

Морфология и анатомия корня.

К вегетативным органам растений относятся корень, стебель и лист.

В эволюции корень возник из ризоидов.

Функции корня:

<u>Почвенное питание</u>	<u>Закрепление и опора</u>	<u>Накопление и синтез веществ</u>	<u>Размножение</u>
Поглощение воды и растворённых в ней минеральных веществ.	Корни закрепляют растение в почве и прочно удерживают его.	В корнях синтезируются фитогормоны и алкалоиды, а также откладываются запасные вещества (крахмал и т.д.).	Корни могут выполнять функцию вегетативного размножения (корнеотпрысковые растения)
			

Существуют растения: **корневые**, «**первично**» бескорневые – не имеющие корней, поглощающие воду ризоидами (моховидные и псилозовидные) и «**вторично**» бескорневые, утратившие корни в связи с водным образом жизни, например, сальвиния плавающая, пузырчатка, роголистник.

Отличительные признаки корней

Корни положительно гео- и гидротропичны и отрицательно фототропичны, на корнях не закладывается интеркалярная меристема, отсутствуют листья, апикальная меристема прикрыта корневым чехликом, имеются корневые волоски, эндогенное заложение боковых корней.

Типы корней

Главный корень – это корень, который развивается из зародышевого корешка семени. **Боковые** корни отходят от главного и придаточных корней и ветвясь, образуют корни 2-го, 3-го и т.д. порядков. **Придаточные**, или **адвентивные** (от лат. adventicus – пришлый, чужой) корни образуются от стеблей, почек, листьев, и старых корней. Также выделяют **ростовые** или **скелетные** корни – долговечные, служащие для расширения площади и закрепления в почве. **Питающие** или **сосущие** – недолговечные, образующиеся на скелетных корнях весной и к осени отмирающие, осуществляют всасывание веществ.

придаточные
корни

стебель

главный
корень

боковые
корни



Корневые системы

Совокупность всех корней растения составляет **корневую систему**. В зависимости от соотношения главного, боковых и придаточных корней различают три типа корневых систем: стержневую, мочковатую и смешанную.

Согласно классификации, основанной на выраженности главного корня и происхождении придаточных корней, выделяют также три типа корневых систем *аллоризную, первично- и вторично гоморизную*.

Аллоризная (от греч. allos – другой) или система главного корня характеризуется наличием хорошо развитого главного корня, боковые корни более мелкие, аналогична стержневой, характерна для двудольных.

Первично гоморизная (от греч. – homo равный, и rhuza – корень) корневая система образована придаточными корнями, которые закладываются около апексов побегов, главный корень изначально отсутствует, характерна для споровых растений, папоротники, плауны, хвощи.

Вторично гоморизная формируется также придаточными корнями, при этом главный корень либо отмирает, либо по степени развития не отличается от других корней, аналогична мочковатой, характерна для однодольных и некоторых двудольных (лютик, подорожник).

Корневая система



Стержневая

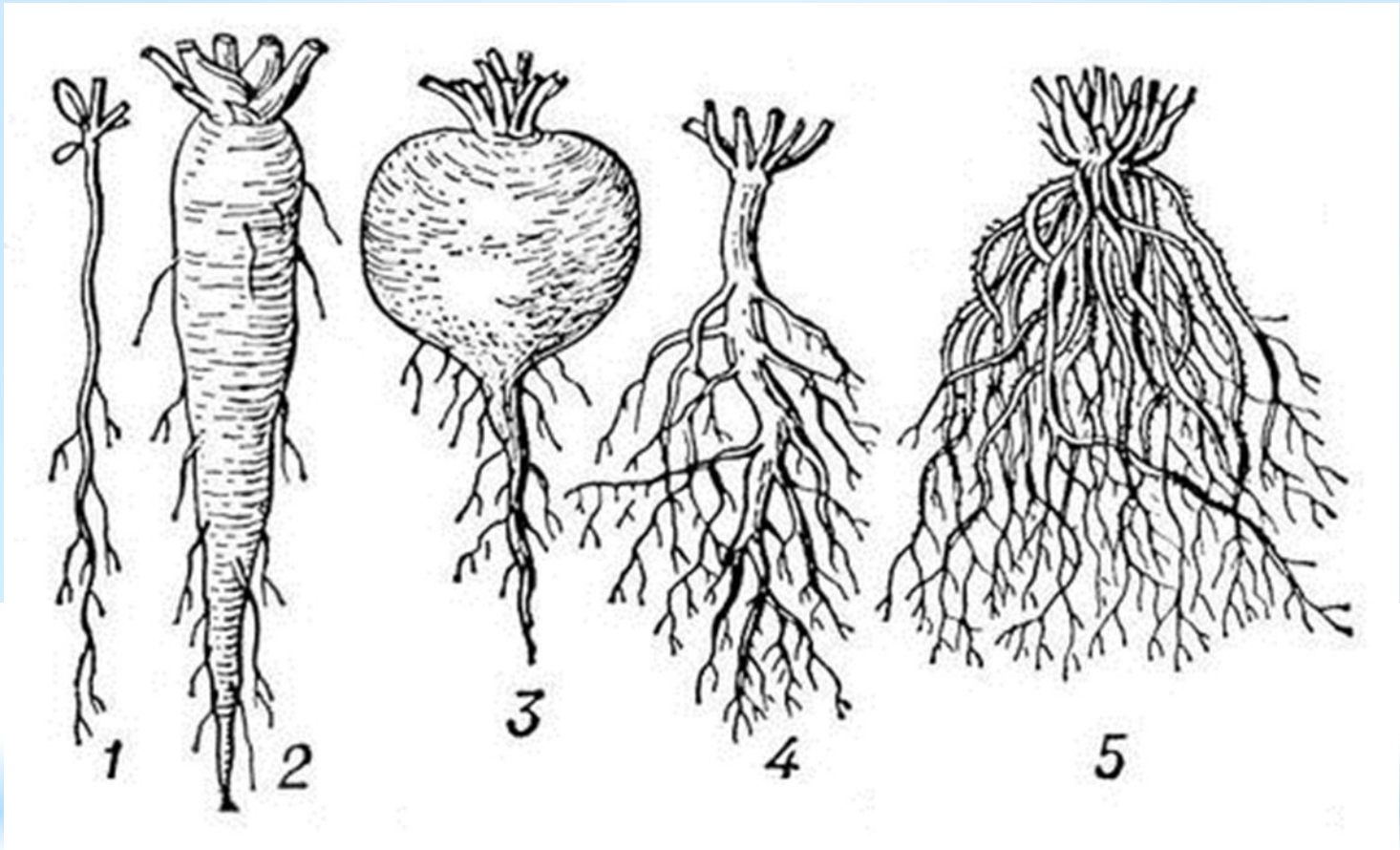
- Главный корень четко выражен (фасоль, клен).
- Образована главным и боковыми корнями.
- Характерна для двудольных (искл. Подорожник большой).



Мочковатая

- Главный корень развит слабо или отсутствует (пшеница, лук).
- Образована придаточными и боковыми корнями.
- Характерна для однодольных.





1,2,3 – стрежневая
4,5 - мочковатая

Продольное строение молодого корня

Молодой корень включает 4 зоны: деления, растяжения, всасывания и проведения.

Зона деления – это апикальная меристема, прикрытая корневым чехликом. Клетки делятся митозом, образуя ткани и органы корня.

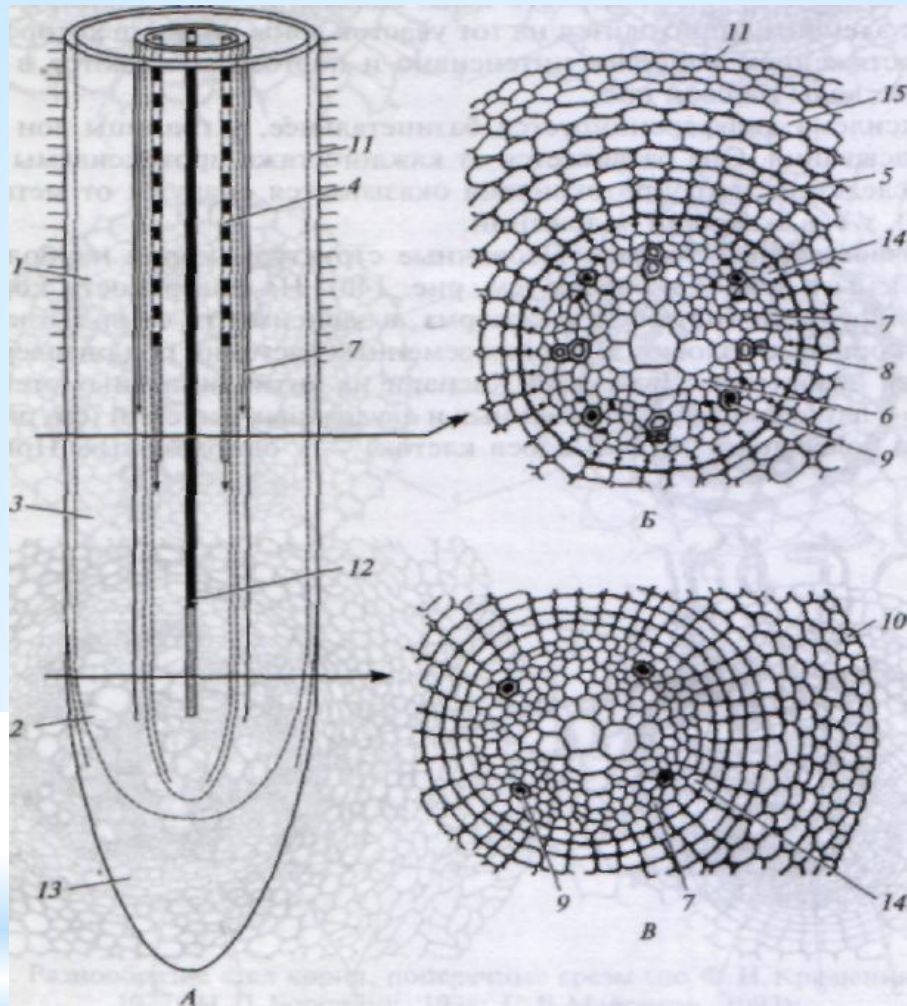
Строение апикальной меристемы.

У семенных растений инициальные клетки расположены в три слоя: нижний, средний и верхний.

Инициали нижнего слоя (**дермакалиптроген**) у двудольных участвуют в образовании корневого чехлика и ризодермы (эпиблемы). У однодольных (злаков, осок) клетки нижнего слоя (**калиптроген**) производят только корневой чехлик.

Инициали среднего слоя (**периблема**) у двудольных образуют первичную кору. У однодольных из клеток первичной коры обособляется **протодерма**, впоследствии дифференцирующаяся в **ризодерму**.

Инициали верхнего слоя (**плерома**) образуют ткани центрального цилиндра.



Дистальные зоны корня (А) и строение зоны растяжения на поперечных срезах (Б, В) 1 — зона всасывания; 2 — зона делений клеток; 3 — зона растяжения; 4 — ксилема; 5 — кортикальная паренхима; 6 — метафлоэма; 7 — периикл; 8 - протоксилема; 9 — прогофлоэма; 10— пластинчатая меристема; 11— ризодерма; 12 — флоэма; 13 — чехлик; 14 —эндодерма;15 —экзодерма

Корневой чехлик или **калиптра** располагается на кончике корня. Он состоит из живых паренхимных клеток. Одна часть клеток содержит крахмальные зерна, выполняя роль **статолитов** в положительном геотропизме корня. Другая часть образует и выделяет в почву органические кислоты и ферменты, способствующие растворению почвенных минералов.

Вокруг корневого чехлика формируется **ризосфера** – объем почвы, в котором поселяются грибы и азотофиксирующие бактерии, улучшающие рост и питание корня.

Особенность чехлика заключается в том, что старые клетки постоянно ослизняются, слущиваются, и заменяются новыми, способствуя продвижению корня вглубь почвы.

Зона роста, или **растяжения** располагается за зоной деления. Клетки удлиняются, за счет увеличения вакуоли и смещаются относительно частиц почвы, осуществляя продвижение корня в почве. Здесь берет свое начало флоэма, и начинают дифференцироваться ткани и зоны корня.

Зона всасывания или **поглощения** расположена на расстоянии 0,1-10 мм от кончика корня, протяженность зоны – от одного до нескольких см. Здесь наблюдается **первичное строение корня**.

Первичное строение корня

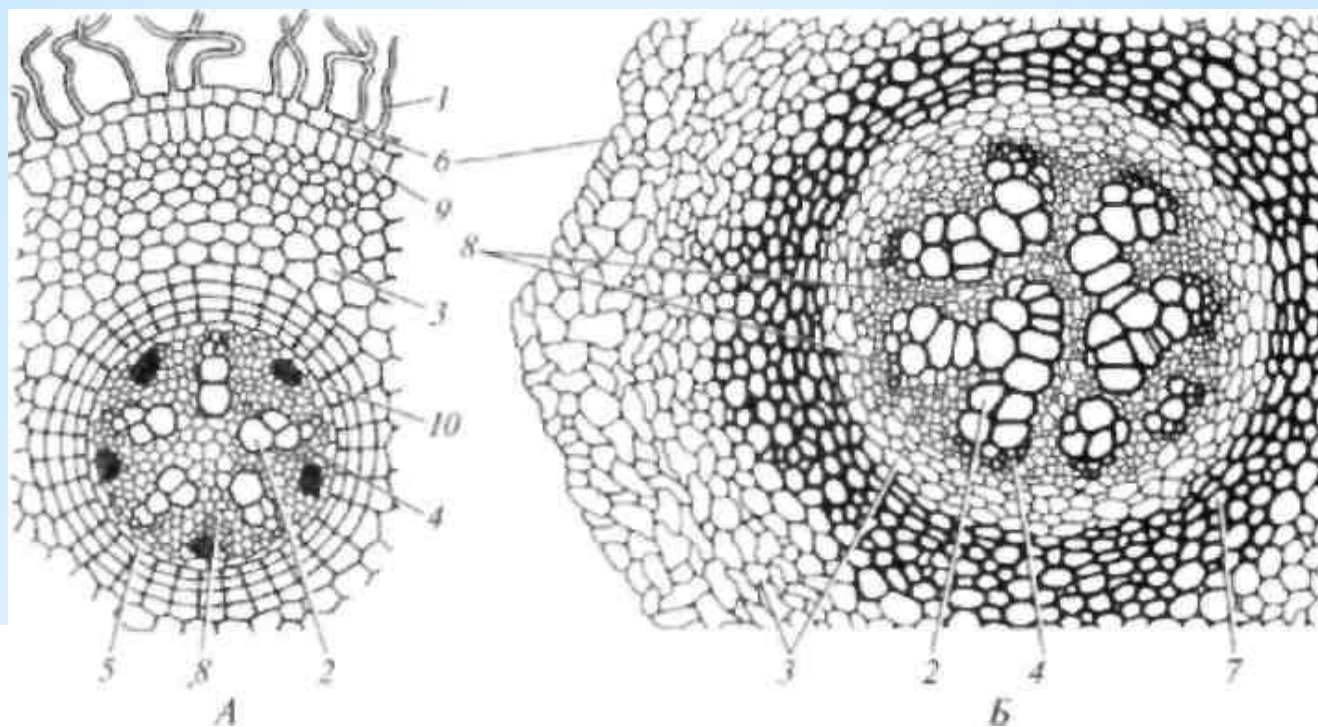
В поперечном разрезе корень включает 2 зоны: **кору** или **кортекс** и **центральный цилиндр** или **стелу**.

Первичная кора. Снаружи коры располагается **ризодерма**, или **эпиблема**, поглощающая воду и растворенные в ней минералы. Ризодерма включает два типа клеток: **трихобласты** – образующие корневые волоски, и **атрихобласты** – не образующих их.

Корневой волосок (трихома) представляет собой асимметричный вырост клетки ризодермы. Он покрыт тонкой оболочкой без кутикулы, имеет пристенный слой цитоплазмы с органоидами и ядром, а в центре – крупную вакуоль. Длина волосков составляет 0.15 – 8 мм, образуются они в течение 36-40 часов, отмирают через 10-20 дней в зоне проведения. Корневые волоски увеличивают абсорбирующую поверхность корней.

Поглощенные почвенные растворы передвигаются в кору корня по **апопласту** т.е. по системе межклетников или **симпласту** т.е. по протопластам клеток.

Под ризодермой располагается три слоя первичной коры – экзодерма, мезодерма и эндодерма. Толщина кортекса различная: у двудольных одно- или двухслойная, у однодольных – многослойная.



Первичное строение корня в зоне всасывания у двудольного растения (А) и плауна (*Lycopodium* sp.) (Б), поперечные срезы К.Симмонсу. с изменениями):

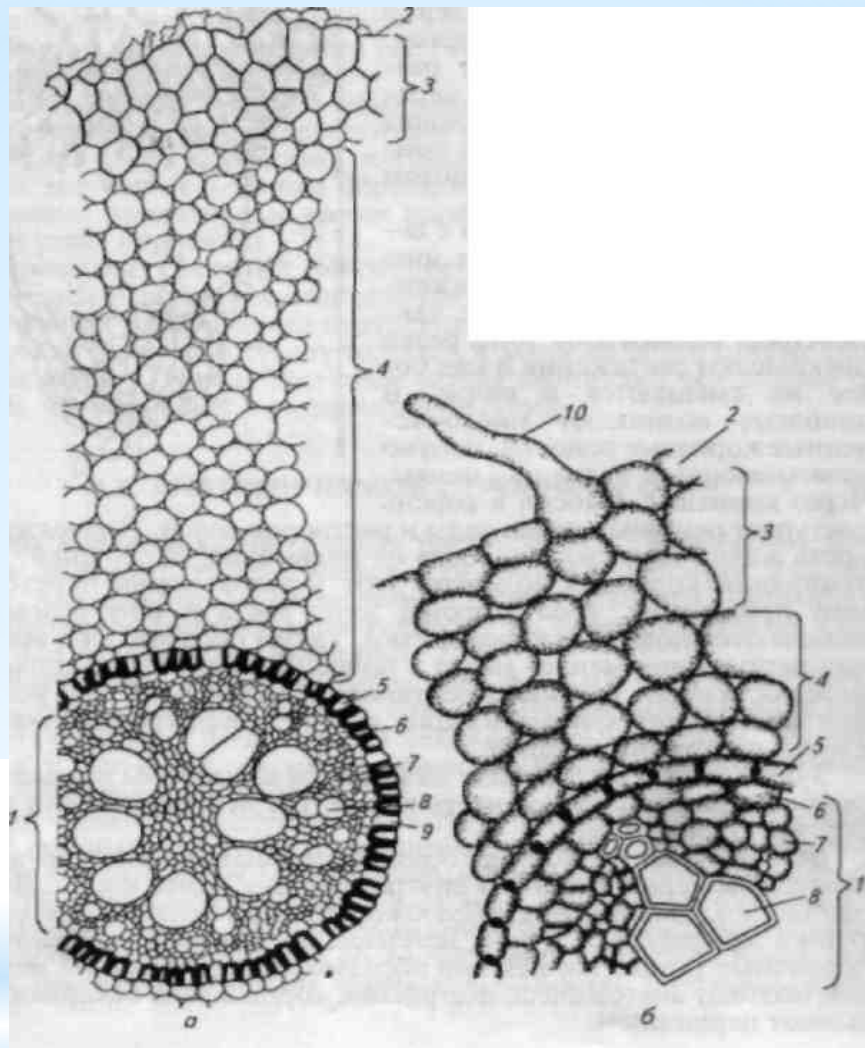
1 — корневой волосок; 2 — метаксилема; 3 — кортикальная паренхима; 4 — протоксилема; 5 — перицикл; 6 — ризодерма; 7 — склеренхима; 8 — флоэма; 9 — экзодерма; 10 — эндодерма.

Экзодерма – наружный слой плотно расположенных клеток, вытянутых в радиальном направлении с опробковевшими оболочками. Однослойная у двудольных, и многослойная с пропускными (не опробковевшими) клетками у однодольных растений. После сбрасывания ризодермы, экзодерма становится первичной покровной тканью. Обеспечивает защитную и одновременно механическую функцию.

Мезодерма или кортикальная паренхима – средняя многослойная часть коры, состоящая из живых паренхимных рыхло расположенных клеток. Осуществляет запас питательных веществ, а также обеспечивает формирование эндомикоризы.

Эндодерма – внутренняя однослойная часть коры. У двудольных растений эндодерма существует недолго и представляет собой один слой живых плотно сомкнутых клеток с отложениями суберина и лигнина на антиклинальных стенках, так называемых **поясках Каспарии**. Цитоплазма плотно прилегает к клеточным оболочкам и контролирует транспорт веществ.

У однодольных в эндодерме формируются два типа клеток: цепочки мертвых с **поясками Каспарии** то есть подковообразными утолщениями на радиальных и внутренних антиклинальных стенках, расположенных напротив лучей ксилемы. И одиночных живых – **пропускных клеток**, расположенных напротив островков флоэмы.



Первичное строение корня (поперечный срез):

a — корень однодольного растения; *б* — корень двудольного растения: 1 — центральный цилиндр; 2 — эпиблема; 3—экзодерма; 4 — мезодерма, 5—эндодерма (3, 4, 5—первичная кора); 6—перицикл; 7—первичная флоэма; А— сосуды первичной ксилемы; 9 — пропускные клетки эндодермы; 10— корневой волосок.

Центральный цилиндр (осевой цилиндр, или стела) состоит из перицикла и радиального проводящего пучка.

Перицикл (перикамбий) – один слой живых тонкостенных клеток, обладающих свойствами меристемы. *Функции:* участие в образовании вторичного строения корня и боковых корней.

Проводящие ткани образуются из прокамбия, сначала закладывается флоэма в виде островков, а затем между ними в виде лучей – ксилема, таким образом формируется **радиальный проводящий пучок**. Число тяжей ксилемы равно тяжам флоэмы.

Различают корни **монархные, олигоархные** (диархные, триархные, тетрархные) и **полиархные**. У двудольных растений наиболее распространены диархные, включающие 2 тяжа флоэмы и 2 тяжа ксилемы. Для однодольных характерны полиархные, состоящие из многих тяжей флоэмы и ксилемы.

Флоэма и ксилема развиваются **центростремительно**: протоксилема с кольчатыми и спиральными элементами и протофлоэма располагаются ближе к периферии, метаксилема с широкопросветными элементами и метафлоэма – ближе к центру. В центре пучка обычно нет проводящих тканей, ее называют сердцевинной и составлена она из паренхимных или склеренхимных клеток.

Зона проведения или **ветвления** начинается от зоны поглощения и тянется до корневой шейки. Здесь ризодерма разрушается, экзодерма пробковевая и одревесневая становится покровной тканью. Начинается эндогенное ветвление главного корня и появление боковых корней. У двудольных растений корень приобретает вторичную структуру.

Особенности первичного анатомического строения корня направлены на эффективное передвижение веществ из корневых волосков в проводящие ткани. Пояски Каспари направляют движение веществ только по симпласту. Обратному движению воды из корня препятствует экзодерма и эндодерма.

Быстрому поступлению воды в корень способствуют небольшая толщина первичной коры, однослойный перicycle, радиальное расположение проводящих тканей.

Целостность проводящей системы стебля и корня.

Проводящие пучки в стебле коллатеральные, а в корне – радиальные. В гипокотиле осуществляется изменение проводящей системы от стеблевого к корневному типу. Например, у люпина 4 коллатеральных пучка в стебле перестраиваются на 2 радиальных в корне. Тяжи ксилемы искривляются и попарно сливаются в 2 тяжа ксилемы; тяжи флоэмы также попарно сливаются, образуя 2 тяжа флоэмы, каждый из которых располагается между тяжами ксилемы. Таким образом в корне формируется диархный проводящий пучок.

Вторичное строение корня

Для корней голосеменных и двудольных характерно вторичное утолщение.

Перестройка во вторичное строение происходит в центральном цилиндре. Под флоэмой из клеток паренхимы закладывается **пучковый камбий**. Над ксилемой из клеток перицикла закладывается **межпучковый камбий**. Формируется сплошное извилистое камбиальное кольцо.

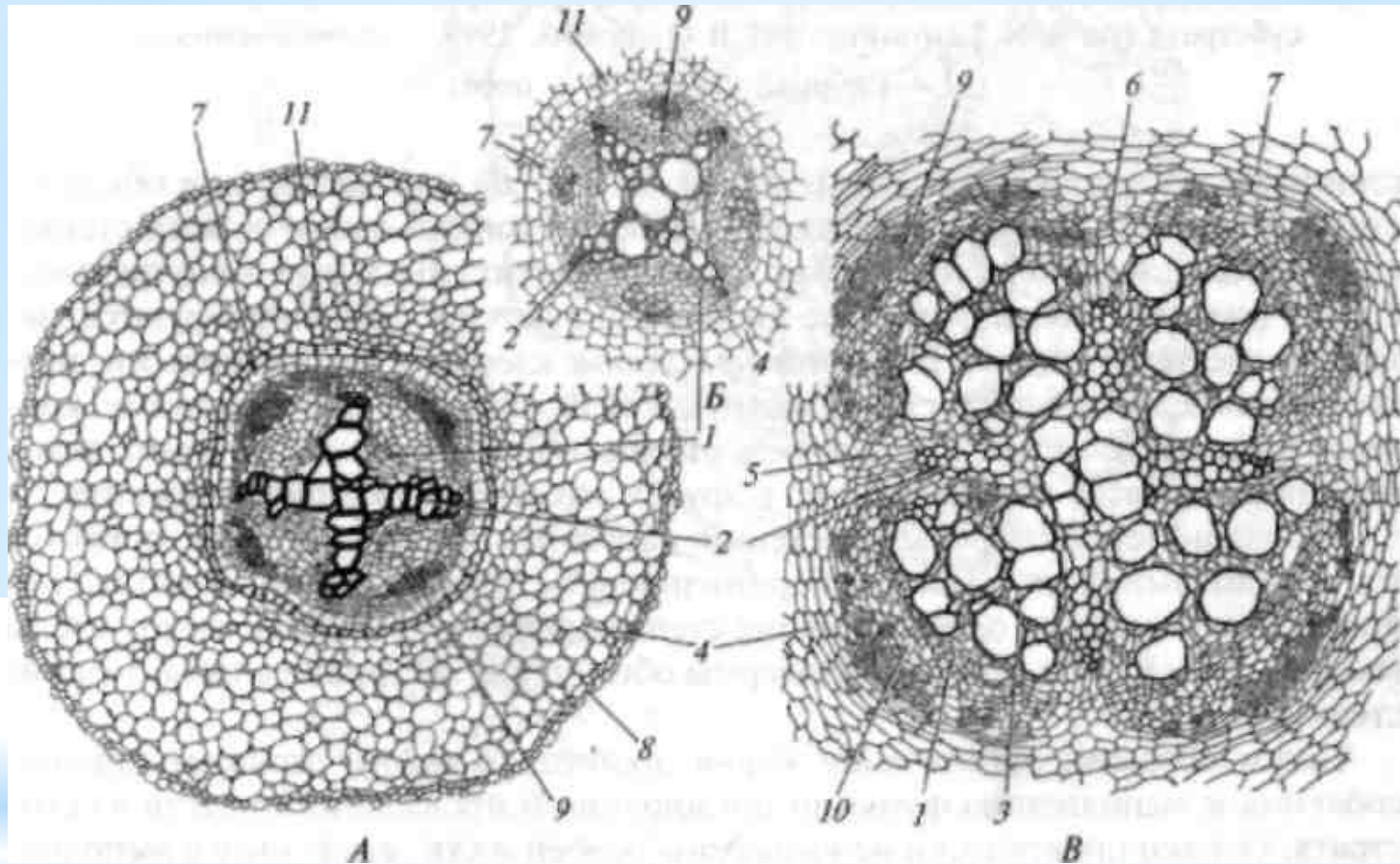
Пучковый камбия образует внутрь элементы вторичной ксилемы, наружу – вторичной флоэмы, таким образом формируются **вторичные коллатеральные проводящие** пучки. Вторичной ксилемы образуется значительно больше, чем флоэмы, масса ее давит на камбий и камбиальное кольцо становится округлым.

Межпучковый камбий образует **первичные паренхимные лучи**, которые разделяют проводящие пучки. При этом первичная ксилема оттесняется к центру, сдавливается и частично разрушается. В старых корнях образуются вторичные лучи, производные пучкового камбия.

Перицикл образует паренхимную зону, затем закладывается феллоген, образующий наружу пробку. Пробка изолирует первичную кору от питания, и она, отмирая, постепенно сдушивается.

Комплекс тканей снаружи от камбия называется **вторичной корой**.

Вторичное строение корня имеет следующее расположение тканей: снаружи пробка, под ней паренхима, глубже коллатеральные пучки, состоящие из 1-й и 2-й флоэмы, камбия и только 2-й ксилемы; между пучками располагаются первичные паренхимные лучи, в центре остатки первичной ксилемы.



Начало вторичного утолщения корня бобов (*Vicia faba*). поперечные срезы:
 А — заложение камбия в радиальном пучке; Б — формирование камбия в периикле;
 В — проводящая система на стадии вторичного строения; 1 — пучковый камбий; 2 —
 первичная ксилема; 3 — вторичная ксилема; 4 — кортикальная паренхима; 5 —
 первичный луч; 6 — межпучковый камбий; 7 — перицикл; 8 — ризолерма; 9 —
 первичная флоэма; 10 — вторичная флоэма; 11 — эндодерма.

Развитие боковых корней

Боковые корни образуются в результате ветвления корня. Закладываются корни в *корнеродном слое* – перицикле. Клетки перицикла образуют группу клеток, структурно аналогичную апикальной меристеме корня с корневым чехликом на верхушке. Масса клеток увеличиваясь и дифференцируясь в ткани, продвигается через первичную кору, затем разрывает покровный слой и выходит наружу в виде молодого корешка.

У двудольных боковые корни закладываются против лучей ксилемы, у однодольных – против флоэмы. У диархных – между тяжами ксилемы и флоэмы.

Придаточные корни закладываются на старых корнях из камбия или феллогена.

Метаморфозы корней

У многих растений наблюдаются значительные морфологические изменения корней, т.е. **метаморфозы**, сформировавшиеся в процессе филогенеза и связанные с выполнением ими дополнительных функций.

Видоизмененными корнями являются: запасные, ходульные, дыхательные, воздушные, опорные и др.

Одним из наиболее распространенных метаморфозов является **микориза** или **грибокорень**, характеризуемый как взаимовыгодное сожительство корней с грибами. Микориза характерна для подавляющего большинства цветковых растений (около 90 %). Грибы обеспечивают растения водой и минеральными веществами, а растения предоставляют грибу органические вещества. Различают *экто-* и *эндомикоризу* **Эктомикориза** или наружная микориза характеризуется тем, что гифы гриба оплетают корни толстым чехлом так называемой *гифовой мантией* и проникают в межклетники. При **эндомикоризе** гифы проникают глубоко в клетки коры. Такой тип микоризы встречается наиболее часто. Микоризные корни не имеют корневых волосков.

Значительно меньше распространено сожительство корней растений с **азотфиксирующими** бактериями, из рода *Rhizobium*, называемые **клубеньковыми**. При внедрении бактерий образуется опухоль в виде клубенька. Бактерии ассимилируют молекулярный азот, переводя его в легко усваиваемые растениями соединения. Кроме бобовых симбиоз с бактериями отмечен у некоторых хвойных, крушиновых, ольхи и др.

Метаморфозы корней

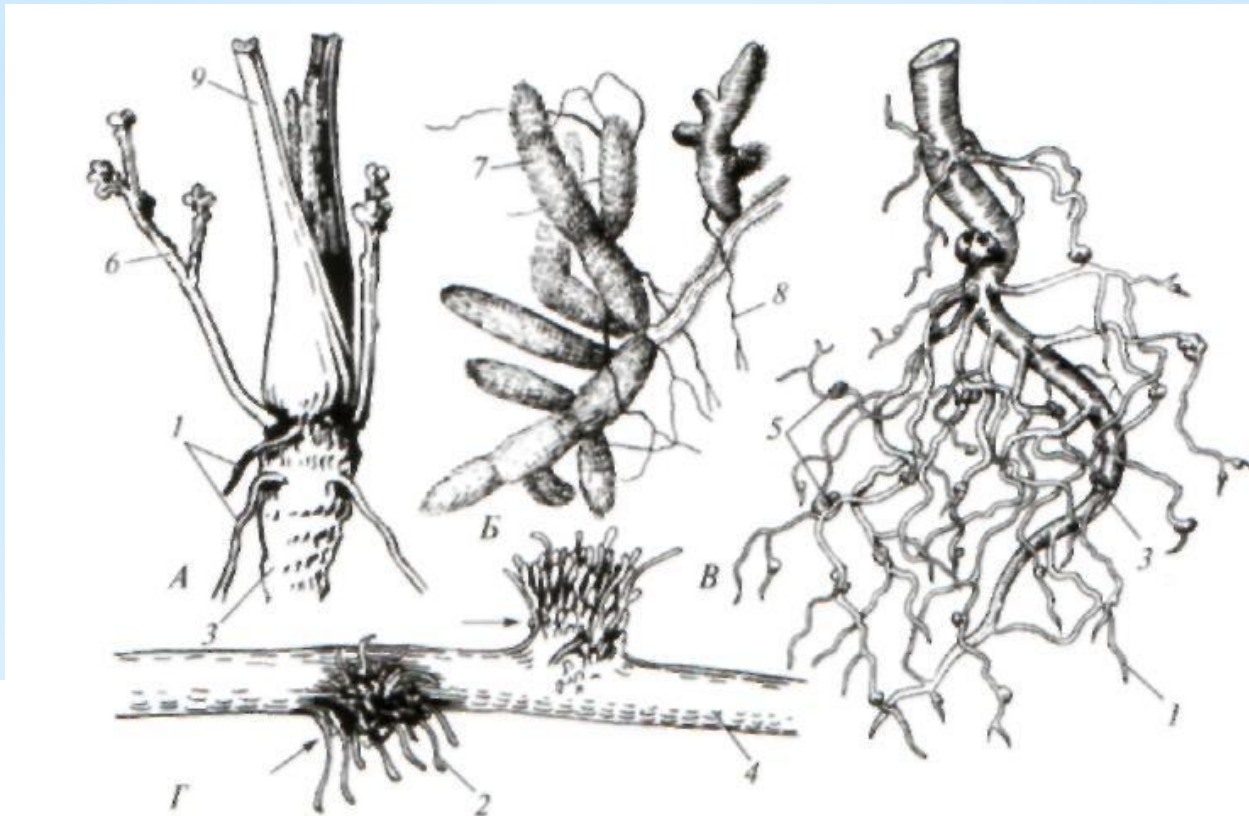
У многих растений наблюдаются значительные морфологические изменения корней, т.е. **метаморфозы**, сформировавшиеся в процессе филогенеза и связанные с выполнением ими дополнительных функций.

Видоизмененными корнями являются: запасные, ходульные, дыхательные, воздушные, опорные и др.

Одним из наиболее распространенных метаморфозов является **микориза** или **грибокорень**, характеризующийся как взаимовыгодное сожительство корней с грибами. Микориза характерна для подавляющего большинства цветковых растений (около 90 %). Грибы обеспечивают растения водой и минеральными веществами, а растения предоставляют грибу органические вещества.

Различают *экто-* и *эндомикоризу* **Эктомикориза** или наружная микориза характеризуется тем, что гифы гриба оплетают корни толстым чехлом т.н. *гифовой мантией* и проникают в межклетники. При **эндомикоризе** гифы проникают глубоко в клетки коры. Такой тип микоризы встречается наиболее часто. Микоризные корни не имеют корневых волосков.

Значительно меньше распространено сожительство корней растений с **азотфиксирующими** бактериями, из рода *Rhizobium*, называемые **клубеньковыми**. При внедрении бактерий образуется опухоль в виде клубенька. Бактерии ассимилируют молекулярный азот, переводя его в легко усваиваемые растениями соединения. Кроме бобовых симбиоз с бактериями отмечен у некоторых хвойных, крушиновых, ольхи и др.



Метаморфозы корней, обусловленные симбиотрофным и паразитическим питанием

А — коралловидные корни макрозамии обычной; Б — эктомикориза дуба; В - клубеньки на корнях бобов; Г — извлеченные из тела растения хозяина гаустории кастилеи кроваво-красной; 1 — боковой корень; 2 — гаусториальные волоски; 3 — главный корень; 4 — корень; 5— клубеньки; 6— коралловидный корень; 7— микоризный корень; 8 — сосущий корень; 9— черешок листа.

Паразитные и полупаразитные растения имеют **корни-присоски** или **гаустории** – специализированные выросты, которые внедряются в проводящие ткани растения-хозяина и высасывают оттуда питательные вещества (повилика, омела, погремки и др.).

Запасающие корни – это мясистые корни, в которых откладываются питательные вещества, преимущественно сахара.

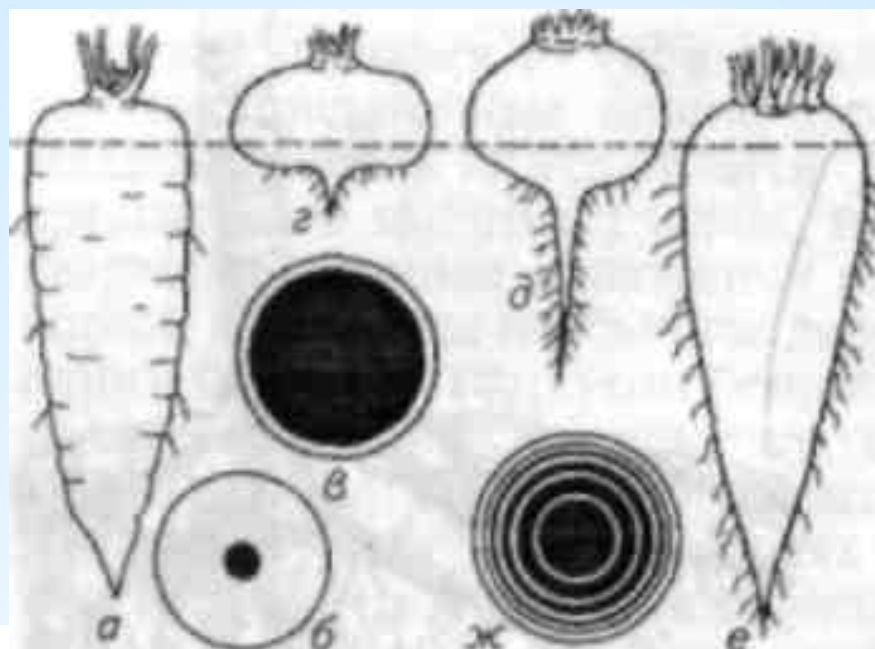
Корнеплоды – это запасающие образования, состоящие из главного корня, гипокотилия и розетки листьев. Запасные вещества могут откладываться преимущественно в главном корне (морковь, сахарная свекла), в главном корне и гипокотиле (кормовая свекла) и гипокотиле (столовая свекла, редис, редька, репа).

Утолщение сопровождается образованием двух крупных коллатеральных пучков и двух паренхимных лучей. Корнеплоды различаются соотношением ксилемы и флоэмы.

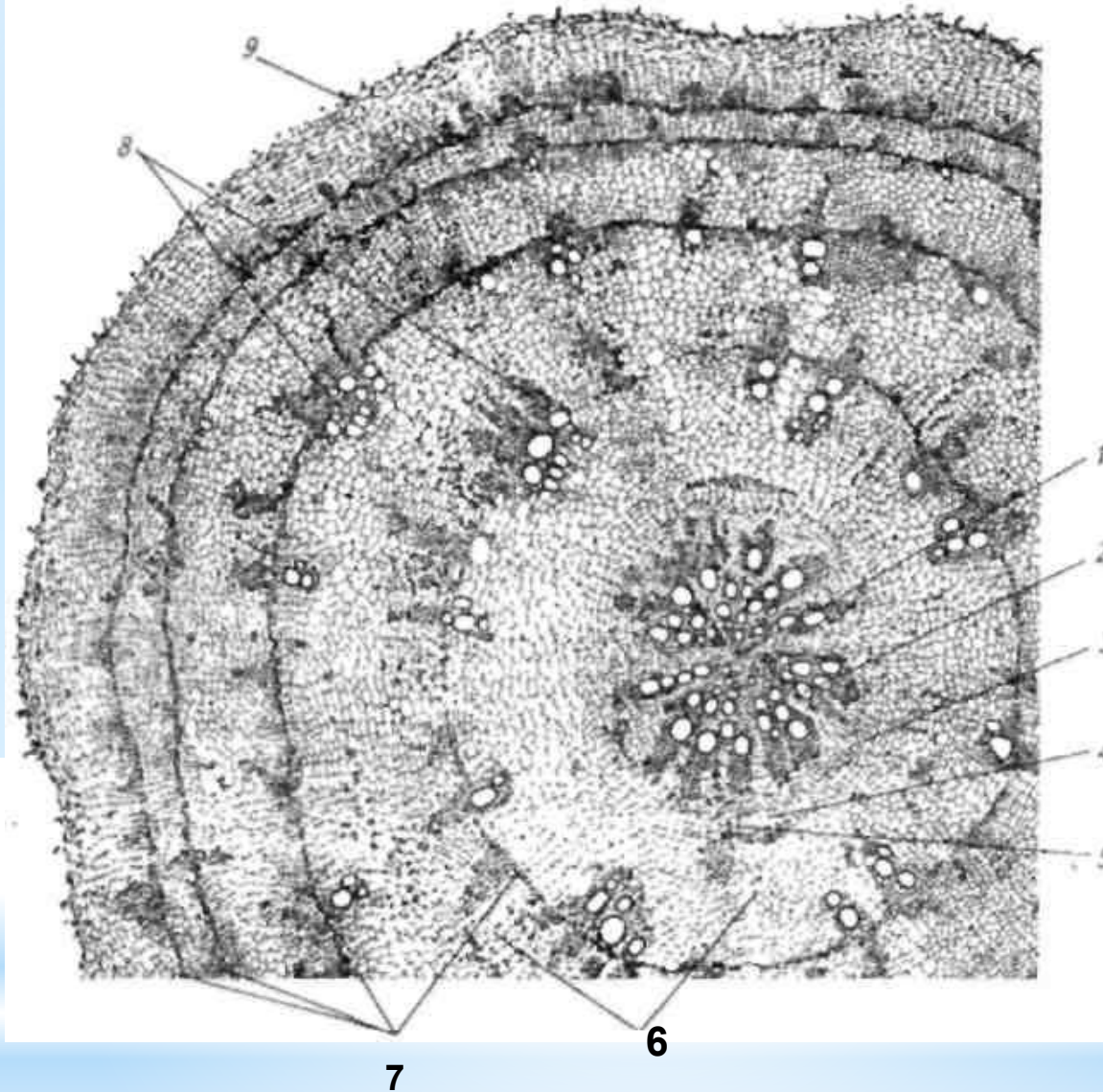
Различают корнеплоды **флоэмного** типа, у которых сильнее развита флоэма, т.к. в ней сосредоточена запасающая паренхима (морковь, петрушка).

У корнеплодов **ксилемного** типа запасающая паренхима сосредоточена в ксилеме и поэтому ее больше (редька, редис).

Поликаम्биальные корнеплоды свеклы имеют слоистое строение. После образования двух коллатеральных пучков, камбий прекращает свою деятельность. Дальнейшее утолщение осуществляется работой **добавочного камбия**, который закладывается 7-8 раз за период вегетации. Первый добавочный камбий дает начало самому внутреннему слою, состоящему из паренхимы и коллатеральных пучков. Затем активизируется второй добавочный камбий, образующий аналогичный слой снаружи от первого, затем третий и т.д.



Корнеплоды моркови (а, б), репы (в, г), свеклы (д, е, ж). На поперечных разрезах ксилема показана черным, пунктирной линией обозначена граница стебля и корня



Строение поликамбиального корня сахарной свеклы (поперечный срез):

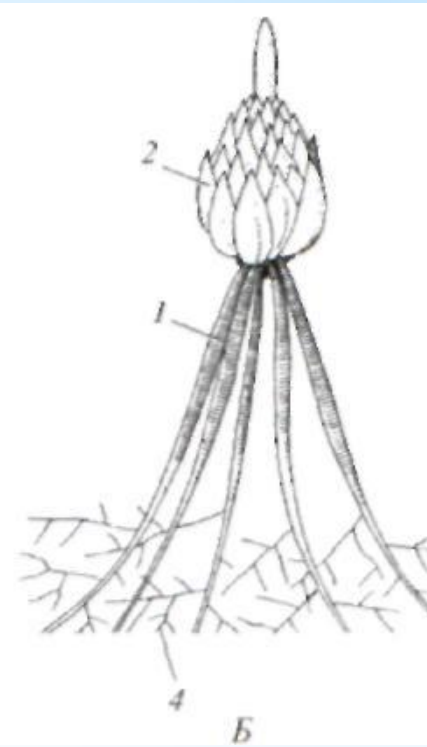
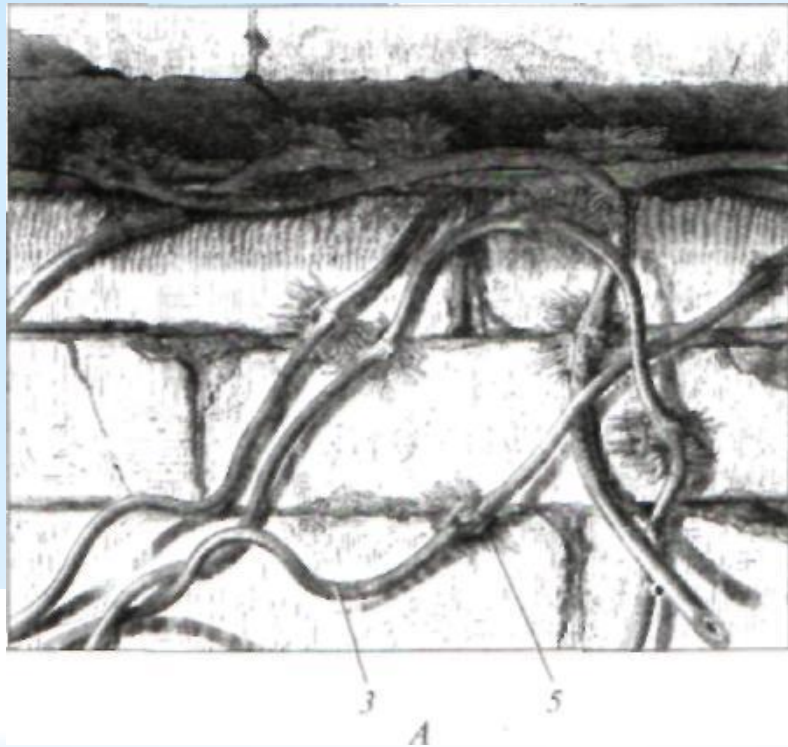
1 - первичная ксилема (диархная); 2—вторичная ксилема; 3—камбий; 4— вторичная флоэма; 5— первичная флоэма; 6- запасаящая паренхима; 7—добавочные камбиальные кольца; .8— проводящие пучки (коллатеральные); 9 - перидерма

У **корнеклубней**, или **корневых шишек** отложения сосредоточены, главным образом, в боковых и придаточных корнях (спаржа, любка, ятрышник, ямс). У некоторых растений, утолщается и главный корень. например, георгин.

Контрактильные или **втягивающие** корни – это длинные, толстые поперечно-морщинистые корни, способные укорачиваться и втягивать растение вглубь почвы. Развиваются у луковичных (лука, пролески), клубнелуковичных (шафрана, безвременника) и некоторых корневищных двудольных, например у водосбора и пиона.

Досковидные корни – это ассимметричные плоские утолщения, образующиеся на стволе на высоте 1-3м. Ветвась, корни образуют вокруг тонкого ствола камеры, позволяя дереву противостоять сильному ветру. Характерны для тропических деревьев ряда фикусов, стеркулии.

Древесные породы, слагающие мангры, леса заливаемые водой во время морских приливов, обладают укрепляющими **ходульными** корнями, поднимающимися из грунта вверх (отрицательный геотропизм). Во время прилива вода затопляет деревья до самых крон, а в отлив обнажаются стволы и сплетенные корни. Небольшие ходульные корни имеет кукуруза.



Придаточные корни-прицепки на безлистных побегах текомы ползучей и вытягивающие корни лилии кудрявой (*Lilium martagon*) (Б)

1 — вытягивающий корень; 2 — луковица; 3 — стебель; 4 — сосущий корень; 5 — цепляющийся корень

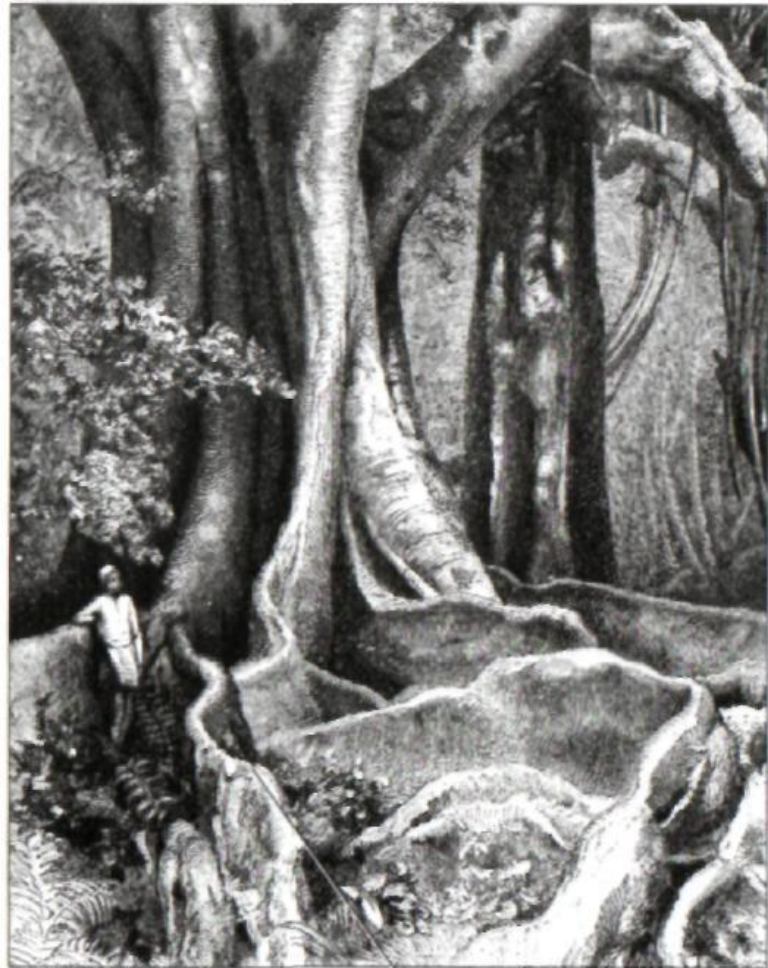
Корни-подпорки – цилиндрические корни, образующиеся на крупных ветвях растения, растущие вниз и укрепляющиеся в почве. Благодаря им каждое отдельное дерево имеет возможность распространяться на огромную поверхность и образовать из одного дерева целый лес, например, бенгальский фикус, или баньян.

Корни-прицепки – цепкие корни, с помощью которых гибкие стебли растений поднимаются вверх по стволам деревьев или другим опорам. Свойственные некоторым лианам, например, плющу и ванили.

Воздушные корни – это корни эпифитных растений, расположенные на стволах деревьев, покрытые веламеном, впитывающим воду из воздуха.

Ассимилирующие корни – это гребневидно рассеченные корни, развивающиеся у некоторых водных растений, например, у водяного ореха, или чилима.

Пневматофоры или дыхательные корни представляют собой ответвления подземных корней, растущие вертикально вверх. Снаружи покрыты перидермой с чечевичками, внутри имеют межклетники заполненные воздухом. Пневматофоры растут вокруг ствола дерева, выступая над поверхностью воды.



Ходульные корни ризофоры (А) и досковидные корни фикуса каучуконосного (Б) 1 — ходульные корни; 2 — досковидные корни









Видоизменение корней

Воздушные корни



Ходульные корни



Придаточные столбовые корни



Дыхательные корни



Корнеплоды



Корневые клубни



Корни-прицепки



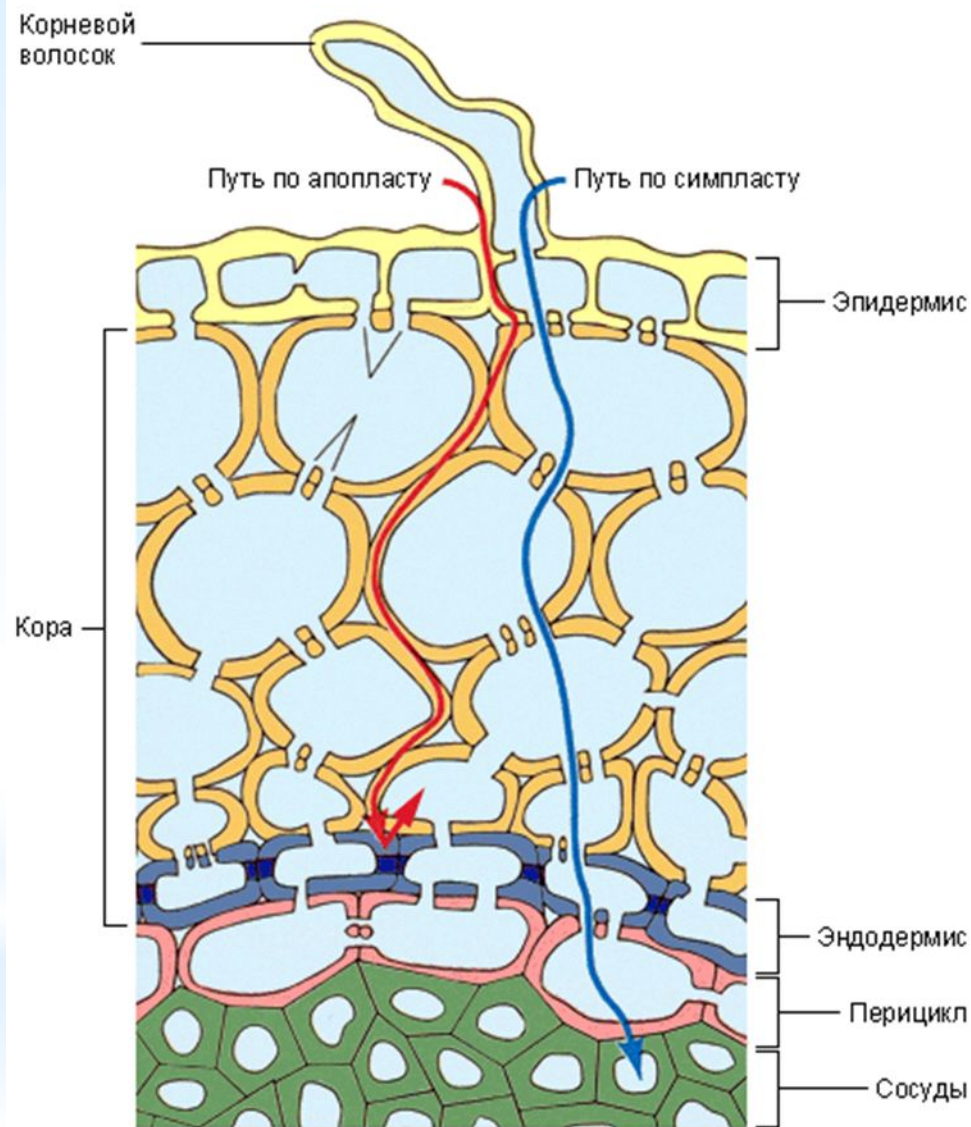
Дыхание корня



Корни поглощают кислород и выделяют углекислый газ.

Минеральное питание

- Поглощение корнями воды и минеральных солей наиболее активно идет в зоне всасывания.
- Из корневых волосков вода и минеральные соли попадают в кору корня, а из нее в древесину и далее в стебель.
- Существует два пути поступления почвенного раствора:
 - по апопласту – через клеточные стенки;
 - по симпласту – через живое содержимое клеток по цитоплазматическим канальцам.



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 внутрисочечную 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)** 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.

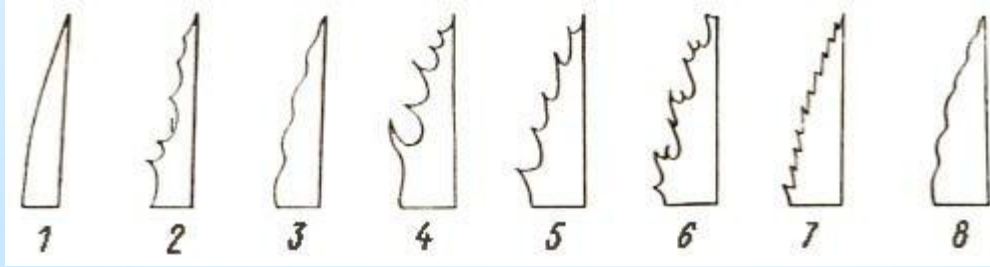
3. Если длина > ширины в 3 – 4 раза, а наибольшая ширина находится:

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

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

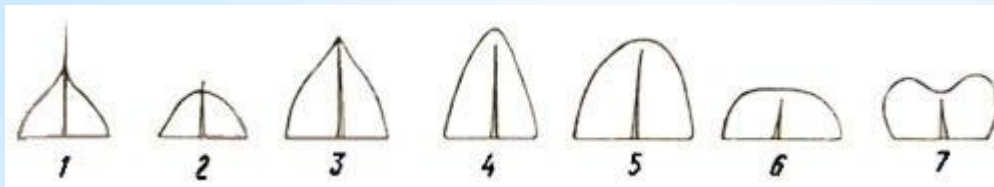
По сходству с какими-либо предметами различают листья: **шиловидные, игловидные, сердцевидные, почковидные, стреловидные, копьевидные, щитовидные, чешуйчатые** и др.

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



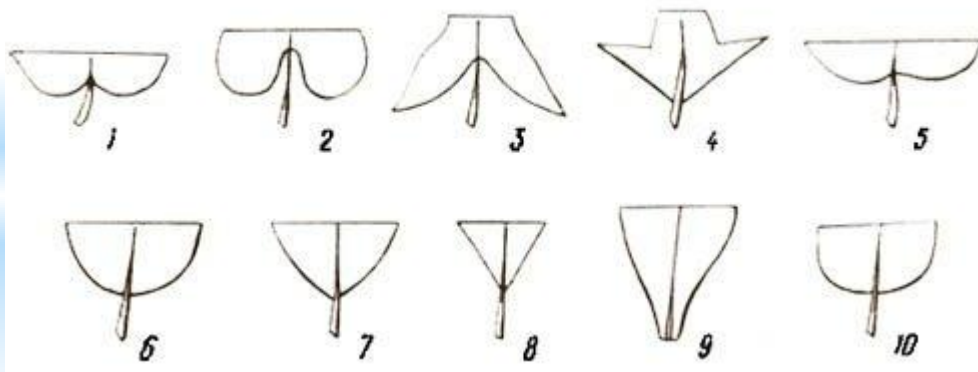
Основные типы края листа

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

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

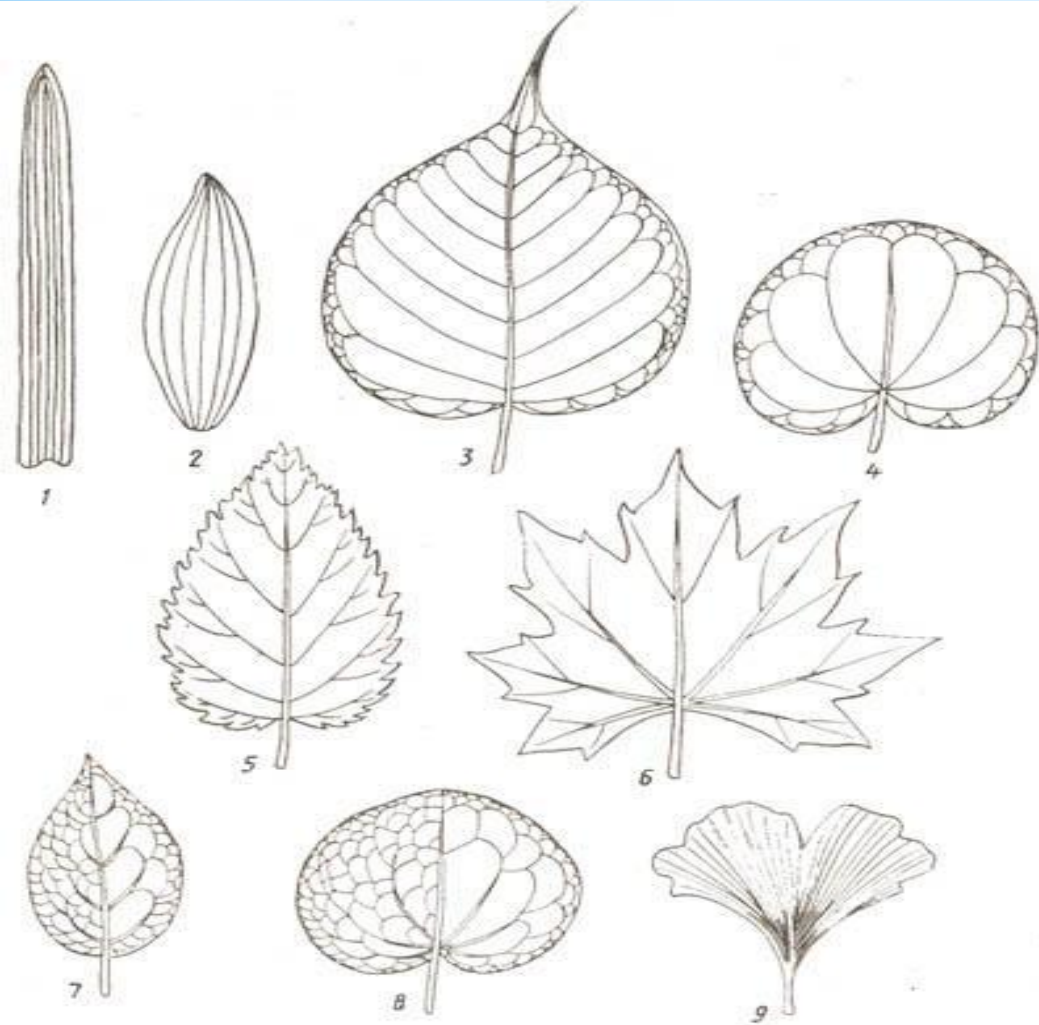
Если глубина вырезов меньше половины полупластинки, то лист называют *лопастной*, а выступы – *лопасти*; если вырезы равны или заходят за половину полупластинки – лист *раздельный*, в выступы *доли*; если вырезы доходят до средней жилки – лист *рассеченный*, а выступы – *сегменты*. Листья могут быть *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 *стружковидные* – с треугольными

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, например, 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 **одnodольных** – дуговое и параллельное.



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

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

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**.

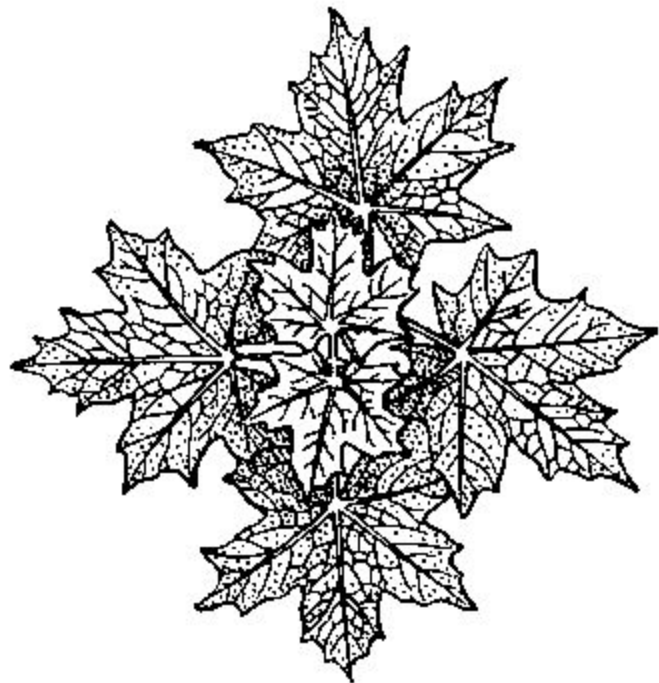
Однако и среди них могут быть различия, которые проявляются в листовой мозаике, анизофиллии и гетерофиллии.

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. Например, клен, каштан, подорожник.

Анизофиллия (от греч. anios – неравный и phyllon – лист) или **неравнолистность** – различие в форме и размерах листьев, расположенных в одном узле. Например, у селлагинеллы 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 внутрпочечную* и *открытую внепочечную*. Первая более продолжительная и сложная, вторая – кратковременная.

Внутрпочечная фаза проходит в течение вегетационного периода предыдущего года. Листья закладываются в конусе нарастания побега экзогенно. Группа клеток делится периклинально и антиклинально, образуя листовую 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 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 характеризуется наличием в узле двух листьев (молочай, жимолость). При **мутовчатом** – от узла отходят более двух листьев (олеандр, вороний глаз). **Очередное**, или **спиральное** листорасположение характеризуется 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 называют *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.

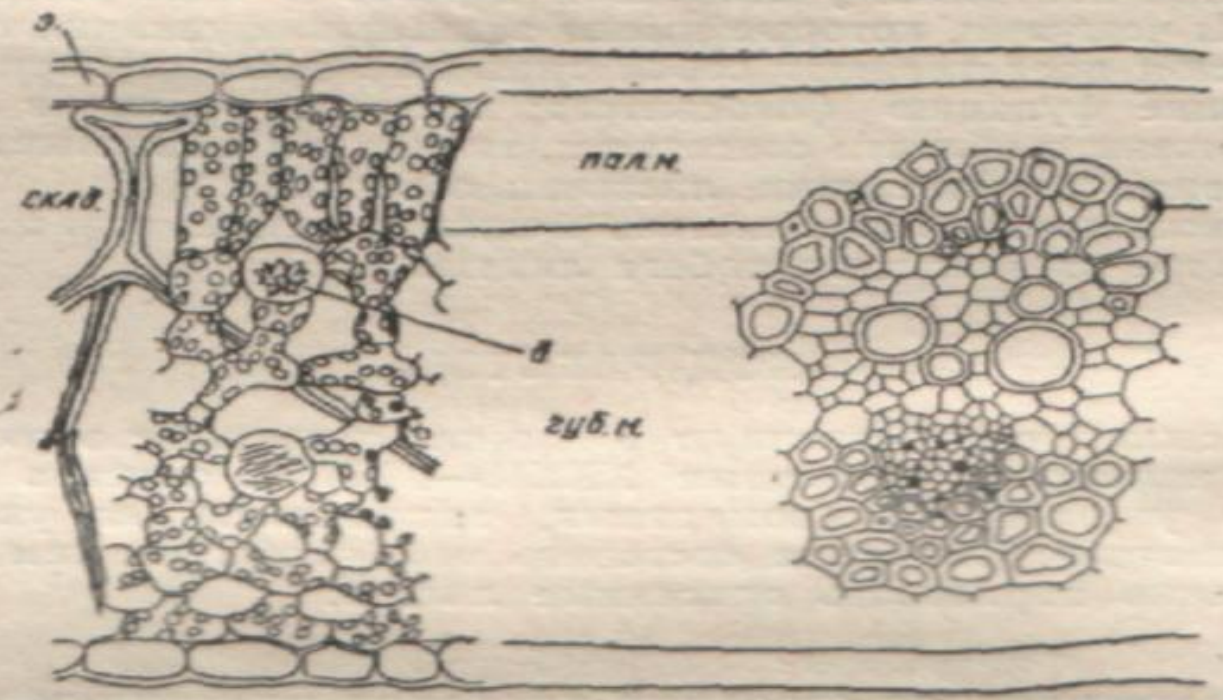
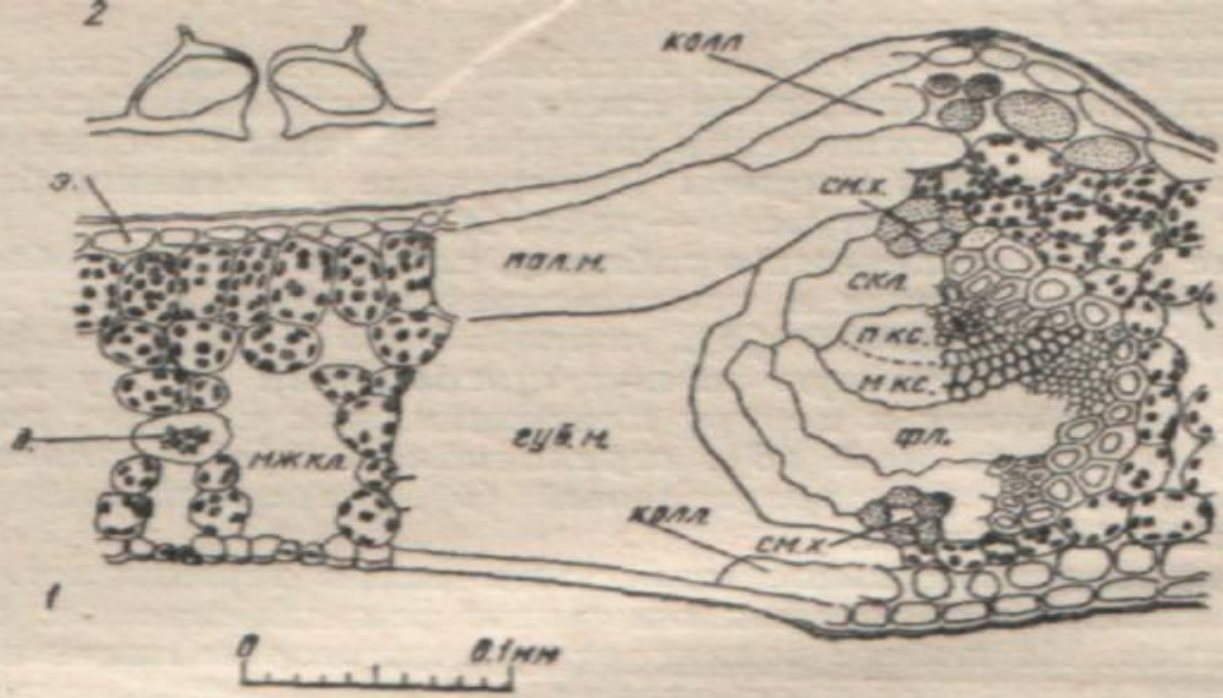
Внутреннюю часть листа составляет основная ткань – *мезофилл*, *хлоренхима* или *ассимиляционная ткань*.

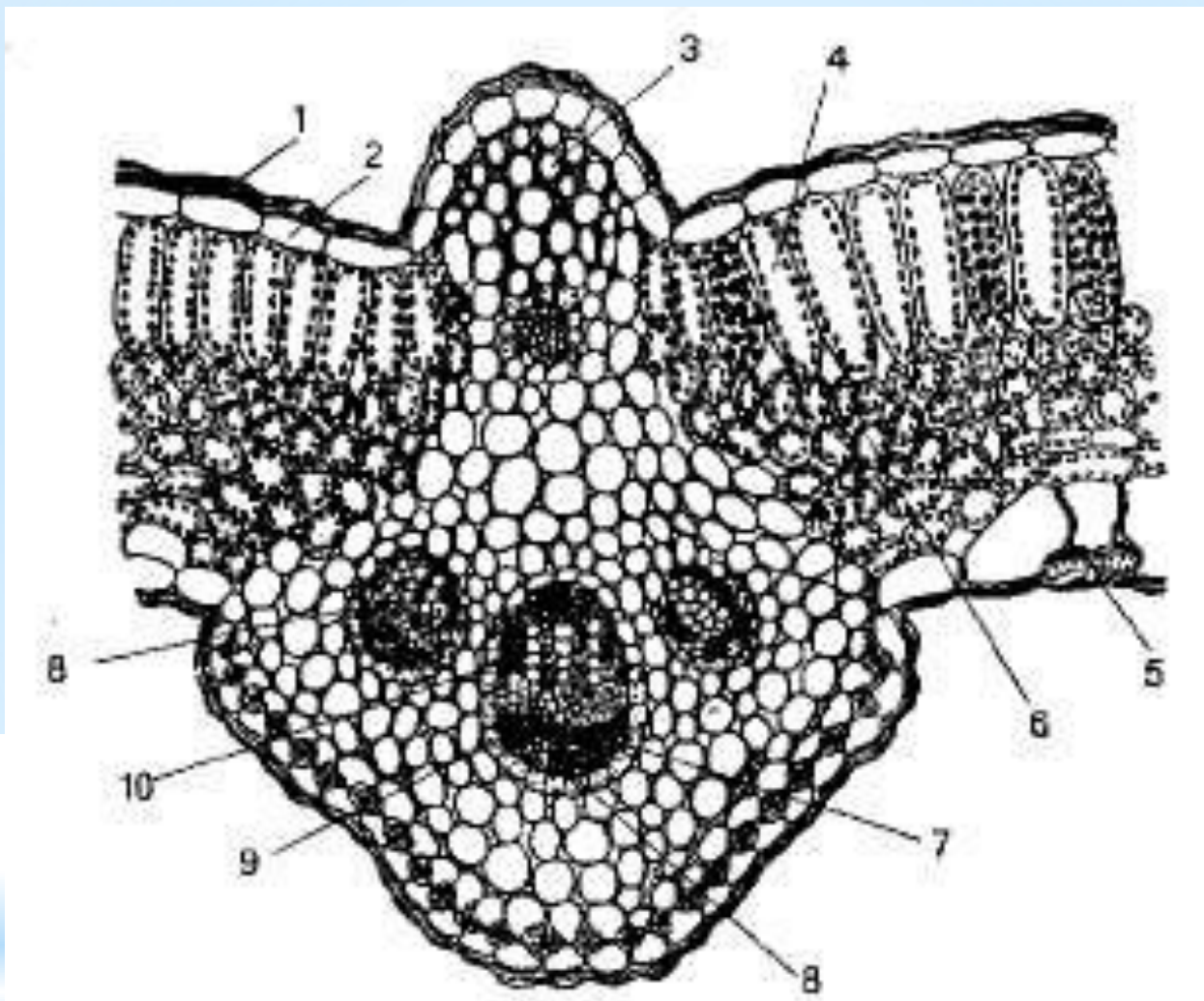
У двудольных растений мезофилл дифференцирован на столбчатый или губчатый.

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.

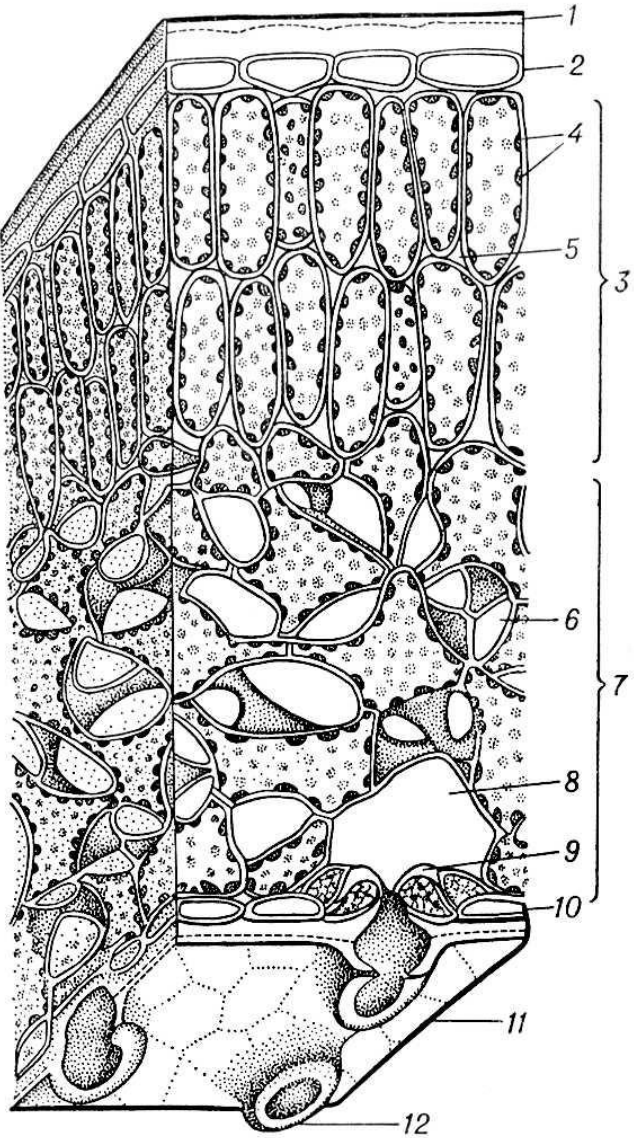
Листья, у которых столбчатый мезофилл ориентирован к верхней стороне, наз-т, *бифациальными*. В клетках столбчатого мезофилла содержится 75% и более всех хлоропластов мезофилла, поэтому их основная *функция* – *фотосинтез*.

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





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.



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 *склерейд*. У многих растений обкладка смыкается с тяжами механической ткани, образуя вертикальные пластинки, имеющие вид *двухтавровой балки*.

Крупные жилки также играют *барьерную* функцию, подразделяя

Листья злаков

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

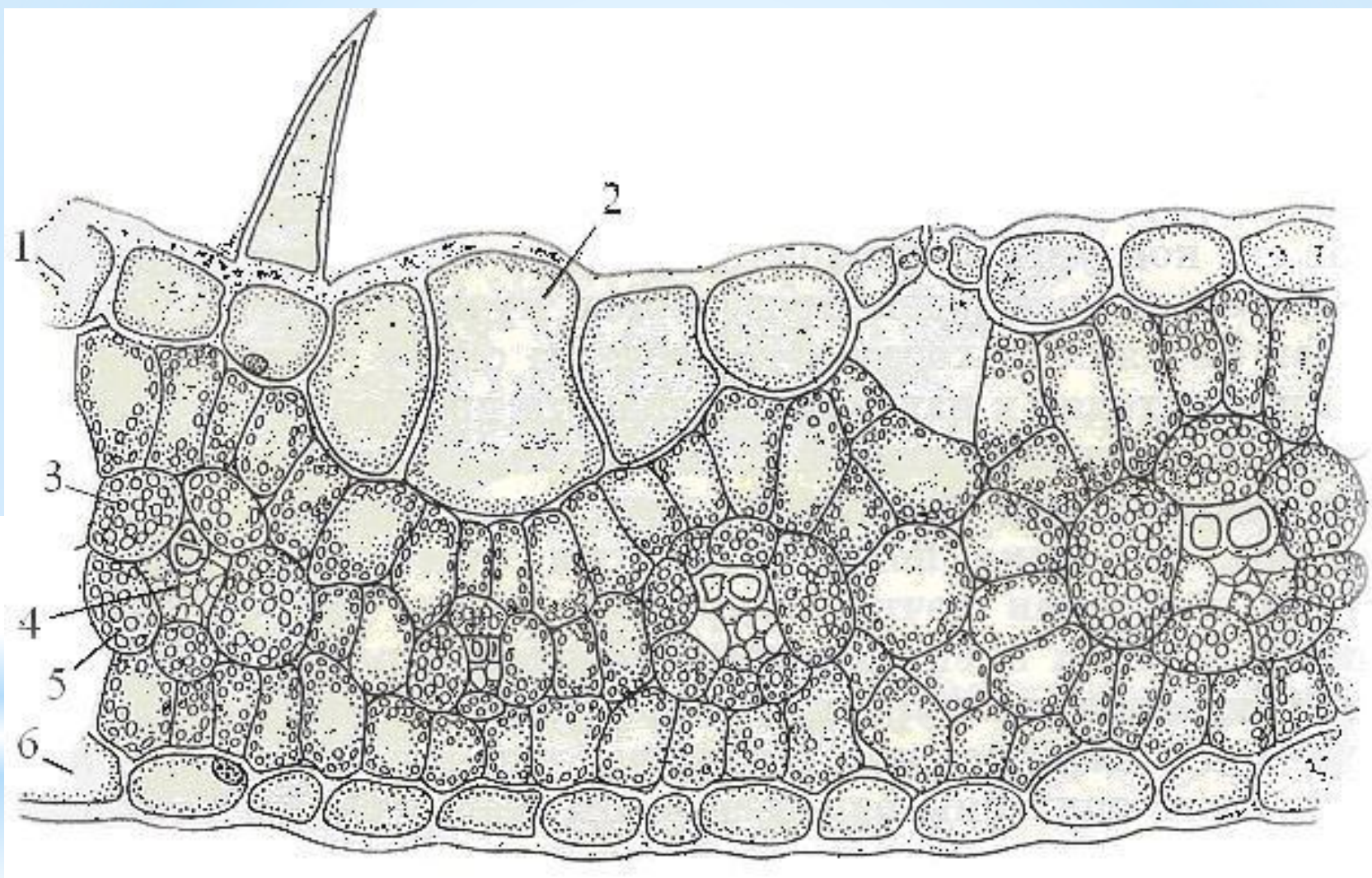
Лист покрыт эпидермой и часто инкрустирован кремнеземом. Эпидерма состоит из длинных и отчленяющихся от них коротких клеток. Кроме этого в ней имеются *пузыревидные* или *моторные* клетки, которые располагаются над средней жилкой и по обе стороны от нее. Это крупные тонкостенные клетки, заполненные клеточным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



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.

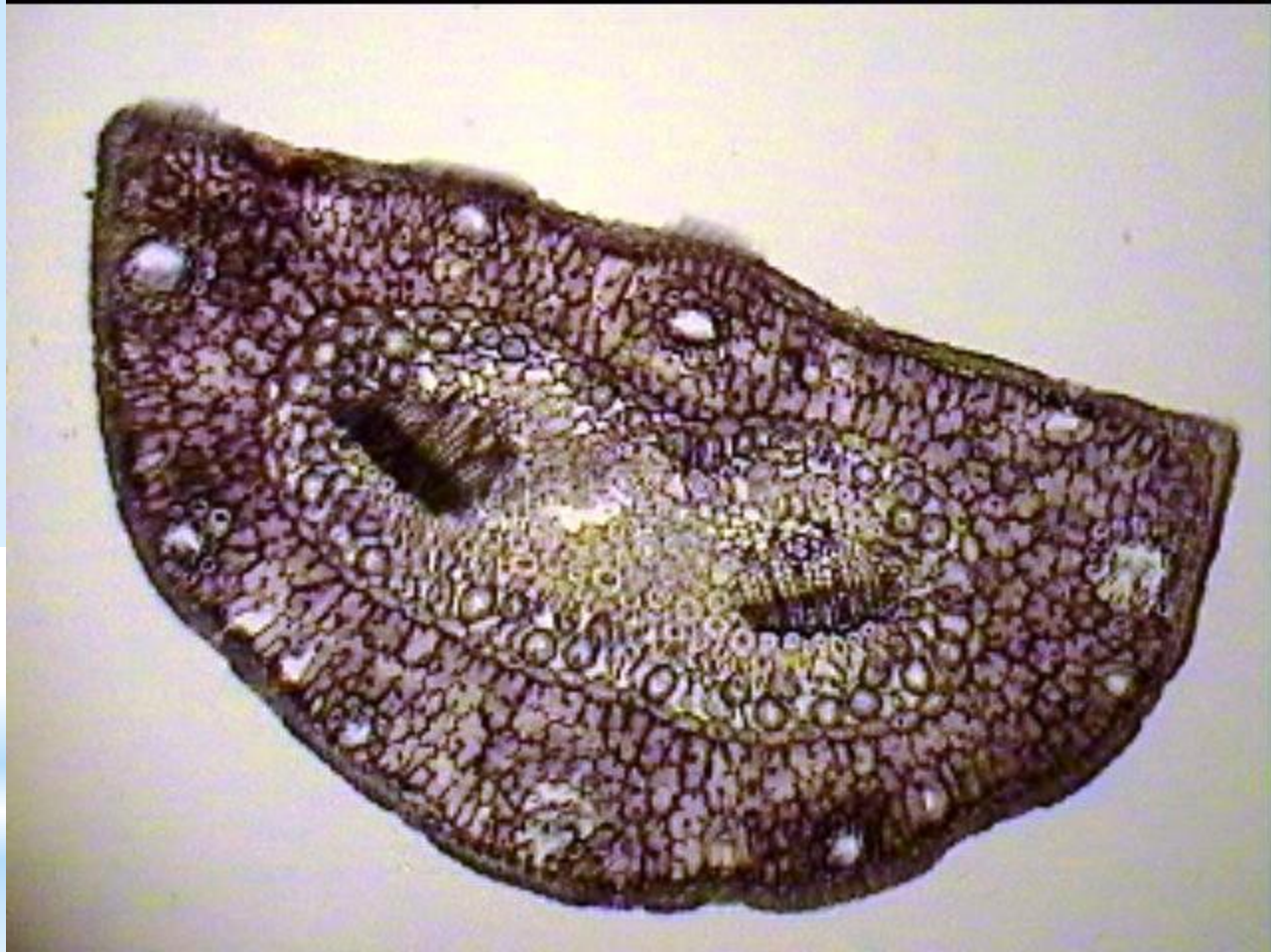
Строение хвоинки сосны обыкновенной. У сосны хвоинки расположены по две на брахибластах. Листья в поперечном сечении полукруглые, верхняя сторона плоская, а нижняя выпуклая.

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 *отдельного*, или *разъединяющего* слоя – поперечной пластинки из тонкостенных клеток. На стебле в этом месте образуется *защитный* слой из перидермы. Клетки отдельного 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