输的最前线,是贯穿植物根-茎-叶整体运输通道的重要部分,因此承担着养分和水分等物质运输功能。其次,叶脉是广泛分布于整个叶片的网络系统结构,其维管组织具有较强的硬度和韧性,形成一个承载叶肉组织的框架,因此具有支撑叶片的功能,在叶片形态结构以及在冠层排列中具有重要的意义。其中主脉的结构最完整且直径最大,连通叶柄起主要支撑作用,保证植物叶与茎间的夹角^[55]。此外,叶脉具有较强的韧性,能够提高叶片对外界干扰的抗性,例如叶脉能够减少动物啃食、践踏以及冰雹、狂风等自然灾害对叶片组织的破坏,保护叶片。可见,叶脉的性状与植物光合碳固定、水分吸收和抗干扰能力的大小有着直接或者间接的关系,因此在植物个体水平上影响植物对环境变化的适应能力,在生态系统水平上决定着碳、养分和水分的平衡,影响生态系统结构与功能。

5.2 叶脉的系统学意义

随着对叶脉网络系统结构研究的深入,叶脉的系统学意义得到广泛重视。叶脉是进行植物系统分类的重要依据之一。相对于枝干、花、果实以及叶片形状、颜色等性状,叶脉具有多样的脉型、脉序,包含信息更多^[56],并且具有结构相对较稳定,存在周期长,易获取等优点,因此可利用叶脉网络系统的性状作为植物系统发育过程的判断和分类鉴定的依据^[57]。早期叶脉性状在植物系统学和分类学中的应用未形成一套规范标准。19世纪50年代,奥地利古植物学家 von Ettingshausen^[58]首次对大戟科(Euphorbiaceae)植物的初级脉序进行了描述,强调了叶脉性状在植物系统学研究中的重要价值;Foster 进一步提出了次级脉序在植物系统学中的重要意义^[59];Hickey^[2]细致描述了叶脉脉序的结构和特征,成为叶脉系统结构研究里程碑,从此叶脉在系统学中的意义引起了植物学界和古生物学界的广泛关注,并得到较快发展^[60]。

不同植物脉序的变化可为植物系统学研究和分类鉴定提供很好的依据。从脉序特征及其关系可以反映出植物类群之间的系统发育关系^[61-62]。一方面,对古代植物叶片化石的叶脉网络系统结构的研究^[63],可较为准确地推断物种属间的亲缘关系和进化关系^[62]。另一方面,通过现存植物叶脉网络系统结构相似性和相异性对比研究,较为准确地确定不同植物类群的系统关系和系统演化。这不仅对植物的系统发育研究、植物鉴定有重要科学意义,同时对植物古区系学、地下资源的发掘也有一定的实践价值^[60]。

目前该领域主要是以叶脉脉序类型、分支构型等作为植物科属种间系统关系的判断依据。总体上在植物系统发育过程中,最原始的维管束植物只具一条不分枝的叶脉,保存这一原始性状的植物如石松类(Lycophytes)和蕨类植物中的松叶蕨科(Psilotaceae),裸子植物中的苏铁科(Cycadaceae),球果类(Coniferales)植物大部分也只有中脉而无侧脉;叉状脉序多见于蕨类植物,在种子植物中较为原始的类群,譬如裸子植物中的银杏(*Ginkgo biloba*)和被子植物中的独叶草(*Kingdonia uniflora*)、星叶草(*Circaea agrestis*)等少数植物也具有叉状脉^[57];较为进化的植物类群中,大部分单子叶植物具有平行脉序,而双子叶植物以及少数单子叶植物如菝葜科(Smilacaceae)、薯蕷科(Dioscoreaceae)

等则具有网状脉序。脉序复杂度在一定程度上反映植物的原始与进化状态,基本遵循了生物从简单到复杂的演化规律。随着叶脉结构的复杂化,更多叶脉结构性状体现出其系统学价值,如判断种间差异,作为分类鉴定的重要依据^[61,64],还可以理清物种间的亲缘关系^[62]和一些物种在系统演化中的位置^[65]。

6 研究展望

总体上看,目前对叶脉类型和发育特点以及网络系统建成的细胞学和分子生物学基础的研究已经有了较大的进展。近年来,环境因子对叶脉网络系统构建的影响成为植物适应性研究的热点问题,但是目前的研究结论多来自于成熟叶已固定叶脉网络系统的性状与环境因子的相关性分析,而尚不明确叶脉发育的整个过程中环境因子的影响作用,这将是该领域重点研究的方向之一。虽然已有研究通过力学方法证实了生物组织的发生与应力的关系^[66-67],同时通过建立不同侧脉向量角的叶脉网络模型,预测了应力是叶脉生长的诱导因素之一^[68],但研究仅是利用数学建模方式推断环境对叶脉发育的影响,而应力对叶脉的直接作用点即直接影响是什么?诱导叶脉生长的机理是什么?目前这方面的实验数据还十分缺乏。

叶脉网络系统的结构性状是植物对环境因子变化长期适应的结果。环境因子与叶脉密度关系的相关研究结果显示,细脉密度会随着环境中的光照、温度和水分等变化而改变。但是,有研究表明在叶脉网络系统发育的过程中,细脉密度基本保持不变^[1]。可见,不同研究中研究对象和时空尺度差异导致有关细脉密度与环境因子关系的不确定性,因此未来需要进一步通过长期定位研究,进行不同物种比较,以得到更加明确、可靠的结论。此外,叶脉网络性状与环境变化的关系研究大多数聚焦单一因素,而环境因子是综合作用的,正确认识叶脉网络结构性状与环境的相互作用规律,厘清叶脉网络结构与功能的关系成为未来研究的一个重要方向。

参考文献

[1] Sack L, Scoffoni C, McKown A D, et al. Developmentally based scaling of leaf venation architecture explains global ecological

- patterns [J/OL]. *Nat Commun*, 2012, 3: 837 [2012-05-15]. doi:10.1038/ncomms1835.
- [2] Hickey L J. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves [J]. *Amer J Bot*, 1973, 60(1): 17-33.
- [3] Cao Z Y. Fossil plants from the Siaoping series in Kaoming, Kwangtung [J]. *Acta Palaeontol Sin*, 1965, 13(3): 510-539. 曹正尧. 广东高明小坪组植物化石 [J]. *古生物学报*, 1965, 13(3): 510-539.
- [4] Sze H C. On a Westphalian flora of the Chungning County in the Kansu Province [J]. *Acta Palaeontol Sin*, 1956, 4(2): 117-135. 斯行健. 甘肃中宁县中石炭纪植物群 [J]. *古生物学报*, 1956, 4(2): 117-135.
- [5] Wang B S. Additions to the Pteridophytic flora of Kwangtung [J]. *Acta Sci Nat Univ Sunyatsen*, 1961, 1(2): 41-52. 王伯荪. 广东蕨类植物补志 [J]. *中山大学学报: 自然科学版*, 1961, 1(2): 41-52.
- [6] Brodribb T J, Feild T S, Jordan G J. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics [J]. *Plant Physiol*, 2007, 144(4): 1890-1898.
- [7] Sack L, Cowan P D, Holbrook N M. The major veins of mesomorphic leaves revisited: Tests for conductive overload in *Acer saccharum* (Aceraceae) and *Quercus rubra* (Fagaceae) [J]. *Amer J Bot*, 2003, 90(1): 32-39.
- [8] Sack L, Holbrook N M. Leaf hydraulics [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57: 361-381.
- [9] You W J, Zhang Q F, Xia L. Responses of leaf structure of urban greening plants to different light conditions [J]. *J NW For Univ*, 2008, 23(5): 22-25. 游文娟, 张庆费, 夏楠. 城市绿化植物叶片结构对光强的响应 [J]. *西北林学院学报*, 2008, 23(5): 22-25.
- [10] Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops: I. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different levels of the shoot [J]. *Tohoku J Agri Res*, 1965, 16(1): 1-12.
- [11] Salleo S, Nardini A. Sclerophylly: Evolutionary advantage or mere epiphenomenon? [J] *Plant Biosyst*, 2000, 134(3): 247-259.
- [12] Cnops G, Neyt P, Raes J, et al. The *TORNADO1* and *TORNADO2* genes function in several patterning processes during early leaf development in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell*, 2006, 18(4): 852-866.
- [13] Petricka J J, Nelson T M. *Arabidopsis* nucleolin affects plant development and patterning [J]. *Plant Physiol*, 2007, 144(1): 173-186.
- [14] Sachs T. Polarity and the induction of organized vascular tissues [J]. *Ann Bot*, 1969, 33(2): 263-275.
- [15] Sack L, Scoffoni C. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future [J]. *New Phytol*, 2013, 198(4): 983-1000.

- [16] Hardtke C S, Berleth T. The *Arabidopsis* gene *MONOPTEROS* encodes a transcription factor mediating embryo axis formation and vascular development [J]. *EMBO J*, 1998, 17(5): 1405–1411.
- [17] Scarpella E, Marcos D, Friml J, et al. Control of leaf vascular patterning by polar auxin transport [J]. *Gene Devlop*, 2006, 20(8): 1015–1027.
- [18] Wenzel C L, Schuetz M, Yu Q, et al. Dynamics of *MONOPTEROS* and *PIN-FORMED1* expression during leaf vein pattern formation in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, 2007, 49(3): 387–398.
- [19] Huang J L, Ma N N, Che S G, et al. Molecular mechanism of plant leaf vein development [J]. *Chin Bull Life Sci*, 2011, 23(8): 804–811.
黄俊丽, 马娜娜, 车树刚, 等. 植物叶脉发育的分子机制 [J]. *生命科学*, 2011, 23(8): 804–811.
- [20] Melville R. The terminology of leaf architecture [J]. *Taxon*, 1976, 25(5/6): 549–561.
- [21] Melville R. Leaf venation patterns and the origin of the angiosperms [J]. *Nature*, 1969, 224(5215): 121–125.
- [22] Alvin K, Chaloner W G. Parallel evolution in leaf venation: An alternative view of angiosperm origins [J]. *Nature*, 1970, 226(5246): 662–663.
- [23] Hickey L J. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves [M]// Metcalfe C R, Chalk L. *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford: Clarendon Press, 1980: 25–39.
- [24] Niklas K J. A mechanical perspective on foliage leaf form and function [J]. *New Phytol*, 1999, 143(1): 19–31.
- [25] Wang M, Zheng X R, Zhang Z N. The morphology and structure of leaf vein [J]. *Bull Biol*, 1998, 33(8): 10–12.
汪矛, 郑相如, 张志农. 叶脉的形态与结构 [J]. *生物学通报*, 1998, 33(8): 10–12.
- [26] Lu S W, Wu G F. *Botany* [M]. Beijing: Higher Education Press, 1991: 154–160.
陆时万, 吴国芳. *植物学* [M]. 北京: 高等教育出版社, 1991: 154–160.
- [27] Zheng X R, Wang M. The abnormal cambium of spermatophyte [J]. *Bull Biol*, 1998, 33(6): 6–7.
郑相如, 汪矛. 种子植物中的异常形成层 [J]. *生物学通报*, 1998, 33(6): 6–7.
- [28] Wylie R B. The bundle sheath extension in leaves of dicotyledons [J]. *Amer J Bot*, 1952, 39(9): 645–651.
- [29] Wu Q H, Zhu H, Ma R J, et al. Anatomical study on vegetative organs of invasive plant *Wedelia trilobata* [J]. *Ecol Environ Sci*, 2014, 23(6): 958–961.
吴清韩, 朱慧, 马瑞君, 等. 入侵植物南美蟛蜞菊营养器官的形态解剖研究 [J]. *生态环境学报*, 2014, 23(6): 958–961.
- [30] Sack L, Dietrich E M, Streeter C M, et al. Leaf palmate venation and vascular redundancy confer tolerance of hydraulic disruption [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(5): 1567–1572.
- [31] Roth-Nebelsick A, Uhl D, Mosbrugger V, et al. Evolution and function of leaf venation architecture: A review [J]. *Annal Bot*, 2001, 87(5): 553–566.
- [32] Pan J T. A study on the genus *Saxifraga* L. from China [J]. *Acta Phytotaxon Sin*, 1991, 29(1): 1–24.
潘锦堂. 中国虎耳草属的研究 [J]. *植物分类学报*, 1991, 29(1): 1–24.
- [33] Bi D L, Su X H, Sun X W, et al. Studies on the primary vascular system of the seedling of *Ligusticum jeholense* [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2004, 24(8): 1373–1377.
毕冬玲, 苏新华, 孙小五, 等. 辽藁本(*Ligusticum jeholense*)幼苗初生维管系统的发育[J]. *西北植物学报*, 2004, 24(8): 1373–1377.
- [34] Chen J H. The development of vein in *Zea mays* L. [J]. *Guihaia*, 1999, 19(1): 65–69.
陈健辉. 玉米(*Zea mays* L.)叶脉发育的研究 [J]. *广西植物*, 1999, 19(1): 65–69.
- [35] Sachs T. The control of the patterned differentiation of vascular tissues [J]. *Adv Bot Res*, 1981, 9: 151–262. doi:10.1016/S0065-2296(08)60351-1.
- [36] Sachs T. The development of vascular networks during leaf development [J]. *Curr Top Plant Biochem Physiol*, 1989, 8: 168–183.
- [37] Dimitrov P, Zucker S W. A constant production hypothesis guides leaf venation patterning [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(24): 9363–9368.
- [38] Reinhardt D, Pesce E R, Stieger P, et al. Regulation of phyllotaxis by polar auxin transport [J]. *Nature*, 2003, 426(6964): 255–260.
- [39] Keller C P, Stahlberg R, Barkawi L S, et al. Long-term inhibition by auxin of leaf blade expansion in bean and *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2004, 134(3): 1217–1226.
- [40] Rolland-Lagan A G, Amin M, Pakulska M. Quantifying leaf venation patterns: Two-dimensional maps [J]. *Plant J*, 2009, 57(1): 195–205.
- [41] Blum H. Biological shape and visual science (Part I) [J]. *J Theor Biol*, 1973, 38(2): 205–287.
- [42] Wylie R B. Principles of foliar organization shown by sun-shade leaves from ten species of deciduous dicotyledonous trees [J]. *Amer J Bot*, 1951, 38(5): 355–361.
- [43] Wang J Z, Zhang W H. The research on form dissecting of *Quercus variabilis* leaf in different habitats [J]. *J NW For Univ*, 2004, 19(2): 44–46.
王金照, 张文辉. 不同生境下栓皮栎叶形态解剖的研究 [J]. *西北林学院学报*, 2004, 19(2): 44–46.
- [44] Li L, Zeng H, Guo D L. Leaf venation functional traits and their ecological significance [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2013, 37(7): 691–698.

- 李乐, 曾辉, 郭大立. 叶脉网络功能性状及其生态学意义 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(7): 691–698.
- [45] Hughes A P. Effects of the environment on leaf development in *Impatiens parviflora* DC. [J]. J Linn Soc London Bot, 1959, 56(366): 161–165.
- [46] Scoffoni C, Rawls M, McKown A, et al. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: Relationship to leaf size and venation architecture [J]. Plant Physiol, 2011, 156(2): 832–843.
- [47] Sack L, Streeter C M, Holbrook N M. Hydraulic analysis of water flow through leaves of sugar maple and red oak [J]. Plant Physiol, 2004, 134(4): 1824–1833.
- [48] Westoby M, Falster D S, Moles A T, et al. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species [J]. Ann Rev Ecol Syst, 2002, 33: 125–159.
- [49] Blonder B, Violle C, Bentley L P, et al. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum [J]. Ecol Lett, 2011, 14(2): 91–100.
- [50] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. Nature, 2004, 428(6985): 821–827.
- [51] Kikuzawa K. The basis for variation in leaf longevity of plants [J]. Tasks Veget Sci, 1996, 33: 89–100.
- [52] Chabot B F, Hicks D J. The ecology of leaf life spans [J]. Ann Rev Ecol Syst, 1982, 13: 229–259.
- [53] Williams K, Field C B, Mooney H A. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper* [J]. Amer Nat, 1989, 133(2): 198–211.
- [54] Reich P B, Cornelissen H. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto [J]. J Ecol, 2014, 102(2): 275–301.
- [55] Wang X D, Wang X G, Xu Z C, et al. Further cognition on maturity of tobacco leaf [J]. J Anhui Agri Sci, 2007, 35(9): 2644–2645.
王小东, 汪孝国, 徐自成, 等. 对烟叶成熟度的再认识 [J]. 安徽农业科学, 2007, 35(9): 2644–2645.
- [56] Zhai C M, Wang Q P, Du J X. Plant leaf recognition method based on fractal dimension feature of outline and venation [J]. Comput Sci, 2014, 41(2): 170–173.
翟传敏, 汪青萍, 杜吉祥. 基于叶缘与叶脉分数维特征的植物叶识别方法研究 [J]. 计算机科学, 2014, 41(2): 170–173.
- [57] Pan X X, Yang T T, Mu L Q. The application characteristics of plant leaf digital in plant identification [J]. Territ Nat Resour Study, 2014(1): 79–81.
潘晓星, 杨天天, 穆立蔷. 植物叶片特征数字化在植物识别上的应用 [J]. 国土与自然资源研究, 2014(1): 79–81.
- [58] Foster A S. Foliar venation in angiosperms from an ontogenetic standpoint [J]. Amer J Bot, 1952, 39(10): 752–766.
- [59] Foster A S. Venation and histology of the leaflets in *Touroulia guianensis* Aubl. and *Froesia tricarpa* Pires [J]. Amer J Bot, 1950, 37(10): 848–862.
- [60] Yu C H, Chen Z L. Leaf architecture of the woody dicotyledons from south China: I. Terminology and methods [C]// Acta Botanica Austro Sinica, Vol. 2. Beijing: Science Press, 1986: 83–97.
喻诚鸿, 陈泽濂. 华南木本双子叶植物叶的宏观结构资料: I. 术语与方法 [C]// 中国科学院华南植物研究所集刊, 第二集. 北京: 科学出版社, 1986: 83–97.
- [61] Tian J, Yu X L, Li J X. Characteristics of the leave venation for species of *Stryax* from Hunan and their significances on plant classification [J]. J CS Univ For Techn, 2010, 30(1): 101–104.
田径, 喻勋林, 李家湘. 湖南安息香属植物叶片脉序特征及其分类学意义 [J]. 中南林业科技大学学报, 2010, 30(1): 101–104.
- [62] Xu B Q, Xia N H, Wang S P, et al. Leaf venation of *Osmanthus* (Oleaceae) from China and its taxonomic significance [J]. Guihaia, 2007, 27(5): 697–705.
许炳强, 夏念和, 王少平, 等. 中国木犀属植物叶脉形态及其分类学意义 [J]. 广西植物, 2007, 27(5): 697–705.
- [63] Li S J, Zhang D X, Huang X X, et al. Leaf venation of *Caesalpinia* from China [J]. J Trop Subtrop Bot, 2008, 12(2): 133–141.
李世晋, 张奠湘, 黄向旭, 等. 中国云实属植物叶脉形态学 [J]. 热带亚热带植物学报, 2008, 12(2): 133–141.
- [64] Yang Q F, Cai X Z, Chen T. A study on the leaf venation of *Changiostyrax* C. T. Chen and *Sinojackia* Hu [J]. Guihaia, 1997, 17(2): 145–148.
杨庆锋, 蔡雪珍, 陈涛. 长果安息香属和秤锤树属植物叶片脉序研究 [J]. 广西植物, 1997, 17(2): 145–148.
- [65] Cao L M, Wang Z X, Cao M, et al. Leaf venation and its systematic significance in Sapindaceae of China [J]. Plant Divers Resour, 2014, 36(4): 419–432.
曹丽敏, 王志新, 曹明, 等. 中国无患子科植物的叶脉形态及其系统学意义 [J]. 植物分类与资源学报, 2014, 36(4): 419–432.
- [66] Steele C R. Shell stability related to pattern formation in plants [J]. J Appl Mech, 2000, 67(2): 237–247.
- [67] Somerville C, Bauer S, Brininstool G, et al. Toward a systems approach to understanding plant cell walls [J]. Science, 2004, 306(5705): 2206–2211.
- [68] Liu W Y, Gong J X, Hou W F. Relationship between medial axis pattern of plant leaf and mechanics self-adaptability: II. Vein structures with different vector angles and topological pattern of plant leaf [J]. J S China Univ Techn (Nat Sci), 2009, 37(8): 12–16.
刘旺玉, 龚佳兴, 侯文峰. 植物叶片中轴图式与力学自适应性的关系: II. 不同向量角的叶脉结构和叶片拓扑图 [J]. 华南理工大学学报: 自然科学版, 2009, 37(8): 12–16.