

树叶的形状为什么那么多？这个看似简单的问题，实际上
长久以来一直未解。最新研究有望给出答案。

树叶形状为何 那么多？

编译 魏明

隐藏在叶脉中的秘密

植物对温室气体二氧化碳的吸收比地球上其他任何东西（包括海洋）都多，植物吸收的二氧化碳是人类活动排放进大气的二氧化碳的10倍以上。我们知道，植物主要靠叶子吸收二氧化碳，因此了解植物叶子对于弄清全球碳量很重要。换句话说，要想查明全球碳量，必须搞清植物叶子的工作原理。这里涉及到三个基本要素：制造叶子所需的碳量、叶子的寿命和叶子加工阳光的快慢（即进行光合作用的速度）。

上述三个基本要素以不同方式组合，最终就创造出多得令人难以置信的树叶形状和结构。为了预测树叶怎样平衡这些要素以最好地服务于自己所属的树木，最近有科学家创建了一个数学模型。科学家认为叶脉是树叶的根基，所以他们在这个模型中使用了在叶脉网络中清晰可见的三种特性：叶脉密度、叶脉之间的距离，以及就像人类毛细血管一样的较小的叶脉区域的数量（这些叶脉区域被称为“回路”）。

其中，叶脉密度是树叶在自己的网络中“投资”了多少的标志；叶脉之间的距离表明叶脉让树叶持续得到水和养

什么是叶子？

在植物学上，叶子是指位于地面之上、专门从周围空气中吸收二氧化碳进行光合作用过程的植物器官，也是植物的食物生产器官。为了这个目的，叶子通常平而薄。作为一种进化特性，叶子之薄是为了让叶绿体暴露在更多光线下，并以水分流失为代价来增加对二氧化碳的吸收。在泥盆纪时期（4.16亿年前~3.59亿年前），二氧化碳浓度是现在的好几倍，因此那时的植物都没有叶子，许多苔藓植物拥有平整的光合作用器官，但并非真正的叶子。

叶子的绿色是由一种丰富的色素——叶绿素赋予的。叶绿素是一种特殊的化学因子，能捕捉光合作用所需的阳光能量。光合作用的产品是糖和多糖，光合作用的一个重要“副产品”是氧。对动物来说，叶子可能是一个食物来源，也可能是栖息环境中的组成物之一。叶子还是大多数植物发生蒸腾和吐水作用的地方。叶子可以存储食物和水，一些植物的叶子还有其他功能。



芋头叶下方的叶脉



白云杉的排列成螺旋状的针状叶子



小叶南洋杉的鳞状叶子



白栎树的锯齿状叶子

树叶的“逻辑”

树叶的形状是对树种的长期生态和演化历史所做出的反应，生态系统中的限制因素可能也参与决定树叶的最终形状。要想理解千变万化的树叶形状背后的“逻辑”，首先得了解树叶必须达到的精确功能：

① 树叶必须“俘获”阳光来进行光合作用，在此过程中树叶也可能会吸收大量的热量。

② 树叶必须通过气孔从周围空气中吸收二氧化碳，光合作用需要这些二氧化碳。当树叶上的气孔开启以吸收二氧化碳时，来自树叶内部的水分也流失到大气中。

于是，树叶受到如下“平衡因素”的影响：足够的阳光和二氧化碳以进行光合作用，但不能有过多与此相关的热量吸收或水分散失。说到底，“平衡因素”其实就是环境因素。

分的能力；回路数量则显示树叶的强韧度，也与树叶的寿命长短有关（一旦树叶被损害，回路就会改变供给物——水和养分的输运线路）。

叶脉能够揭示有关植物的大量信息。比如，当植物张开其叶子上的小孔（正规叫法是“气孔”），为进行光合作用而吸收更多二氧化碳时，叶子就会在蒸腾作用（与天气和气候因素密切相关）下失去大量水分。这一过程需要叶子内部的大量“管道”来输运水分，也就意味着需要大量较大的叶脉。又比如，一种植物如果一直需要大量的水，它就会青睐特定几何形状的叶脉布局，从而为树叶的整体形状奠定基础。因此，正是作

为树叶骨架的叶脉在决定着树叶是古典的枫叶形还是刀刃般的柳叶形，抑或是其他形状。

总体而言，叶脉决定着树叶的一切——为树叶提供结构性支撑，抵御侵害，传输养分，甚至还帮助将化学信号传递给植物（在这方面叶脉就像是动物的神经）。科学家所建立的数学模型正是通过综合上述的决定性因素——光合作用速率、树叶寿命、碳消耗量甚至氮消耗量之间的关系，来模拟出树叶“应该具有的”形状。他们针对全球范围内超过 2500 种植物的树叶进行了对比研究，结果发现预测情况与实际情况完全符合。

不过，上述最新研究成果还是显得

有些笼统、含糊和深奥。那么怎样才能找到一种可以简明扼要地解释树叶多样性的理论呢？有科学家试图通过比较热带植物和温带植物来回答这个问题。

大多数热带树木的叶子都比温带树木的叶子圆而厚，边缘也更光滑（无锯齿）。正因此，热带树叶比温带树叶更结实——热带植物可连续多年保有自己的树叶，温带的落叶植物则只能保有树叶一个季节。对于温带植物，制造较薄的树叶需要的能量较少，但它们也要为此付出代价：薄的叶子不够结实，尤其是在远离主要叶脉的区域（叶脉为树叶提供结构性支撑）。这样一来，那些“遥远”的叶子区域就被抛弃，结果就出现了有裂片（锯齿）的树叶，例如白栎（音 li）树叶。

树叶的形状、颜色和表面纹理等都在植物的蒸腾速率和防御方面起到一定的作用。比如，较大的树叶有较大的边界层，当气流吹拂时这一层就比较平静。树叶表面有毛或纹理，就能阻止更深边

界层的气流涌动，从而减缓蒸腾速度。至于树叶上的毛，它既能减缓空气流动又有助于阻挡吃树叶的昆虫。而树叶表面纹理可用来保护气孔。水生植物的气孔位于树叶的上表面，以利于树叶透气。一些陆地植物的气孔却位于树叶的下表面，以保持阴凉、减少水分散失。一些树叶上覆盖着较厚的蜡层，有利于阻止在十分干燥的环境中流失水分。像毛蕊花属植物那样毛上有细小的分叉尖端，能阻止蚱蜢及其他昆虫。还有一些树叶颜色醒目而复杂，这可能是在向企图吃掉它们的昆虫发出警告：“我有毒，别碰我！”而在另一些情况下，当树叶很嫩很年轻时它们是红色的，这是为了减轻紫外线的伤害。

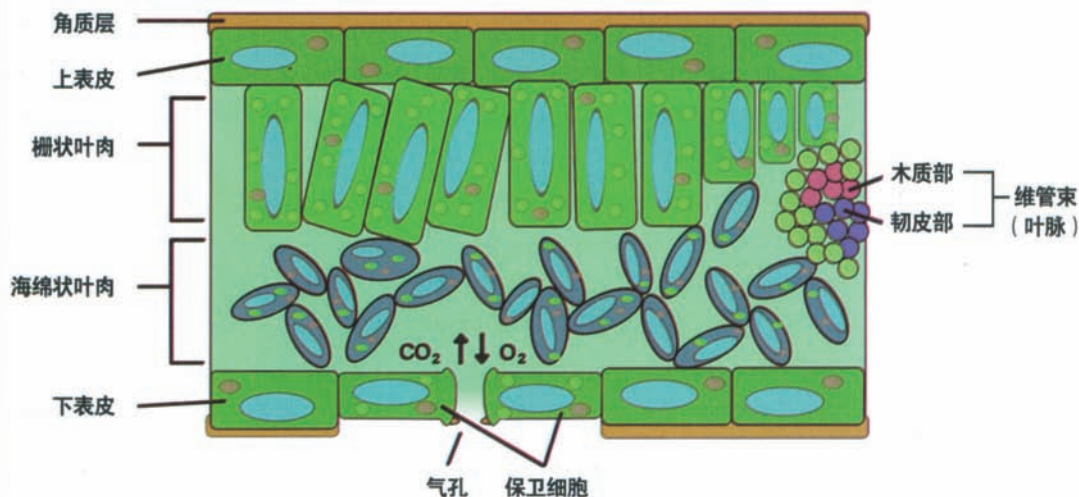
虽然至今仍不清楚树叶形状背后的“统一而又简单的”机理到底是什么，但科学家已经知道有大量理由使得树叶在大小和形状方面变化万千。以下列举的只是这些理由中的少数几个。

保持水分 生长在干燥环境中的植

食肉植物

一些食肉植物的叶子形状像滑梯，并且真的很滑。不幸登陆这种叶子的昆虫就可能滑落到叶子底部的一汪水和消化液里，沦为食肉植物的美食。右图中，这只虫子可能会落入猪笼草（一种食肉植物）用叶子构筑的陷阱。





叶子构造

被子植物的完整叶子结构由叶柄、叶片、托叶（位于叶柄底部任一侧的小突起）组成。叶柄与茎的连接点叫“叶腋”。并非每种植物的叶子都有以上全套结构，对一些植物来说，成对的托叶要么不明显要么不存在，还有一些植物的叶子可能没有叶柄或者叶片不是薄片状。总而言之，叶子结构繁多。落叶植物周期性（例如季节性）掉叶，掉下的叶子腐烂并融入土壤。

叶子通常由以下组织构成：

表皮 表皮是指覆盖叶子的外层细胞群，它形成一个界限，将植物内部细胞和外界分隔开来。表皮具有多种功能：保护植物通过蒸腾作用不致流失过多水分、调节气体交换、分泌代谢化合物以及（对一些植物种类来说）吸收水分。大多数叶子具有背腹侧结构：上表皮（近轴面）和下表皮（远轴面）拥有不同的构造，并可能具有不同的功能。

表皮通常是透明的（表皮细胞缺乏叶绿体），表皮外层覆盖着能阻止水分散失的蜡样角质层。在一些情况下，

上表皮的角质层比下表皮的厚，干燥气候条件下又厚于湿润气候条件下。表皮组织包括多种分化的细胞类型：表皮细胞、保卫细胞、副卫细胞和毛状体。其中表皮细胞数量最多、个头最大也最不专业化。表皮覆盖着被称为气孔的小孔，气孔结构的一部分是一个小孔外加在每一侧环绕它的、包含叶绿体的保卫细胞，以及2~4个不含叶绿体的副卫细胞。气孔负责调节外界空气和叶子内部之间的气体与水蒸气交换。通常情况下，远轴表皮层中的气孔数量多于近轴表皮层。

叶肉 上下层表皮之间的叶子内部大部分是被称为叶肉的绿色组织，它是植物进行光合作用的主要地点。

叶脉 叶脉是叶子的维管组织，位于叶肉的海绵层中。叶脉由木质部和韧皮部构成，其中木质部负责将水和矿物质从根部输送到叶子的管状部，韧皮部通常负责将树液（携带着叶子光合作用产生的溶解的蔗糖）运出叶子。木质部通常位于韧皮部上面。

物叶子一般都面积较小，常常还呈针状，这是为了保持水分。事实上，植物吸收的水分中多达90%都通过叶子的蒸腾作用最终丧失了。

抓取食物 一些植物的叶子形状像滑槽，并且真的很滑。不幸登陆这种叶子的昆虫就可能滑落到叶子底部的一汪水和消化液里，沦为食肉植物的美食。

寻求保护 温带植物叶子通常为圆锥形，这是为避免冬雪积在叶面上压坏叶子。一些植物为吓阻掠食者演化出了针状叶子，例如北极地区的针叶树，它们的叶子像刺一样，哪怕饥肠辘辘的动

物也轻易不敢吃它们。此外，北极缺乏阳光和降雨，每一片树叶都很珍贵，这也就难怪那里的树叶会长得那么“小气”。

丢一些水 植物是通过叶子上的气孔来呼吸的，假如气孔都积满水，植物就会被“淹死”。因此，大多数叶子的形状都特别有利于让多余的水流走，而叶脉在其中也充当着排水沟的角色。

基因的作用

科学家于2008年12月报告说，基因可能决定着从卷心菜到枫树的很多植

物的叶子形状。这些基因反复开启，不断分化叶子边缘，从而创造出千变万化的叶子形状。

在叶组织从正在生长的植物嫩芽中分化出来后，它可能分化成更多、更小的叶子或称“小叶”，形成复叶，其边缘可能变成锯齿形或称“浅裂状”。科学家一直怀疑，小叶从叶子上的分化与叶子从嫩芽上的分化的方式是一样的。直到最近，支持这一推测的分子机制才开始浮出水面。科学家发现，一个单一家族的基因在上述两个分化过程中都起着决定作用。

这个基因家族有两个亚群，分别称为 NAM 和 CUC3，它们负责为一大群不同植物的调节蛋白质解码。楼斗菜、青豆、番茄和苜蓿是四种“远亲”植物，它们在大约 1.25 亿年前从一个共同祖先分化出来。科学家检验由 NAM 和 CUC3 解码的蛋白质在何处表达，然后通过压制特定的基因来降低这些蛋白质的水平。这两个基因亚群此前已知能帮助诸如叶子

浅裂化就需要它们。而最近的研究又发现，这个基因家族其实发挥着更广泛的作用。

在科学家新近研究的所有植物中，NAM 和 CUC3 基因都在叶子和小叶基部启动，一旦它们被关闭，裂片和浅裂作用立即消失，将原本漂漂亮亮、形态各异的叶子形状转变成难以名状、界限不清的团状。科学家说，叶子的所有类型的进一步分化（即所谓“亚门”）都离不开 CUC 基因家族。

事实上，虽然不同的植物家系各自独立地进化出了基因通道，但 NAM 和 CUC3 基因将这些通道连接在了一起。复叶在植物进化史上被多次创造出来，大多数植物都通过调动 KNOXI 基因家族来帮助小叶的分化，其余植物调动的则是 LEAFY（或称 LFY）基因。根据植物种类的不同，关闭 NAM 和 CUC3 基因就会改变 KNOXI 或 LFY 的表达，反之亦然。



这样的植物器官从茎上分化出来，例如拟南芥的叶子

环境的影响

位于树冠的树叶面临充足的阳光，

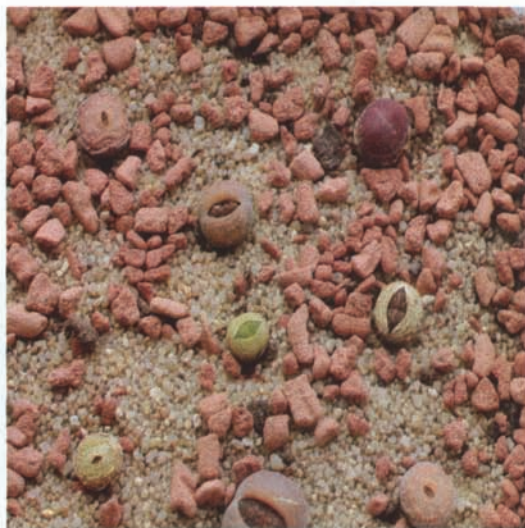
一些昆虫简直是对树叶的完美模拟。

叶子与动物的较量

虽然叶子不如果实等其他器官有营养，但叶子一样为许多生物提供了食物来源。吃叶子的动物被称为食叶动物。叶子是植物最重要的组成部分之一，为了抵御食叶动物，植物进化出了像鞣酸之类的化合物，这些化合物会妨碍蛋白质的消化，并且使得叶子有一种难吃的味道。

一些动物为免遭天敌侵害而进化出了保护色等适应性手段。例如，一些毛虫用叶子把自己包裹起来，其他一些素食动物及其猎物则模拟叶子的样子。诸如螽斯之类的昆虫更是别出心裁，它们像风中地面上的树叶一样从一边滚到另一面，以这种方式移动。

模仿石头的生石花



这些树叶一般都比较小,这样就能减少吸收光线的表面积。树冠树叶一般还有着复杂的边缘或裂片,这就使得树叶能迅速散失掉吸收的热量。树冠下面的树叶被遮蔽较多,它们一般都比较小,因而吸收光线的表面积也较大,而且叶缘和裂片的表达也比较简单。比较一下树冠较高的橡树和树冠较低的山茱萸,或者观察一下白栎树树冠和下面的叶子,就不难看出这一点。白栎树上层树冠叶子较小,也使得大量阳光能穿透到下面的叶子上,从而让下面的叶子也能进行持续的光

合作用。

针形树叶吸收光线的表面积很小,因此每根针叶无法获得大量阳光来进行光合作用。针叶有很厚的角质层,还有特殊的坑状气孔,这样能阻止水分的过量流失。针叶树尤其适合在干燥土壤和干燥气候条件下生长,在这样的环境中生长特别需要保持水分。针叶和阔叶的另一个主要不同点,就是针叶能“活”3~4年,而阔叶只能“活”一个生长季节。

在演化过程中,叶子针对不同环境发展出了多种多样的策略,这在一定程度上决定了叶子的外形。这些策略举例

荷叶为什么出污泥而不染

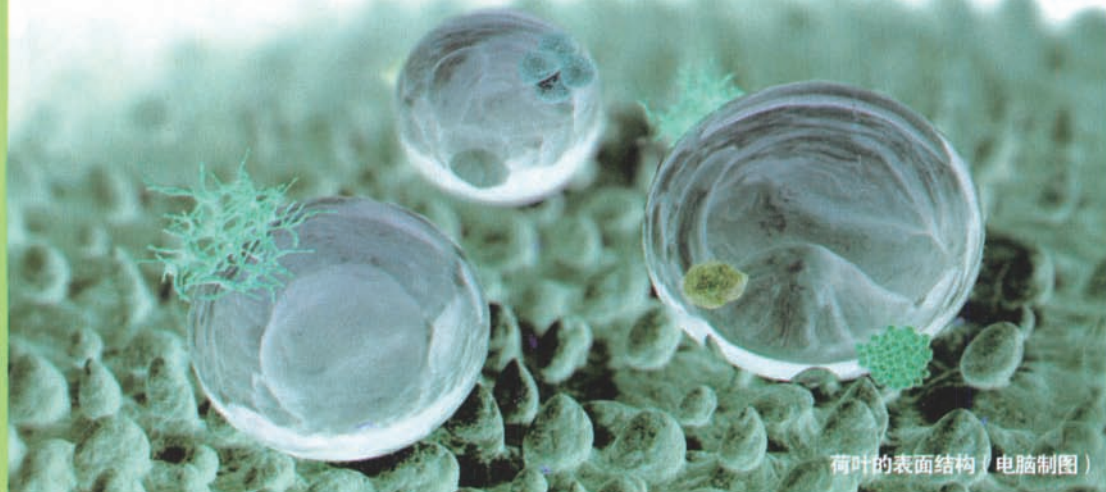
荷叶效应也称莲花效应或莲叶效应,是指荷叶和荷花表现出的很高的斥水性即超疏水。由于荷叶面具有极其复杂的微观纳米结构,只要叶面稍微倾斜,尘埃粒子就会被水滴带离叶面,这就是荷叶为什么能出污泥而不染(科学术语叫“自洁”)的原因。

由于其很高的表面张力,水滴易于通过让自己成为球形而最大程度减小表面积。在水滴与一个表面接触时,附着力产生润湿(指液体在固体表面自发铺展的一种界面现象)。依据表面结构和水滴液体张力的不同,可能会发生完整或非完整润湿。自洁特性的产生原因是表面双重结构的斥水性。这使得叶面和水滴之间的接触面积和附着力大大减小,从而导致了一种自洁过程。这种双重结构则是由表皮最外层——角质层以及覆盖角质层的蜡质形成的。荷叶表皮上有高10到20微米(1微米相当于1米的一百万分之一)、宽10到15微米的乳头状突起,上面覆盖着所谓的角质

层蜡,这些蜡质具有斥水性,形成了这种双重结构的第二层。

表面斥水性由接触角度(指液体或蒸汽界面与固体表面的交会角度)决定,接触角越大则表面斥水性越大。荷叶的这一接触角竟达 170° ,水滴与叶面实际接触面积仅为0.6%,这就是荷叶效应产生的根本原因。在接触面积极小的情况下,尘埃微粒很容易被水滴裹挟并带离叶面。当水滴滚过受污染荷叶之类的植物叶面时,尘埃微粒(不论其化学组成是什么)和水滴之间的附着力大于微粒和叶面之间的附着力。由于这种自洁是基于水滴很高的表面张力,因此它对有机溶剂不起作用。所以,荷叶效应对墙上涂鸦来说并无清除作用。

荷叶效应对植物抵御真菌和藻类等病原体来说意义重大,而蝴蝶、蜻蜓和其他无法清洗自己身体的昆虫也采纳了这一自洁机制。值得一提的是,荷叶效应在实际中有很多应用。



荷叶的表面结构(电脑制图)



秋天叶子为什么会变色

叶子是大自然的食品工厂。植物通过根部从土壤中吸取水分，从空气中吸取二氧化碳气体，运用阳光将水和二氧化碳转变为氧和葡萄糖。葡萄糖是糖类中的一种，植物将葡萄糖作为产生能量的食物，也作为让自己生长壮大的“砖块”。植物将水和二氧化碳转变为氧和糖的方式叫做光合作用，其意思就是“用光把一切搅合在一起”。一种被称为叶绿素的化合物有助于光合作用的发生，正是叶绿素赋予了植物绿色。

随着夏天结束、秋季到来，白天变得越来越短，这就告诉植物要为过冬做准备了。到了冬季，没有足够阳光或水来进行光合作用，植物就需要休息了，依靠夏天储存的食物来活命。它们开始关闭自己的食物生产厂，绿色的叶绿素从叶子上消失，随着明亮的绿色褪去，黄

色和橘红色就显现出来。少量的这类色素其实一直存在于叶子中，我们夏天看不见它们，只是因为它们被叶绿素覆盖了。

叶子上的亮红色或紫色大多是在秋天制造的。对一些树木例如枫树来说，葡萄糖在光合作用停止后就被“俘获”在叶子里，阳光和凉爽的秋夜使叶子将这些葡萄糖转化为一种红色素。至于橡树叶之类的褐色树叶，其褐色色素是由叶子中留下的废物产生的。科学家现在相信，红色的花青素是叶子在死亡时的产物，目的可能是掩盖当叶绿素丧失后留下的黄色素，而黄色看来会吸引蚜虫等食草动物。

正是因为上述原因，我们才能年复一年地欣赏到秋天五彩缤纷的美丽叶子。

如下：

- 能避免雨水打湿和污染的特殊表面结构，例如荷叶。
- 薄片状的叶子形状以减低风的阻力。
- 叶面上的毛能在干燥气候条件下俘获水分，并创造一个大的边界层来减少水分流失。
- 蜡状叶面减少水分散失。
- 用大大的叶面捕捉阳光并为植物创造阴凉，避免植物过热和减少水分散失。
- 多汁的叶子存储水和有机酸，以备光合作用所需。
- 叶子上的腺体制造芳香油、毒素

或外激素来吓阻素食动物。

- 叶子中包含晶体来吓阻素食动物，例如草叶中所含的硅晶体。
- 转变成花瓣以吸引传授花粉的昆虫。
- 转变成刺以保护植物，例如仙人掌。
- 转变成昆虫陷阱以喂养植物，例如食肉植物。
- 转变成球茎以帮助存储食物和水，例如洋葱。
- 转变成卷须以帮助植物爬升，例如豌豆。
- 假如真花已极度退化，叶子就转变成苞片和假花替代通常的花结构。D