

基于分形方法探讨槭属(*Acer* Linn.)植物叶片的形态多样性及其系统学意义

高 鹤, 刘启新^①, 宋春风, 吴宝成, 周 伟, 韦苏晏

[江苏省·中国科学院植物研究所(南京中山植物园), 江苏 南京 210014]

摘要: 采用数量性状测量法分析了槭属(*Acer* Linn.) 8种 1变种 1变型的叶片形态性状差异, 并采用分形方法对供试种类局部叶脉和叶片轮廓进行分维值计算; 在此基础上, 对供试槭属植物叶片的形态多样性进行比较, 并讨论了分形理论在叶片形态特征的定量分析及植物系统学研究中的意义。叶片数量性状的测量结果表明: 供试种类叶片的矩形度和叶形系数呈显著正相关, 纵横轴比与一级脉角呈显著负相关, 这些叶片形态参数的变异程度与叶片的形态多样性有关, 虽然能在一定程度上反映槭属植物的叶形及叶脉结构变化, 但难以充分反映叶片的变异细节及本质特征。分维值的计算结果表明: 供试种类的叶片轮廓和局部叶脉的分维值呈显著负相关; 叶片轮廓分维值在种间及种内均有显著差异($P < 0.05$), 但部分种类间局部叶脉分维值差异不显著($P > 0.05$); 鸡爪槭(*A. palmatum* Thunb.)的叶片轮廓和局部叶脉的分维值变异系数显著高于其他供试种类, 表明其种内叶片变异的多样性相对较高。根据叶片轮廓和局部叶脉的分维值, 可将供试种类分为4类: 鸡爪槭、红枫[*A. palmatum* f. *atropurpureum* (Van Houtte) Schwerim]和羽裂槭[*A. palmatum* var. *dissectum* (Thunb.) Miq.]归为一类, 锐角槭(*A. acutum* W. P. Fang)、色木槭(*A. mono* Maxim.)、茶条槭(*A. ginnala* Maxim.)、三角槭(*A. buergerianum* Miq.)和中华槭(*A. sinense* Pax)归为一类, 建始槭(*A. henryi* Pax)和樟叶槭(*A. cinnamomifolium* Hayata)各自归为一类。研究结果揭示: 通过叶缘和叶脉的分形分析可以定量反映植物叶片的形态多样性, 建议将叶片轮廓分维值和局部叶脉分维值分别作为种水平和属水平的分类依据; 此外, 分形方法也为量化研究和评价不同叶片类型的演化程度提供了可行的途径。

关键词: 槭属; 叶片形态; 分维值; 多样性; 系统学意义

中图分类号: Q944; Q949.755.3 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2015)02-0001-10

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2015.02.01

Exploration on leaf morphological diversity of species in *Acer* Linn. and its systematic significance based on fractal method GAO He, LIU Qixin^①, SONG Chunfeng, WU Baocheng, ZHOU Wei, WEI Suyan (Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2015, 24(2): 1-10

Abstract: Variance of leaf morphological character of species in *Acer* Linn. (including eight species, one variety and one form) was analyzed by quantitative trait measuring method, and fractal dimensions (FD) of local vein and leaf outline of species tested were calculated by fractal method. On these bases, leaf morphological diversity of species tested in *Acer* was compared, and also, the significance of fractal theory in quantitative analysis on leaf morphological characteristics and in plant systematic research was discussed. Leaf quantitative trait measuring result shows that there is a significantly positive correlation between leaf squareness and leaf coefficient of species tested, and a significantly negative correlation between ratio of vertical axis to horizontal axis and the primary vein angle. Variance degree of these leaf morphological parameters relates to leaf morphological diversity, although, which can reflect change in leaf shape and leaf vein structure of species in *Acer* at a certain degree, but it is difficult to fully reflect the detail and substitutive characteristics of leaf variance. Calculation result of FD shows that there is a

收稿日期: 2015-01-27

基金项目: 国家自然科学基金青年基金资助项目(31300167; 31300166)

作者简介: 高 鹤(1988—), 女, 黑龙江齐齐哈尔人, 硕士研究生, 主要从事植物分类和系统演化的研究。

^①通信作者 E-mail: naslqx@aliyun.com

significantly negative correlation in FD between leaf outline and local vein of species tested, and FD of leaf outline has the significant difference ($P < 0.05$) in interspecific and intraspecific levels, but that of local vein has no significant difference ($P > 0.05$) among a part of species tested. Coefficient of variation of FD of leaf outline and local vein of *A. palmatum* Thunb. is significantly higher than that of other species tested, indicating that its interspecific diversity in leaf variation is relatively high. According to FD of leaf outline and local vein, species tested could be divided into four groups: *A. palmatum*, *A. palmatum* f. *atropurpureum* (Van Houtte) Schwerim and *A. palmatum* var. *dissectum* (Thunb.) Miq. are classified a category, *A. acutum* W. P. Fang, *A. mono* Maxim., *A. ginnala* Maxim., *A. buergerianum* Miq. and *A. sinense* Pax are classified a category, and *A. henryi* Pax and *A. cinnamomifolium* Hayata are classified a category independently. It is concluded that fractal analysis on leaf margin and leaf vein could reflect quantitatively the leaf morphological diversity of plant, suggesting that take FD of leaf outline and FD of local vein as taxonomic basis on the levels of species and genus, respectively. In addition, fractal method provides a feasible way for quantitatively researching and evaluating the evolution degree of different leaf types.

Key words: *Acer* Linn.; leaf morphology; fractal dimension; diversity; systematic significance

在1975年,法国数学家Mandelbrot首次提出分形(fractal)概念,其原意是“不规则的、分数的、支离破碎的”物体,一般可理解为“没有特征长度(即所考虑的集合对象含有的各种长度的代表,如球的半径),但具有一定意义的自相似性(self-similarity)的图形和结构的总称^[1]”。分形理论已成为研究复杂性系统科学的有效数学工具,在自然科学和社会科学各个方面都得到广泛应用,成为许多学科的前沿研究方向^[2]。目前,分维值(fractal dimension)已逐渐用于作物根系分布和植物叶片特征等方面的研究,并取得了一定的成果^[3-9]。但目前缺乏对某一分类群分形特征的系统 and 深入研究,且分形理论的研究成果未与传统植物分类学研究相结合,对分形理论在植物分类和演化研究中的意义尚缺乏充分的了解和认识。

槭属(*Acer* Linn.)是槭树科(Aceraceae)的一个大属,广泛分布于亚洲、欧洲和北美洲等地。中国是世界槭属植物的现代分布中心,已知种类数占世界槭属植物总种数的75%以上,主产于长江流域及其以南各省(区)^[10]。槭属植物的叶片形态变异广且多样性高,具有高度可塑性^[11],为适宜引入叶片分维值这一形态衡量指标的研究对象。

为此,作者以槭属的部分种类为研究对象,计算叶片形态性状的分维值并建立相关坐标系,同时,与叶片数量性状测量结果进行比较,在原有研究的基础上提出优化的分形研究方案,并进一步探讨其分类和系统演化意义,以期建立槭属植物种间叶片形态分维值关系,为槭属植物的系统分类提供量化证据。此外,也期望以此为起点,为分形理论在植物分类及

系统学研究中的应用奠定基础。

1 材料和方法

1.1 材料

供试种类共8种1变种1变型^[12],包括鸡爪槭(*A. palmatum* Thunb.)、红枫[*A. palmatum* f. *atropurpureum* (Van Houtte) Schwerim]、羽裂槭[*A. palmatum* var. *dissectum* (Thunb.) Miq.]、锐角槭(*A. acutum* W. P. Fang)、色木槭(*A. mono* Maxim.)、茶条槭(*A. ginnala* Maxim.)、三角槭(*A. buergerianum* Miq.)、中华槭(*A. sinense* Pax)、樟叶槭(*A. cinnamomifolium* Hayata)及建始槭(*A. henryi* Pax),各种类的新鲜叶片均采自南京中山植物园红枫岗和系统分类园。每种植物选取5株样株,采集各种类样株主要枝干上的成熟、健康且无病害的完整叶片,每种植物分别采集30枚叶片进行逐一测量。

1.2 方法

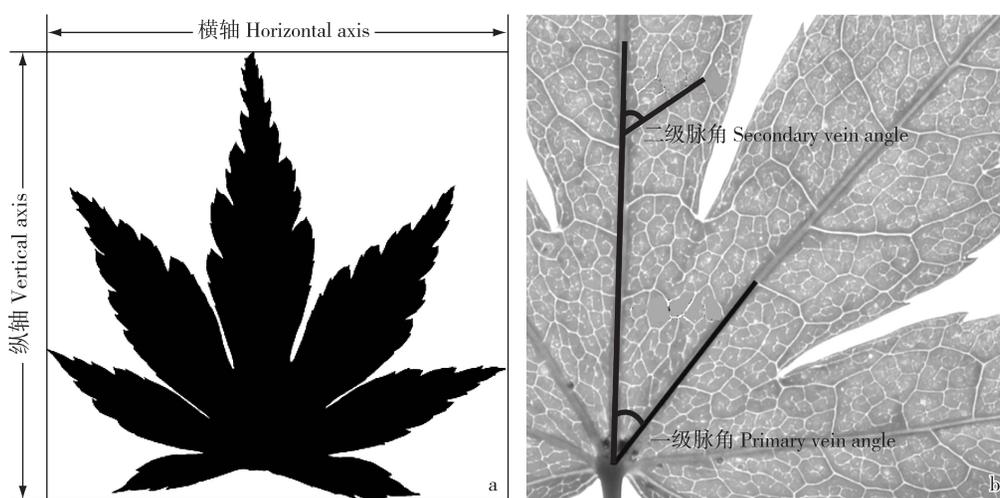
1.2.1 图像处理 在透射光下将叶片平展拍照,获得完整的叶片轮廓及详细的各级叶脉照片(图像)。采用Photoshop CS5及Matlab R2013a软件对照片进行图像处理,获得黑白二值图像,其中叶片轮廓的黑白二值图像为去除叶片内部所有部分且仅保留轮廓线,图像文件大小为2592像素×2592像素;叶脉的黑白二值图像为去除叶肉部分且仅保留叶脉,图像文件大小为512像素×512像素,而且仅选取局部叶脉,即主脉基部第1和第2条二级脉间的矩形区域,像素大小相同,主要显示三至五级脉。

1.2.2 叶片形态性状的测量 采用 ImageJ 1.4.3.67 软件测量叶片的形态性状。测量指标为 5 个,其中 3 个反映叶形变化、2 个反映叶脉形态。

反映叶形变化的指标包括矩形度、叶形系数和纵横轴比。其中,矩形度为叶片面积与叶片最小包围盒(图 1-a)面积的比值,叶形系数按公式“叶形系数 = $16 \times (\text{叶片面积} / \text{周长}^2)^{[13]}$ ”计算,纵横轴比为叶片最小包围盒的纵轴长度与横轴长度的比值^[14]。

反映叶脉形态的指标有二级脉角^[15]和一级脉角^[16],其测量部位示意图见图 1-b。一级脉角是指

2 条相邻的一级脉之间的夹角,以两脉向叶片基部延伸形成的交点的外侧为顶点,以顶点与脉长 1/4 处(从顶点算起)的点间连线(沿脉的外侧)为边,每片叶均测量所有相邻 2 条一级脉间的夹角。二级脉角是以二级脉与叶片正中一级脉(即中脉)的交点的远侧点为顶点,一条边沿中脉从外侧指向交点,另一条边从二级脉 1/4 处沿外侧边指向交点,每片叶选取中央主脉一侧的 5 条二级脉进行测量。测量过程中,将复叶(如建始槭)整体视为单叶,则其一级脉角为各小叶柄及叶片中脉(即叶轴)的连线与叶轴间的夹角。



a: 示叶片最小包围盒及纵轴和横轴 Showing the minimum bounding box of leaf, vertical axis and horizontal axis;
b: 示一级脉角和二级脉角 Showing the primary vein angle and the secondary vein angle.

图 1 槭属植物叶片形态性状测量部位示意图(以鸡爪槭为例)

Fig. 1 Schematic figure on measurement parts of leaf morphological character of species in *Acer* Linn. (taking *A. palmatum* Thunb. as an example)

1.3 数据计算方法

采用 Fractalyse 2.4.1 软件中的 correlation 算法计算叶片分维值。采用 SPSS 19.0 软件进行数据统计和相关性分析,计算变异系数(CV)并进行多重比较,其中,相关性分析选用 Pearson 相关系数,多重比较采用最小显著差法(least significant difference, LSD)。

2 结果和分析

2.1 槭属植物叶片的形态性状及其变异分析

2.1.1 叶片形态性状的比较 供试槭属植物叶片的矩形度、叶形系数、纵横轴比以及一级脉角和二级脉角的比较结果见表 1,叶片矩形度与叶形系数的相关

性分析结果见图 2。

矩形度与叶形系数:供试槭属植物的叶片矩形度从大至小依次为樟叶槭、茶条槭、三角槭、锐角槭、色木槭、鸡爪槭和建始槭、中华槭、红枫、羽裂槭,叶形系数从大至小依次为樟叶槭、三角槭、茶条槭、锐角槭、色木槭、中华槭、建始槭、鸡爪槭、红枫、羽裂槭。叶片的矩形度和叶形系数间显著正相关,相关系数为 0.954,在 0.01 水平(双侧)上显著相关($P=0.000$),拟合曲线符合线性关系(图 2)。总体而言,不裂或浅裂叶片的矩形度和叶形系数均较高,深裂叶或复叶的矩形度和叶形系数均较低。

纵横轴比:樟叶槭的叶片为长圆状椭圆形至长圆状披针形,纵横轴比最大(2.191);茶条槭的叶片为长

圆状卵形至长圆状披针形,纵横轴比居第二(1.497);三角槭的叶片倒卵形,纵横轴比居第三(1.223);建始槭为具3小叶的复叶,将其整片复叶视为1枚单叶,叶片的横向扩张度较大,纵横轴比最小(0.771);除建始槭外,其他种类叶片纵横轴比的变幅为0.824~

0.990,均小于1,与这些种类叶片为圆形、近圆形或宽圆形的特征相符。同时,纵横轴比与一级脉角呈负相关,相关系数为-0.762,在0.05水平(双侧)上显著负相关($P=0.010$);但与二级脉角并无显著相关性($P=0.245$)。

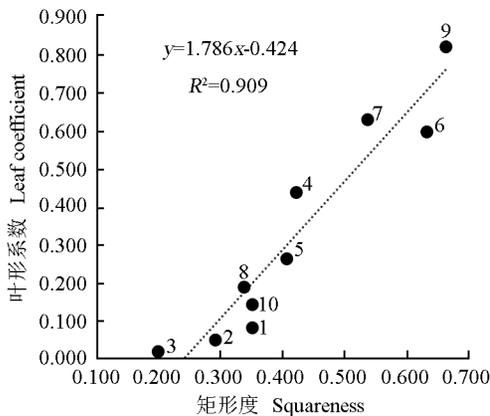
表1 槭属植物叶片形态性状的比较¹⁾

Table 1 Comparison on leaf morphological character of species in *Acer* Linn. ¹⁾

种类 Species	矩形度 Squareness	叶形系数 Leaf coefficient	V/H ²⁾	一级脉角/(°) Primary vein angle	二级脉角/(°) Secondary vein angle
鸡爪槭 <i>A. palmatum</i>	0.349d	0.078g	0.990d	30.743c	60.535b
红枫 <i>A. palmatum</i> f. <i>atropurpureum</i>	0.288de	0.049gh	0.942de	41.763bc	60.127b
羽裂槭 <i>A. palmatum</i> var. <i>dissectum</i>	0.194e	0.010h	0.921de	33.824c	42.421c
锐角槭 <i>A. acutum</i>	0.422b	0.438c	0.903de	46.381b	72.846a
色木槭 <i>A. mono</i>	0.406b	0.264d	0.866e	41.761bc	70.556a
茶条槭 <i>A. ginnala</i>	0.632b	0.596b	1.497b	36.470c	55.735b
三角槭 <i>A. buergerianum</i>	0.537bc	0.630b	1.223c	33.595c	67.323ab
中华槭 <i>A. sinense</i>	0.337d	0.189e	0.824e	42.971b	70.343a
樟叶槭 <i>A. cinnamomifolium</i>	0.665a	0.820a	2.191a	0.000d	54.622b
建始槭 <i>A. henryi</i>	0.349c	0.143f	0.771e	83.334a	65.769ab

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著($P=0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P=0.05$).

²⁾ V/H: 纵横轴比 Ratio of vertical axis to horizontal axis.



1: 鸡爪槭 *A. palmatum* Thunb.; 2: 红枫 *A. palmatum* f. *atropurpureum* (Van Houtte) Schwerim; 3: 羽裂槭 *A. palmatum* var. *dissectum* (Thunb.) Miq.; 4: 锐角槭 *A. acutum* W. P. Fang; 5: 色木槭 *A. mono* Maxim.; 6: 茶条槭 *A. ginnala* Maxim.; 7: 三角槭 *A. buergerianum* Miq.; 8: 中华槭 *A. sinense* Pax; 9: 樟叶槭 *A. cinnamomifolium* Hayata; 10: 建始槭 *A. henryi* Pax.

图2 槭属植物叶片的矩形度与叶形系数的相关性分析结果

Fig. 2 Result of correlation analysis between leaf squareness and leaf coefficient of species in *Acer* Linn.

一级脉角与二级脉角:供试种类的一级脉角可分为3个等级。第1为零角,如樟叶槭,只有1条主脉,一级脉角可视为0°,在供试种类中最小;第2为近直角,如建始槭,由于复叶被整体视为1枚单叶,所以其3个小叶柄间的夹角可视为一级脉角,平均角度为

83.334°,在供试种类中最大;第3为锐角,包括其余8个种类,一级脉角介于30°~47°之间,从大至小依次为锐角槭、中华槭、红枫、色木槭、茶条槭、羽裂槭、三角槭、鸡爪槭。但是,各种类的二级脉角特征与一级脉角不同,从大至小依次为锐角槭、色木槭、中华槭、三角槭、建始槭、鸡爪槭、红枫、茶条槭、樟叶槭、羽裂槭。此外,一级脉角在不同叶片间具有极大的随机性,且与二级脉角呈正相关(樟叶槭的一级脉角为0°,不纳入比较),但相关性不显著($P=0.427$)。

2.1.2 叶片形态性状的变异幅度分析 为研究供试种类叶片形态性状的变异幅度,对叶片形态性状的变异系数(CV)进行计算,结果见表2。

在叶形方面,矩形度和叶形系数的变异系数同样显著正相关($P=0.001$),相关系数为0.877;鸡爪槭叶片矩形度和叶形系数的变异系数均高于其他供试种类,说明该种具有相对较高的种内叶边界形态变异多样性,这种多样性可能与复杂的叶裂片和缺刻有关。锐角槭和三角槭叶片纵横轴比的变异系数均明显高于其他供试种类,提示这2种也可能具有相对较高的叶形变异多样性。

在叶脉结构方面,一级脉角与二级脉角的变异系数呈一定的负相关,但相关性不显著($P=0.168$),其中樟叶槭的一级脉角为0°,不纳入比较。

综上所述,从槭属植物叶片的形态性状看,数量性状测量方法属于近似线性的一种处理方法,选取的指标在一定程度上反映了槭属植物叶片裂刻和叶脉

的特点及其变化,但难以充分反映该属植物丰富的叶形变异细节,导致部分种间叶片形态性状差异不显著($P>0.05$)。

表2 槭属植物叶片形态性状的变异系数

Table 2 Coefficient of variation of leaf morphological character of species in *Acer* Linn.

种类 Species	各形态性状的变异系数/% Coefficient of variation of different morphological characters				
	矩形度 Squareness	叶形系数 Leaf coefficient	V/H ¹⁾	一级脉角 Primary vein angle	二级脉角 Secondary vein angle
鸡爪槭 <i>A. palmatum</i>	12.230	23.340	7.496	9.693	6.772
红枫 <i>A. palmatum</i> f. <i>atropurpureum</i>	6.007	5.370	5.290	0.223	8.554
羽裂槭 <i>A. palmatum</i> var. <i>dissectum</i>	7.800	11.675	8.152	1.341	23.360
锐角槭 <i>A. acutum</i>	11.900	14.420	11.420	10.520	7.951
色木槭 <i>A. mono</i>	9.226	18.600	2.876	8.781	9.299
茶条槭 <i>A. ginnala</i>	3.760	5.877	5.798	11.670	7.667
三角槭 <i>A. buergerianum</i>	11.440	11.790	11.130	16.780	4.622
中华槭 <i>A. sinense</i>	4.323	5.953	5.095	7.099	4.181
樟叶槭 <i>A. cinnamomifolium</i>	1.311	1.074	4.650	0.000	7.112
建始槭 <i>A. henryi</i>	3.379	4.952	3.302	5.169	3.882

¹⁾ V/H: 纵横轴比 Ratio of vertical axis to horizontal axis.

2.2 槭属植物叶片形态的分维值分析

2.2.1 分维值的种间及种下差异分析 以上述指标为代表的系列叶形参数的测量已成为定量描述叶片形态的研究手段,但该方法具有一定的局限性。考虑到叶片为具有自相似性的营养器官并具有显著的分形特征^[8],同时,丰富多样的叶片形态也是槭属植物的分类依据之一,因此可利用分形方法对槭属植物叶

片的整体分形维数进行计算,以期进一步反映叶片的自相似性和物种特性。为了分别验证槭属植物种间及种下水平分形方法的适用性,选取图2中距离最近并具有单叶的种类为代表进行分维值检验,如中华槭、鸡爪槭及红枫(涵盖种间及种下关系且叶脉特征清晰),检验结果见表3。

表3 3种槭属植物叶片分维值的统计分析¹⁾

Table 3 Statistic analysis on leaf fractal dimension of three species in *Acer* Linn. ¹⁾

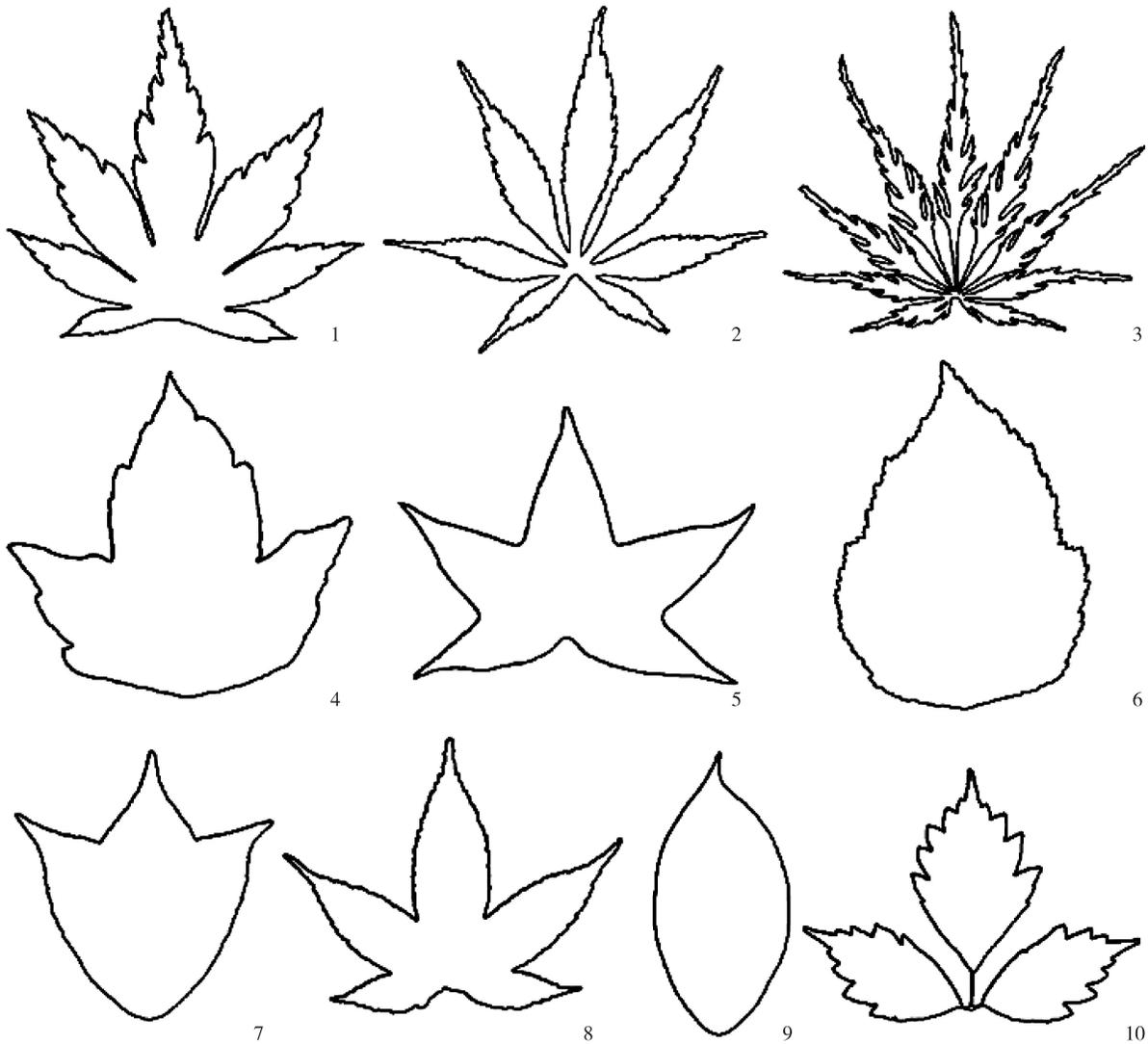
种类 Species	分维值 Fractal dimension			标准差 Standard deviation	变异系数/% Coefficient of variation	R
	平均 Average	最大 Max.	最小 Min.			
鸡爪槭 <i>A. palmatum</i>	1.713a	1.634	1.769	0.036 4	2.138	0.999 9
红枫 <i>A. palmatum</i> f. <i>atropurpureum</i>	1.639b	1.492	1.718	0.047 0	2.744	0.999 9
中华槭 <i>A. sinense</i>	1.703a	1.621	1.738	0.076 4	4.661	0.999 9

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著($P=0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P=0.05$).

由表3可见:红枫叶片的分维值与另外二种的差异达显著水平,而中华槭和鸡爪槭叶片分维值在0.05水平上差异不显著($P=0.102$),据此认为后两者来自同一总体。这一结果与实际情况有一定差异,而且与前人得出的“分维值能反映物种特性^[9]”的结论相悖。这可能是由于整体叶片的分维值来源于叶片轮廓线和叶脉结构两部分,其中鸡爪槭叶片轮廓的复杂性高于中华槭,而叶脉结构的复杂性小于中华槭,两两相抵,导致分维值差异不显著。

2.2.2 叶片轮廓和局部叶脉的分维值及其相关性分析 为了探索出能够更准确地反映物种特性的分形研究方法,在上述研究的基础上,分别进行局部叶脉(主脉基部第1条及第2条二级脉间的三至五级脉)和叶片轮廓(图3)特征分析,结果见表4。

1) 供试种类的叶片轮廓与局部叶脉的分维值具有显著的负相关关系,二者的相关系数为-0.667,在0.05水平(双侧)上显著相关($P=0.035$)。但是,当排除复叶种类建始槭和单叶、全缘叶种类樟叶槭后,



1: 鸡爪槭 *A. palmatum* Thunb.; 2: 红枫 *A. palmatum* f. *atropurpureum* (Van Houtte) Schwerim; 3: 羽裂槭 *A. palmatum* var. *dissectum* (Thunb.) Miq.; 4: 锐角槭 *A. acutum* W. P. Fang; 5: 色木槭 *A. mono* Maxim.; 6: 茶条槭 *A. ginnala* Maxim.; 7: 三角槭 *A. buergerianum* Miq.; 8: 中华槭 *A. sinense* Pax; 9: 樟叶槭 *A. cinnamomifolium* Hayata; 10: 建始槭 *A. henryi* Pax.

图3 槭属植物叶片轮廓示意图
Fig. 3 Schematic figure on leaf outline of species in *Acer* Linn.

余下的单叶、非全缘叶种类的叶片轮廓分维值与局部叶脉分维值的相关系数为 -0.926 ,在 0.01 水平(双侧)上显著相关($P=0.001$)。

(1) 供试种类的叶片轮廓分维值在种间及种下水平均有显著差异($P<0.05$)。其分维值的变异系数整体低于数量性状测量结果的变异系数,即每一种类的叶片轮廓分维值都趋于一致。由此提示叶片轮廓分维值可以作为衡量叶片边界结构特征的定量分析的准确标准。

(2) 部分供试种类的局部叶脉分维值在种间差异不显著($P>0.05$),不能对全部供试种类做到两两区分。局部叶脉是维管植物输导组织的一部分,因此,为了保证叶片充足的水分和营养物质供应,叶脉组织必然具有一定的复杂性,并将其复杂度维持在一定范围内,从而导致部分种类局部叶脉分维值统计结果接近。由此可见,叶脉组织相对而言具有一定的保守性,仅依据叶脉在种间进行分形分析和区分可能具有一定的困难。

表 4 槭属植物局部叶脉及叶片轮廓分维值 (FD) 及其变异系数 (CV)¹⁾Table 4 Fractal dimension (FD) and its coefficient of variation (CV) of local vein and leaf outline of species in *Acer* Linn.¹⁾

种类 Species	局部叶脉 Local vein		叶片轮廓 Leaf outline	
	FD ($\bar{X} \pm SD$)	CV/%	FD ($\bar{X} \pm SD$)	CV/%
鸡爪槭 <i>A. palmatum</i>	1.855±0.064b	3.444	1.388±0.063a	4.512
红枫 <i>A. palmatum</i> f. <i>atropurpureum</i>	1.826±0.056c	3.086	1.576±0.050b	3.201
羽裂槭 <i>A. palmatum</i> var. <i>dissectum</i>	1.762±0.028c	1.605	1.734±0.023c	1.346
锐角槭 <i>A. acutum</i>	1.866±0.030b	1.621	1.120±0.014d	1.246
色木槭 <i>A. mono</i>	1.905±0.017ab	0.881	1.147±0.022e	1.882
茶条槭 <i>A. ginnala</i>	1.926±0.032a	1.665	1.056±0.020f	1.927
三角槭 <i>A. buergerianum</i>	1.895±0.013b	0.703	1.104±0.004g	0.343
中华槭 <i>A. sinense</i>	1.911±0.005a	0.282	1.213±0.028h	2.294
樟叶槭 <i>A. cinnamomifolium</i>	1.812±0.031c	1.722	1.035±0.021i	2.048
建始槭 <i>A. henryi</i>	1.796±0.042c	2.313	1.315±0.033j	2.529

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著 ($P=0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P=0.05$).

(3) 同一种类的叶片(叶形一定或近似), 随着分裂程度的增加其叶片轮廓的分维值趋于增加, 而局部叶脉的分维值趋于降低。鸡爪槭及红枫和羽裂槭具有相似的整体叶形特征, 叶片 7 至 9 掌状分裂, 其叶片轮廓分维值表现为鸡爪槭最小(1.388)、红枫居中(1.576)、羽裂槭最大(1.734)。通常分维值越高表明叶缘复杂程度越高, 这与鸡爪槭、红枫和羽裂槭的叶裂和锯齿依次加深的叶缘形态特征相符。其局部叶脉分维值从大到小依次为鸡爪槭(1.855)、红枫(1.826)、羽裂槭(1.762), 与它们之间叶片轮廓分维值的变化趋势相反。由此推测, 在演化过程中红枫和羽裂槭叶裂刻加深、叶裂片变窄, 叶脉结构趋于简化。

(4) 茶条槭的叶片长圆状卵形或长圆状椭圆形, 基部圆形、截形或略近于心脏形, 边缘常具 3 至 5 浅裂, 各裂片的边缘具不整齐的钝尖锯齿。该种叶片的局部叶脉平均分维值为 1.926, 在供试种类中最高; 而其叶片轮廓平均分维值为 1.056, 在供试种类中处于较低水平(仅高于樟叶槭)。茶条槭在中国分布广泛, 随地理分布区域的不同其叶形变异很大, 朱静^[17]认为随纬度增高其叶片裂刻程度增大; 而作者采集的茶条槭叶片边缘裂刻不显著且钝齿小而稀疏, 可以认为这是导致茶条槭叶片轮廓平均分维值较低的原因。

(5) 樟叶槭的叶片长圆状椭圆形或长圆状披针形, 全缘或近于全缘。该种的局部叶脉平均分维值为 1.812, 变异系数为 1.722%; 叶片轮廓平均分维值为 1.035, 在供试种类中最低, 表明樟叶槭叶片轮廓的复杂性最低, 这与其叶片全缘、不具裂刻的特征相符。

(6) 建始槭的叶片为具有 3 小叶的复叶, 其中小叶片全缘或近先端部分有稀疏的 3 至 5 个钝锯齿。

将建始槭的复叶整体作为 1 片叶, 其局部叶脉平均分维值为 1.796, 在所有供试种类中处于较低水平, 仅高于羽裂槭; 而其叶片轮廓的平均分维值为 1.315, 低于鸡爪槭及其变种和变型, 但高于其他供试种类。

(7) 锐角槭、色木槭、三角槭和中华槭相似, 它们的局部叶脉分维值非常接近, 平均值为 1.866 ~ 1.911, 高于大多数供试种类(茶条槭除外); 它们的叶片轮廓分维值也比较接近, 平均值为 1.104 ~ 1.213, 普遍低于大多数供试种类。中华槭可能由于叶片裂片边缘具锯齿而分维值稍高, 其他 3 种可能因为叶片具裂片但不具锯齿而造成分维值较低, 即叶片轮廓复杂性降低。

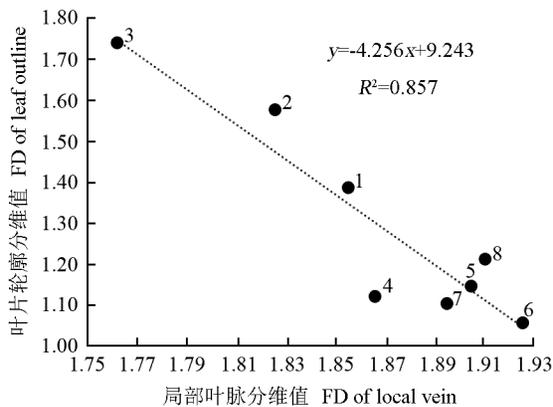
2) 供试种类的叶片轮廓和局部叶脉分维值的变异系数呈正相关, 相关系数为 0.757, 在 0.05 水平(双侧)上显著相关 ($P=0.011$)。鸡爪槭和红枫的叶片轮廓和局部叶脉分维值的变异系数在供试种类中均最高, 表明在供试种类中鸡爪槭及其变型的叶片表型多样性最大, 而其变种羽裂槭的叶片形态则较为稳定; 建始槭的叶片轮廓和局部叶脉分维值的变异系数也较高, 可能与其复叶结构有关。

2.2.3 非全缘单叶种类的叶片轮廓和局部叶脉分维值坐标系的建立 利用叶片轮廓和局部叶脉分维值的相关性建立 8 个非全缘单叶种类的叶片轮廓(y)—局部叶脉(x)分维值坐标系, 并求出拟合曲线方程, 结果见图 4。供试种类中, 建始槭的复叶和樟叶槭的全缘单叶分别代表 2 种独特的叶片类型, 与其他种类的非全缘单叶差异较大, 因此单独讨论分析。

由图 4 可见: 各种类在坐标系中的分布近似直线, 并有 2 个明显现象: 1) 叶片轮廓分维值(1.056 ~

1.734) 相对于局部叶脉分维值(1.762 ~ 1.926) 的变幅更大。

2) 供试种类可以分为2类,其中锐角槭、五角槭、中华槭、三角槭和茶条槭归为一类,它们的局部叶脉分维值较高而叶片轮廓分维值较低,且在坐标系中位置接近,均位于坐标系的右下方;鸡爪槭及其种下类群归为一类,它们的局部叶脉分维值较低而叶片轮廓分维值较高,在坐标系中的位置分散,且均位于坐标系的左上方。在后一类中,鸡爪槭、红枫和羽裂槭的叶片轮廓分维值依次增高,且局部叶脉分维值依次降低,呈现出特定的分布趋势,尤其是羽裂槭的局部叶脉分维值与叶片轮廓分维值几乎相等,成为所选种中极端特化的1个种类。



1: 鸡爪槭 *A. palmatum* Thunb.; 2: 红枫 *A. palmatum* f. *atropurpureum* (Van Houtte) Schwerim; 3: 羽裂槭 *A. palmatum* var. *dissectum* (Thunb.) Miq.; 4: 锐角槭 *A. acutum* W. P. Fang; 5: 色木槭 *A. mono* Maxim.; 6: 茶条槭 *A. ginnala* Maxim.; 7: 三角槭 *A. buergerianum* Miq.; 8: 中华槭 *A. sinense* Pax.

图4 槭属非全缘单叶种类的叶片轮廓与局部叶脉的分维值(FD)的相关性分析结果

Fig. 4 Result of correlation analysis on fractal dimension (FD) between leaf outline and local vein of species in *Acer* Linn. with non-entire single leaf

另外,供试种类共可以分为4类,除了上述种类(图4)的归类外,另外2类分别是具有复叶的建始槭和具有全缘单叶的樟叶槭。其中,建始槭的局部叶脉分维值较低,而叶片轮廓分维值介于中华槭和鸡爪槭之间,仅低于鸡爪槭及其种下类群,表明复叶结构具有一定的复杂性,可独立为一类;而樟叶槭的叶片轮廓分维值最低(分维值接近1),表明全缘叶的轮廓相对简单,可独立归为一类。并且,相对于其他供试种类而言,在叶片轮廓分维值相同的情况下,建始槭和樟叶槭的局部叶脉分维值也低于其他供试种类,说明

建始槭和樟叶槭的叶脉复杂程度相对低于其他供试种类。

3 讨论和结论

3.1 利用局部叶脉和叶片轮廓分维值进行综合分析是可行的分形方法

在经典植物分类研究中广泛采用的文字描述方法能够记录植物的形态特征,但仅仅是对性状的定性描述,缺乏定量的数据分析。近年来植物形态性状的测量方法趋于成熟,其数据可以达到准确和精确的要求并具有一定的参考意义,但其局限性在于难以反映植物叶片的本质特征,其数值也极易受到局部生态环境的影响^[18],总体变异幅度较大且表现出一定的随机性。

植物的生长发育模型被构建为一个不断以生成元代替初始元的过程,即不断用相似结构在已存在组织中复制,使得植物外形呈现自相似性^[19],并构成分形特性^[20]。分维值能够揭示植物器官的内在复杂性并具有定量化的优点,因此分形方法在植物叶片特征的研究中显示出一定的优势。

本研究结果显示:在利用分形方法对叶脉特征进行分析的过程中,局部叶脉和叶片轮廓分维值的标准差整体小于完整叶片图像的标准差,数据一致性较好;其中,叶片轮廓分维值变化幅度大、种间差异显著,且图像易于获得。因此可以以叶片轮廓分维值为主、以局部叶脉分维值为辅,两者结合建立坐标系,从而更准确地反映物种特性。这一方法相对于整体叶脉图像更准确且更具可操作性,而建立坐标系的方式也使得种间关系更为直观、更易于把握。

研究表明:局部叶脉与叶片轮廓的分维值呈显著负相关,推测二者的发育可能处于一种动态平衡状态。根据 Zimmermann 的“顶枝起源理论(telome theory)”^[21],大型叶起源于顶枝的扁化和蹼化,叶片由窄变宽利于光合作用效率的提升^[22],同时对水分疏导能力的要求也增加。当叶片轮廓与疏导水分的叶脉系统相匹配时,形成叶缘全缘或浅裂、叶脉结构发达的叶片形态,即叶片轮廓分维值较低(复杂性低)而局部叶脉分维值高(复杂性高)的叶片类型;当水分供应不能满足叶片消耗时,叶片形成了保留主脉而弱化末级脉的结构,主脉间裂刻加强(中裂至深裂),既保证了近主脉处叶肉细胞的水分供应,也在尽可能保

证最大光合效率的同时降低水分消耗,形成了叶片轮廓分维值较高(复杂性高)而局部叶脉分维值较低(复杂性低)的叶片类型。这种此消彼长的关系反映出物种发育的平衡态,每个物种在遗传基因的控制以及长期适应环境的演化过程中,叶器官的形态与结构发育逐渐形成了各自的平衡值,从而也反映出不同种类的特性。

植物叶片脉序按照其自身的特定模式排列,这一模式在幼叶阶段已经形成,且不易受到环境影响^[23]。植物脉序特征具有稳定遗传的特性,可以成为植物分类研究的依据^[24]。对此,部分学者认为脉序可作为属及以上类群的分类依据,也有学者认为应作为种水平的分类依据^[25]。从本研究得到的叶片分维值可见,种间的叶片轮廓分维值的变化范围大于局部叶脉分维值,提示叶片轮廓分维值可以作为种水平的分类依据,而局部叶脉分维值可以作为属水平的分类依据。但这一推论尚需更多的数据支持。

3.2 叶片的分形研究有助于探讨槭属植物的种间关系和系统分类

槭属植物形态变异显著、协同进化速率很快,且多数性状在类群间经历了平行演化和逆转演化,属下分类仍存在很多争议^[26]。但是,从植物的宏观形态特征看,在槭属的分类研究中叶形态仍然是分种的重要依据。根据本研究结果看,分形理论可以为更准确及更精确地研究该属的叶片特征提供新方法。

在供试种类的局部叶脉—叶片轮廓的分维值坐标系中,鸡爪槭与桐状槭组(Sect. *Platanoidea* Pax)的锐角槭、色木槭距离较远,这些种都被认为是槭属植物中的原始类群,这一结果初步支持了Ogata^[27]关于槭属分化为穗状槭—鸡爪槭类群(*Spicata-Palmata*)和桐状槭类群(*Platanoidea*)的结论。

在局部叶脉—叶片轮廓的分维值坐标系中,鸡爪槭及其变型和变种的分布位置远离其他供试种类,并形成显著的线性变化趋势。推测由于叶片裂片数量及深度增加,使得在分类系统中处于基部的鸡爪槭相对于较为进化的复叶种建始槭形成了复杂程度相近甚至更高的叶形结构。在经典分类中,鸡爪槭及其种下类群属于槭属中独立的鸡爪槭组(Sect. *Palmata* Pax)鸡爪槭系[Ser. *Palmata* (Pax) Pojark.],其在局部叶脉—叶片轮廓分维值坐标系中特殊的分布位置在一定程度上支持了这一独立的分类处理。

茶条槭与桐状槭组的锐角槭、色木槭在局部叶

脉—叶片轮廓的分维值坐标系中位置接近,小果槭组(Sect. *Microcarpa* Pojark.)的中华槭和全缘叶槭组[Sect. *Oblonga* (Hu et W. C. Cheng) Delendick]的三角槭坐标接近,这一结果与徐廷志^[10]对槭属系统演化路线的研究结论相一致。

通过上述讨论分析,认为分形维数可为植物种间及种下的区分提供一定的参考依据,并且局部叶脉—叶片轮廓分维值坐标系的建立为分形方法在植物系统学研究中的应用提供了一定的方法论基础。

3.3 鸡爪槭及其种下类群具有相对较高的种内叶片形态多样性

鸡爪槭的叶片轮廓分维值和局部叶脉分维值的变异系数均显著高于其他种类,表明其种内叶形变异多样性高于其他种类。复杂性科学认为,具有较高多样性的系统往往具有更快的演化速率。因此,鸡爪槭作为槭属的一个原始类群,其叶片的形态结构可能具有更快的演化速率。鸡爪槭与其变种和变型间叶片特征分维值的差异大于其与其他种类的种间差异,这一结果与经典分类结果相悖。原因可能是植物叶片形态属于具有较低保守性、易特化的性状,因此,通过叶片高度的掌状裂及叶缘缺刻等,鸡爪槭及其种下类群形成了显著高于其他种类的复杂叶形。

3.4 分形方法为研究和评价不同叶片类型的演化程度提供了分析途径

以建始槭为例,供试种类的叶片可以分为单叶和复叶两大类型,其中单叶又不同程度分裂,从不分裂到3裂、5裂、7裂至9裂等。如何评价这类叶片的演化程度,特别是分裂比较复杂的叶片类型,是传统植物学研究的难题之一。从本研究结果看,分形方法为解决这一问题提供了可能性。经典植物学认为复叶演化程度高于单叶;从叶片轮廓分维值看,建始槭的分维值在供试种类中处于中等且与鸡爪槭的分维值较接近,这一结果与经典分类相差很大,与叶片类型的分类结果也不相同。就叶片类型而言,鸡爪槭属于单叶、建始槭属于复叶,但是,从分形评价标准看,复叶和单叶的掌状裂片都是叶边界复杂性的体现,并非截然不同的两种状态,可以纳入同一评价体系内。

相关的分子生物学研究结果^[28-31]显示:复叶和叶缺刻的现象可能部分受到共同基因家族的调控; *NAM/CUC3* 边界特异亚家族转录因子在叶缘裂刻发育、复叶发育等多个发育过程中起重要作用。Blein等^[32]的研究结果显示:在碎米荠(*Cardamine hirsuta*

Linn.)、蓝花耧斗菜(*Aquilegia caerulea* E. James)等植物中降低内源 *CUC3* 的表达量,可使其复叶结构的叶缘裂刻消失、复叶结构简化,同时使 *CUC3* 和 *NAM* 或 *CUC2* 沉默则可导致复叶变为单叶。在叶片发育过程中,形成单叶和复叶可能是相关基因在不同时段表达的结果。因此,植物的单叶和复叶并非截然不同的2种性状,而应理解为叶片的不同发育模式。分形分析结果也表明植物的单叶和复叶虽然在外观上的差异明显,但仍可被纳入同一模式中进行统一分析。所以,分形方法可以为定量研究和评价不同叶片类型的演化程度提供可行性,但尚需通过对更多分类群的相关研究加以验证。

参考文献:

- [1] MANDELNBROT B B. The Fractal Geometry of Nature [M]. New York: W. H. Freeman and Company, 1977.
- [2] 李火根,黄敏仁. 分形及其在植物研究中的应用[J]. 植物学通报, 2001, 18(6): 684-690.
- [3] 潘文斌,黎道丰,唐涛,等. 水生植物叶片的分形特征研究[J]. 水生生物学报, 2004, 28(1): 23-28.
- [4] ESHEL A. On the fractal dimension of a root system[J]. Plant Cell and Environment, 1998, 21: 247-251.
- [5] 李火根. 杨树冠型、根系的分形特征及杨树改良策略[D]. 南京: 南京林业大学森林资源与环境学院, 2003.
- [6] 廖成章,余翔华. 分形理论在植物根系结构研究中的应用[J]. 江西农业大学学报, 2001, 23(2): 192-196.
- [7] 王义琴,张慧娟,白克智,等. 分形几何在植物根系研究中的应用[J]. 自然杂志, 1999, 21(3): 143-145.
- [8] 刘廷凯,邹学新,赵婷婷,等. 桂花叶片的分形特征[J]. 武汉植物学研究, 2005, 23(2): 199-202.
- [9] PLOTZE R O, FALVO M, PDUA J G, et al. Leaf shape analysis using the multiscale minkowski fractal dimension, a new morphometric method: a study with *Passiflora* (Passifloraceae) [J]. Canadian Journal of Botany, 2005, 83(3): 287-301.
- [10] 徐廷志. 翅果形态及其在槭树科分类与演化上的意义[J]. 广西植物, 1996, 16(2): 109-122.
- [11] 杨鹏鸣,李家美. 槭树科分类研究进展[J]. 河南科技学院学报: 自然科学版, 2010, 38(1): 36-39.
- [12] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第四十六卷 [M]. 北京: 科学出版社, 1981: 66-273.
- [13] 洪思思. 山茶属 (genus *Camellia*) 叶片宏观结构及其分类意义 [D]. 杭州: 浙江师范大学生命科学学院, 2011.
- [14] 蒋东坡. 栎属植物叶形标准化参数研究及标准叶形自动拟合软件系统开发[D]. 济南: 山东大学生命科学院, 2011.
- [15] 赖明志,周红丽. 茶叶叶脉角度与分枝角度全息相关[J]. 茶叶科学, 1996, 16(2): 157-158.
- [16] ELLIS B, DALY D C, HICKEY L J, et al. Manual of Leaf Architecture [M]. Ithaca: Comstock Publishing Associates, Cornell University, 2009.
- [17] 朱静. 中国槭属 (*Acer*) 植物叶的地理分化及植物叶形识别系统的开发[D]. 南京: 南京大学生命科学学院, 2006.
- [18] 宋杰,李世峰,刘丽娜,等. 云南含笑天然居群的表型多样性分析[J]. 西北植物学报, 2013, 33(2): 272-279.
- [19] DEREFFYE P, EDELIN C, FRANCON J, et al. Plant models faithful to botanical structure and development [J]. Computer Graphics, 1988, 22(4): 151-158.
- [20] 胡包钢,赵星,严红平,等. 植物生长建模与可视化——回顾与展望[J]. 自动化学报, 2001, 27(6): 816-835.
- [21] BEERLING D J, FLEMING A J. Zimmermann's telome theory of megaphyll leaf evolution: a molecular and cellular critique [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2007, 10(1): 4-12.
- [22] 周兴文. 银杏 (*Ginkgo biloba*) 叶的形态发育与演化[J]. 沈阳大学学报, 2006, 18(4): 83-86.
- [23] 陈泽濂,吴七根. 双子叶植物的脉序特征在植物分类中的应用[J]. 植物学通报, 1993, 10(增刊): 35-42.
- [24] 周桂玲,魏岩,安争夕. 独行菜属植物叶片脉序的比较观察[J]. 云南植物研究, 1997, 19(3): 280-284.
- [25] 刘剑秋,李和阳. 福建防己科植物叶脉序比较研究[J]. 福建师范大学学报: 自然科学版, 2000, 16(2): 121-125.
- [26] 田欣,李德铎. 槭树科植物广义形态学性状分支分析[J]. 云南植物研究, 2004, 26(4): 387-397.
- [27] OGATA K. A systematic study of the genus *Acer* [J]. Bulletin of Tokyo University Forests, 1967, 63: 89-206.
- [28] VROEMEN C W, MORDHORST A P, ALBRECHI C, et al. The *CUP-SHAPED COTYLEDON3* gene is required for boundary and shoot meristem formation in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2003, 15(7): 1563-1577.
- [29] OOKA H, SATOH K, DOI K, et al. Comprehensive analysis of NAC family genes in *Oryza sativa* and *Arabidopsis thaliana* [J]. DNA Research, 2003, 10(6): 239-247.
- [30] ERNST H A, OLSEN A N, LARSEN S, et al. Structure of the conserved domain of ANAC, a member of the NAC family of transcription factors [J]. EMBO Reports, 2004, 5(3): 297-303.
- [31] 惠麦侠,张鲁刚,余祥,等. 白菜 NAC 转录因子 *BrcCUC3* 基因克隆及其对叶缘和主枝发育的影响[J]. 农业生物技术学报, 2012, 20(4): 337-346.
- [32] BLEIN T, PULIDO A, VIALETTE-GUIRAUD A, et al. A conserved molecular framework for compound leaf development [J]. Science, 2008, 322: 1835-1839.

(责任编辑: 佟金凤)