

Морфология листа

1. Морфологическое строение листа

Лист – вегетативный боковой плоский орган растения с ограниченным верхушечным ростом.

Функции

основные

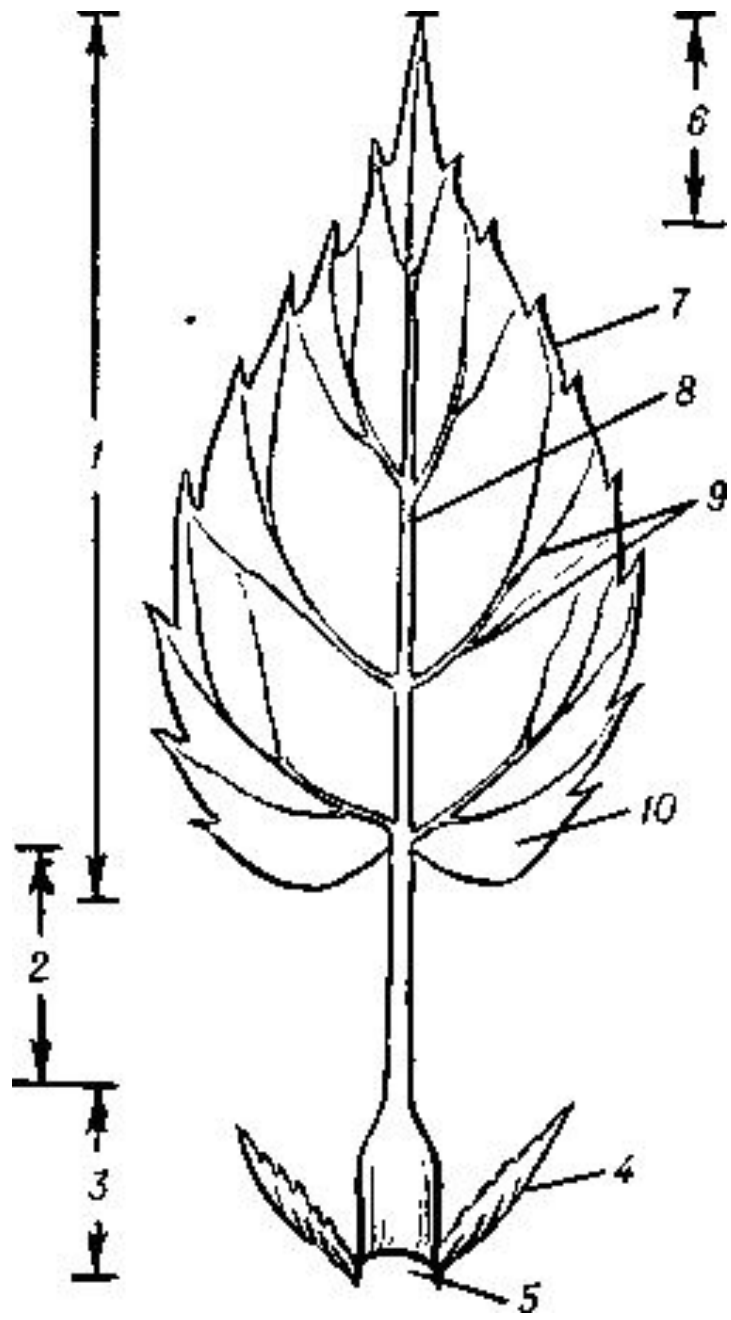
фотосинтез,
газообмен,
транспирация

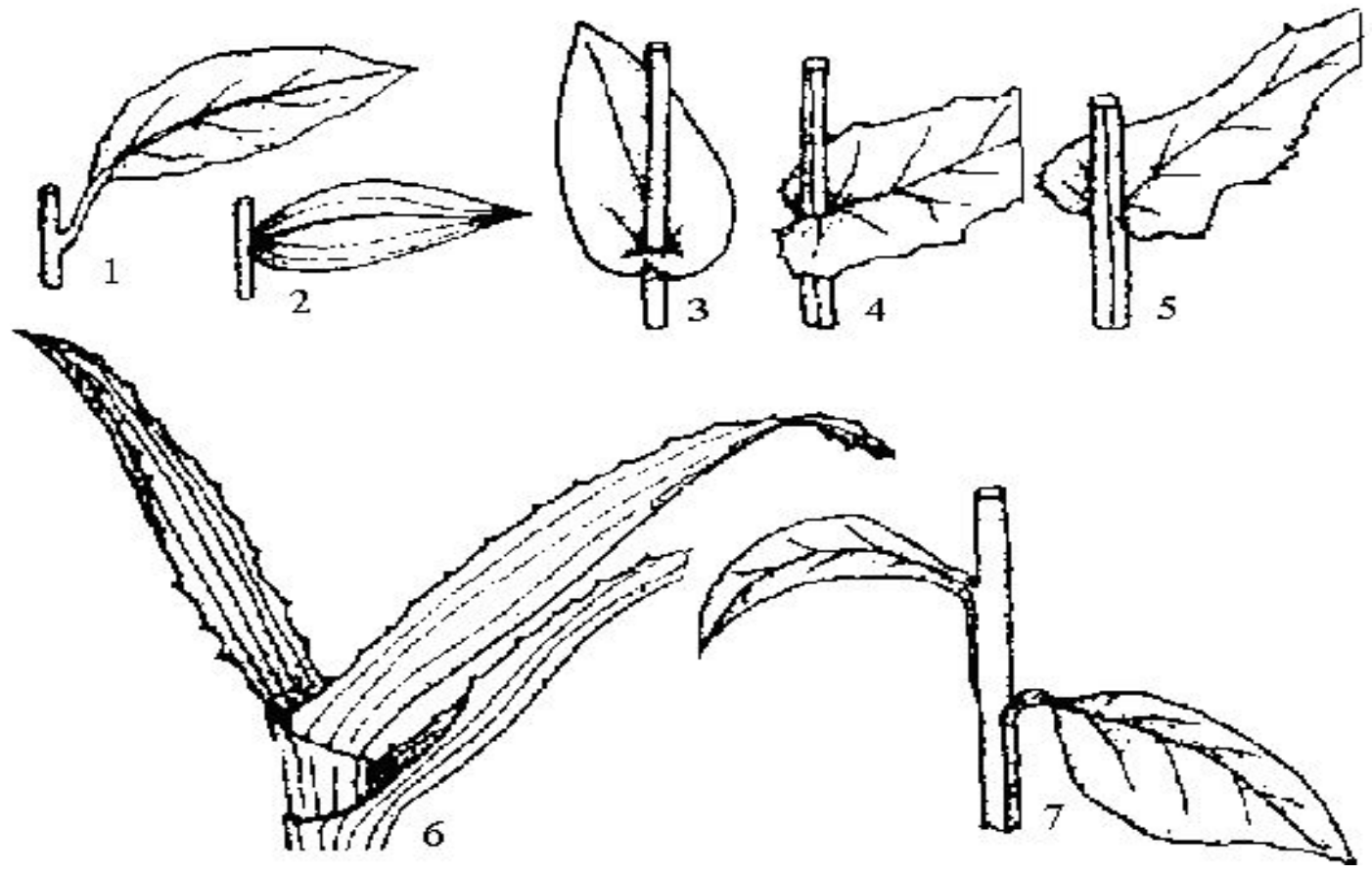
дополнительные

запас веществ,
выделение метаболитов, вегетативное
размножение, ориентация

Лист состоит из листовой пластинки, черешка, прилистников и основания.

Основание – часть листа, прикрепляющая его к узлу стебля. Листья с черешками, называются **черешковыми**, а без него – **сидячими**. Сидячие листья бывают **стеблеобъемлющие** – охватывающие стебель основанием по всей окружности; **полустеблеобъемлющие** – охватывающие стебель наполовину; **пронзенные** – края основания листа срастаются между собой; **низбегающие** – основание пластинки образует на стебле продольную кайму, такой тип стебля называют **крылатым**.





Разросшееся основание листа, образует **влагалище**. У злаковых влагалище узкое, плотно охватывающее стебель по всей окружности. При переходе его в листовую пластинку образуются выросты в виде плёночки, или волосков – т.н. **язычок** или **лигула**. Язычок плотно прилегает к стеблю, защищая интеркалярную меристему от попадания воды и пыли внутрь влагалища. Если края влагалища срастаются между собой, то его называют **замкнутым** (осоки), если же края остаются свободными – то **незамкнутым** (злаки). Влагалище выполняет механическую роль, укрепляя полый стебель соломину. У представителей зонтичных влагалище вздуто и имеет вид чаши (дудник, ферула).

Прилистники – парные выросты на основании листа. Как правило, они опадают после развертывания листовой пластинки (яблоня, липа), но у некоторых они сохраняются в течение всей жизни (бобовые, розоцветные). Прилистники могут быть **свободные** или несросшиеся, **сросшиеся с черешком** (шиповник), сросшиеся между собой в трубку – **раструб** (гречишные); **крупные** (горох) или **мелкие** (фасоль). Прилистники выполняют **функцию защиты** во внутриспоровую фазу и **фотосинтеза** по внеспоровую стадию (горох).

Черешок – стеблеподобная часть листа. Черешок выполняет **функции: передвижение веществ, ориентации и амортизации**.

По длине черешок может значительно превышать длину листовой пластинки (настурция), или быть очень коротким (вяз). Черешок может быть цилиндрический (конский каштан), желобчатый (вишня), сплюснутый в плоскости пластинки (померанец), или с боков (осина).

Листовая пластинка – плоская часть листа, имеющая двустороннюю симметрию (две полупластинки) и дорзовентральное строение: верхняя или **адаксиальная** сторона отличается от нижней или **абаксиальной**. Листовая пластинка выполняет функции фотосинтеза, газообмена и транспирации.

Плоская форма листа позволяет при минимальном объеме обеспечивать максимальную фотосинтезирующую поверхность.

Классификация простых цельных листьев по форме

Лист, состоящий из одной листовой пластинки, называется **простым**.

Классификация основана на соотношении длины и ширины листовой пластинки и расположении наибольшей ширины.

1. Если длина равна ширине, а наибольшая ширина находится:

а) ближе к основанию – широкояйцевидный; **б)** посередине – округлый; **в)** ближе к верхушке – обратно широкояйцевидный.

2. Если длина > ширины в 1,5 – 2 раза, а наибольшая ширина находится:

а) ближе к основанию – яйцевидный; **б)** посередине – овальный или эллиптический; **в)** ближе к верхушке – обратнояйцевидный.

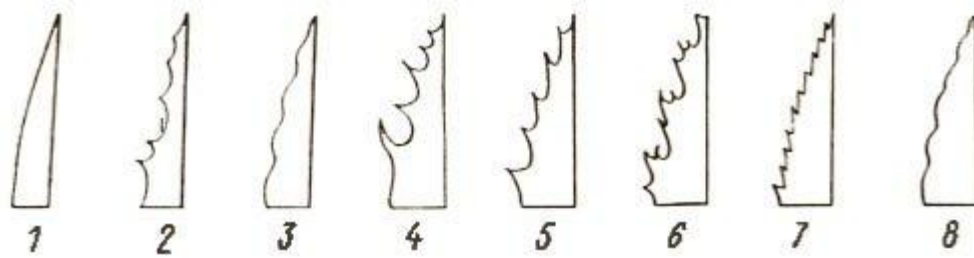
3. Если длина > ширины в 3 – 4 раза, а наибольшая ширина находится:

а) ближе к основанию – ланцетный; **б)** посередине – продолговатый; **в)** ближе к верхушке – обратноланцетный.

4. Если длина > ширины более, чем в 5 раз – линейный.

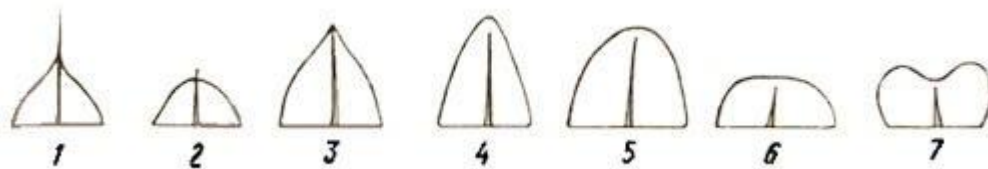
По сходству с какими-либо предметами различают листья: **шиловидные, игловидные, сердцевидные, почковидные, стреловидные, копьевидные, щитовидные, чешуйчатые** и др.

Разнообразие листьев связано с особенностями строения **основания, верхушки** и **края** листовой пластинки.



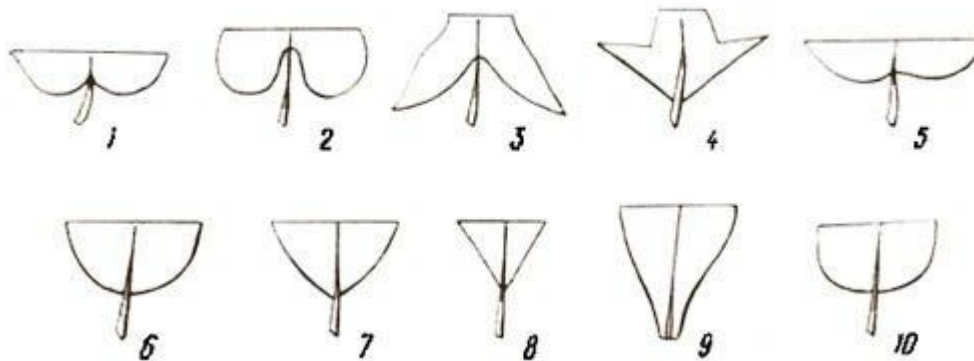
Основные типы края листа

1. Цельнокрайний; 2. Выемчатый; 3. Волнистый; 4. Шиповатый; 5. Зубчатый; 6. Двойкорзубчатый; 7. Пильчатый; 8. Городчатый



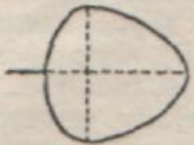


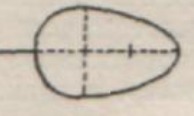
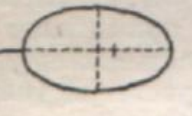

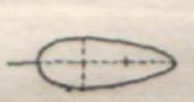
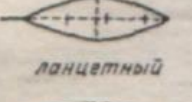
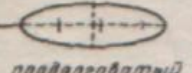
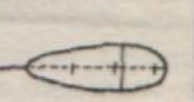
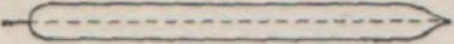
Основные формы верхушки листовой пластинки

1. Остистая; 2. Остроконечная; 3. Заостренная, или острая; 4. Притупленная; 5. Округлая; 6. Усеченная; 7. Выемчатая

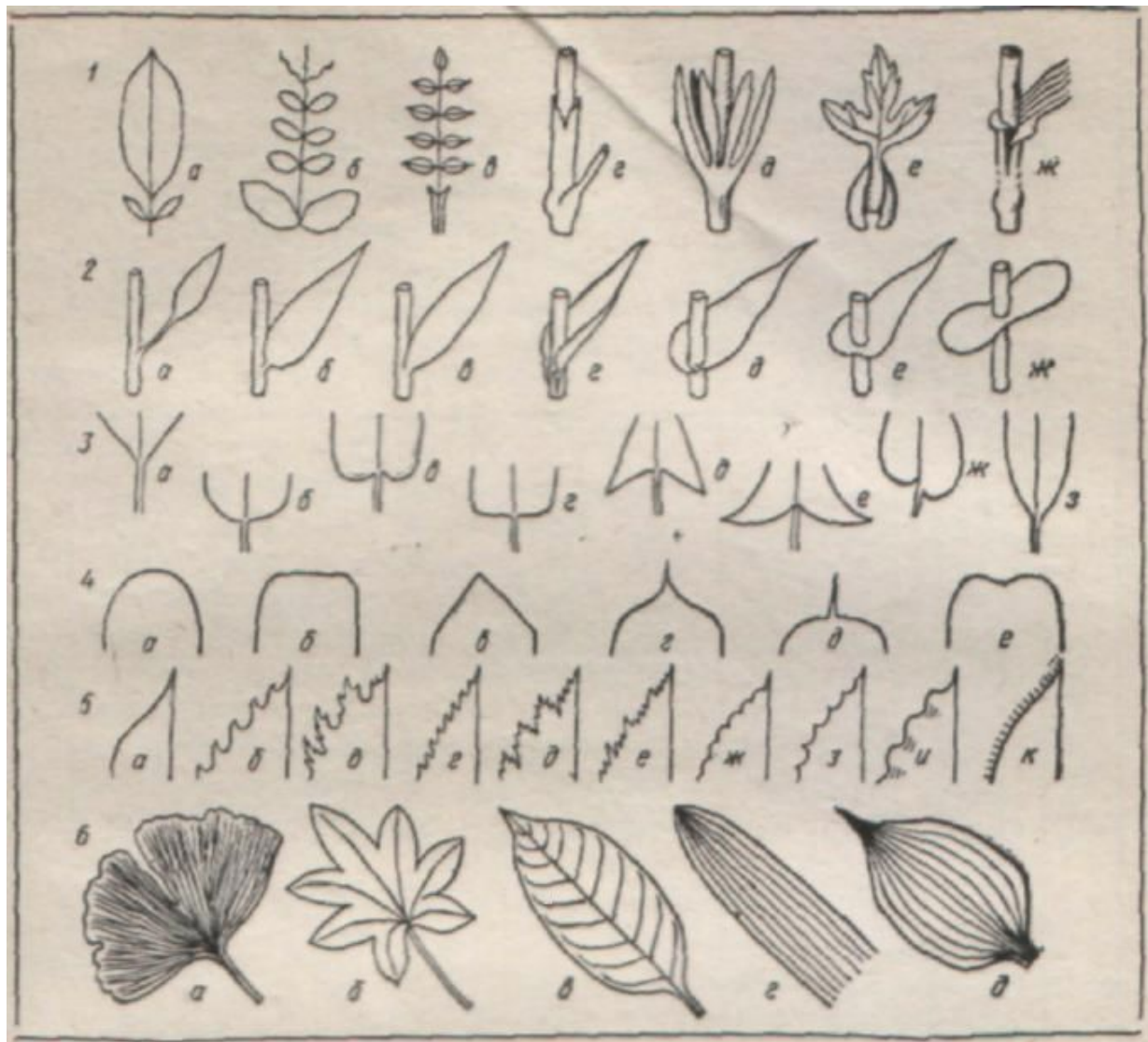


Формы основания листовой пластинки

1. Сердцевидное; 2. Почковидное; 3. Стреловидное; 4. Копьевидное; 5. Выемчатое; 6. Округлое; 7. Округло-клиновидное; 8. Клиновидное; 9. Оттянутое; 10. Усеченное

1	Наибольшая ширина находится ближе к основанию листа	Наибольшая ширина находится посередине листа	Наибольшая ширина находится ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или превышает ее очень мало	 широко-яйцевидный	 округлый	 обратно-широко-яйцевидный
Длина превышает ширину в 1 1/2-2 раза	 яйцевидный	 эллиптический	 обратно-яйцевидный
Длина превышает ширину в 3-4 раза	 узко-яйцевидный	 ланцетный  правильно-ланцетный	 обратно-узко-яйцевидный
Длина превышает ширину более чем в 5 раз	 линейный		





Классификация простых расчлененных листьев.

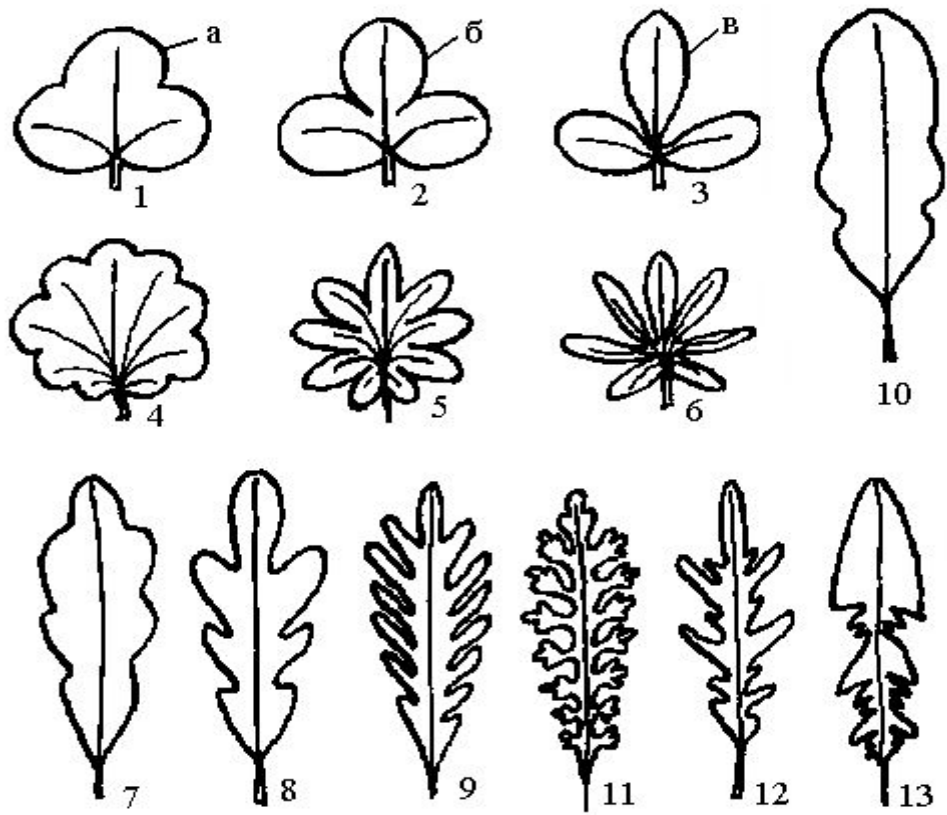
Если края имеют вырезы до $1/8$ ширины пластинки или $1/4$ полупластинки и более, то такой лист называют **расчлененным**.

Если глубина вырезов меньше половины полупластинки, то лист называют **лопастной**, а выступы – **лопасти**; если вырезы равны или заходят за половину полупластинки – лист **раздельный**, а выступы **доли**; если вырезы доходят до средней жилки – лист **рассеченный**, а выступы – **сегменты**. Листья могут быть **тройчо-, пальчато-, перистолопастными, раздельными и рассеченными**.

Специальные формы листьев: **лировидные** – с крупной конечной лопастью или долей, **прерывисто-перистые** – крупные доли или сегменты чередуются с более мелкими, **струговидные** – с треугольными очертаниями выростов, **гребневидные** – с параллельными узкими сегментами.

1		пальчатая- (трех-)	пальчатая-	перистая-
Простые листья	лопастной меньше чем до пово- -дины ширины полуластинки		с лопастями 	
	раздельный глубже половины ширины полуластинки		с долями 	
	рассеченный до основания		с сегментами 	
Сложные листья Листочки на черешочках с сочленением		с листочками 		

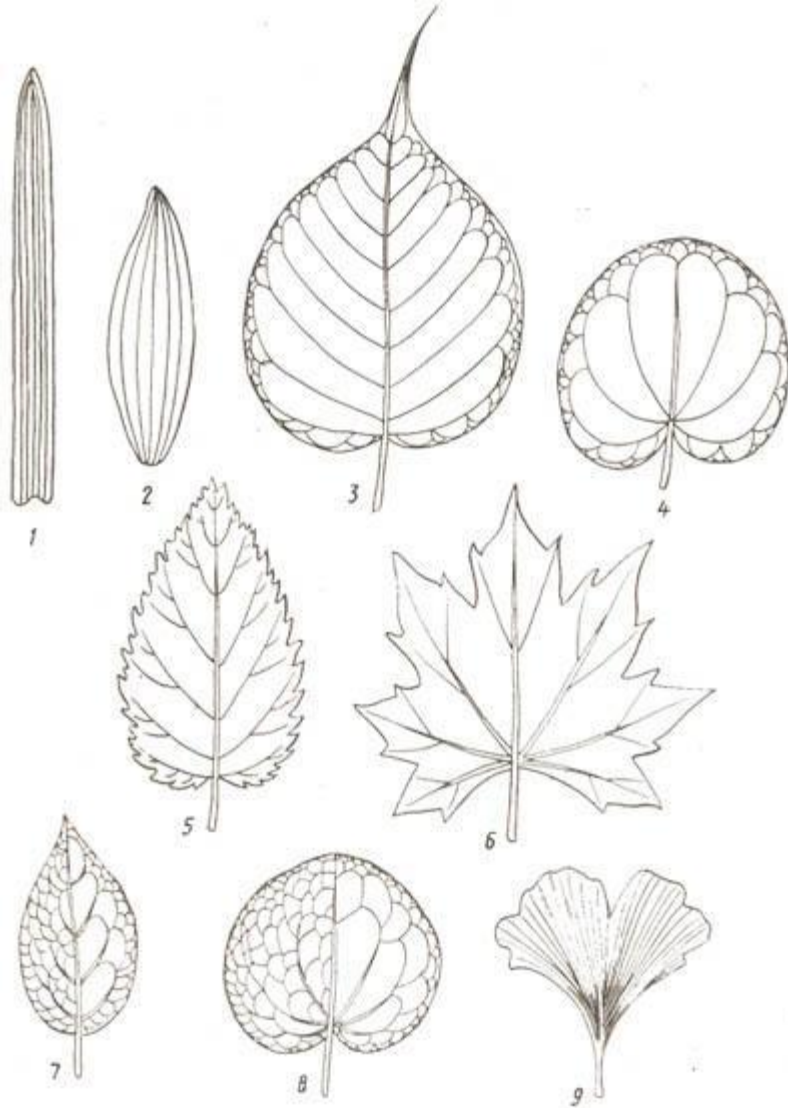




Жилкование листьев.

Проводящие пучки образуют сеть жилок, которые выступают над поверхностью листа в виде гребней или ребер и более рельефны на нижней стороне листа.

Различают два типа жилкования: открытое и закрытое. При **открытом жилковании** множество не связанных между собой жилок дихотомически ветвится. К такому типу относится **вильчатое**, или **дихотомическое** жилкование, н-р, у адиантума и гинкго двулопастного. **Закрытое** жилкование характеризуется наличием анастомозов (мостиков) между жилками. К такому типу относится параллельное, дуговидное и сетчатое. При **параллельном** или **линейном** жилковании жилки идут вдоль листа и сходятся у верхушки, (злаки, осоки). **Дуговидное** – жилки, проходят от основания до верхушки листа, дуговидно изгибаясь (ландыш). Если боковые жилки многократно ветвятся, то такое жилкование называют **сетчатым**. При **перистым сетчатым** жилковании хорошо выражена средняя жилка, от которой отходят боковые жилки (дуб, береза). **Пальчатое** жилкование характеризуется несколькими крупными жилками, лучеобразно отходящими от основания главной жилки (клен, манжетка). Для **двудольных** характерно сетчатое жилкование, а для **однодольных** – дуговое и параллельное.



1. Параллельное; 2. Дуговидное; 3. Перистопетлевидное; 4. Пальчатопетлевидное; 5. Перистокраебежное; 6. Пальчатокраебежное; 7. Перистосетчатое; 8. Пальчатосетчатое; 9. Дихотомическое.

Классификация сложных листьев.

Сложный лист имеет несколько листочков, каждый из которых своим черешком прикрепляется к общему черешку или **рахису**. В основании листочков сложного листа не образуются прилистники, а при листопаде каждый листик опадает самостоятельно, в отличие от рассеченного, опадающего целиком.

Различают **тройчато-сложные** листья, у которых три листика прикрепляются к верхушке рахиса (земляника, клевер); **пальчато-сложные** – листочки прикрепляется к верхушке рахиса веерообразно (каштан, люпин); **перисто-сложные** – листочки расположены вдоль рахиса в два ряда (ясень, горох). Число листочков может быть парным (**парноперистые**) и непарным (**непарноперистые**). У некоторых растений листья могут быть дважды или **многократно-сложные**.

Разнообразие листьев. Анизофиллия. Гетерофиллия.

Листья одного побега не бывают одинаковыми. Листья одного побега составляют **листовую серию**. В пределах побега выделяют три листовые формации: низовые, срединные и верховые листья.

Листья **низовой формации** или **катафиллы** находятся в основании побега, образованы основаниями листьев, а пластинка редуцируется. Могут быть пленчатыми (ландыш), чешуйчатыми (корневища, луковицы), к катафиллам относятся семядольные листья и почечные чешуи. **Функция** преимущественно защитная, у семядолей – фотосинтезирующая.

Листья **верховой формации** или **гипсофиллы** развиты на верхушках генеративных побегов. Это кроющие листья цветков и соцветий. Они могут быть мелкими, пленчатыми, зелеными или бурыми, иногда имеют крупные размеры и яркую окраску. Например, у белокрыльника кроющий лист соцветия ярко-белый, у некоторых видов антуриумов он пурпуровый. **Функция** защитная и рекламная.

Срединные листья – это типичные листья растения, участвующие в **фотосинтезе**.

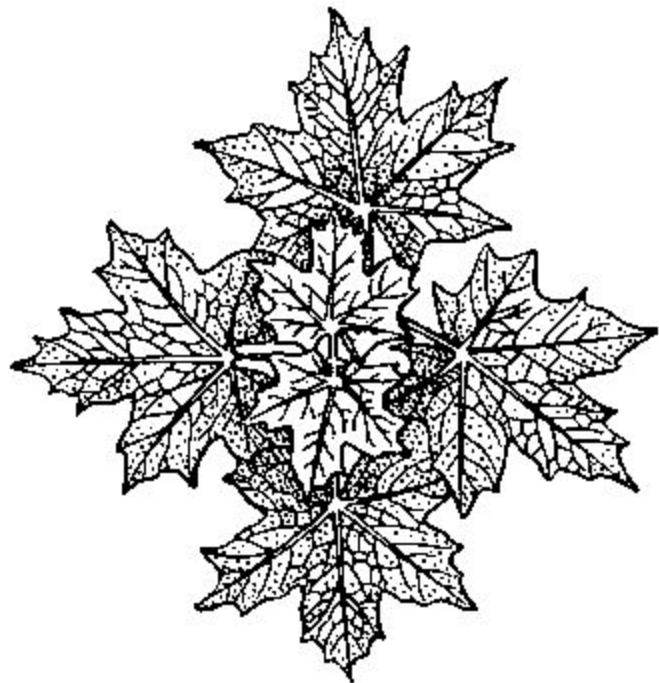
Однако и среди них могут быть различия, которые проявляются в листовой мозаике, анизозиллии и гетерозиллии.

Листовая мозаика – различия в размерах листовых пластинок и длине черешков у листьев, находящихся в близких узлах. Благодаря листовой мозаике листья располагаются в одной плоскости и получают равномерное освещение. Н-р, клен, каштан, подорожник.

Анизозиллия (от греч. anios – неравный и phyllon – лист) или **неравнолистность** – различие в форме и размерах листьев, расположенных в одном узле. Н-р, у селлагинеллы в узле располагается 2 крупных и 2 мелких листа.

Гетерозиллия (от греч. heteros - разный и phyllon – лист), или **разнолистность** – значительные различия между листьями разных узлов. Например, у водного растения стрелолиста подводные листья тесьмовидные, плавающие – овальные, а надводные – стреловидные. У кашубского лютика нижние листья почковидные, а верхние – рассеченные.





Онтогенез листа.

У древесных растений листья проходят две стадии онтогенеза **закрытую внутривершинную** и **открытую вневершинную**. Первая более продолжительная и сложная, вторая – кратковременная.

Внутривершинная фаза проходит в течение вегетационного периода предыдущего года. Листья закладываются в конусе нарастания побега экзогенно. Группа клеток делится периклинально и антиклинально, образуя листовую выемку, называемый **примордием**. Затем он становится трехлопастным. Базальная часть примордия соответствует основанию листа или листовому влагалищу. Боковые лопасти разрастаются в прилистники, причем вначале они растут интенсивнее, чем центральная лопасть. Центральная лопасть вырастает в ось листа, которая становится средней жилкой или рахисом сложного листа.

Лист растет за счет трех меристем: апикальной, интеркалярной и маргинальной. За счет апикальной меристемы примордий достигает **критической** длины – **0,3-10 мм**. Затем начинается вставочный рост, сосредоточенный в базальной части. Он более продолжительный, особенно у однодольных растений. При этом листовая зачаток искривляется в сторону конуса нарастания, за счет более интенсивного деления клеток с абаксальной стороны.

По обе стороны оси листа в виде двух продольных валиков закладывается **краевая**, или **маргинальная** меристема. При равномерном делении клеток краевой меристемы образуются листья с **цельным** краем, при неравномерном – **расчлененные** листья с вырезами разной глубины. При локальном ослаблении делений у почти сформированных пластинок, образуются листья с **изрезанными** краями (зубчатые, пильчатые, городчатые).

Возникновение сложных листьев связано с появлением на главной оси листа **примордиев 2-го порядка**, которые развиваются в листочки сложного листа; в их основании прилистники не образуются.

Рост прилистников опережает рост листа, так как они входят в состав почечных покровов, выполняя защитную функцию.

У **однодольных** растений листья линейные влагалищные. Примордий дорастает до критической длины 0,2-0,3 мм, затем разрастается в ширину и охватывает узел стебля по всей окружности. Интеркалярный рост приводит к формированию влагалища, а затем и листовой пластинки.

Внепочечная фаза. Весной, после опадения почечных чешуй, начинается внепочечное развитие листьев. Листовые пластинки разворачиваются и увеличиваются за счет **поверхностного** роста, который сопровождается антиклинальным делением и растяжением клеток. Поверхность листа многократно увеличивается, а форма его сохраняется. Рост пластинки в толщину незначительный. Например, у черемухи поверхность каждой клетки увеличивались в два раза, а поверхность всей пластинки - в 1050 раз. То есть каждая клетка должна поделиться 8-9 раз.

Между основанием и пластинкой листа за счет интеркалярного роста вырастает **черешок**.

Листорасположение. Различают 3 типа листорасположения, или **филлотаксиса** (от греч. phyllon - лист и taxis - порядок расположения) супротивное, мутовчатое и очередное. **Супротивное** листорасположение хар-ся наличием в узле двух листьев (молочай, жимолость). При **мутовчатом** – от узла отходят более двух листьев (олеандр, вороний глаз). **Очередное**, или **спиральное** листорасположение хар-ся тем, что каждый узел имеет только один лист (вишня, яблоня, черника, голубика).

Анатомическое строение листьев

1. Листья двудольных растений

У высших растений листовые пластинки состоят из эпидермы, хлоренхимы, проводящей и механической тканей.

Эпидерма. Лист покрыт однослойной эпидермой. Наружные стенки клеток верхней стороны утолщены и покрыты кутикулой и восковым налетом. Опушение характерно для нижнего эпидермиса. Эпидерма предохраняют внутренние ткани от перегревания и содействуют уменьшению транспирации. У некоторых растений эпидерма трехслойная, например, у фикуса.

В эпидерме много устьиц. У большинства видов устьица расположены только с абаксальной стороны, такие листья называют **гипостоматическими** – (от греч. huro- внизу). Листья, у которых устьица находятся с обеих сторон, называют **амфистоматическими** (от греч. amphy – с обеих сторон и stoma – устье). Если устьица располагаются с адаксальной стороны – то такие листья наз-т **эпистоматическими** (от греч. ері – над, сверху) листья.

Наряду с устьицами на листьях многих растений встречаются **гидатоды**, и **трихомы**.

Функции эпидермы – защита внутренних тканей, газообмен и транспирация.

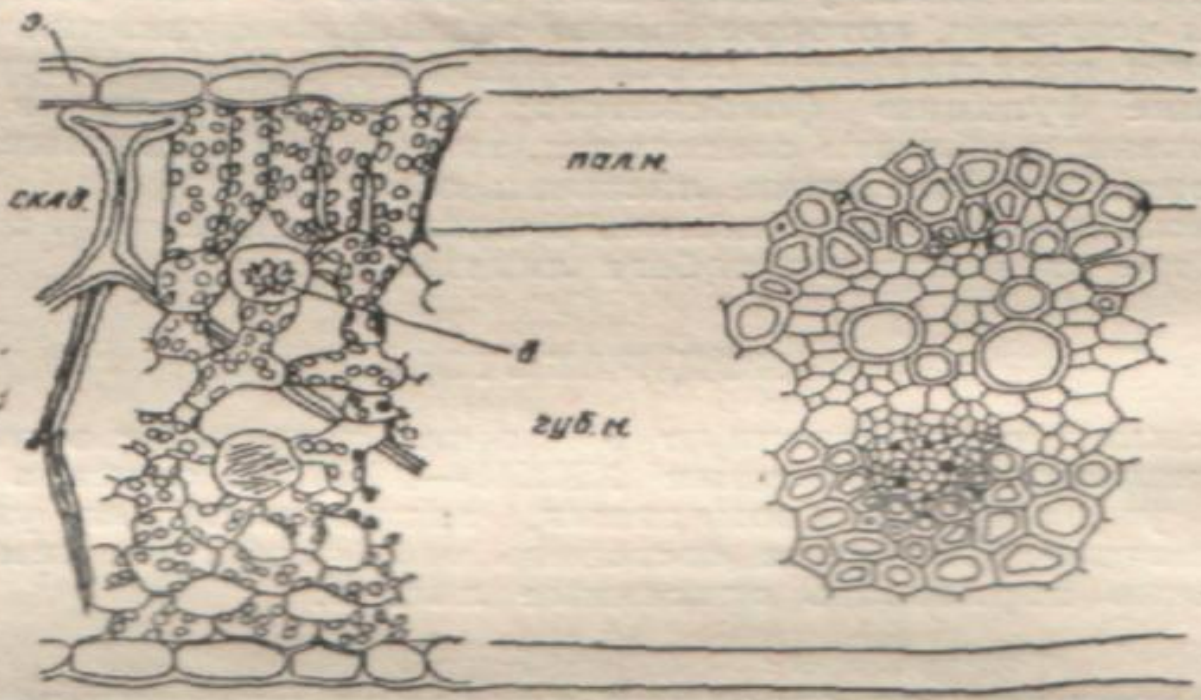
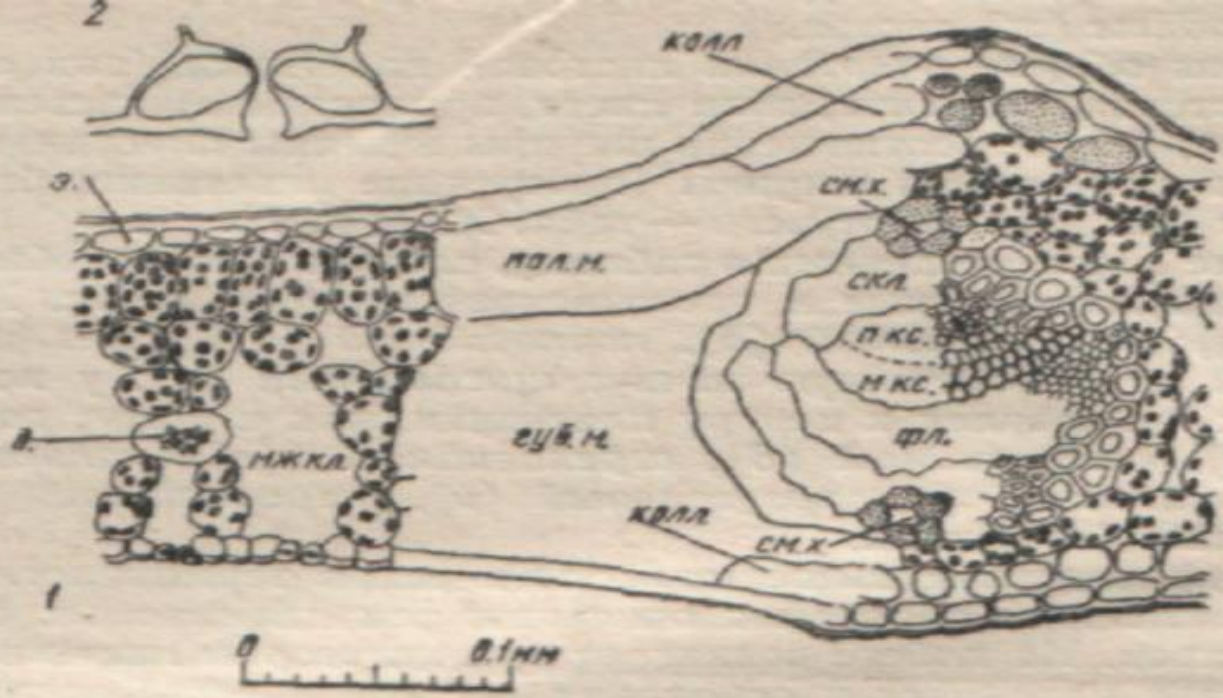
Мезофилл. Внутреннюю часть листа составляет основная ткань – **мезофилл**, **хлоренхима** или **ассимиляционная ткань**.

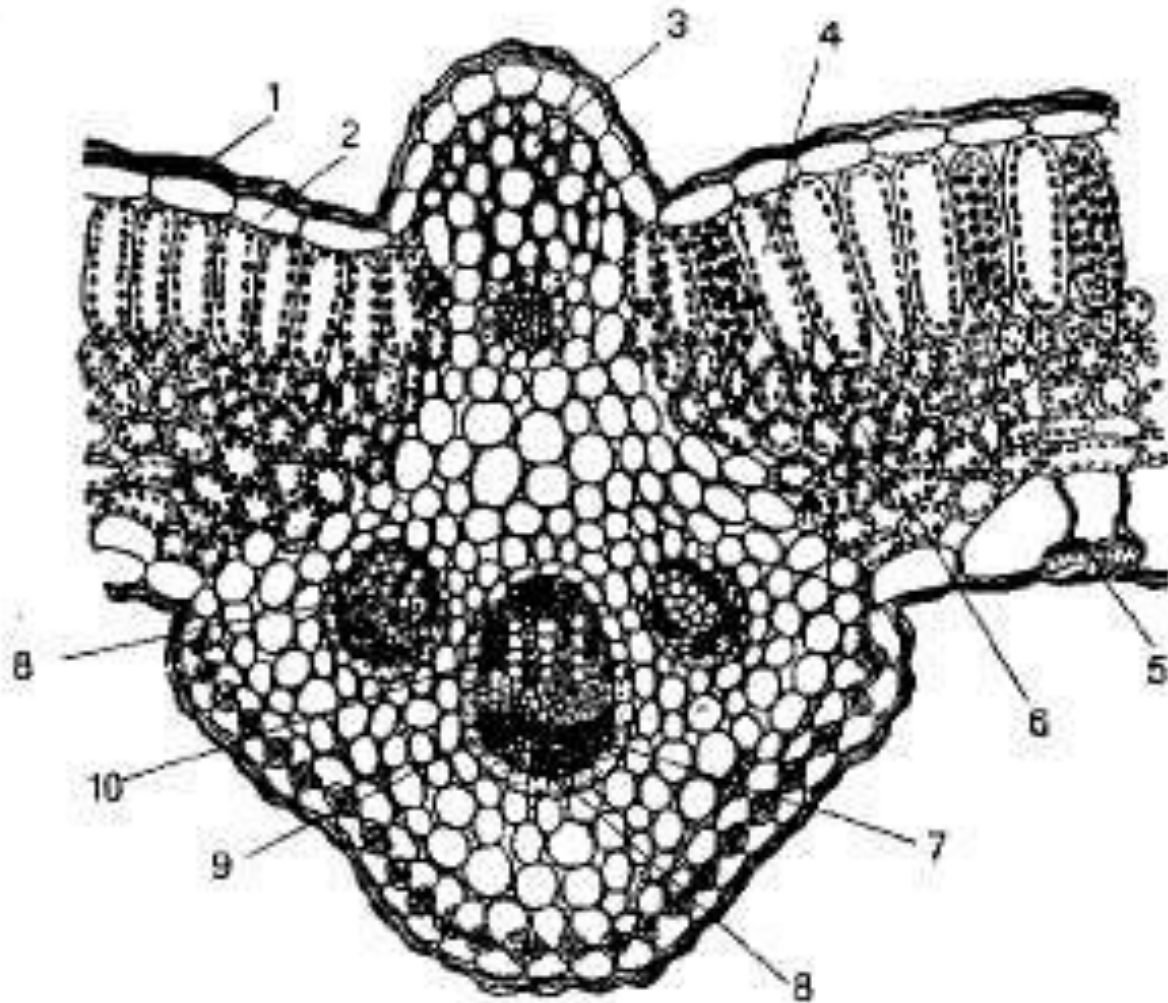
У двудольных растений мезофилл дифференцирован на столбчатый или губчатый.

Столбчатый или **палисадный** мезофилл примыкает к адаксальной стороне, образуя 1-3 слоя клеток. Они вытянуты в длину, расположены перпендикулярно поверхности и плотно примыкают друг к другу.

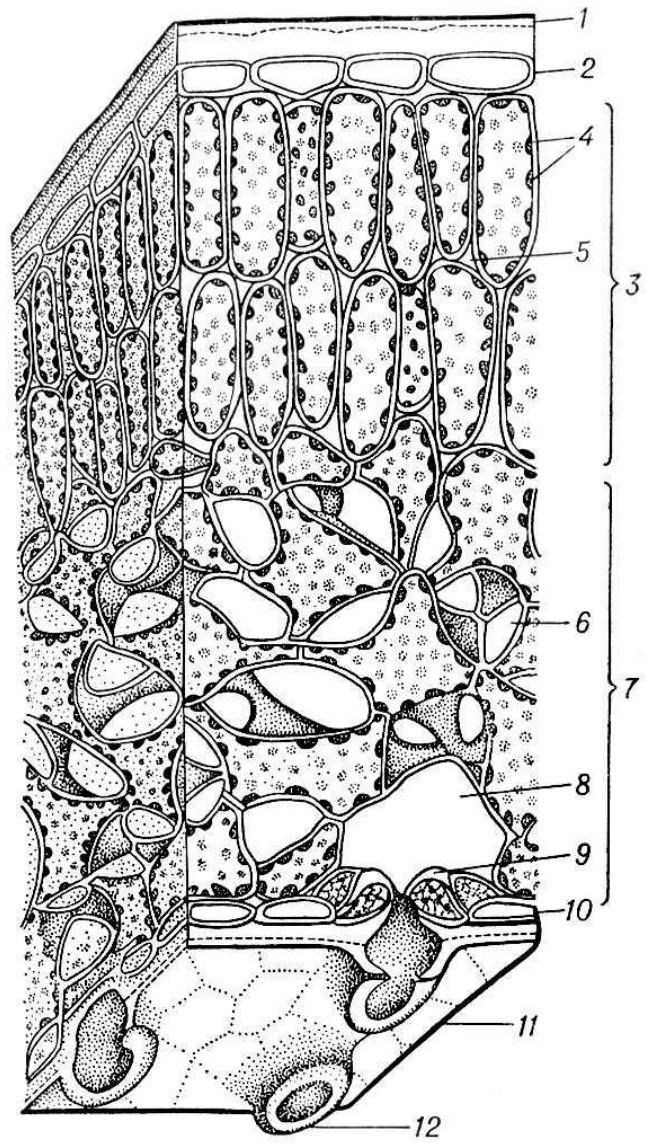
Листья, у которых столбчатый мезофилл ориентирован к верхней стороне, называют **бифациальными**. В клетках столбчатого мезофилла содержится 75% и более всех хлоропластов мезофилла, поэтому их основная **функция** – **фотосинтез**.

Губчатый мезофилл ориентирован к абаксальной стороне, более многослойный. Клетки округлые, много межклетников. Встречаются склереиды, смоляные ходы, млечники, кристаллы. Конусовидной формы клетки, примыкающие к палисадному мезофиллу, называются **собирательными**. Основная **функция** газообмен и транспирация.





Анатомическое строение листа георгины: 1 — кутикула; 2 — эпидермис; 3 — колленхима; 4 — палисадная паренхима; 5 — устьице; 6 — губчатая паренхима; 7 — флоэма; 8 — проводящий пучок; 9 — склеренхима; 10 — ксилема.



Проводящая система листа. В мезофилле располагаются коллатеральные закрытые проводящие пучки. Ксилема ориентирована к верхней, а флоэма – к нижней стороне листовой пластинки. Пучки средней жилки наиболее крупные, остальные более мелкие. Ксилема включает кольчатые или спиральные сосуды, флоэма – ситовидные трубки с очень крупными клетками-спутниками. Проводящие пучки окружены паренхимной **обкладкой**, благодаря которой увеличивается поверхность контактов между мезофиллом и проводящими тканями.

Механическая система. Прочность листовой пластинки достигается за счет **сендвичевой** конструкции, **сети жилок**, субэпидермальных тяжей **колленхимы** или **склеренхимы**, располагающихся вдоль крупных жилок и разных типов **склереид**. У многих растений обкладка смыкается с тяжами механической ткани, образуя вертикальные пластинки, имеющие вид **двутавровой балки**.

Крупные жилки также играют **барьерную** функцию, подразделяя внутренние ткани на изолированные компартменты. Частичное повреждение эпидермы, не ведет к отмиранию всей листовой пластинки.

Листья злаков

Листья злаковых растений влагалищные линейные, могут быть плоскими или согнутыми вдоль средних жилок.

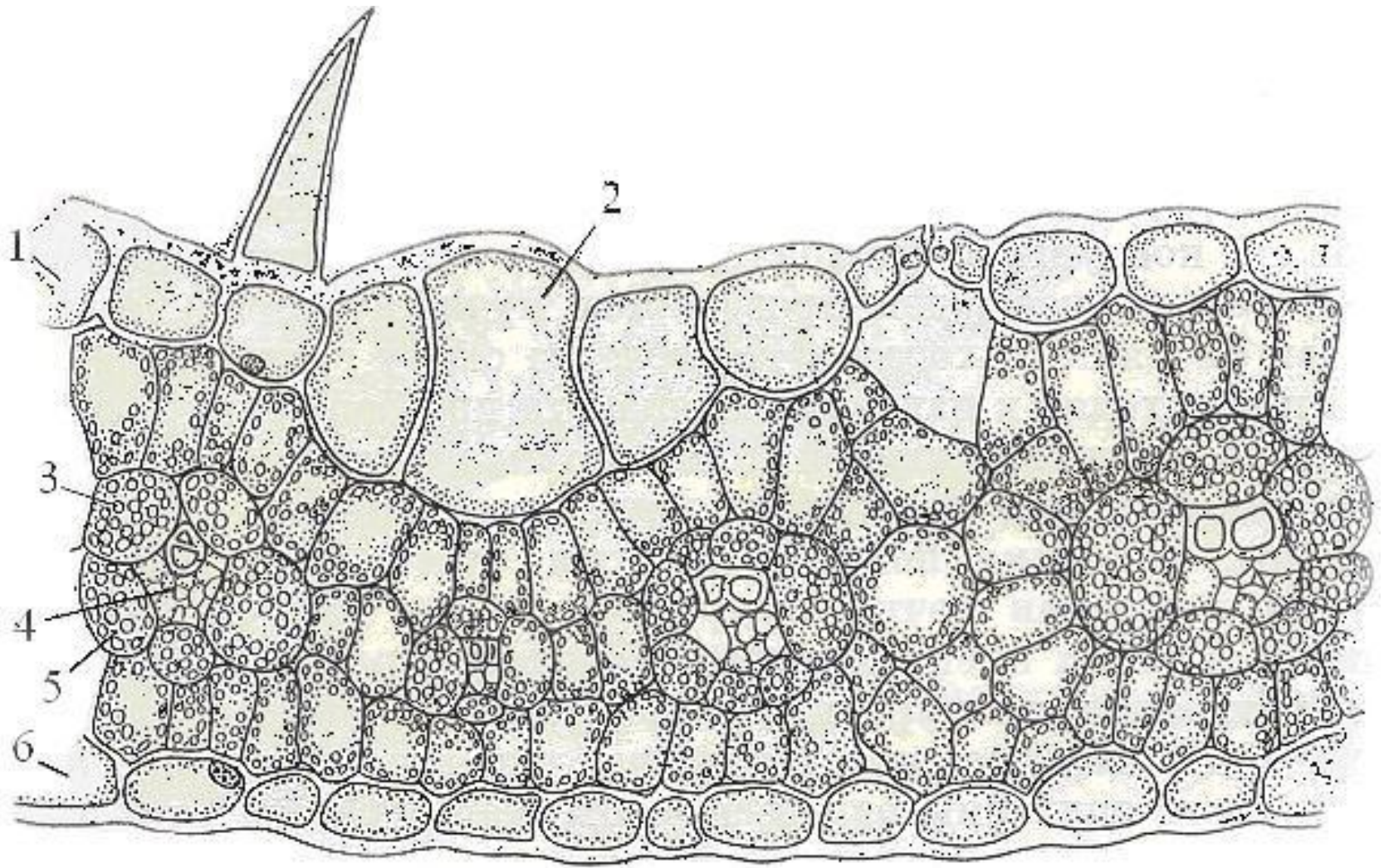
Лист покрыт эпидермой и часто инкрустирован кремнеземом. Эпидерма состоит из длинных и отчленяющихся от них коротких клеток. Кроме этого в ней имеются **пузыревидные** или **моторные** клетки, которые располагаются над средней жилкой и по обе стороны от нее. Это крупные тонкостенные клетки, заполненные клеточным соком, грушевидной или округлой формы. Теряя воду, они помогают свертываться листу в трубочку в сухую погоду.

Устьица у вертикально расположенных листьев располагаются с двух сторон продольными рядами.

Мезофилл листа **однородный**, состоящий из округлых или угловатых клеток.

Проводящие пучки закрытые коллатеральные, окружены паренхимной **обкладкой**.

Механическая ткань хорошо развита, преобладает склеренхима.



Листья хвойных растений.

У хвойных растений листья многолетние, сохраняются на растении от 3 до 10 лет. Имеют приспособления к уменьшению испарения, связанные с игловидной формой и анатомическим строением.

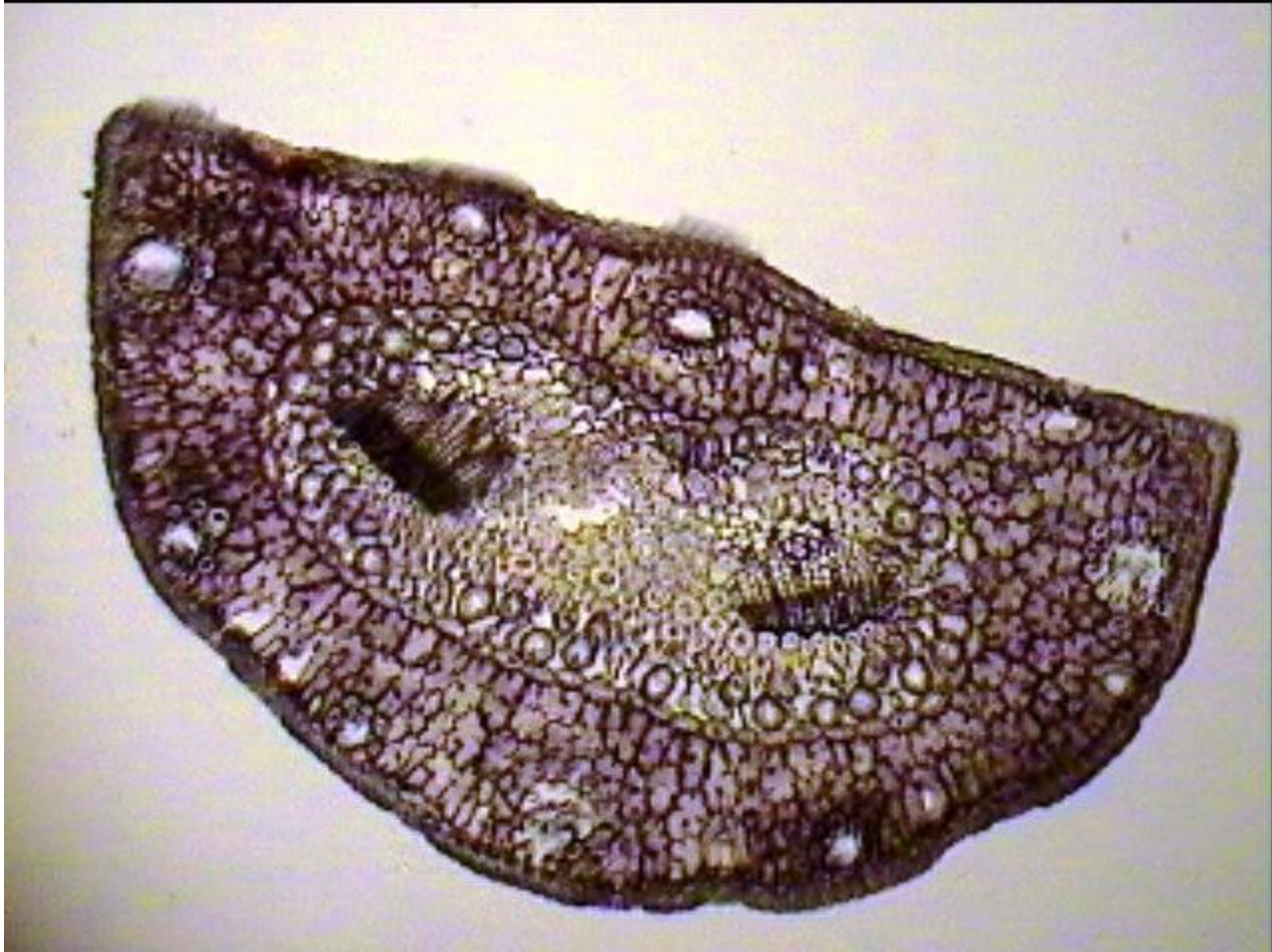
Строение хвоинки сосны обыкновенной. У сосны хвоинки расположены по две на брахибластах. Листья в поперечном сечении полукруглые, верхняя сторона плоская, а нижняя выпуклая.

Эпидерма состоит из клеток прямоугольной формы, все стенки утолщены, наружные покрыты кутикулой с восковым налетом. Клеточная полость узкая, поровые каналы расположены по диагонали клетки. Устьица расположены ниже уровня эпидермы, устьичная щель прикрыта зернышками воска. Клетки эпидермы со временем одревесневают. Под эпидермой находится **гиподерма**, состоящая из утолщенных одревесневших клеток. Эпидерма и гиподерма обуславливают жесткость, кожистость и прочность листа.

Под гиподермой находится **складчатый мезофилл**. Складки позволяют увеличить общую поверхность клеток. В мезофилле располагаются смоляные ходы, выстланные эпителием, выделяющим живицу в полость канала и окруженные толстостенными клетками обкладки.

Под мезофиллом залегает **эндодерма с поясками Каспари**, аналогичная корню.

Проводящая система образована двумя закрытыми коллатеральными пучками, соединенными тяжем склеренхимы. Вокруг них располагается **трансфузионная ткань**, участвующая в проведении веществ.





4. Листопад.

Листопадность возникла как приспособление к неблагоприятным климатическим условиям, связанным с сезонностью климата умеренной зоны.

Растения, сбрасывающие листья ежегодно, называются **листопадными**. У хвойных, называемых «**вечнозелеными**» листья живут несколько лет и опадают не все сразу, а заменяются постепенно.

У лиственных древесных пород подготовка к листопаду начинается задолго до сбрасывания листьев. Пусковым механизмом является сокращение длины дня.

Пожелтение листьев связано с разрушением хлорофилла, и проявлением желтых пигментов – каротиноидов, а покраснение – с накоплением в вакуолях пигмента антоциана.

Углеводы перемещаются в зимующие органы, листья обогащаются вредными веществами – серой, хлором, кальцием, кремнием и др.

У основания листа происходит образование **отделительного**, или **разъединяющего** слоя – поперечной пластинки из тонкостенных клеток. На стебле в этом месте образуется **защитный** слой из перидермы. Клетки отделительного слоя ослизняются и лист опадает под тяжестью собственного веса. На месте опавшего листа на стебле образуется **листовой рубец**.

Благодаря листопаду растение освобождается от ненужных продуктов обмена веществ, переносит неблагоприятные периоды времени, после перегнивания листьев содержащиеся в них вещества минерализуются и образуют перегной.