

Лист.



Общие понятия о листе, его развитие,
анатомическое строение, видоизменения,
морфология и классификация.

План:



- Общая характеристика листа
- Онтогенез листа
- Морфология и классификация листьев
- Анатомия листа
- Старение листьев и листопад
- Метаморфозы листа
- Методика лабораторной работы

□ **Лист**- вегетативный орган, представляющий боковую структурную часть побега, характеризуется ограниченным ростом и плоской формой.



Функции листа



- фотосинтетическая
- процесс транспирации
- газообмен
- участие в вегетативном размножении

Для листа характерны следующие особенности:



- Он возникает *ЭКЗОГЕННО* – из наружных слоев меристемы конуса нарастания стебля в виде листового бугорка.
- Физиологическая специализация листа приводит к значительному развитию у него *ассимиляционной паренхимы* (хлоренхимы).
- Для него характерен ограниченный верхушечный рост. При этом продолжительность роста мала.



□ **Лист** – вегетативный орган, моносимметричный, так как обладает лишь одной плоскостью симметрии. Ее характерная форма плоская, что делает лист *бифациальным* (с двумя поверхностями). Плоскость симметрии перпендикулярна к двум его поверхностям – верхней (брюшной, или вентральной) и нижней (спиной, или дорсальной).



- У однодольных растений , у которых лист ориентирован вертикально, образуется *унифациальные* листья с одной поверхностью. Это происходит за счет своеобразного выклинивания верхней поверхности листа, в результате чего вся поверхность листовой пластины является лишь нижней. Они могут быть в сечении округлые или уплощенные, но не в спинно-брюшной плоскости, а с боков.



- Лист характеризуется коротким жизненным периодом. У травянистых и листопадных древесных растений продолжительность жизни листа всего несколько месяцев; у вечнозеленых двудольных – обычно два- три года; у хвойных – от трех до десяти лет. Размеры листьев чаще колеблются в пределах 3-10 см, но могут достигать и несколько десятков метров.

В ходе эволюции у различных групп астерий лист возник неодинаково:



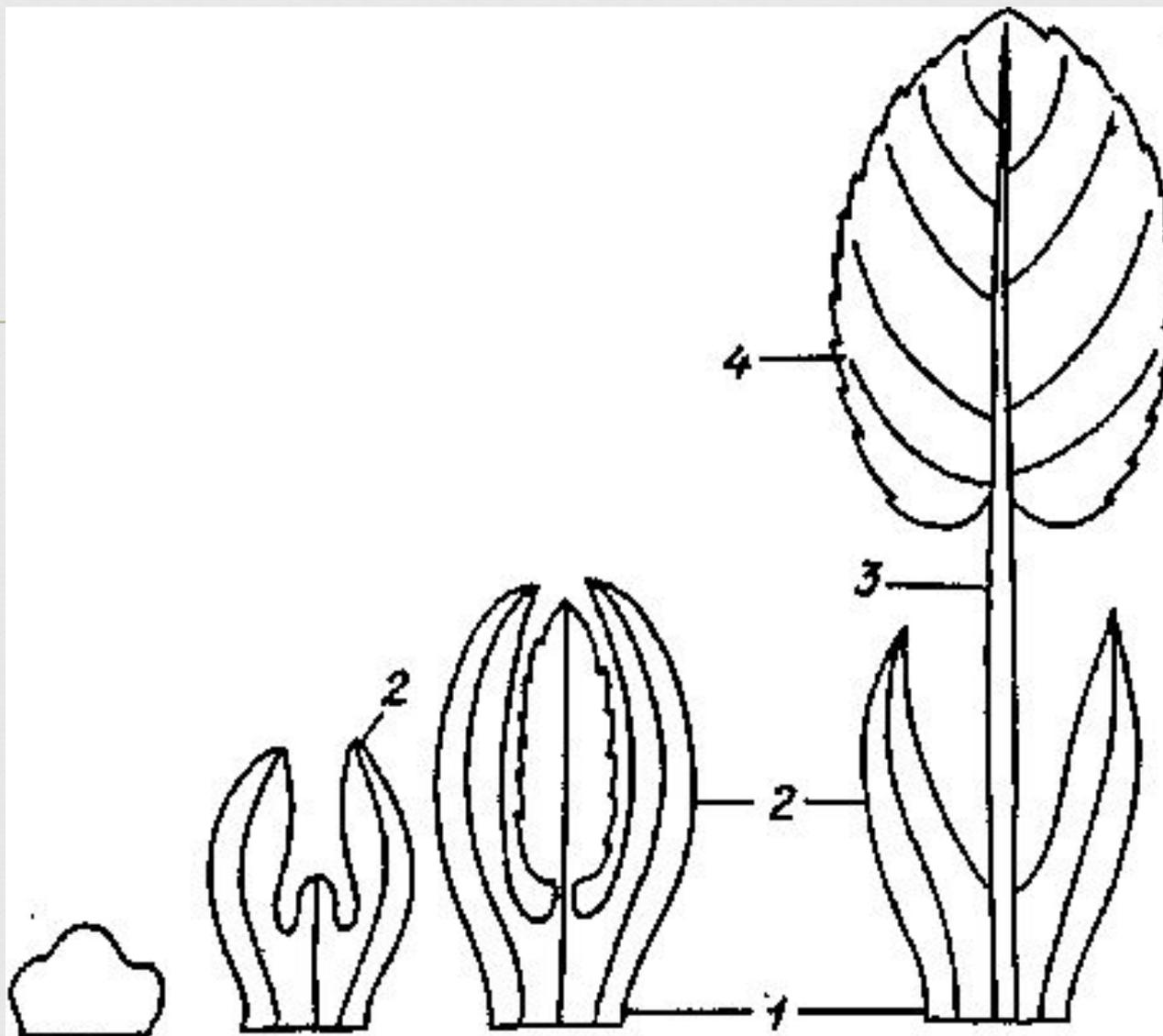
- **Макрофильная** линия эволюции – у большинства высших растений (папоротниковидные, голосеменные, покрытосеменные) лист образовался в результате уплощения и последующего срастания систем конечных боковых осей (теломов) ветвящегося вегетативного тела первичных наземных растений типа раниофитов. При этом была утрачена способность к длительному верхушечному росту и ветвлению.
- **Микрофильная** линия эволюции – современных и ископаемых плауновидных листья возникли как экзогенные выросты осевых органов

Онтогенез листа

□ Внутрипочечная фаза развития листа начинается с заложения его в виде бокового выступа побега - *листового бугорка*, из которого будут развиваться *примордии* листа.

С момента разворачивания почки начинается внепочечная фаза развития листа. У двудольных сопровождается почти равномерным поверхностным ростом, который проходит за счет многократного деления клеток зачатка листа и дальнейшего увеличения их размеров.

□ После прекращения роста всей поверхности происходит дифференциация клеток меристемы в постоянные ткани, но в основании листа остается *интеркалярная меристема*, за счет деятельности которой лист продолжает расти еще некоторое время.

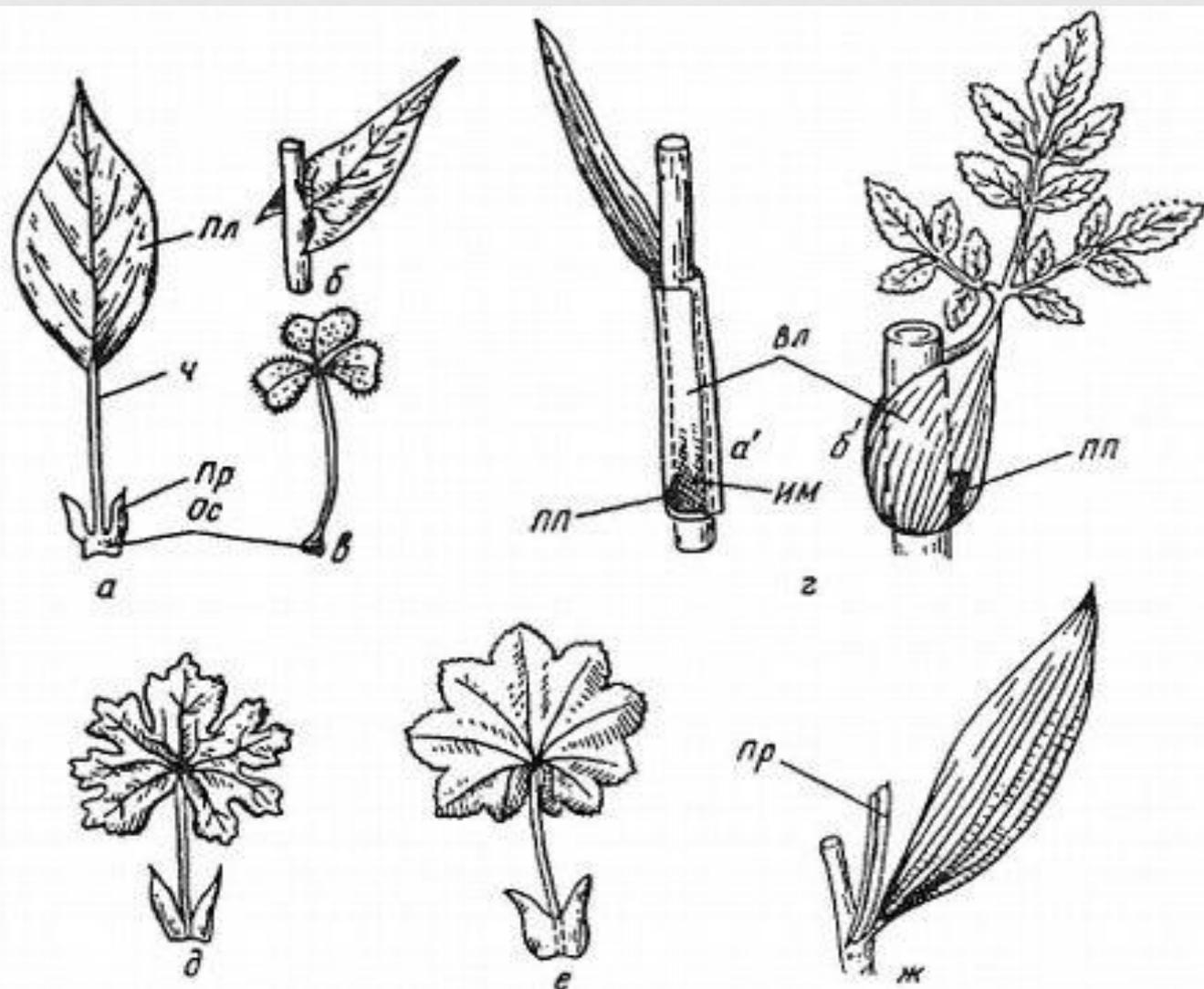


Онтогенез листа (схема): 1 - основание листа; 2- прилистники; 3- черешок; 4 - листовая пластинка.

Морфология листа

Взрослый лист обычно расчленен на **пластинку, черешок и основание**. Часто у основания заметны разного размера и формы **прилистники**.

- ▣ **Пластинка** - расширенная плоская часть листа. Именно здесь происходит фотосинтез.
- ▣ **Черешок** - узкая стеблевидная часть между пластинкой и основанием листа. Служит для ориентировки листа по отношению к свету и ослабляет удары по листовой пластине дождя, града, ветра. Листья с черешками - черешчатые, без черешков - сидячие.
- ▣ **Основание** - базальная часть листа, соединенная со стеблем. У многих растений основание сильно разрастается и охватывает в виде трубки междоузлие или его часть. Такое разросшееся основание называют влагалищем.
- ▣ **Влагалище** защищает пазушные почки и молодые основания междоузлий.



Части листа (схема):

a — черешчатый; *б* — сидячий; *в* — с подушечкой в основании; *г* (*а'* и *б'*) — с влагалищем; *д* — со свободными прилистниками; *е* — с приросшими прилистниками; *ж* — с пазушными прилистниками; *Пл* — пластинка; *Ос* — основание; *Вл* — влагалище; *Пр* — прилистники; *Ч* — черешок; *ПП* — пазушная почка; *ИМ* — интеркалярная меристема

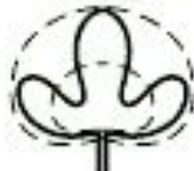
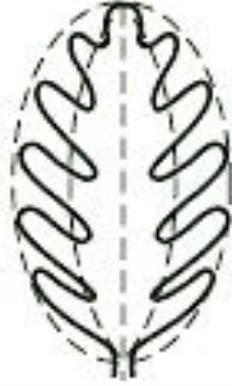
Классификация листьев

Листья делят на *простые* и *сложные*.

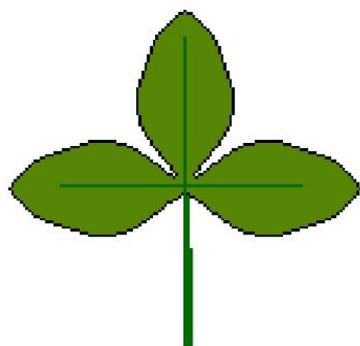
- У простых листьев одна листовая пластинка. Они либо не опадают (травы), либо имеют при опадении одно сочленение между черешком и стеблем (деревья, кустарники).
- У сложных листьев имеется несколько листовых пластинок, каждая из которых сидит основанием на общей оси - *рахисе*. В зависимости от расположения листочков различают *перисто-* и *пальчатосложные* листья.
- В первом случае листочки располагаются по сторонам рахиса. Если рахис заканчивается сверху непарным листочком, то лист называется *непарноперистосложным*, при его отсутствии - *парноперистосложным*. По степени разветвленности рахиса различают *дважды-* и *триждыперистосложные* листья. У пальчатосложных листьев листочки расходятся радиально от общего черешка. Частный случай - тройчатый лист (клевер, люцерна, земляника). У пальчатосложных и тройчатосложных листьев рахиса нет.



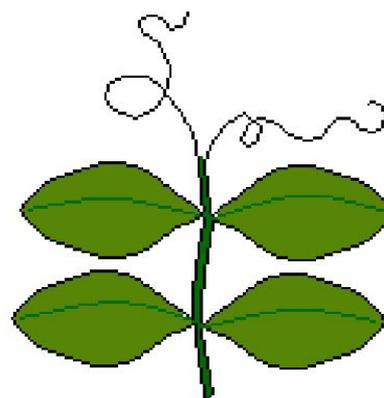
- Листовая пластинка может быть **цельной** или **рассеченной** (пальчато или перисто). Встречаются дважды-, трижды- и многократно рассеченные листовые пластинки. Сильная изрезанность дает возможность при большой поверхности предохранить лист от разрыва.

	- лопастный (менее чем до половины ширины полупластинки)	-раздельный (глубже половины ширины полупластинки)	-рассеченный (до центральной жилки)
Тройчато- (трех-)			
Пальчато-			
Перисто-			

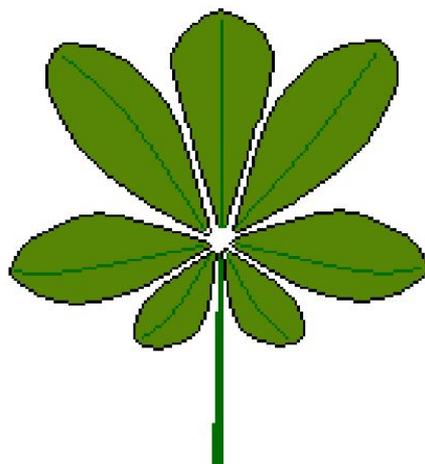
Формы сложных листьев



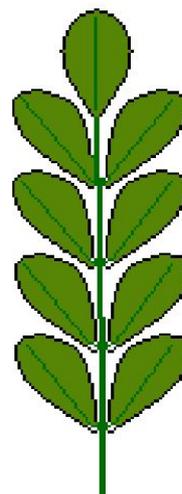
тройчатый



парноперистый



пальчатый



непарноперистый

Анатомия листа



- Бугорок листа состоит из активно делящихся клеток меристемы. Затем образуется прокамбиальный тяж, который развивается как вверх, в зачаток листа, так и вниз. Тяжи прокамбия возникают из срединного слоя клеток меристемы зачатка листа. Прокамбиальный тяж дифференцируется в проводящие пучки, остальные слои меристемы - в первичную покровную ткань - *эпидерму, основную паренхиму и механические ткани.*



□ *Эпидерма* сохраняется на листе в течение всей жизни. Клетки эпидермы плотно соединены друг с другом. Плотность эпидермы связана с ее ролью - защитой от излишней потери воды и обеспечением механической опоры. В клетках эпидермы обычно хлоропластов нет, они есть в замыкающих клетках устьиц. *Устьица* располагаются на нижней стороне листа. Обычно они распределены более менее равномерно.

Основная паренхима - заключена между верхней и нижней эпидермами, - это мезофилл листа, или ассимиляционная паренхима (хлоренхима)



Мезофилл дифференцирован на **столбчатую** и **губчатую** паренхимы.

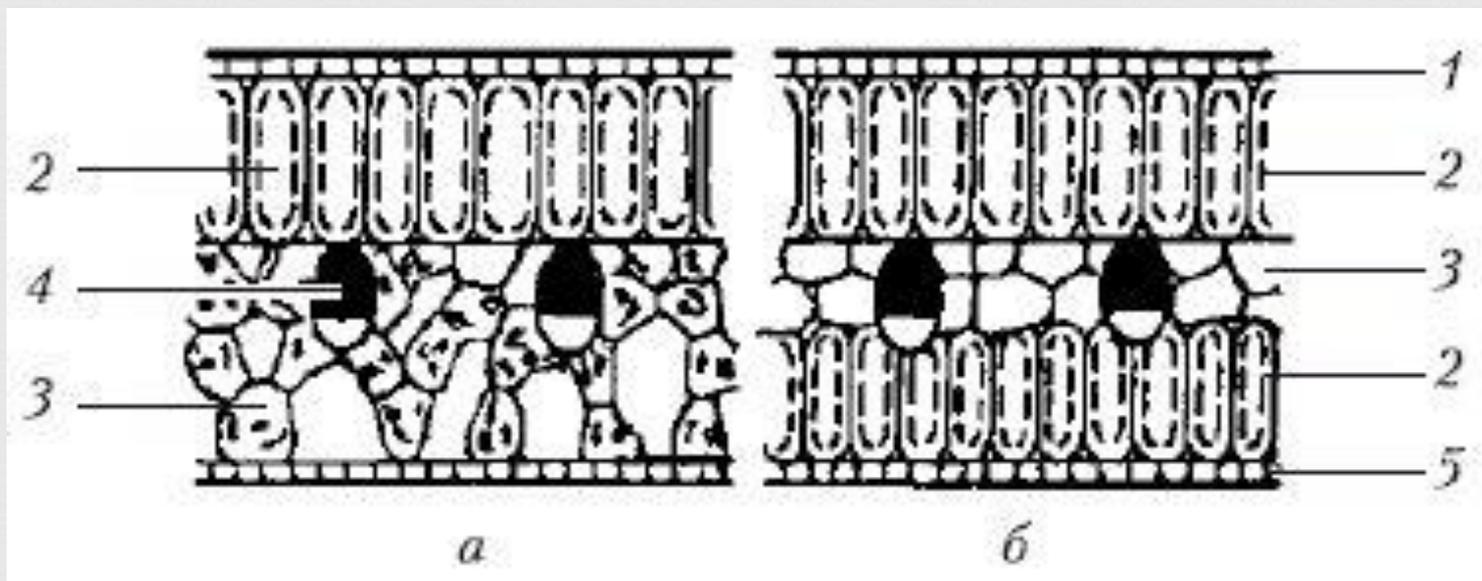
- С верхней стороны к эпидерме примыкает столбчатая ткань. Она наиболее специализированная, приспособленная к выполнению функции фотосинтеза. Клетки, ее образующие, длинные цилиндрические, расположенные перпендикулярно поверхности листа. Между ними есть межклетники для газообмена и транспирации. Стенка клеток тонкая, целлюлозная; в постенном слое цитоплазмы имеются многочисленные хлоропласты, расположенные в один слой.



- Под эпидермой нижней части листа располагается ***губчатая паренхима***. Это рыхлая ткань, состоящая из нескольких слоев клеток разнообразной формы с крупными межклетниками, подходящими к устьицам эпидермы. Эта ткань выполняет функции газообмена и транспирации, хотя участвует и в фотосинтезе. Число хлоропластов в ней в разы меньше чем в клетках столбчатой ткани. Вследствие этого нижняя сторона листа бледнее верхней.

- 
- Если столбчатая паренхима расположена с одной стороны пластинки листа, а губчатая - с другой, то лист называют *дорсовентральным*. Они свойственны большинству растений.
 - У ксерофитов и листьев, растущих под острым углом к стеблю, столбчатая ткань часто располагается по обеим сторонам листа, а губчатая - сильно редуцирована или отсутствует. В этом случае лист *изолатеральный*, т.е. обе стороны его одинаковы.

Схема строения дорсивентрального (а) и изолатерального (б) листьев:



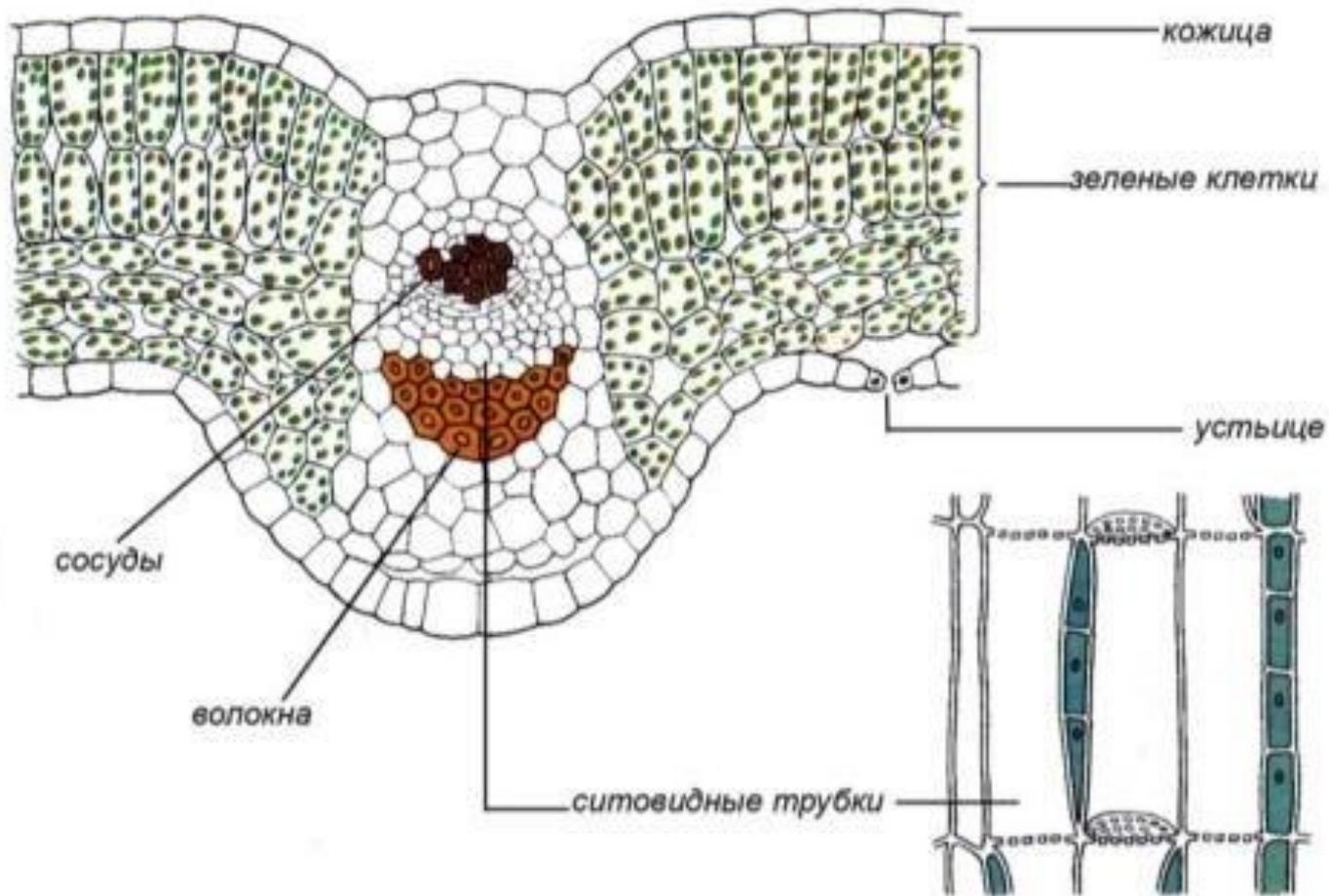
1 - эпидерма; 2 - столбчатая паренхима; 3 - губчатая паренхима; 4 - проводящий пучок; 5 - нижняя эпидерма.

- 
- *Проводящая система* листьев представлена **жилками**, которые ветвятся в пластинке.
 - В жилке может быть один или несколько проводящих пучков. Большинство пучков *закрытые*, лишь более крупные – *открытые* и у них камбий работает слабо.
 - В черешке может быть несколько коллатеральных пучков, расположенных в виде кольца, или одиночные разных типов: ***коллатеральный, биколлатеральный, концентрический.***

Проводящая система листа

- В проводящих пучках листовой пластинки ксилема обращена к верхней поверхности листа, а флоэма - к нижней.
- В проводящих пучках, в ксилеме располагаются *трахеи*, а во флоэме - *ситовидные трубки*. В мелких пучках трахеи сменяются *трахеидами*, во флоэме - *паренхимными клетками*. Окончания жилок состоят из одной-двух трахеид.
- Проводящие пучки не примыкают к клеткам мезофилла. Обычно они окружены обкладкой из паренхимы - *окаймляющей паренхимой*. Наличие обкладки увеличивает область контакта между мезофиллом и проводящими элементами ксилемы и флоэмы.

Средняя часть поперечного среза листовой пластинки



Опорные структуры листа.



- В листьях с плоскими пластинками нежный мезофилл укрепляется проводящей системой, которая пронизывает пластинки. У крупных жилок *склеренхима* иногда со всех сторон окружает жилку, иногда обрамляет ее с двух сторон. В толще мезофилла встречаются механические клетки - *склереиды* и *астросклереиды*.

Своеобразное строение имеют листья хвойных растений (хвоя):

- У хвоинок сосны покровная ткань состоит из двух слоев: *эпидермы* и *гиподермы*.
- *Эпидерма* имеет клетки почти квадратной формы, с толстыми стенками, снаружи покрытыми толстым слоем кутикулы.
- *Гиподерма* состоит из одного ряда клеток с менее утолщенными одревесневающими клетками. Она выполняет также водозапасающую и механическую функции.

Своеобразное строение имеют листья хвойных растений (хвоя):

□ Под *гиподермой* находится **мезофилл**, состоящий из клеток, стенки которых образуют складки, заходящие в полость клеток (**складчатая паренхима**). Это значительно увеличивает площадь цитоплазмы с хлоропластами, а следовательно и фотосинтезирующую поверхность. Складчатую паренхиму пронизывают смоляные ходы.

□ В углублениях на уровне *гиподермы* на обеих сторонах листа расположены устьичные аппараты, под которыми имеется большая воздушная полость.

□ В центральной части, отделенной от складчатой паренхимы эндодермой, расположены два проводящих пучка коллатерального типа. Ксилемная часть обращена к плоской стороне хвои, флоэма - к выпуклой. Между пучками расположена склеренхима (склеренхимный мостик).



Жилкование листа



- Жилки листа выполняют проводящую и механическую функции. По ксилеме в лист из корневой системы поступают вода и растворённые в ней минеральные соли; по флоэме из листа оттекают синтезированные в нем органические вещества. Жилки создают опору для паренхимы листа и предохраняют листовые пластинки от разрывов. Между собой жилки соединяются сетью мелких поперечных жилок – *анастомозов*.

Основные типы жилкования:



- **Дихотомическое** жилкование свойственно большинству папоротниковидных, а из голосеменных - гинкго двулопастному. При этом анастомозы отсутствуют, а окончания жилок подходят к краю листовой пластинки.
- **Параллельное** и **дуговое** жилкование характерно для однодольных. При этом от основания листа в пластинку вступает ряд жилок примерно одинакового размера, которые пронизывают пластинку параллельно или дугообразно. На протяжении пластинки жилки соединяются анастомозами, идущими косо.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ЖИЛКОВАНИЯ:



- **Сетчатое, перистое** или **пальчатое** жилкование характерно для двудольных. При перистом жилковании из стебля в лист идет только одна жилка, сильно разветвляющаяся в пластинке. При пальчатом - из черешка выходит несколько ровных жилок, и каждая из них разветвляется. При сетчатом - более мелкие разветвления жилок соединяются друг с другом перемычками.

Жилкование



Дуговидное



Поперечное



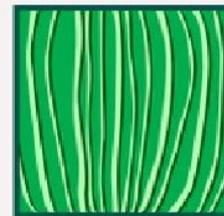
Дихотомическое



Продольное



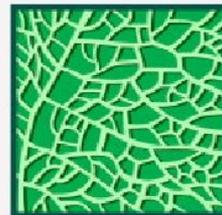
Пальчатое



Параллельное



Перистое



Сетчатое



Радиальное

Старение листьев

После достижения определенных размеров листья быстро стареют и отмирают. Видимый признак *старения листа* - пожелтение или покраснение, связанное с *разрушением хлорофилла и накоплением каротиноидов и антоцианов*. В связи с преобладанием распада, а не синтеза из тканей старых листьев оттекают органические вещества - лист опустошается. Одновременно в них накапливаются соли, особенно много кристаллов оксалата кальция.





- У однодольных и травянистых двудольных лист обычно отмирает и разрушается постепенно, оставаясь на стебле. У деревьев и кустарников старые листья опадают.
- Массовое опадение листьев – это *листопад*. Ему предшествует образование вблизи основания листа отдельного слоя, который состоит из легко мацерирующейся паренхимы. По нему лист и отделяется от стебля. Предварительно сосуды жилок закупориваются. Некоторое время лист еще держится на жилках. Но вскоре отрывается под действием тяжести самого листа или порывов ветра. После опадения на месте отделения листа от стебля остается листовая рубец, защищенный пробкой.
- *Листопад* - выработанное в процессе эволюции приспособление растения к уменьшению испарения в условиях дефицита влаги. Он также предотвращает опасность поломки облиственных ветвей под тяжестью снега.

Метаморфозы листа

□ *Усики* – нитевидные органы , чувствительные к прикосновению и приспособленные для лазания. У многих лазающих лиан часть листа или весь лист превращены в усики. В процессе эволюции появились лианы, которые лишены части ли всей пластинки листа.



□ **Колючки** свойственны растениям обитающим в сухом и жарком климате, хотя нередки они и у растений других климатических зон.

Выполняют 2 функции :

- уменьшают испаряющую поверхность наземной части растений и
- защищают стебли, стволы и молодые листья от поедания животными.

-
-
- Метаморфоз всего листа или какой-либо его части в колючку свойственен, например, кактусу, листья у него полностью метаморфизированы в колючку.
 - Все кактусы – суккуленты с метаморфизированными листьями. Отдельные части листа тоже могут быть метаморфизированы к колючки. Чаще всего видоизменяются окончания жилок, выступающих на верхушке листа и по его краю (алоэ).



□ ***Филлодий*** – это метаморфоз черешка или основания листа в образование, подобное плоской листовой пластинке, выполняющей функции фотосинтеза.

□ Филлодии характерны для многих видов так называемых филлодийных акаций, произрастающих в Австралии.



□ ***Ловчие аппараты
насекомоядных растений:***

- У некоторых видов покрытосеменных все листья растения или часть из них метаморфизированы в ловчие аппараты.
- Растения этих видов -автотрофы, но благодаря ловчим аппаратам они используют богатую азотом и фосфором органическую пищу, переваривая животных.
- Строение ловчих аппаратов разнообразно, при этом у растений одних видов они не подвижны, у других – обладают способностью к движению при захвате и переваривании добычи.



Методика(макроскопическое строение листа):



- Изучить строение листьев: черешкового, сидячего, влагалищного;
- Изучить жилкование листьев;
- Ознакомиться с наиболее распространенными формами листовой пластинки простых цельных листьев;
- Ознакомиться с наиболее распространенными формами листовой пластинки простых, расчлененных выемками листьев;
- Ознакомиться с формами сложных листьев;
- Ознакомиться с формами изрезанности края листовой пластинки;
- Зарисовать строение трех типов листьев, типы жилкования листьев, простые листья разной формы с цельной и расчлененной выемками пластинкой, сложные листья разной формы, типы края листовой пластинки и сделать обозначения.

Методика(микроскопическое строение листа):



- Изучить микроскопическое строение листа двудольного растения (на примере камелии);
- Изучить строение листа однодольного растения (ковыля или кукурузы);
- Изучить строение игольчатого листа сосны – хвой;
- Зарисовать все изученные объекты и сделать обозначения.