Морфология листа

1. Морфологическое строение листа

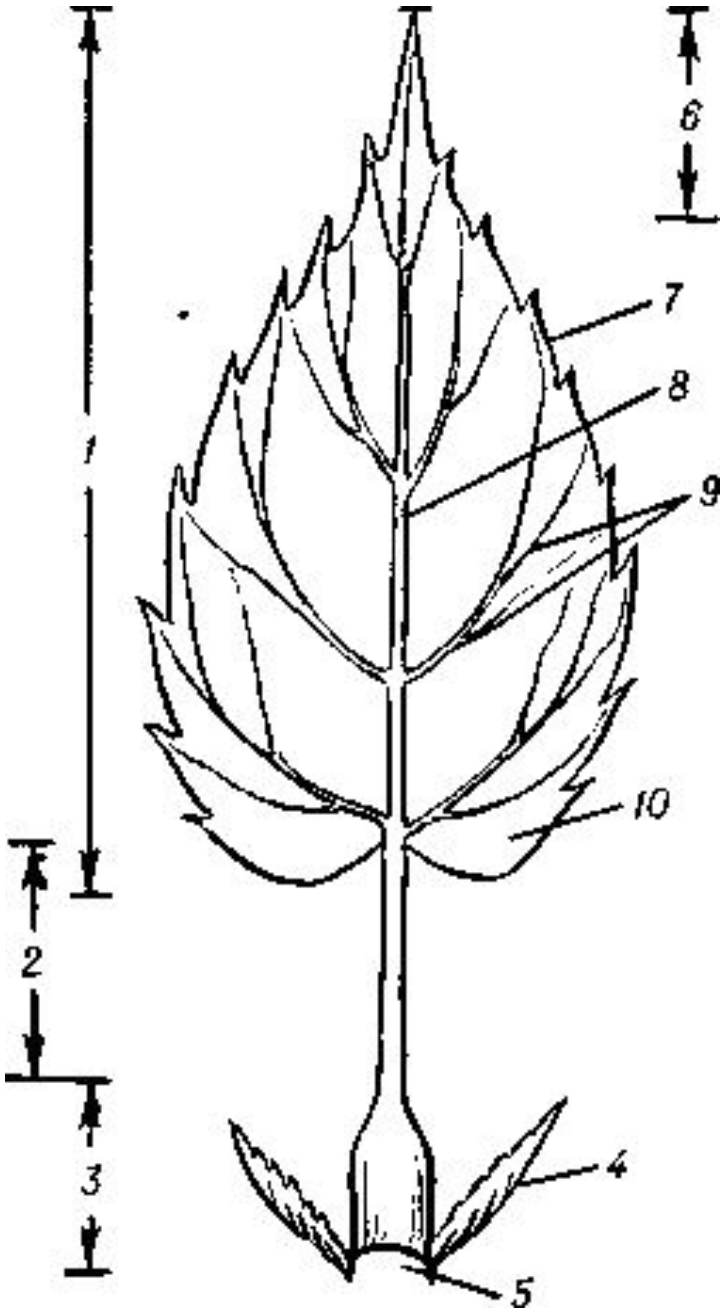
Лист – вегетативный боковой плоский орган растения с ограниченным верхушечным ростом.

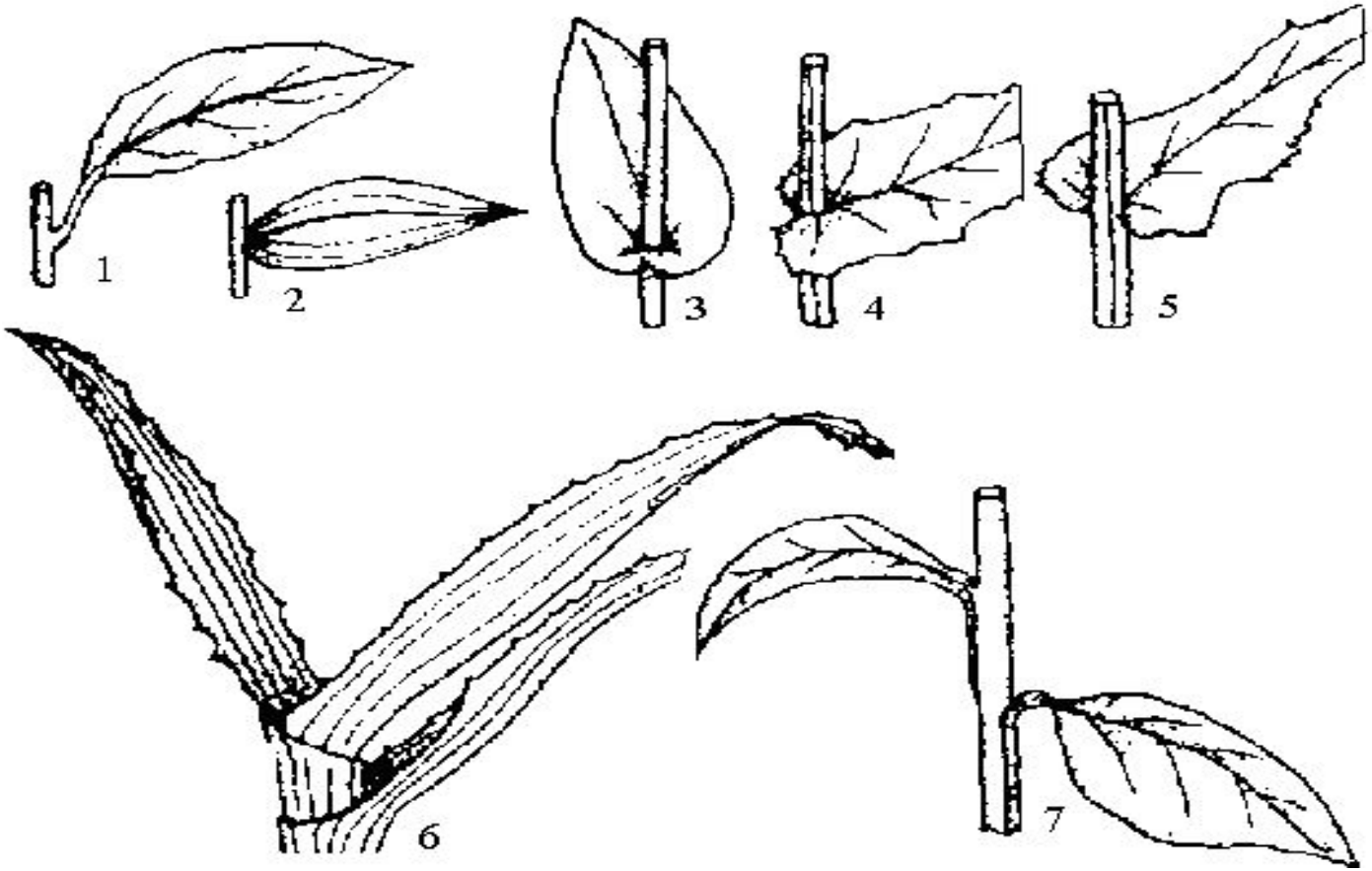
Функции

основные	***дополнительные***
фотосинтез, газообмен, транспирация	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***.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10


1
2
3
4
5
6
7

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 внутрипочечную фазу и ***фотосинтеза*** по внепочечную 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)*** посредине – 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)*** посредине – овальный или эллиптический; ***в)*** ближе к верхушке – обратнояйцевидный.

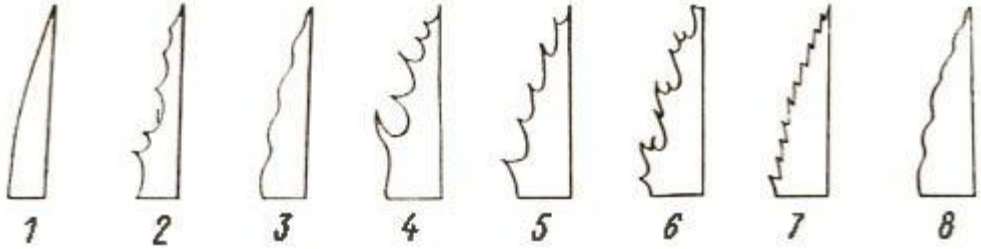
3. Если длина > ширины в 3 – 4 раза, а наибольшая ширина находится:

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

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

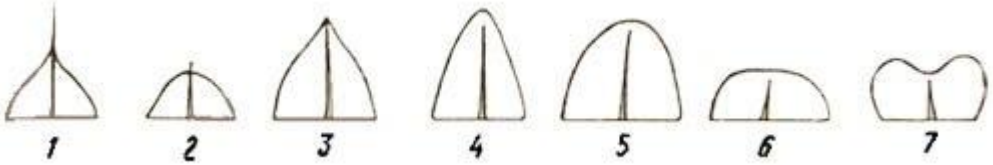
По сходству с какими-либо предметами различают листья: ***шиловидные***, ***игловидные***, ***сердцевидные***, ***почковидные***, ***стреловидные***, ***копьевидные***, ***щитовидные***, ***чешуйчатые*** и др.

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



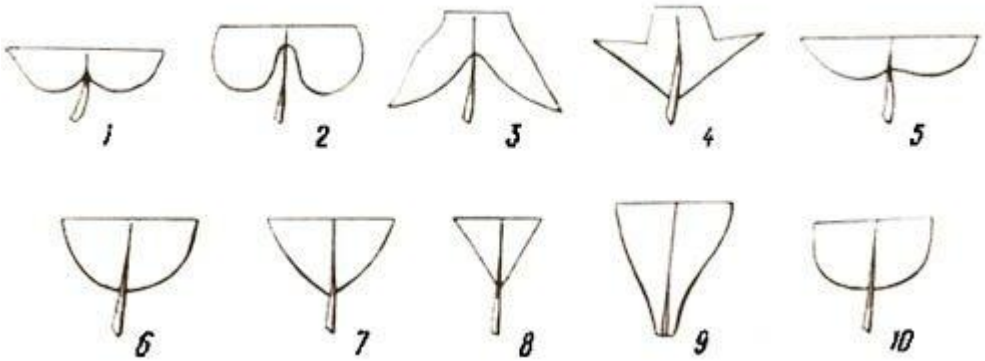
Основные типы края листа

1. Цельнокрайний; **2.** Выемчатый; **3.** Волнистый; **4.** Шиповатый; **5.** Зубчатый; **6.** Двоякорзубчатый; **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

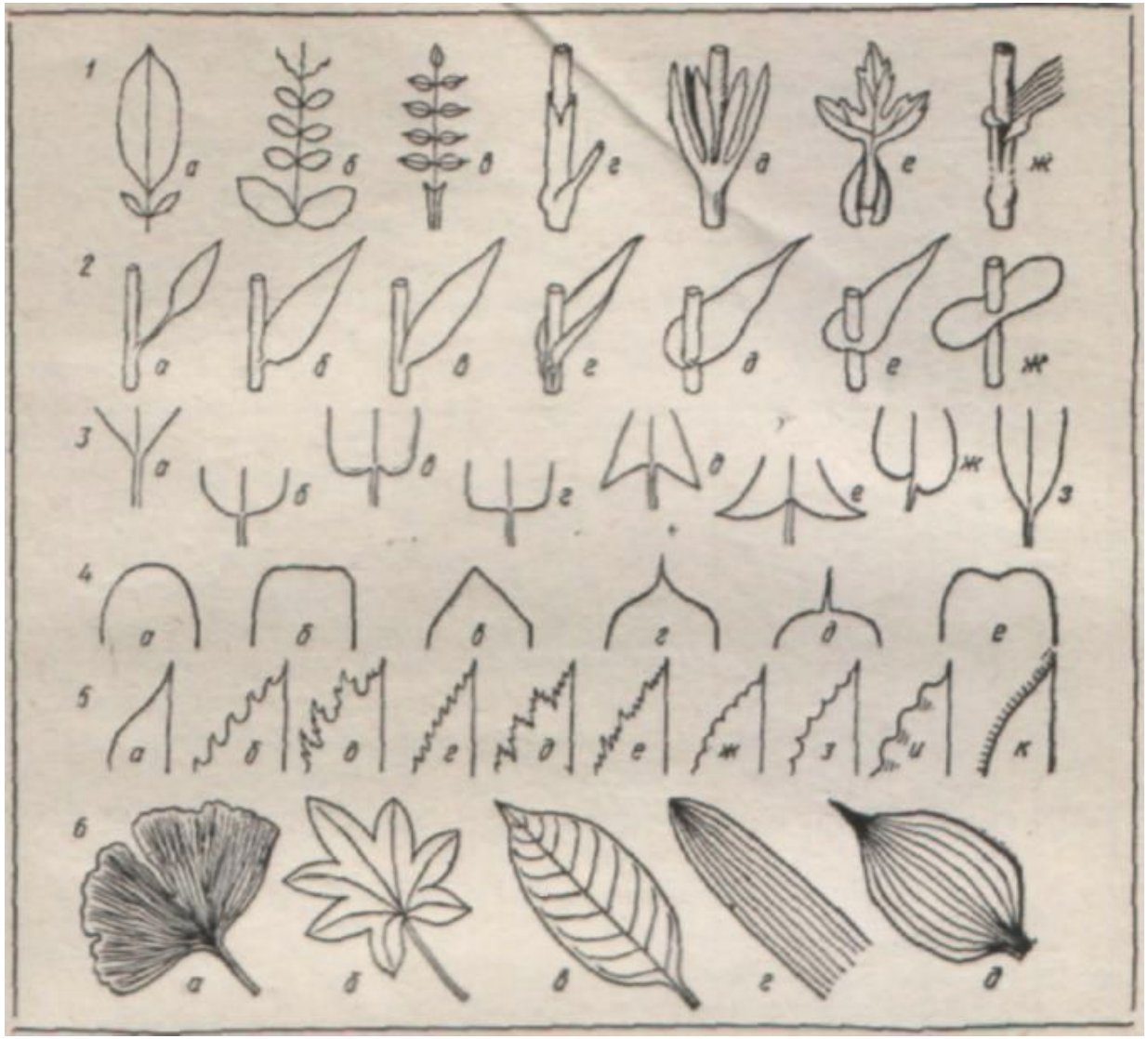


Формы основания листовой пластинки

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 1½-2 раза	яйцевидный	эллиптический	обратно-яйцевидный
Длина превышает ширину в 3-4 раза	узко-яйцевидный	ланцетный продолговатый	обратно-узко-яйцевидный
Длина превышает ширину более чем в 5 раз	линейный		

2


1
а б в г д е ж
2
а б в г д е ж
3
а б в г д е ж з
4
а б в г д е
5
а б в г д е ж з и к
6
а б в г д

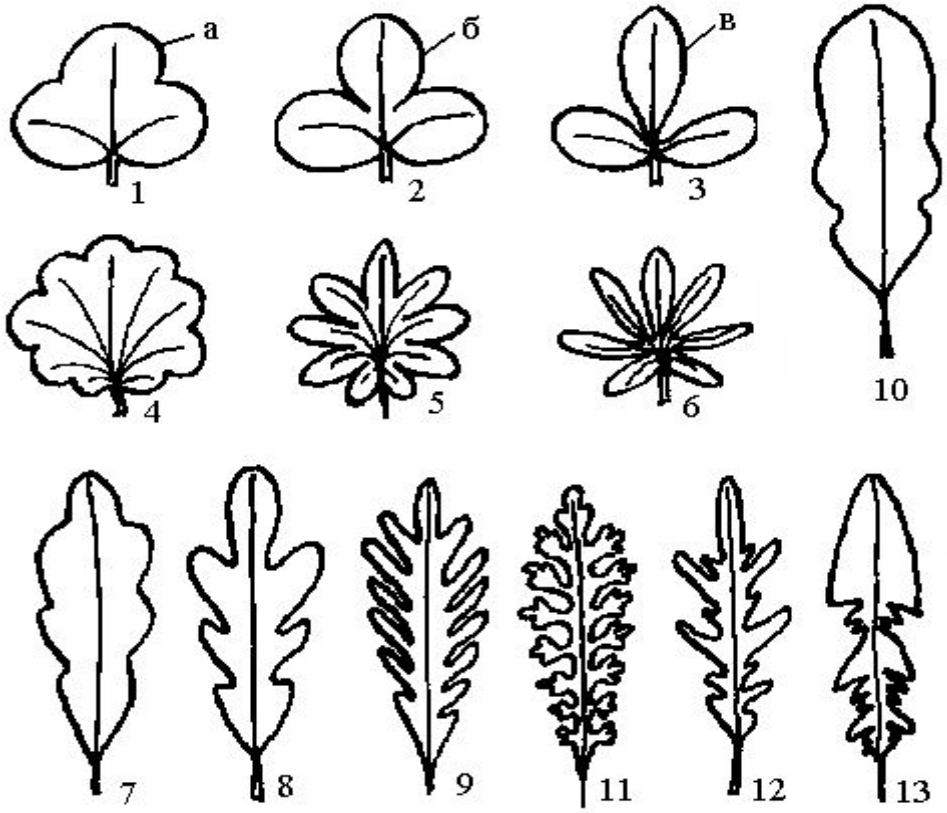
Классификация простых расчлененных листьев.

Если края имеют вырезы до ***1/8*** ширины пластинки или ***¼*** 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,*** в 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.

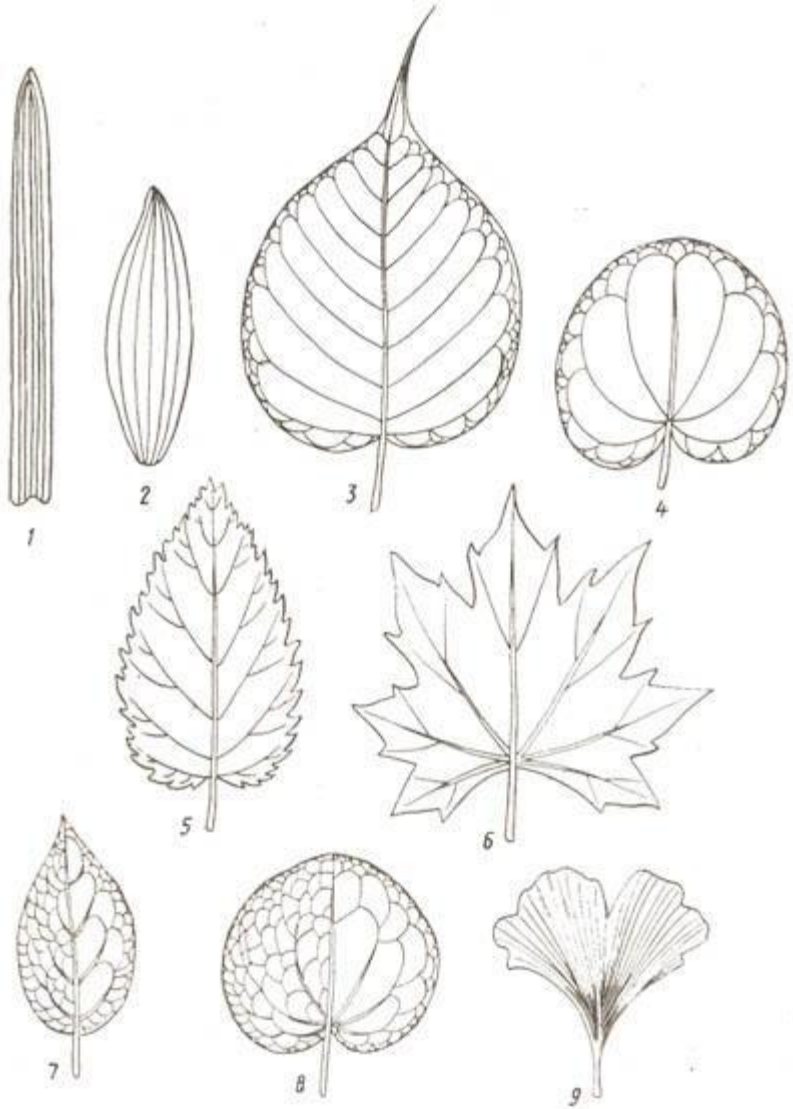
1	тройчато- (трех-)	пальчато-	перисто-
Простые листья: лопастной менее чем до половины ширины полупластинки		с лопастями	
Простые листья: раздельный глубже половины ширины полупластинки		с долями	
Простые листья: рассеченный до основания		с сегментами	
Сложные листья. Листочки на черешочках с сочленениями		с листочками	


а
б
в
1
2
3
4
5
6
10
7
8
9
11
12
13

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 хар-ся 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.

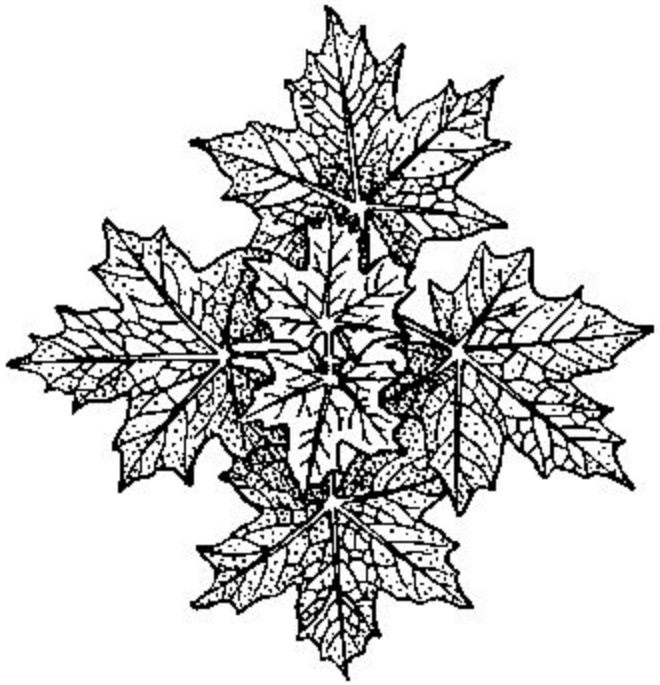
Срединные листья – это типичные листья растения, участвующие в ***фотосинтезе***.

Однако и среди них могут быть различия, которые проявляются в листовой мозаике, анизофиллии и гетерофиллии.

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.

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

Гетерофиллия (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 внутрипочечную*** и ***открытую внепочечную***. Первая более продолжительная и сложная, вторая – кратковременная.

Внутрипочечная фаза проходит в течение вегетационного периода предыдущего года. Листья закладываются в конусе нарастания побега экзогенно. Группа клеток делится периклинально и антиклинально, образуя листовой бугорок, 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 листовой 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 образуется.

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 развертываются 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. Эпиддерма 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. hypo- 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. epi – над, сверху) листья.

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

Функции эпидермы – защита внутренних тканей, газообмен и транспирация.

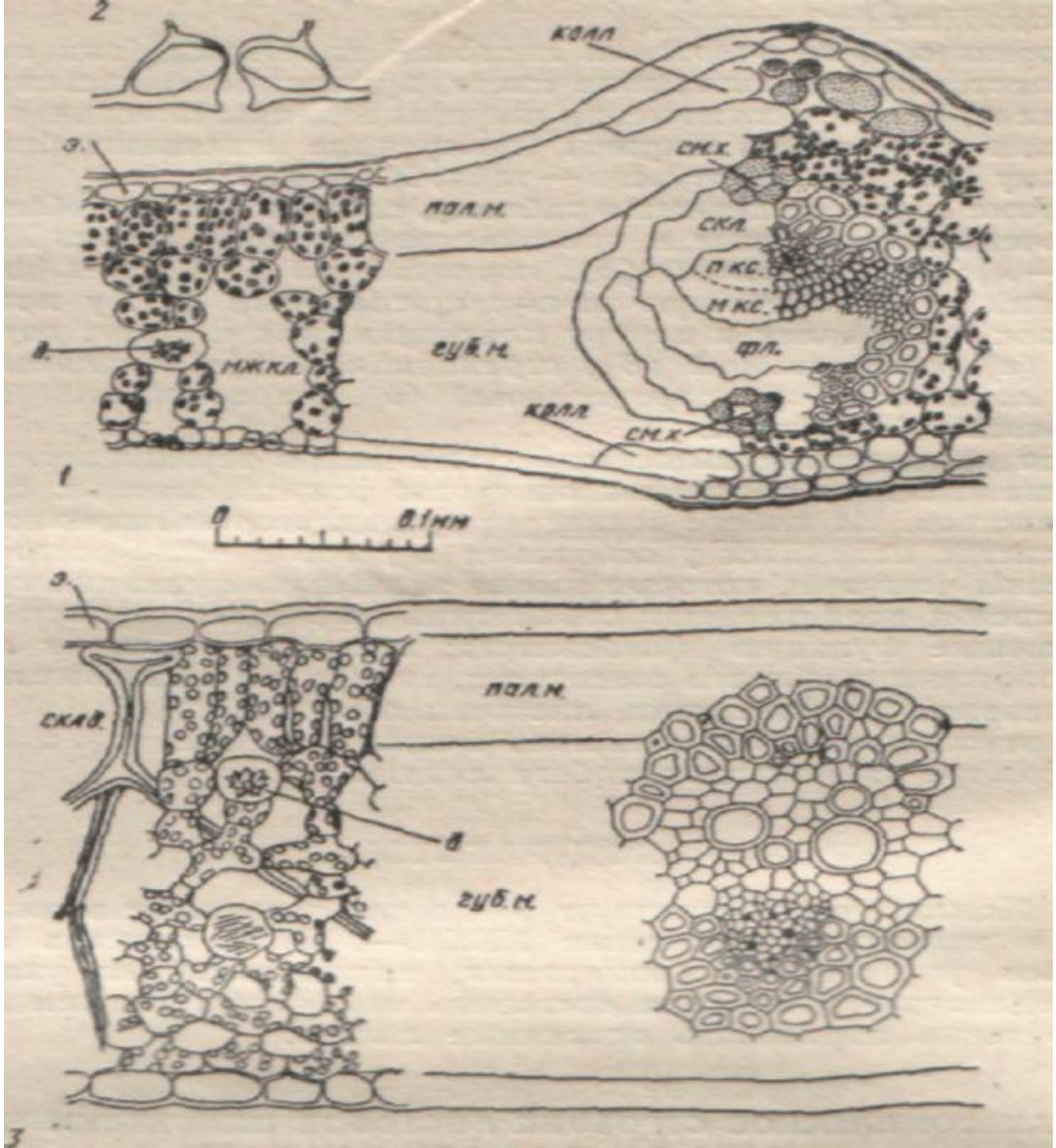
Мезофилл. Внутреннюю часть листа составляет основная ткань – ***мезофилл***, ***хлоренхима*** или ***ассимиляционная ткань***.

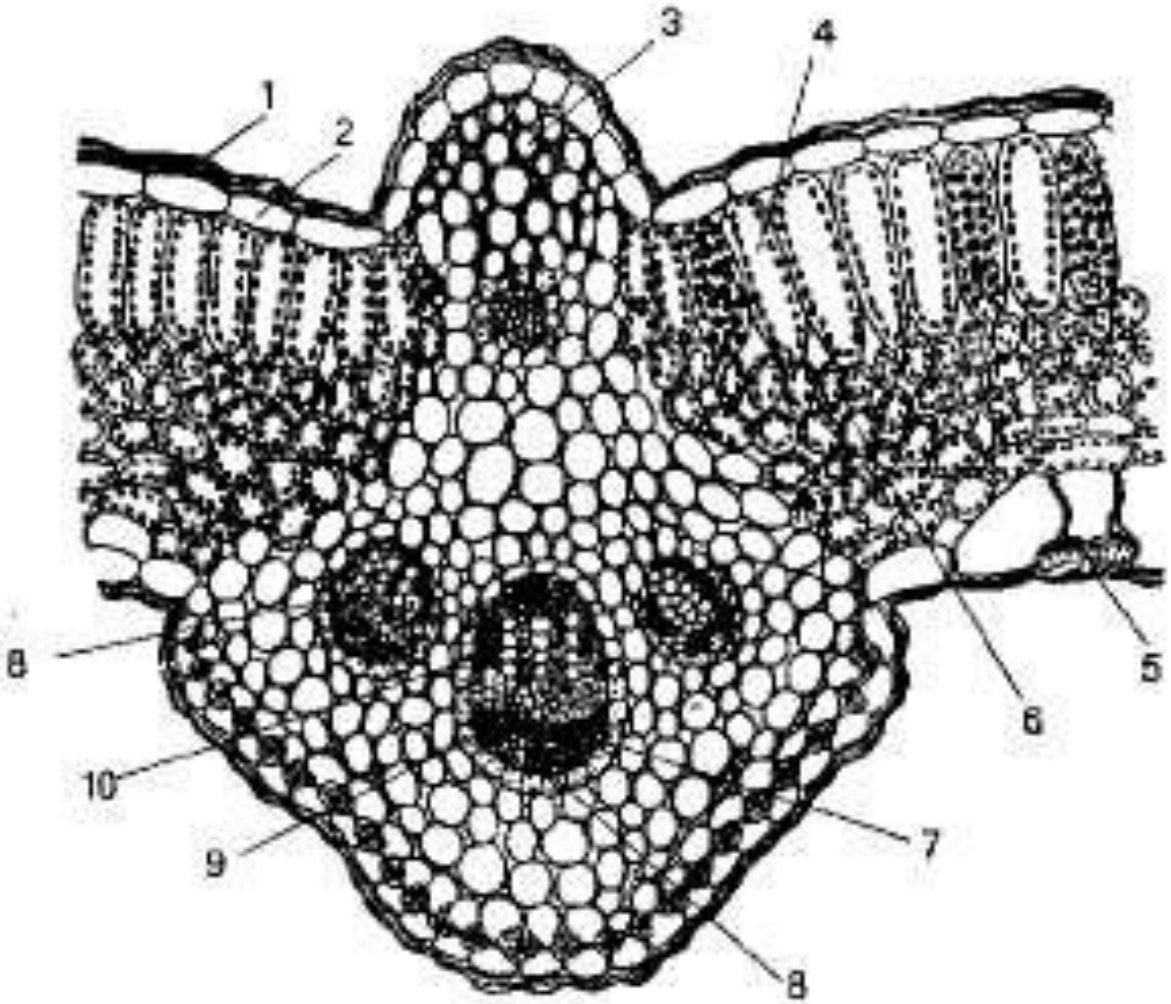
У двудольных растений мезофилл дифференцирован на столбчатый или и губчатый.

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.

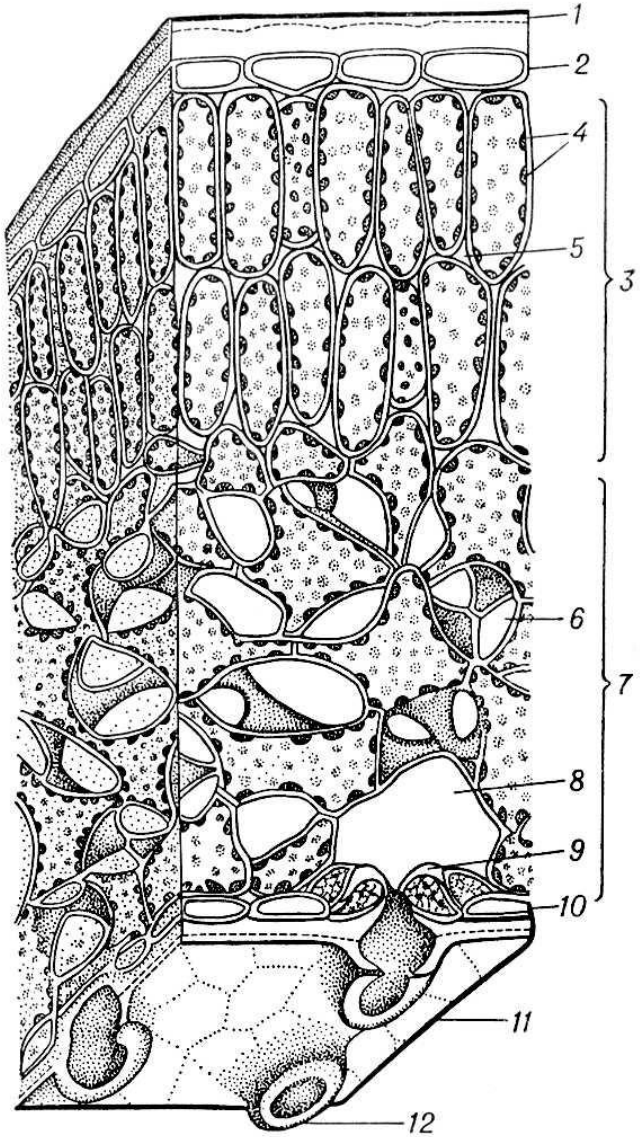
Листья, у которых столбчатый мезофилл ориентирован к верхней стороне, наз-т, ***бифациальными***. В клетках столбчатого мезофилла содержится 75% и более всех хлоропластов мезофилла, поэтому их основная ***функция*** – ***фотосинтез***.

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.


2
колл
э.
см.х.
пол.м.
скл.
п.кс.
м.кс.
в.
губ.м.
мж.кл.
фл.
колл
см.х
1
0
0.1мм
э.
пол.м.
скл.в.
в
губ.м.
3



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.


1
2
4
5
3
6
7
8
9
10
11
12

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.

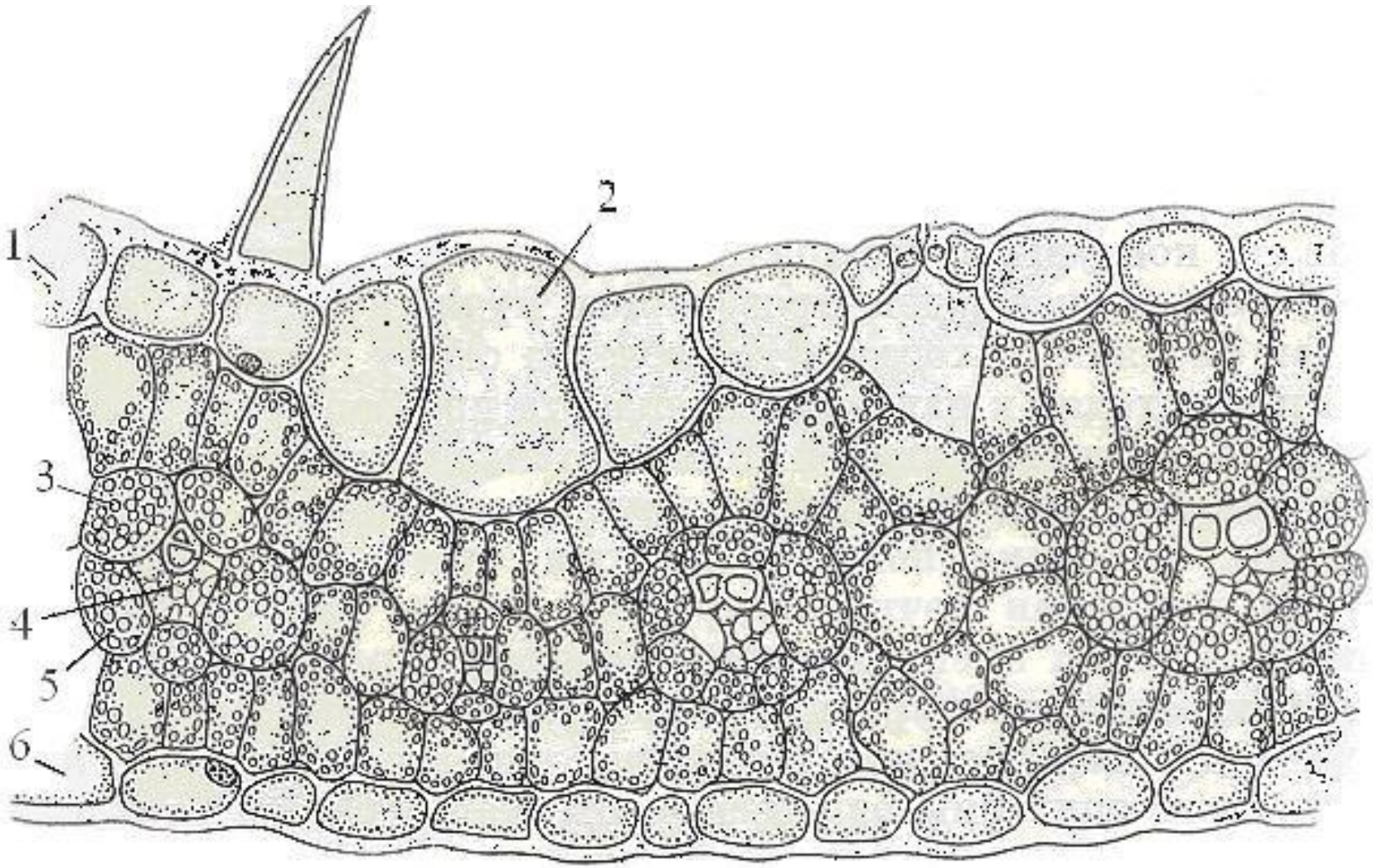
Лист покрыт эпидермой и часто инкрустирован кремнеземом. Эпидерма состоит из длинных и отчленяющихся от них коротких клеток. Кроме этого в ней имеются ***пузыревидные*** или ***моторные*** клетки, которые располагаются над средней жилкой и по обе стороны от нее. Это крупные тонкостенные клетки, заполненные 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.


1
2
3
4
5
6

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.

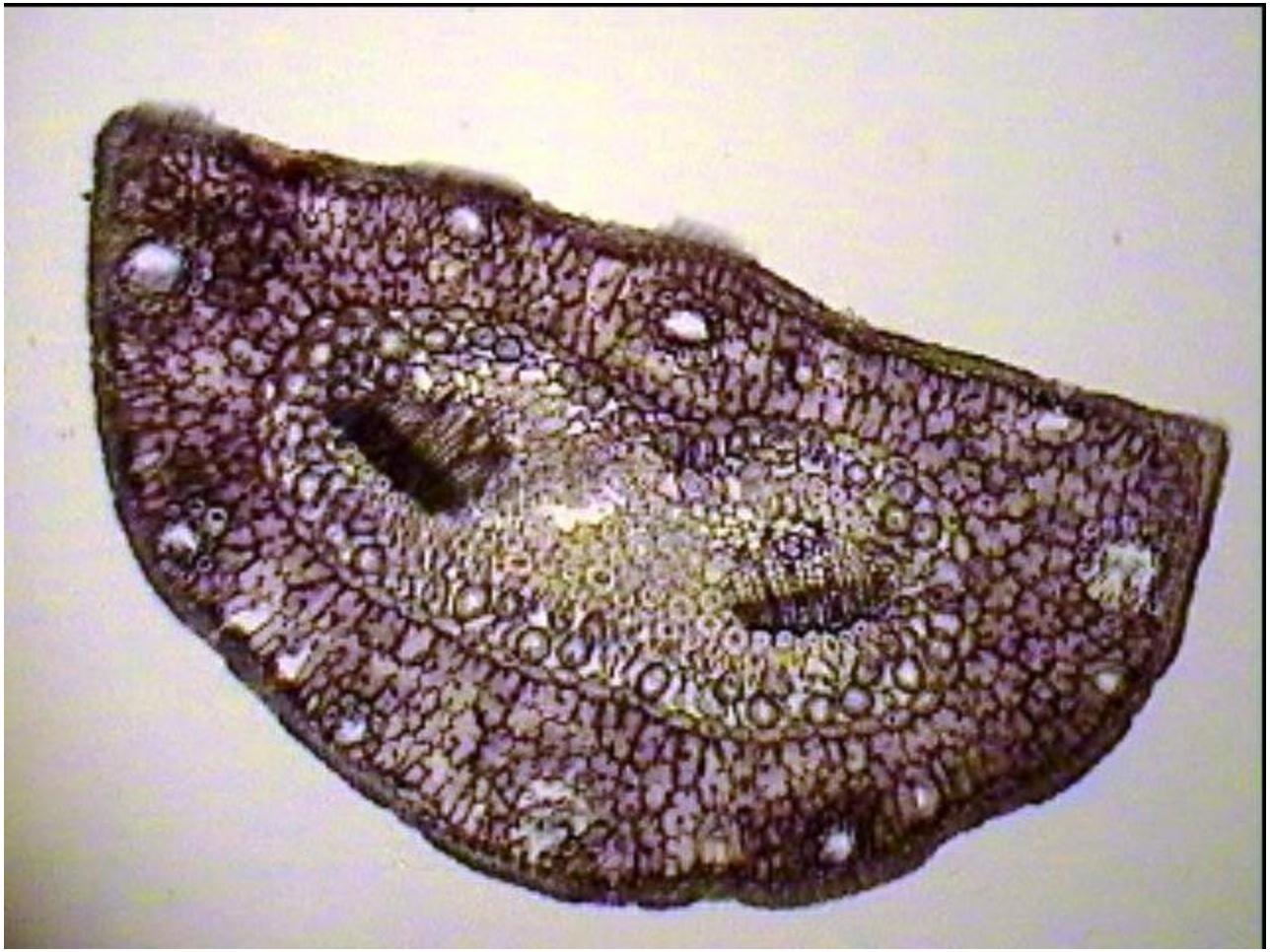
Строение хвоинки сосны обыкновенной. У сосны хвоинки расположены по две на брахибластах. Листья в поперечном сечении полукруглые, верхняя сторона плоская, а нижняя выпуклая.

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 обусловливают жест кость, 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.



ЭПИДЕРМИС
ГИПОДЕРМА
КУТИКУЛА
ЭНДОДЕРМА
ФЛОЭМА
КСИЛЕМА
ПАРЕНХИМА
ПАРЕНХИМА СОСУДИСТО-ВОЛОКНИСТОГО ПУЧКА
СМОЛЯНОЙ ХОД
МЕХАНИЧЕСКАЯ ТКАНЬ СОСУДИСТО-ВОЛОКНИСТОГО ПУЧКА

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.