

Лекция №8.

ТЕМА ЛЕКЦИИ: СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ

План лекции:

- 1. Лист — надземный вегетативный орган растения*
- 2. Морфологические параметры листьев*
- 3. Продолжительность жизни листьев*
- 4. Анатомическое строение листьев*
- 5. Особенности строения листа злаков*

1. Лист — надземный вегетативный орган растения. В процессе эволюции он возник как боковой вырост стебля. Уплотнение этого выроста связано с приспособлением к выполнению основных функций: фотосинтеза, газообмена и транспирации. Кроме того, лист может быть органом вегетативного размножения, местом отложения питательных веществ. Листья различных растений имеют самую разнообразную форму и размеры, но все они обладают общими чертами строения.

Части листа. Плоская расширенная часть листа называется пластинкой. Пластинка прикрепляется к стеблю черешком, который обеспечивает пространственную ориентацию по отношению к свету. Листья с черешками называются *черешковыми*. Нередко лист не имеет черешка. Такие листья называют сидячими (мак).

У многих растений (злаки, осоки, орхидные, зонтичные) нижняя часть листа расширена и охватывает стебель в виде желобка или трубки. Эта часть листа называется *влагалищем*. Влагалище прикрывает узел и предохраняет его от повреждения. У некоторых злаков листья не имеют пластинки и представлены одним влагалищем, выполняющим функцию как фотосинтеза, так и транспирации. У многих злаков на границе влагалища и пластинки имеется пленчатый вырост — язычок. В ряде случаев вместо язычка — пучок волосков, реснички. Верхние уголки влагалища имеют клиновидные выросты — ушки, охватывающие стебель.

Многие растения (преимущественно двудольные) у основания листа имеют листовидные выросты — прилистники. Они обычно меньше самого листа и представляют часть листовой пластинки, отделившуюся в процессе эволюции. Как и листья, прилистники могут превращаться в чешуйки и колючки. Срастаясь, прилистники образуют *раструб* (гречишные).

2. Морфологические параметры листьев:

1. Способ прикрепления к стеблю: черешковые, сидячие, низбегающие, пронзенные и др. (рис. 57).

2. Форма листовой пластинки: определяется отношением длины к ширине и характером верхушки и основания. Верхушка: острая, оттянутая, тупая, округлая, выемчатая, заостренная. Основание: клиновидное, узкоклиновидное, ширококлиновидное, низбегающее, усеченное, округлое, выемчатое, сердцевидное. Форма листьев — округлая, широкоэллиптическая, яйцевидная и т. д.

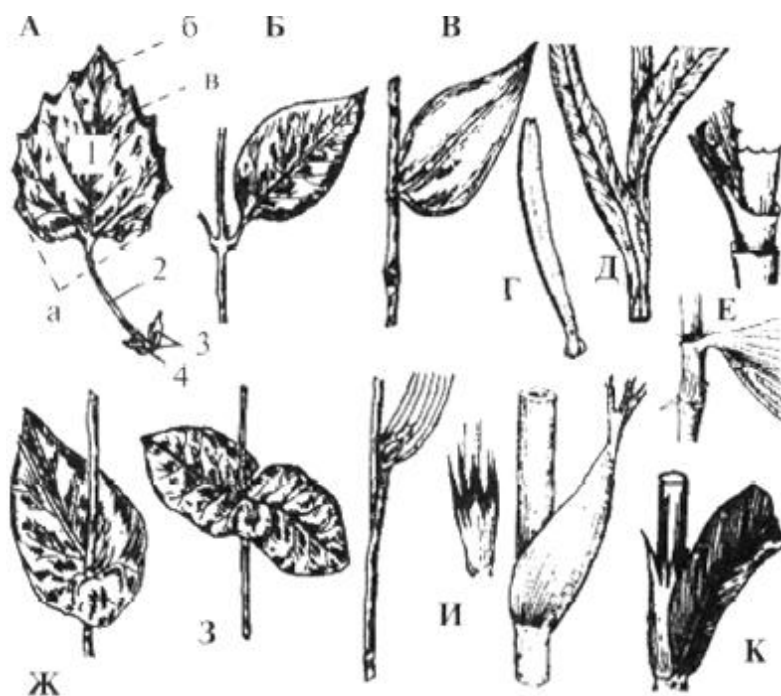


Рис. 57. Способы прикрепления листьев к стеблю:

1 — листовая пластинка и ее части: а — основание, б — верхушка, в — край; 2 — черешок; 3 — прилистники; 4 — основание листа;

А — полный лист; Б — лист короткочерешковый без прилистников; В — лист сидячий, прикрепленный основанием; Г — лист с листовой подушкой; Д — лист

низбегающий; *E* — листья стеблеобъемлющие; *Ж* — лист пронзенный; *З* — листья супротивные, сросшиеся, пронзенные; *И* — листья с влагалищем; *К* — лист с раструбом

3. По характеру края — цельнокрайние, зубчатые, пильчатые, городчатые и т. д.

4. Жилкование: *простое* (одна жилка у моховидных, плаунов, элодеи); *дихотомическое* — вильчатое (у гинкго); *пальчатое* и *перистое* (сетчатое, петлевидное, краебежное), *дуговое* и *параллельное* — несколько неветвящихся жилок, соединенных анастомозами.

5. Степень изрезанности: лопастные (лопасти), отдельные (доли), рассеченные (сегменты).

6. Степень сложности: простые и сложные (пальчато- и перистосложные).
Общий черешок — *рахис*.

Морфология отдельных листочков сложных листьев соответствует морфологии простых листьев. Наиболее примитивными являются простые листья, более совершенными — сложные.

Листья могут быть опушенными и неопушенными.

На одном побеге образуются листья неодинаковые по величине, форме, окраске. Различают *три формации листьев*: низовую, срединную, верхушечную. *Низовая* — видоизмененные листья в связи со специализированной функцией (семядольные, почечные чешуи, редуцированные листья корневищ и надземных побегов). *Срединная* — основная масса листьев растения. *Верхушечная* — листья, расположенные на цветоносных побегах, прицветники, обертки. Различие срединных листьев одного побега называется гетерофилия (экологическая, возрастная), листовая мозаика.

3. Продолжительность жизни листьев: сосны — 2 года, лавровишни, плюща, олеандра — 1–3 года, брусники, толокнянки — 1–4 года, ели — 5–12 лет, африканской вельвичии — свыше 100 лет. У большинства растений листья живут один вегетационный период, опадают при наступлении зимы

или засушливого периода. У эфемеров они функционируют 4–5 недель. Листопад — защитное приспособление для уменьшения испарения и выделения из растений некоторых продуктов обмена (кристаллы солей).

Размеры листьев сильно варьируют. Например, у некоторых пальм они достигают в длину 20 м, а в ширину — 12 м. Большие листья у бананов. Из растений нашей умеренной зоны крупные листья имеют борщевик, кукуруза (длина 0,5–1,5 м). Другие растения (клюква) имеют мелкие листья (ширина 0,5–1 см, длина 1–5 см).

Благодаря многоярусному расположению и возможности различной пространственной ориентации, общая поверхность листьев во много раз превышает занимаемую растением площадь. Отношение площади листьев к площади, занимаемой растением, называется *листовым индексом*. У культивируемых растений он может быть 4, 7, 12, что очень важно для ассимиляционной продуктивности растений. У лекарственных растений листовой индекс показывает относительные возможности запасов надземной массы и заготовки листьев.

Видоизменения листьев (рис. 58). У многих растений наблюдаются различные видоизменения листа. Например чешуи, прикрывающие почки древесных и кустарниковых растений, играют защитную роль. Своеобразными изменениями листьев являются семядоли — органы запаса в семенах. У большинства двудольных растений при прорастании семян семядоли выносятся на поверхность, зеленеют и служат первыми фотосинтезирующими органами. После образования настоящих листьев они обычно отмирают. Филлодии — черешок уплощается и выполняет функции листовой пластинки. Листья, подобно стеблям, могут видоизменяться в колючки и усики. В колючки могут переходить различные части листа:

кончики жилок (чертополох, осоты), центральная жилка (астрагал), прилистники (белая акация), часть листьев (барбарис). Все формы перехода от нормальных листьев к колючкам можно наблюдать у верблюжьей колючки.

Считается, что колючки защищают от поедания животными. Однако колючки спасают от поедания не все растения (верблюжья колючка), а многие из них, освобожденные от колючек, не поедаются животными. Колючки сохраняют растения в условиях сухого климата, недостатка влаги.

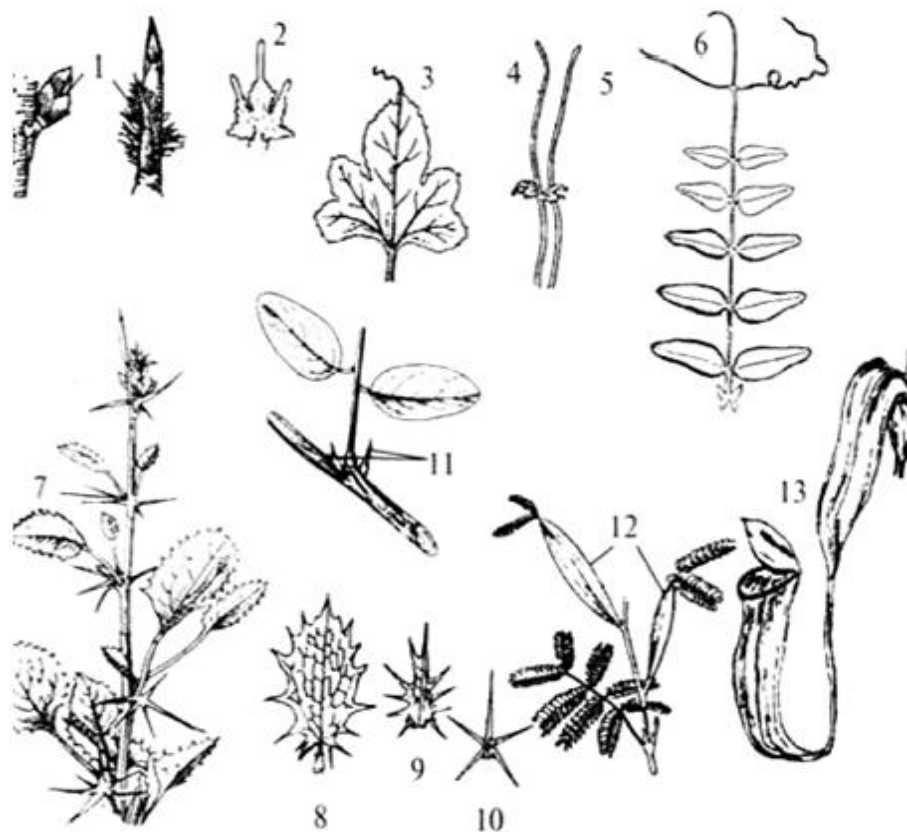


Рис. 58. Метаморфозы листа:

1 — почечные и кроющие чешуи; 2–5 — стадии видоизменения частей листа в усики; 6 — усики — видоизменения рахиса и верхних листочков сложного листа; 7 — колючки — видоизмененные листья; 8–10 — стадии превращения частей листа в колючки; 11 — прилистники, видоизмененные в колючки; 12 — филлодии — уплощенные фотосинтезирующие черешки; 13 — ловчий аппарат насекомоядного растения

Превращение листьев в усики широко распространено в семействе Бобовых. В усики превращаются центральные жилки только верхних или нескольких листочков — простые усики (горох, вика), весь лист (некоторые чины), черешок листа (ломонос, настурция).

Таким образом, колючки и усики могут быть листового и стеблевого происхождения. Органы различного происхождения, но имеющие сходное

строение и выполняющие одинаковую функцию, называются *аналогичными* (колючки барбариса и розы). Органы, имеющие одинаковое происхождение, *гомологичными* (лист-колючка, лист-филлодий, лист-ловушка).

Известно свыше 400 видов растений, у которых листья превратились в улавливающие аппараты, с помощью которых они ловят насекомых и таким образом имеют дополнительное питание (венерина мухоловка, росянка, пузырчатка).

4.Анатомическое строение листьев. Анатомическая структура листа формируется в конусе нарастания одновременно со стеблем. Покровы листа являются продолжением покрова молодого стебля, проводящая система его вливается в проводящую систему стебля. Пучки, выходящие из листа, образуют в стебле *листовые следы*. В строении черешка листа и стебля можно обнаружить много схожих черт, что подчеркивает общность их происхождения.

Одновременно с этим имеются и существенные различия, обусловленные специфичными функциями листа (фотосинтез и транспирация), а также недолговечностью его по сравнению со стеблем.

Начиная с формирования в конусе нарастания, лист растет своей верхней частью. Затем верхушечный рост затухает, растет вся пластинка и постепенно зона роста сохраняется лишь в нижней части листа. Последним формируется черешок путем наращивания его верхней части. Обычно форма листа складывается сразу после развертывания почки. Затем идет лишь увеличение пластинки за счет разрастания клеток.

Однако листья злаков и некоторых других однодольных растений могут длительное время расти в длину за счет зоны меристематических клеток в нижней части пластинки, подобно вставочному росту стебля злаков.

Пучки в листьях однодольных растений закрытые, коллатерального типа, как и пучки стебля. В листьях двудольных растений камбий имеется в крупных жилках. Деятельность его затухает к периферии. Мелкие жилки

имеют только первичную структуру, сформированную прокамбием. Следовательно, вторичные изменения не играют существенной роли в строении листа.

С обеих сторон лист покрыт эпидермой, защищающей внутренние ткани от высыхания и неблагоприятных условий среды. Защитная функция эпидермы усиливается наличием кутикулы, воскового налета и различного рода выростов. Газообмен фотосинтезирующих клеток осуществляется через устьица.

Между двумя слоями эпидермы находится мезофилл, или хлоренхима, составляющая основную массу листа.

Если лист ориентирован горизонтально, в нем можно различить верхнюю, спинную, или *дорзальную*, сторону и нижнюю, брюшную, или *вентральную*. В листьях такого дорзовентрального строения мезофилл обычно дифференцирован на *палисадную* (столбчатую) и *губчатую* паренхиму. К верхней стороне листа примыкает один или несколько слоев столбчатых клеток, направленных перпендикулярно поверхности листа. Клетки богаты хлоропластами (рис. 59). В условиях сильного освещения, при котором усиливается разрушение хлорофилла, хлоропласты располагаются вдоль вертикальных стенок, затеняя друг друга. При недостаточном освещении хлоропласты перемещаются на горизонтальные стенки.

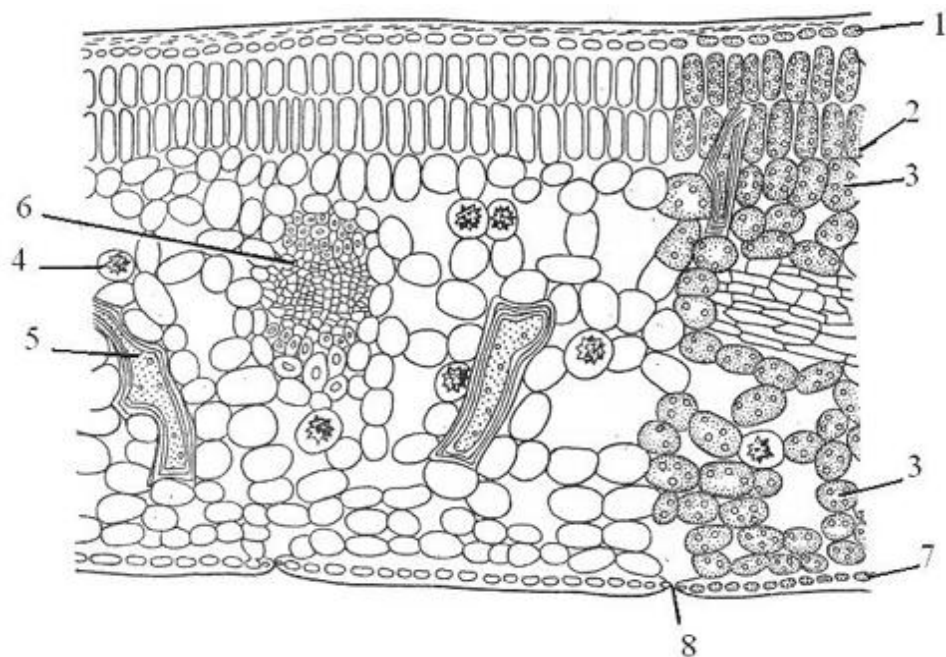


Рис. 59. Строение листа камелии японской (*Camellia japonica*) с дорзовентральным
ти- пом мезофилла:

1 — верхняя эпидерма; 2 — столбчатая паренхима; 3 — губчатая паренхима; 4 —
клетка с друзой; 5 — склереида; 6 — проводящий пучок; 7 — нижняя эпидерма; 8
— устьице

Палисадная ткань хорошо выражена в условиях обильного освещения (хлопчатник). У теневых растений она выражена слабо.

Губчатая ткань дорзовентральных листьев примыкает к нижней стороне листа и состоит не из вытянутых, а изодиаметрических, рыхло расположенных клеток. Между ними большие межклетники, соединенные с устьицами. Эта ткань наряду с фотосинтезом приспособлена к транспирации — испарению воды.

У листьев, ориентированных вертикально или под острым углом к стеблю, нет резкого разграничения на палисадную и губчатую ткань. Такие листья называют двусторонними, **изолатеральными** (гвоздика, ирис). Верхняя и нижняя эпидерма не различаются (рис. 60).

Прочность листьев обеспечивается, прежде всего, сосудистоволокнистыми пучками. Крупные жилки хорошо оснащены механической тканью — склеренхимой. По мере утончения жилок они утрачивают склеренхимную обкладку, имеют только проводящие элементы

пучка.

У очень тонких жилок нет и элементов флоэмы, а сосуды ксилемы заменяются трахеидами.

Таким образом, заканчиваются жилки в мезофилле узенькими одиночными трахеидами, по которым проводится вода и растворенные в ней питательные вещества. Отвод ассимилятов сначала идет по обычным клеткам хлорофиллоносной паренхимы, образующим обкладку вокруг трахеид, и передаются уже ситовидным трубкам флоэмы. Клетки флоэмы слабо вытянуты, часто не имеют ситовидных пластинок и приближаются к обычным вытянутым паренхимным клеткам.

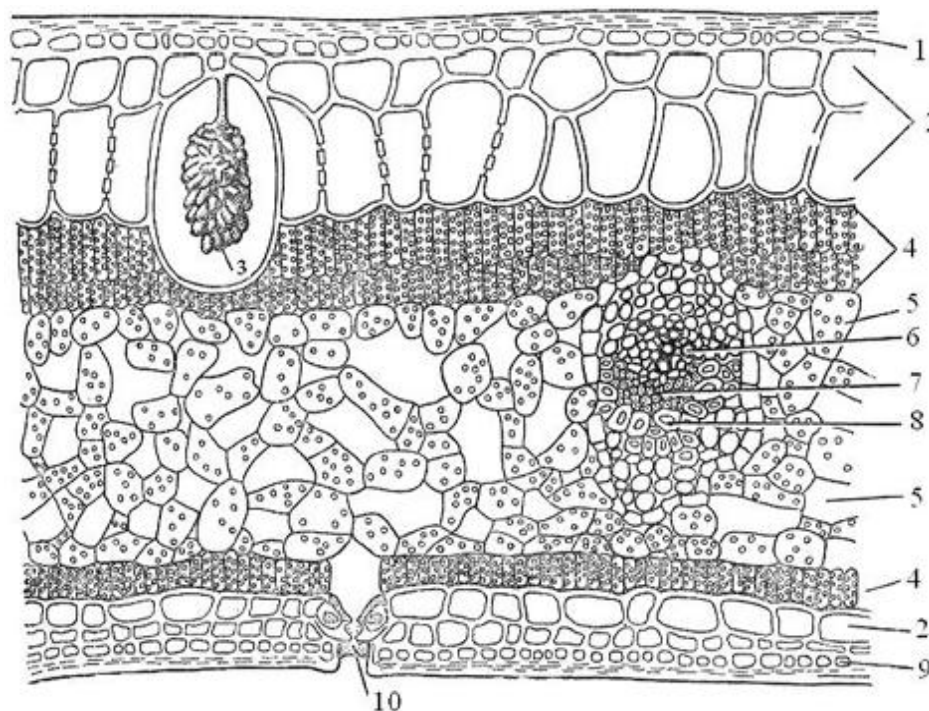


Рис. 60. Строение листа фикуса (*Ficus elastica*) с изолатерально-палисадным типом мезофилла:

- 1 — верхняя эпидерма; 2 — гиподерма; 3 — цистолит; 4 — столбчатая паренхима;
5 — губчатая паренхима; 6 — ксилема; 7 — флоэма; 8 — склеренхима (6–8 —
коллатеральный пучок); 9 — нижняя эпидерма; 10 — устьичный аппарат

Механическая ткань, кроме пучковой склеренхимы, в листьях может размещаться и отдельными самостоятельными прослойками. Непосредственно под эпидермой встречается слой колленхимы (рис. 61–63).

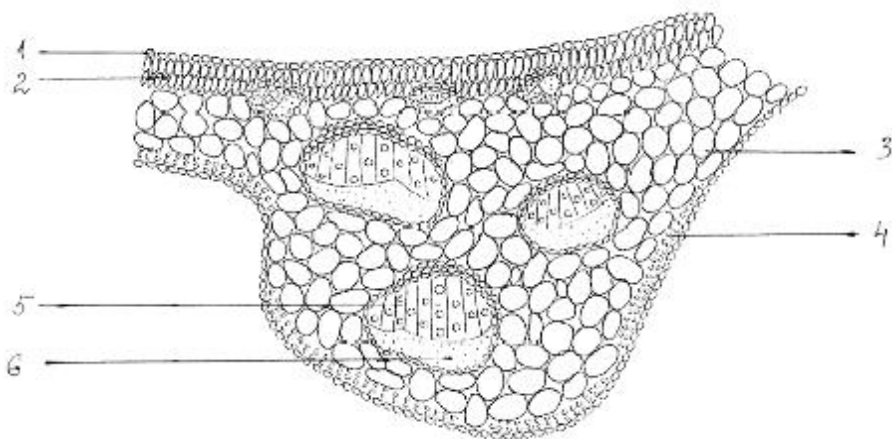


Рис. 61. Поперечный срез центральной жилки листа черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*):

1 — эпидермис; 2 — столбчатый мезофилл; 3 — губчатый мезофилл; 4 — колленхима; 5 — ксилема; 6 — флоэма

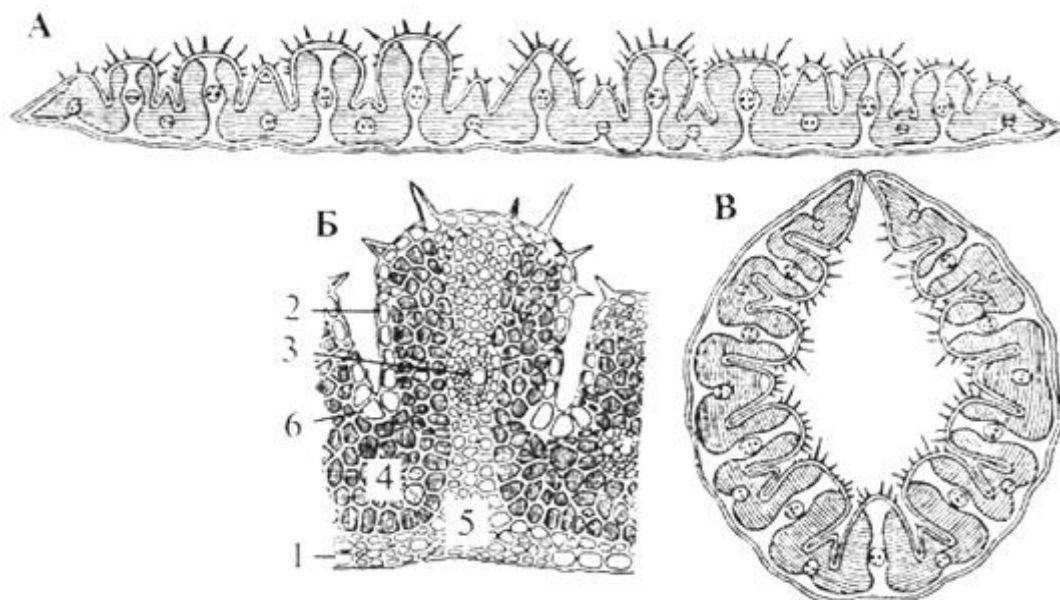


Рис. 62. Лист ксерофита:

А, Б — развернутый (при достаточном увлажнении); В — скрученный (при недостатке влаги);

1 — нижняя эпидерма без устьиц; 2 — верхняя гофрированная сторона, эпидерма с устьицами и трихомами; 3 — жилки; 4 — хлоренхима; 5 — склеренхима; 6 — моторные клетки

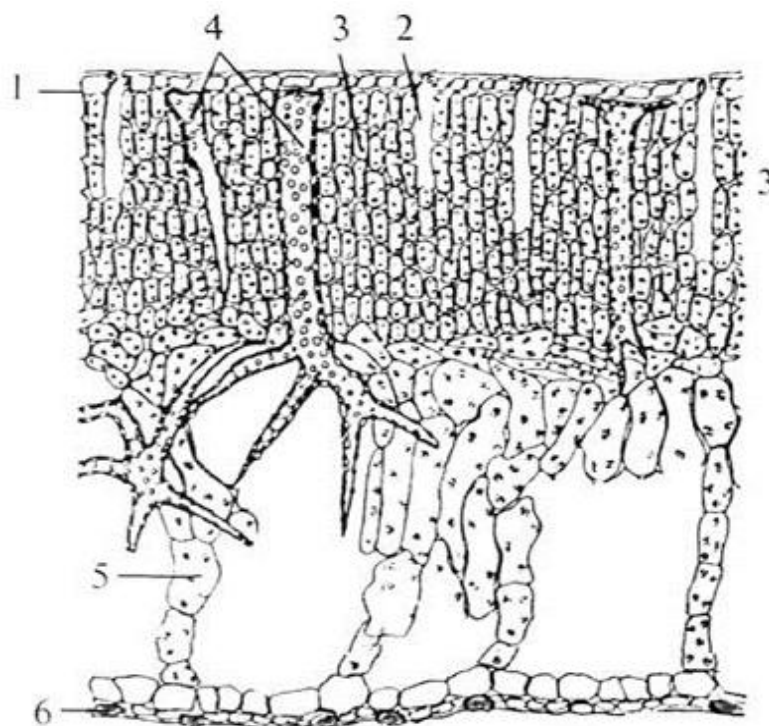


Рис. 63. Лист гигрофита:

1 — верхняя эпидерма с толстой кутикулой и устьицами; 2 — подустыичные воздухоносные камеры; 3 — многослойный палисадный мезофилл; 4 — ветвистые склереиды; 5 — аэренхима; 6 — нижняя эпидерма с опробковевшими клетками

5. Особенности строения листа злаков. Листья злаков по анатомическому строению отличаются от листьев дорзовентрального типа (рис. 64, 65):

1. Клетки эпидермы имеют сильно удлинненную форму и в поперечном разрезе различны по величине.

2. Механическая ткань (склеренхима) неравномерно размещается по длине листа (под эпидермой).

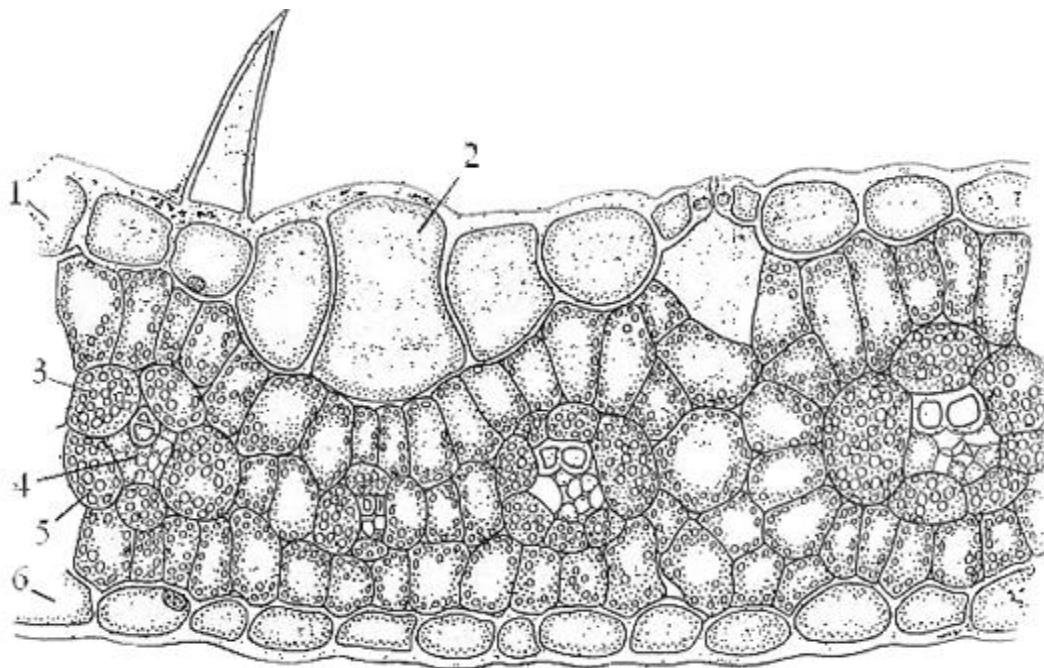
3. Над механической тканью клетки эпидермы мельче, чем над паренхимой. Поверхность листа благодаря этому неровная, волнистая.

4. На верхней стороне листа между ребрами имеются **двигательные клетки** — крупные с большими вакуолями. Они обеспечивают выпрямление и свертывание листа. Особенно хорошо выражены у растений степей и полупустынь (ковыль, типчак).

5. Мезофилл не дифференцирован на палисадную и губчатую ткань. У

просовидных злаков пучки окружены слоем обкладочных клеток в виде розетки (просо, кукуруза, сорго). У мятликовидных мезофилл расположен равномерно между верхней и нижней эпидермой.

Анатомическое строение прилистников зависит от их размеров. Крупные прилистники имеют такое же строение, как и листья. У мелких



проводящая система сильно редуцирована. Она сливается с системой листа еще до поступления ее в центральный цилиндр стебля.

Рис. 64. Строение листа кукурузы (*Zea mays*) с изолатеральным типом мезофилла:

1 — верхняя эпидерма; 2 — моторные клетки; 3 — мезофилл; 4 — проводящий пучок;

5 — обкладочные клетки; 6 — нижняя эпидерма

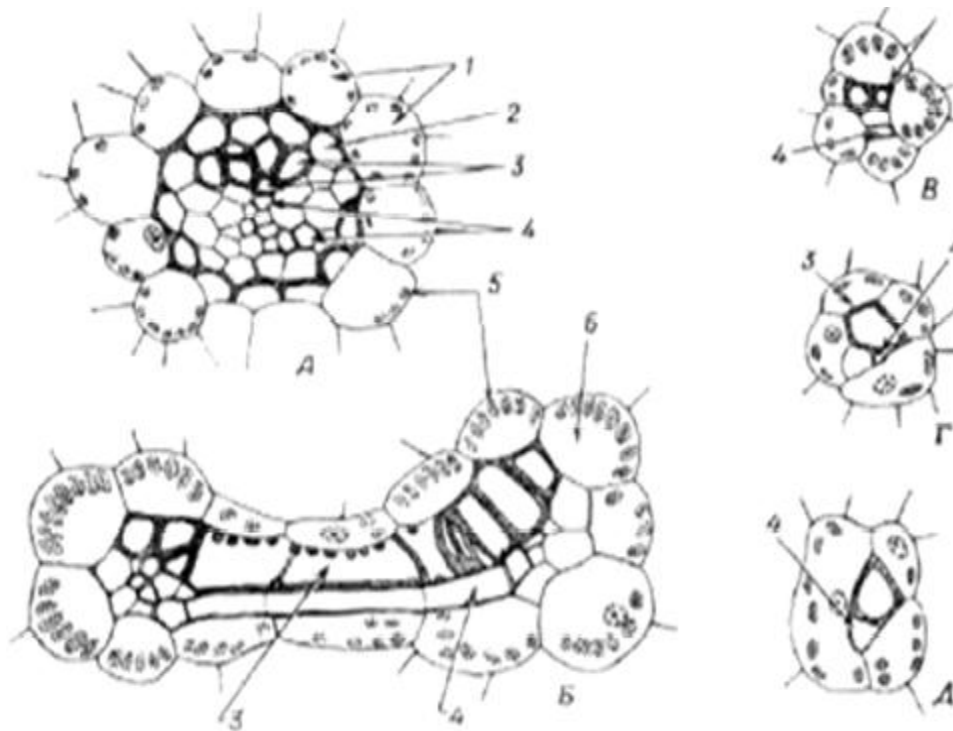


Рис. 65. Лист злака:

A — продольный пучок на поперечном разрезе листа *Triticum*; *B* — два продольных пучка, связанных поперечно расположенным пучком на поперечном разрезе листа *Zea*; *B* — один из мельчайших продольных пучков *Zea*; *Г, Д* — поперечные анастомозы у *Zea*, какими они представляются на срезах, сделанных параллельно длинной оси листа и перпендикулярно слоям эпидермальных клеток;

1 — наружная обкладка пучка; *2* — внутренняя, или местомная, обкладка пучка; *3* — трахеальные элементы; *4* — ситовидные элементы; *5* — хлоропласты; *6* — клетка обкладки пучка

Листья большинства хвойных растений живут в течение нескольких лет, имеют ксероморфную структуру, жесткие, мелкие, с малой испаряющей поверхностью. Анатомическое строение листьев хвойных представлено на примере листа (хвоинки) сосны (рис. 66).

В поперечнике лист имеет полукруглое очертание. Снаружи расположена эпидерма с толстой кутикулой. Клетки эпидермы почти квадратные, толстостенные. Под эпидермой — гиподерма из 1–2 слоев клеток с утолщенными одревесневшими стенками. Устьица расположены по

всей поверхности листа. Их замыкающие клетки находятся на уровне гиподермы, под крупными околоустьичными клетками. Под устьищем расположена крупная воздушная полость, окруженная клетками мезофилла.

Мезофилл складчатый, что увеличивает поверхность клеток. Между клетками очень мелкие межклетники. В мезофилле расположены смоляные ходы. Центральная часть листа отграничена эндодермой, где расположены 2 проводящих пучка. Ксилема пучков обращена к плоской (верхней) части листа, флоэма — к выпуклой (нижней части листа).

Между пучками с нижней стороны расположена склеренхима с толстыми, слегка одревесневшими стенками. Проводящие пучки окружены трансфузионной тканью (паренхима) с тонкими стенками.

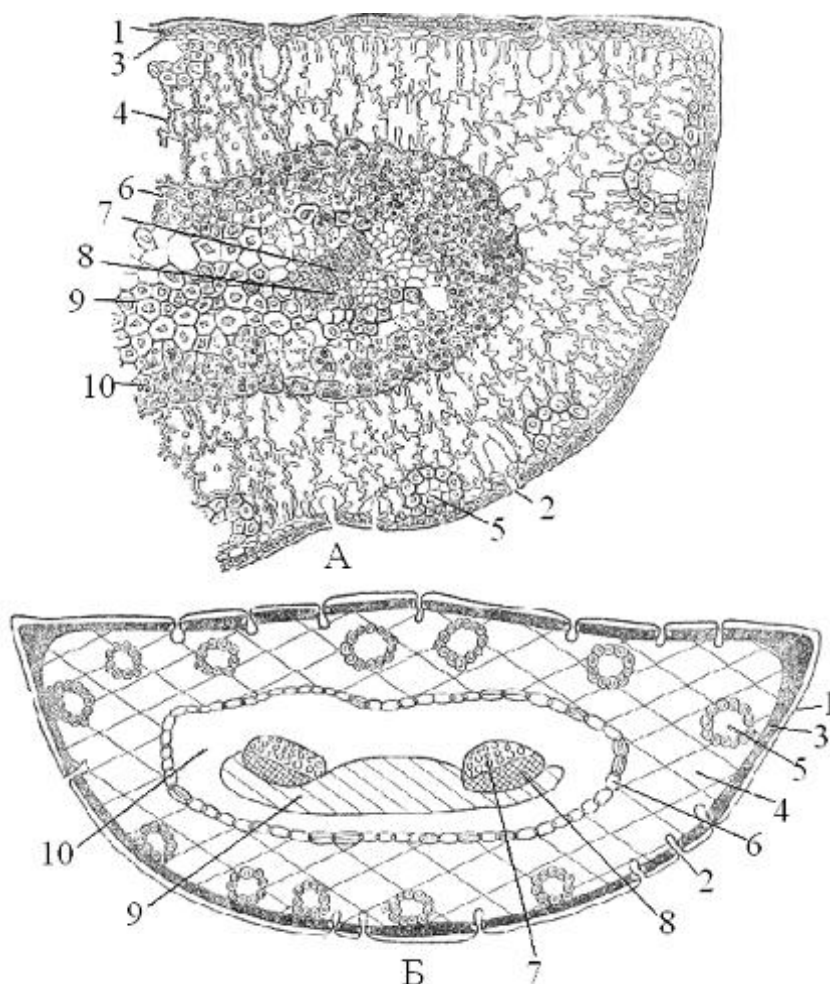


Рис. 66. Строение листа (хвоинки) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) с центрическим типом мезофилла:

А — детальный рисунок; Б — схематичный;

1 — эпидерма; 2 — устьичный аппарат; 3 — гиподерма; 4 — складчатая

паренхима; 5 — смоляной ход; 6 — эндодерма; 7 — ксилема, 8 — флоэма (7–8 — проводящий пучок); 9 — склеренхима; 10 — паренхима

Кроме сосны, складчатый мезофилл и смоляные ходы имеются в листьях ели, кедра, которые имеют один проводящий пучок. По одному проводящему пучку в листьях сосны сибирской, тисса.

Анатомия черешка (рис. 67). Черешок формируется из тех же тканей, что и стебель. Эпидерма имеет устьица, под ней колленхима и склеренхима. Проводящие пучки связаны со стеблем. В стебле над входящими из листа пучками (листовыми следами) дифференцируется паренхима (лакуны). Узлы могут быть одно-, трех- и многолакунные. В зависимости от количества лакун и пучков узлы бывают однолакунные однопучковые, однолакунные трехпучковые и т. д.

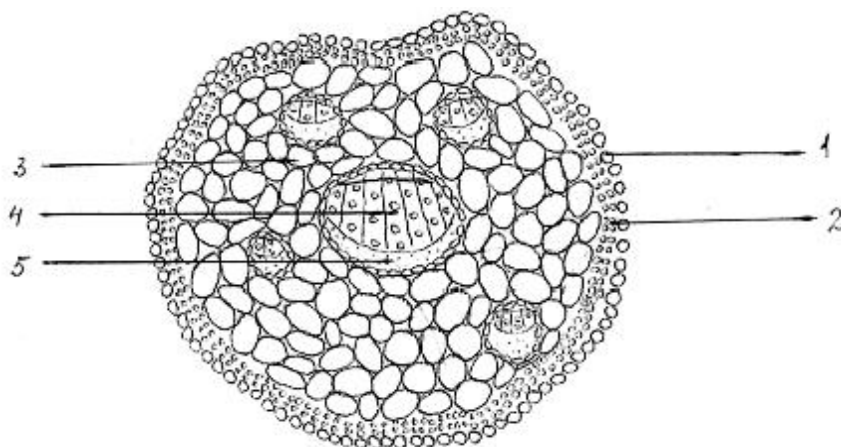


Рис. 67. Поперечный срез черешка листа черники обыкновенной:

1 — эпидермис; 2 — колленхима; 3 — рыхлая паренхима; 4 — ксилема; 5 — флоэма

Заключение. Внешнее и внутреннее строение листа растений довольно разнообразно, что обеспечивает выполнение его основных функций в различных условиях внешней среды. Взаимное расположение тканей в различных листьях является диагностическим признаком.

При диагностике листьев **по внешним признакам** имеет значение форма и размеры листовой пластинки и черешка, опушение, характер края

и жилкование. При приготовлении **микропрепарата поверхности листа** мелкие листья используют целиком, от крупных берут отдельные участки с учетом распределения важнейших диагностических признаков: край листа, зубчик по краю листа, участок главной жилки, верхушка листа и основание. Обращают внимание на строение эпидермиса, тип устьиц, характер трихом, наличие и форму кристаллических включений, механической ткани, различных вместилищ, млечников, секреторных каналов, характер слоя кутикулы, покрывающей поверхность листа. На поперечном срезе обращают внимание на форму главной жилки, число, форму и расположение проводящих пучков в жилке. В строении пучков отмечают расположение флоэмы и ксилемы, наличие механической ткани, кристаллоносной обкладки. Отмечают особенности структуры мезофилла (губчатый и столбчатый), наличие аэренхимы, кристаллов оксалата кальция, вместилищ, секреторных клеток и каналов, млечников и т. д.

Контрольные вопросы

- 1. Лист — надземный вегетативный орган растения*
- 2. Морфологические параметры листьев*
- 3. Продолжительность жизни листьев*
- 4. Анатомическое строение листьев*
- 5. Особенности строения листа злаков*
- 6. Видоизменения листьев*
- 7. Двигательные клетки*

ЛИТЕРАТУРА

1. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений. Серебрякова Т.И. — М: Академкнига, 2006. — 543 с.
2. Ботаника: в 4 т. Т. 1. Клеточная биология. Анатомия. Морфология. Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В. и др. / под ред. А.К. Тимонина, В.В. Чуб — М: Академия, 2008. — 368 с.
3. Ботаника: в 4 т. Т. 3: Высшие растения. Тимонин А.К. — М: Академия,

2007. — 352 с.

4.Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. — М.: Эдиториал УРСС, 2000. — 528 с.

5.Яковлев Г.П., Челомбитько В.А. Ботаника. — СПб: СпецЛит, Изд-во СПХФА, 2001. — 680 с.

6.Практикум по анатомии и морфологии растений Викторов В.П., Гуленкова М.А., Дорохина Л.Н. и др. Под ред. Л.Н. Дорохиной — М: Академия, 2004. — 176 с.

7.Иллюстрированное руководство для ботанических практик и экскурсий в Средней России. В.Э. Скворцов. — М: Т-во науч. изд. КМК, 2004. — 506 с.