

## 一葉知千秋～破解葉的密碼

文・圖／邱少婷、鄭暉

### 摘要

登陸的維管束植物，具有表面積與體積比較小的圓柱狀植物體，可以達到登陸適應失水的較有利競爭，演變出平展型的葉片，有利於收捕陽光，進行光合作用，製造所需養分，在陸域生存策略上更勝出。葉的特性除了行光合作用、蒸散作用，還必須兼具積極爭取製造養分、有效管理水分交換與蒸散作用的經營，才不會顧此失彼，影響自身的發展演化。

爲了適應不同的環境，同源的植物展現出不同的形態，葉形、葉脈、葉質……等除了可作爲辨識物種的特徵，也在生物適應環境變化的特性上，具有形態－生理－物候相關性狀的指標性意義。葉的特性雖多樣化，卻受限於本身生物量的碳經濟效應，不僅和單位面積的葉重、氮量、光合作用效率相關，也密切受葉的蒸散阻力影響，在葉形、葉厚度、氣孔分布密度、葉肉組織結構、葉脈型……等葉功能特徵上呈現因果關係。

要破解環境影響葉的密碼，除了更仔細的觀察，清楚分辨葉質、葉脈絡、葉氣孔分布、表皮毛茸、葉肉組織的特性等外，進一步測量分析葉片的氣體交換極盛速率、輸水蒸散等的葉功能與構造，尙待更多智慧的探討發掘。葉真是一種探索不盡的奇特構造！

關鍵詞：葉特性、葉脈、葉質、葉表皮層、氣孔分布、葉功能特徵

當植物剛離水登陸時，必須演化出減少水分散失、保住水分、支撐自體的構造，脫穎而出的早期陸域植物祖先以綠莖為其主要生存構造，圓柱體的表面積與體積比較小，可以達到登陸時適應失水的較有利競爭。隨著在陸域的拓殖競爭，植物發展越高越平展延伸的構造，則越有利於收捕陽光，進行光合作用，製造所需養分。因此由莖表面突起而延展的綠色扁平構造，或是藉由相鄰的莖與莖平鋪、延展、癒合而構成脈絡複雜的綠色器官，也就形成了葉。所以葉是植物行光合作用、蒸散作用的重要營養器官之一，在陸域生存的葉也是兼具積極爭取製造養分、有效管理水分交換蒸散作用的經營部門。

隨著生存陸域越久，適應變化的需求也越多樣性，植物的葉甚至具泌水作用、調節功能、參與繁殖演化，其多樣的形態是變化多端的陸域環境及生物間互動影響的結果。

為了適應不同的環境，同源的植物展現出不同的形態，就像仙人掌科植物若生長在不缺水的環境，則平展葉多且繁茂（圖 1）；而適應乾旱環境的仙人掌科植物，則葉子縮小成針狀來防止水份散失（圖 2），針狀葉還可以用來禦敵，以保護含有大量水分而膨脹的莖不被動物吃掉。



圖 1. 平展葉多且繁茂的攀緣性仙人掌科植物。



圖 2. 具刺狀葉的仙人掌科植物，保護含有大量水分而膨脹的莖。

葉特性的多樣性雖源自於親緣近、適應不同環境的結果，卻受限於本身生物量的碳經濟效應，不僅和單位面積的葉重、氮量、光合作用效率相關，也密切受到葉的蒸散阻力影響。簡單地說，研究顯示葉形、葉厚度、氣孔分布密度、葉肉組織結構、葉脈型……等呈現和葉片的氣體交換極盛速率、輸水、蒸散等葉功能有因果關係 (Santiago and Wright, 2007)。也有發現溫帶植物的葉厚度和裂片程度與葉的蒸散阻力相關，但與單位面積的葉重（也就是相對生物量）沒太大關聯性，所以植物的葉如何在類似的生物量下，營造不同的構造、迎向千變萬化的環境、發揮最有效的功能、爭取最有利的生存策略，一直是植物生理生態學家探索的奧秘。



同一棵植物的不同生長時期的葉片，受不同空間的微環境影響，其形態和功能都有些許差異。在同一森林當中，不同微環境也會影響植物的形態，在光線充足的情況下，植物葉子會趨向於發展較小的葉面積，較厚的葉厚度；而光線不充足時，植物葉子則趨向於長得比較大而薄 (陳振銘, 2003)，每棵植物彼此競爭，展現出不同的適應條件，這些關於葉片適應環境所表現出的形態，即為所謂的葉功能特徵的一種 (邱少婷, 2009)。

### 葉脈與葉質

葉片除了可作為辨識物種的特徵之一，近年來國際研究重視全球變遷的生態議題，對於生物適應環境變化的特性已從概念性的性狀調查，突破為強調功能性特徵的生態研究意義，葉特性成為形態—生理—物候相關的性狀。葉子的許多特性 (葉質、葉脈、葉形、葉基、葉緣、葉柄、葉序等) 都具有指標性意義。

一、葉脈：葉脈其實就像我們身體的血管一樣，主要功能是幫助葉片輸送水分和養分。葉面上葉脈的分布情形為：位於葉身中央，多與葉柄連結者，或葉身中央由葉基至葉身頂端之主肋稱之為「中肋」。由中肋再分枝至葉緣之脈稱為「第一側脈」或稱「主側脈」，由主側脈可再細分為更小的葉脈叫細脈。不同類型的葉脈表示植物輸送水份、養分的網絡不同，用以支撐的方式也不同。

葉脈可依照不同的分布的形狀、多寡分類如下：

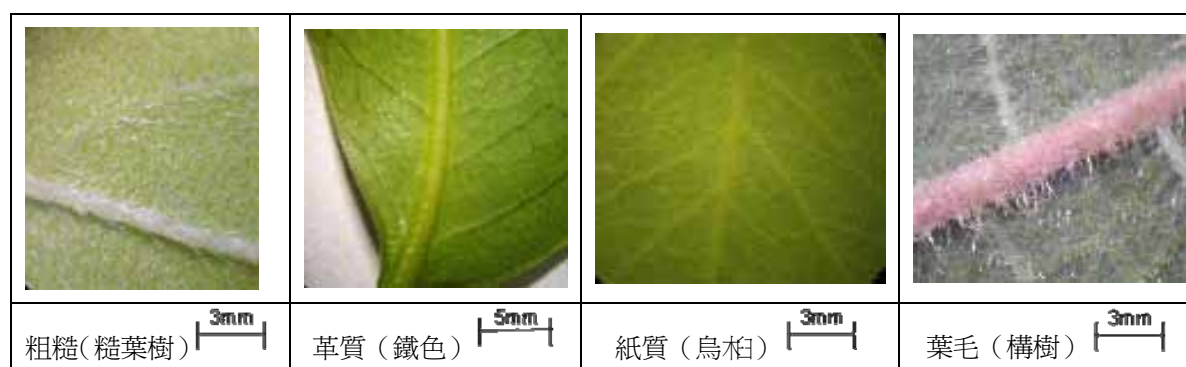
<p>平行脈</p>	<p>中肋與主側脈以及葉緣線間互相平行。</p>	
<p>網狀脈</p>	<p>第一側脈不明顯突出，而與細脈彼此相連成網狀。</p>	

二、葉質：葉片的表面性質或特質。

1. 平滑：葉面光滑無毛。如，魯花樹。
2. 粗糙：葉面有粗糙之觸感。如，糙葉樹、山黃麻。
3. 革質：葉片厚，呈皮革狀。如，鐵色。
4. 紙質：葉片較薄如紙一般。如，烏柏。
5. 膜質：葉片薄如膜層般。如，葉下珠。
6. 葉之表皮毛：葉面有突起的毛，如，構樹。

具有光澤的長毛為「絹毛」；具軟毛為「軟毛」；毛直立剛硬為「剛毛」；毛強硬如刺為「刺毛」；毛軟而短且密生為「絨毛」；毛纖細為「細毛」；長軟毛之毛叢為「鬚毛」；毛狀如星之光芒為「星狀毛」；毛的頂端呈圓頭狀，能分泌醃油為「腺毛」。

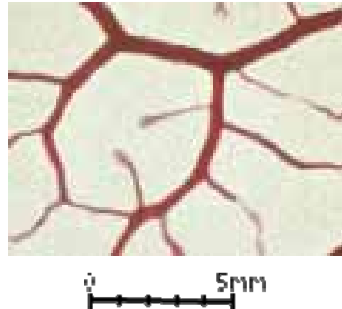
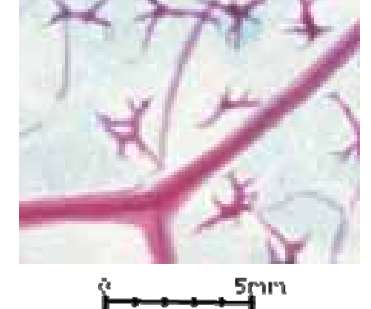
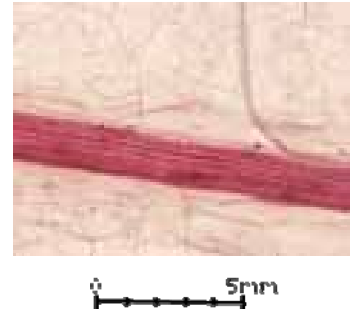
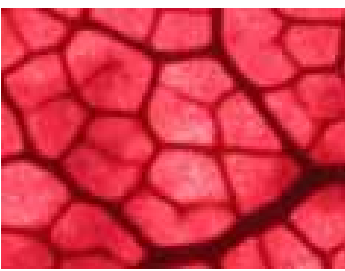

7. 厚度：葉片的厚度是受葉肉組織、細胞等所影響。



### 葉脈絡與葉表皮層

利用特殊處理植物組織的透明法（蔡淑華，1975）可以清楚分辨葉脈絡、葉氣孔分布、表皮毛茸、葉肉組織的特性等，以進一步測量分析葉片的氣體交換極盛速率、輸水、蒸散等葉功能與構造的因果關係。一般葉片呈現：由粗而細的葉脈網絡，葉質特性由葉表皮層及葉肉組織結構影響葉厚度及表面角質層臘質。葉特性包括粗脈支撐平展葉片越有力，脈網絡越小，葉質可厚可硬，葉肉組織中鑲嵌厚壁細胞可輔助大型脈網絡中間的葉厚度及支撐力。

除了一般葉脈絡清晰、組織分工鮮明，當然也有葉表面角質層厚到強鹼侵蝕十分困難，如大葉柯的厚革質葉，甚至連氣孔也保持得非常完整，所以氣孔分布也可一目了然。也因為角質層這樣的葉表皮特性，保存完整的葉表皮化石可成為推測古氣候變遷的重要證據供分析參考。溫故知新、整新推古都是現代研究葉特性或功能特徵的主要驅動力，生物物理學家、生物數學家也常投注心力在蒐集葉形、葉質、葉脈絡……等的資料，以推演更深入的萬物自然奧秘。

		
<p>介於紙質和革質間的一般型葉(西施花)。</p>	<p>厚革質葉、粗脈網格大、特殊厚壁細胞葉肉型(大頭茶)。</p>	<p>薄紙質草質葉、細側脈網格大、表皮具毛(水麻)。</p>
		
<p>厚革質葉、粗脈網格小、氣孔分布密型(大葉柯)。</p>	<p>厚紙質葉、細脈網格大小混雜 (海州常山)。</p>	

破解環境影響葉的密碼，除了更仔細的觀察，尚待更多智慧的探討發掘。生命抽芽、展葉、欣欣向榮、翩翩落葉，歷經的生命歷程烙印在葉特性上，成為代代相傳的適應環境的印證，葉真是一種探索不盡的奇特構造！

### 參考文獻

- Santiago, L. S. and S. J. Wright. 2007. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, 21, 19-27.
- 邱少婷，2009。玉山國家公園杜鵑花科葉功能特徵先期調查計畫—以楠溪地區為例。內政部營建署玉山國家公園管理處委託研究報告（編號 1201），56 頁。南投：內政部營建署玉山國家公園管理處。
- 陳振銘，2003。南臺灣南仁山低地雨林短期植物物候調查與樹冠葉片結構壽命和動態變化之研究。國立台灣大學植物學研究所碩士論文。
- 蔡淑華，1975。植物組織切片技術綱要。臺北：茂昌圖書有限公司。