
叶片为什么是扁平的？

作者：writer 来源：爱科学

本文原地址：<https://www.iikx.com/news/progress/12023.html>

本文仅供学习交流之用，版权归原作者所有，请勿用于商业用途！

叶片为什么是扁平的？。如今，我们所见的植物叶片大多数是扁平的形状。相关化石资料显示，最早的陆生植物只有不断分枝的枝条，并没有叶片。那么扁平叶片是如何产生的呢？

近期，中国科学院遗传与发育生物学研究所研究员焦雨铃团队及合作者研究发现，应力反馈调控叶片扁平化发育和器官塑形，并首次提出了解释叶片起源的应力反馈学说。相关研究成果11月27日在线发表于《植物科学趋势》。

叶片的出现

当前，植物相关的化石在世界各地广泛分布。化石资料显示，陆生植物出现于4.2亿年前的志留纪晚期，最早的陆生植物大小类似于现在的苔藓，但没有扁平化的叶片类器官，被统称为裸蕨。

裸蕨没有叶片，只有不断生长的分枝，光合作用也是通过嫩枝来完成的。陆生植物出现后，进化出了维管束，并形成了数米高的大树，但是叶片在距今3.6亿~4亿年前的泥盆纪晚期才出现。

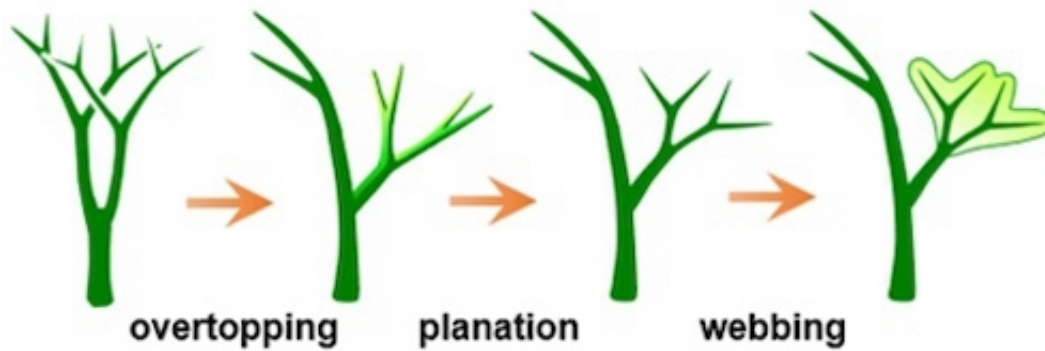
扁平化叶片的出现是进化史的一个重要事件。焦雨铃告诉《中国科学报》，植物刚刚登陆时，地球大气中二氧化碳浓度远高于现在，因此光合作用效率高，植物对大光合作用的面积需求不大，如果这时候植物出现扁平叶片可能因为受热面积大而导致灼伤。

随着植物和藻类的繁衍，大气中的二氧化碳浓度下降、氧气浓度升高，降低了光合速率和散热，植物才可以生长出扁平的叶片，进而增大光合作用面积。叶片的出现改变了地球生态系统，为其它物种的出现铺平了道路。焦雨铃说。

质疑顶枝学说

虽然叶片广泛存在与自然界，但是扁平叶片在进化过程中是如何形成的，一直是学术界所热衷的话题。根据挖掘出的植物化石，在原始陆生植物的二叉分歧系统的模式启发下，德国植物学家W·齐默尔曼和法国植物学家O·利尼埃于1930年在《植物的系统演化》一书中提出顶枝学说，并被普遍采纳。

顶枝指二叉分枝轴的两个顶端的部分。顶枝学说假设了三步形态特化，认为顶枝通过这些特化过程进化为叶片。三步形态特化包括临近顶枝变为不等长度的越顶、临近顶枝集中到同一平面的扁平化，以及临近顶枝间形成薄壁组织的蹼化。



顶枝学说假设的主要形态特化步骤

‘顶枝学说’是根据化石推测的理论，并没有任何实验证据，也没有任何已知的植物类群可以囊括三步形态特化的各个中间物种（包括灭绝的）。焦雨铃解释道，对于变形的产生，应该是一个或多个基因的变化导致，但目前罕有能够支持顶枝学说的基因突变证据。

为此，焦雨铃团队的研究以拟南芥和番茄的叶性器官，如子叶、真叶、萼片为对象，研究器官扁平化形态建立的机制。结合生物学实验和三维力学建模，研究发现叶片扁平化过程依赖于细胞内周质微管的排列。周质微管通过介导纤维素的沉积方向，引起细胞不同方向细胞壁力学属性的差异，最终导致细胞的各向异性生长和分裂。

焦雨铃告诉记者，叶片边缘表达特异调控因子，促进叶片原基打破辐射对称（植物的茎秆和根系大多是辐射对称），产生初始的扁平化。微管介导的应力反馈放大初始的扁平化，形成高度扁平化的叶片。应力反馈是植物细胞高度保守的机制，作用于各种植物器官类型。

对于未打破辐射对称的器官，应力反馈进一步维持辐射对称，并促进沿对称轴的生长，产生圆柱形器官。因此应力反馈可以解释两类主要器官形状的形成机制，而两类器官形状的差异来源于发育早期是否打破了辐射对称。焦雨铃说。

提出应力反馈学说

在上述研究的基础上，焦雨铃与合作团队提出应力反馈学说。应力反馈学说认为，早期登陆的植物原基为辐射对称，应力反馈使其沿着长轴生长，成为枝条。

在这个过程中，团队也遇到了一些困难。焦雨铃说：力‘看不见，摸得着’，难以检测。通过数学模拟等学科交叉研究，合作团队根据细胞和组织形态计算组织内部应力。他们发现，应力反馈不仅能使扁平化器官维持扁平化生长，还能使枝、根等辐射对称器官沿长轴方向生长。

随着地球环境的变迁和气孔等其它自身结构的出现，当扁平叶片有更好适应性时，就会被选择并保留，替代了最初仅有枝条的早期陆生植物。

合作团队还发现，增强或削弱应力反馈能够增大或减小叶片宽度。宽大的叶片光合作用面积大，但失水也多；窄叶光合作用面积小，但更耐旱。植物具有不同形状的叶片，才能够适应于不同的

栽培环境。

应力反馈学说不仅解释了叶片的起源，还强调了此前被忽视的力学调控。焦雨铃说：我们的研究对于如何改变叶片形状，特别是叶片面积有指导意义。

尽管研究取得了一定进展，但是叶片原基最初打破辐射对称，形成两侧对称的机制还不甚明了。焦雨铃补充道，一些相关的科学问题有待进一步研究，比如木质素如何产生、维管束如何形成、气孔如何产生、高效的碳四光合作用如何形成，等等。（来源：中国科学报沈春蕾）

相关论文信息：<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.11.005>

版权声明：凡本网注明来源：中国科学报、科学网、科学新闻杂志的所有作品，网站转载，请在正文上方注明来源和作者，且不得对内容作实质性改动；微信公众号、头条号等新媒体平台，转载请联系授权。邮箱：shouquan@stimes.cn。

作者：焦雨铃等 来源：《植物科学趋势》

更多科学进展 请访问 <https://www.iikx.com/news/progress/>

本文版权归原作者所有，请勿用于商业用途，[爱科学iikx.com](https://www.iikx.com)转发