

ЛИСТ. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ.

- 1. Развитие листа.**
- 2. Анатомическое строение типичного листа.**
- 3. Особые типы строения листа.**
- 4. Листорасположение.**

В своем развитии лист проходит две фазы: **внутрипочечную** и **внепочечную**. В течение **первой фазы** листовая зачаток **увеличивается** главным образом за счет деления клеток. При этом он постепенно приобретает форму, характерную для взрослого листа. Однако в почке лист остается миниатюрным, сложенным или свернутым.

При переходе во **вторую фазу** лист **развертывается**. Во второй фазе он сильно разрастается за счет деления и растяжения клеток.

Лист закладывается на конусе нарастания побега **экзогенно**, в виде **бугорка** или **валика**. В заложении листовых зачатков принимают участие разные слои клеток. Обычно их образование связано с деятельностью **туники**. Например, у **пшеницы (*Triticum*)**, имеющей однослойную тунику, в заложении листовых зачатков участвуют два наружных слоя конуса нарастания; у **барвинка малого (*Vinca minor*)** с трехслойной туникой – самый внутренний её слой; у **норичника шишковатого (*Scrophularia nodosa*)** с однослойной туникой – фланговая зона корпуса.

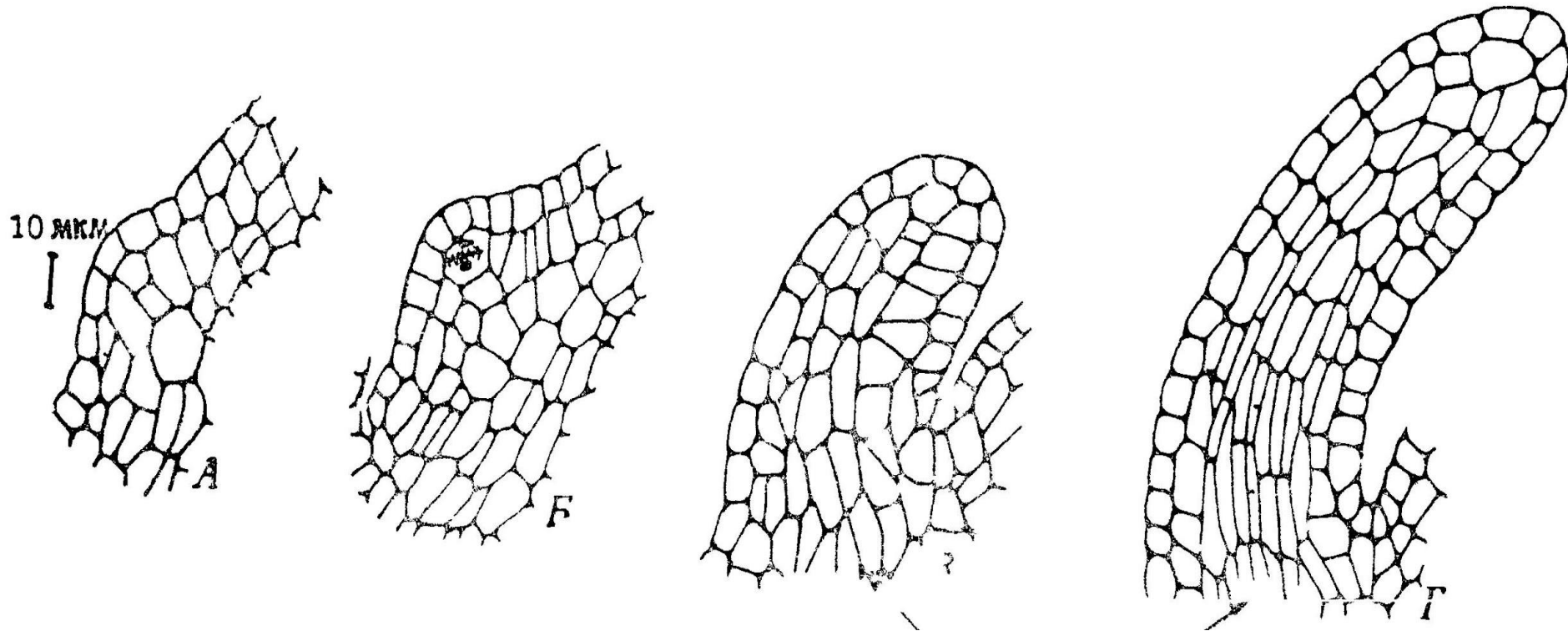
Развитие листового зачатка начинается с **периклиналильных делений** небольшой группы клеток. Это приводит к увеличению числа слоев клеток и появлению на поверхности субапикальной зоны верхушки побега небольшого бугорка или валика. **Клетки поверхностного слоя**, впоследствии образующего протодерму, по мере роста бугорка **растягиваются**, а затем **делятся антиклинально**. Таким образом, листовая зачаток всегда окружен будущей покровной тканью

Листовой зачаток, не имеющий признаков дифференциации, называют *примордием*. Вначале он растет равномерно за счет деления клеток во всех направлениях. Но вскоре рост его дифференцируется, становится неравномерным.

Обычно раньше всего прекращают деления клетки верхушки листового зачатка. После этого он может расти только за счет *интеркалярной и краевой меристемы*. Довольно рано зачаточный лист дифференцируется на 2 части: *базальную* (нижнюю) и *апикальную* (верхнюю). Развитие этих частей дальше идет неодинаково. Из *базальной части* развивается *основание листа* (а также *прилистники, влагалище* – если они есть), из *апикальной части* – *пластинка и черешок*.

Образование листового примордия у льна (*Linum usitatissimum*)

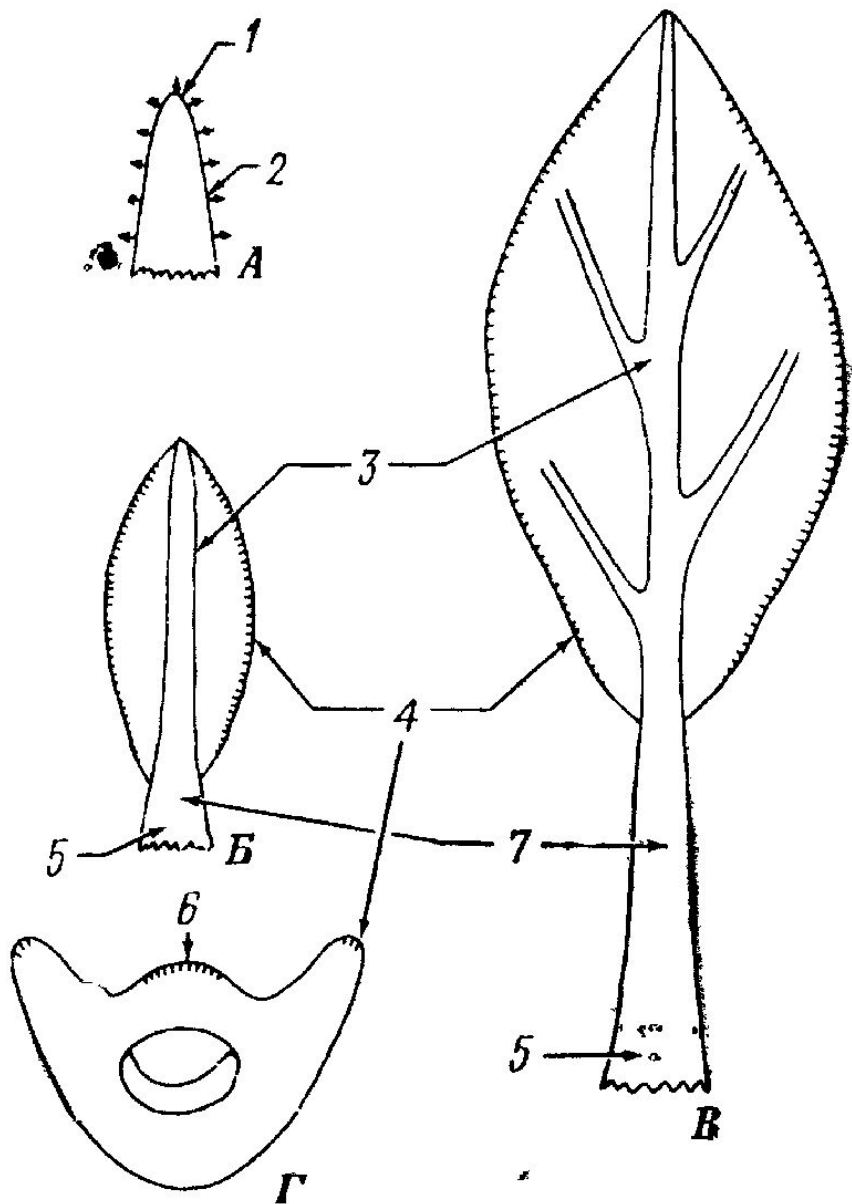
А-Г - возникновение примордия в результате периклиналиных делений и растяжения клеток, расположенных под поверхностным слоем



Развитие листа двудольного растения.

1 – примордий, 2 – апекс побега, 3 – прилистники

Схема роста листа двудольных



А - недифференцированный примордий;

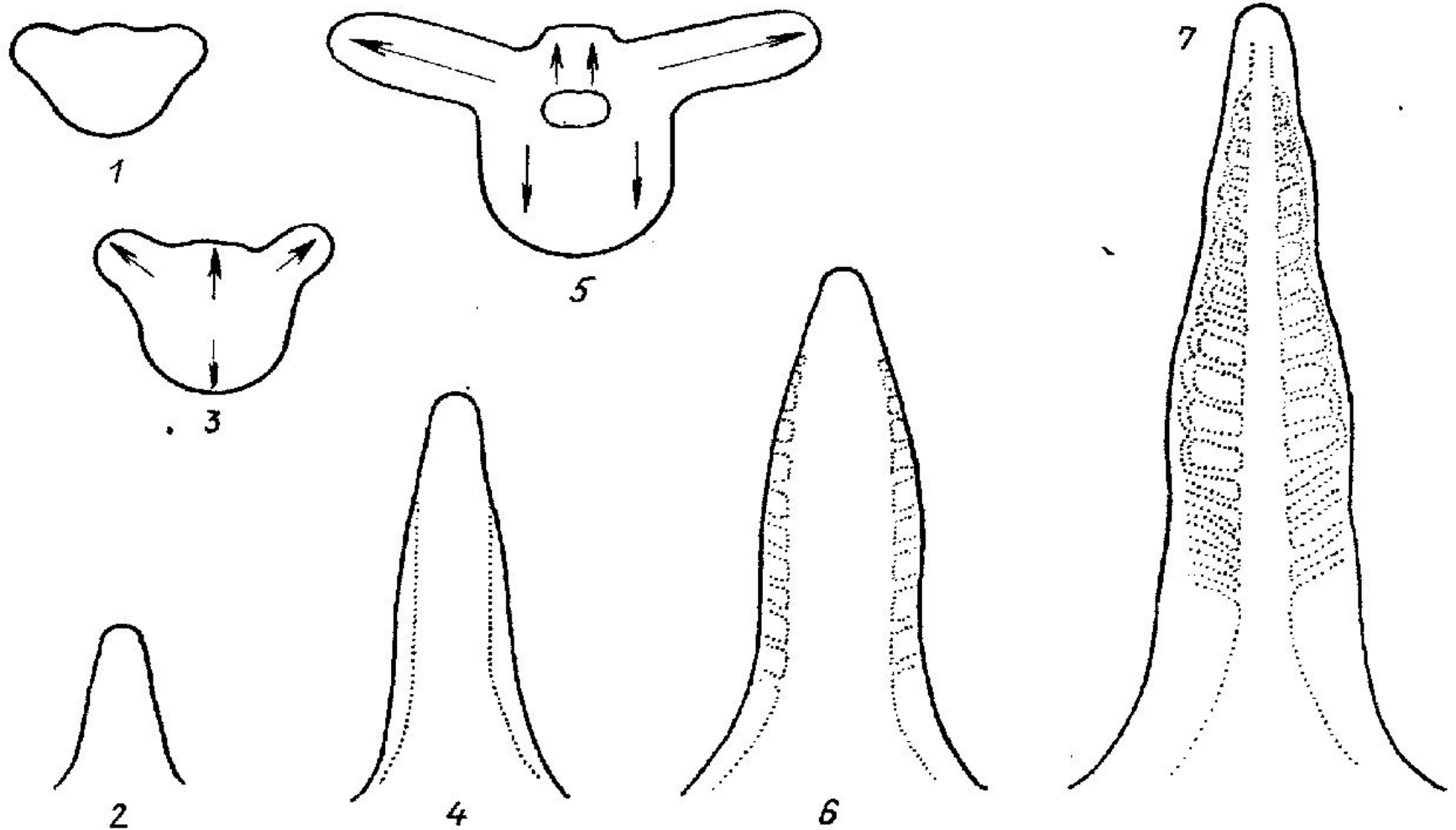
Б, В – две стадии роста пластинки за счет маргинальных меристем и дифференциация центральной жилки;

Г – поперечный срез пластинки.

**1-апикальная меристема,
2-маргинальная меристема,
3-средняя жилка,
4-маргинальные меристемы,
5-основание листа,
6-адаксиальная меристема,
7- черешок.**

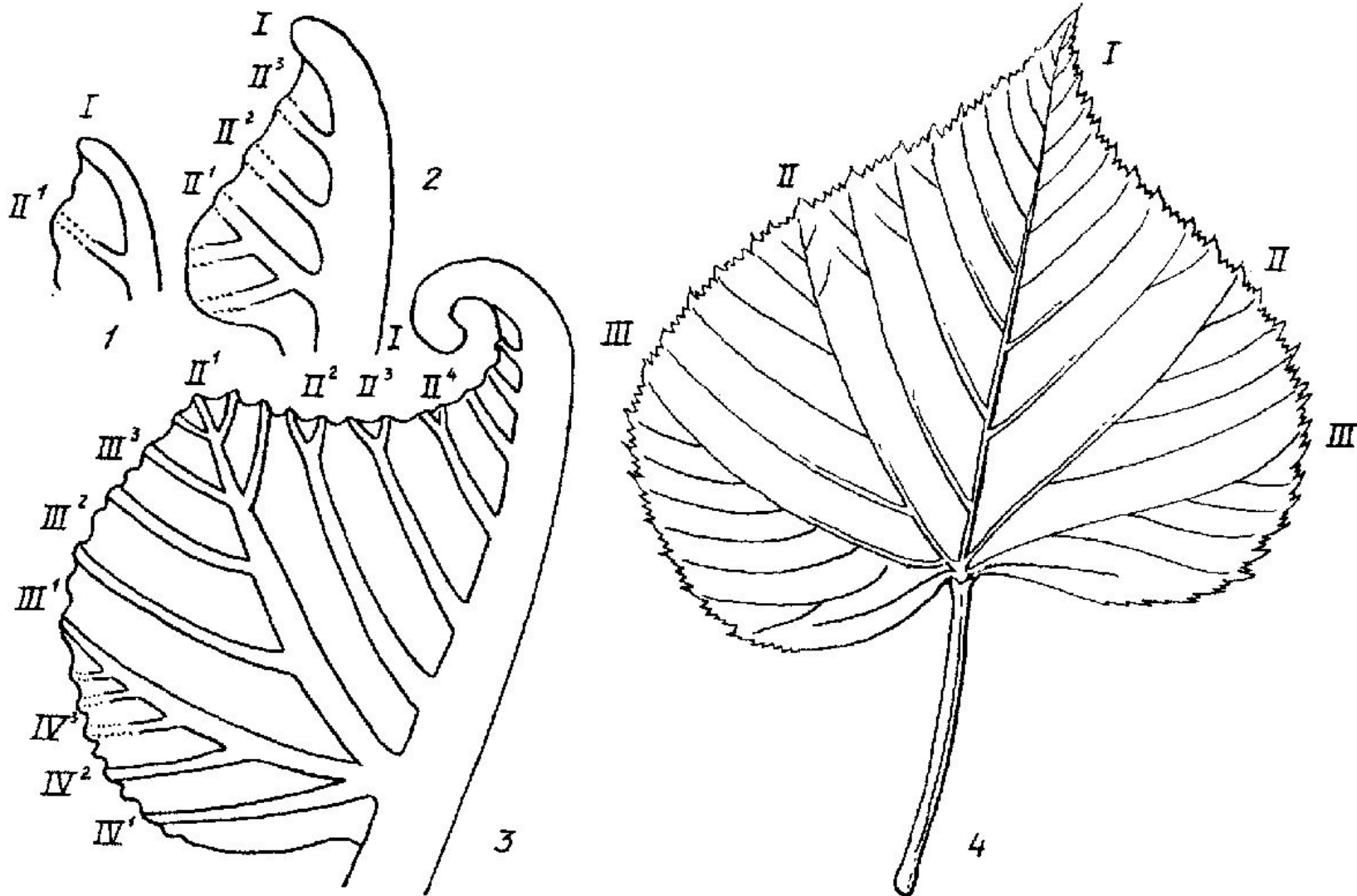
Развитие пластинки листа у табака (стрелками указано направление роста):

1,3,5 – поперечные срезы зачатков 2,4,6

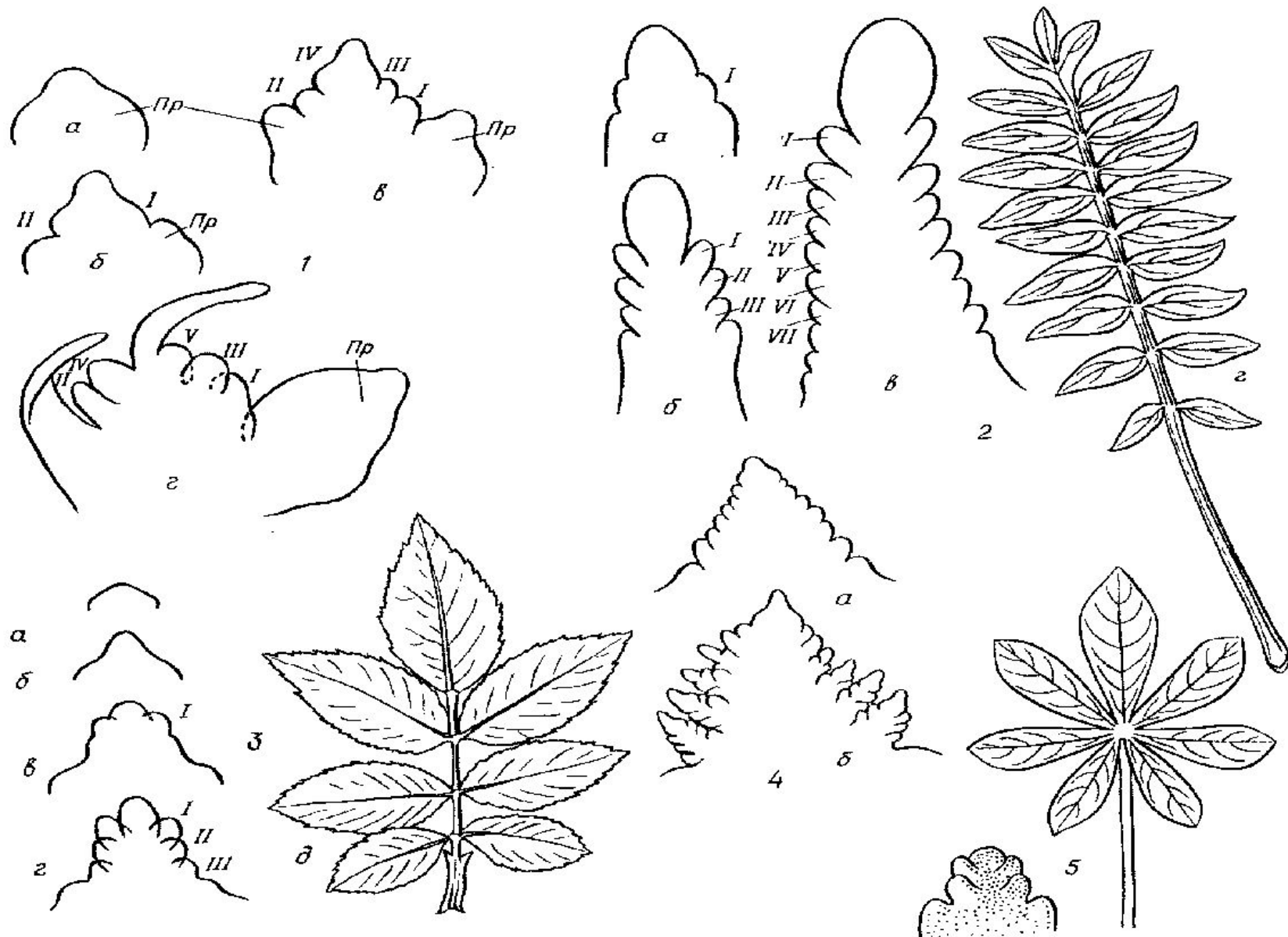


Развитие пластинки листа у липы

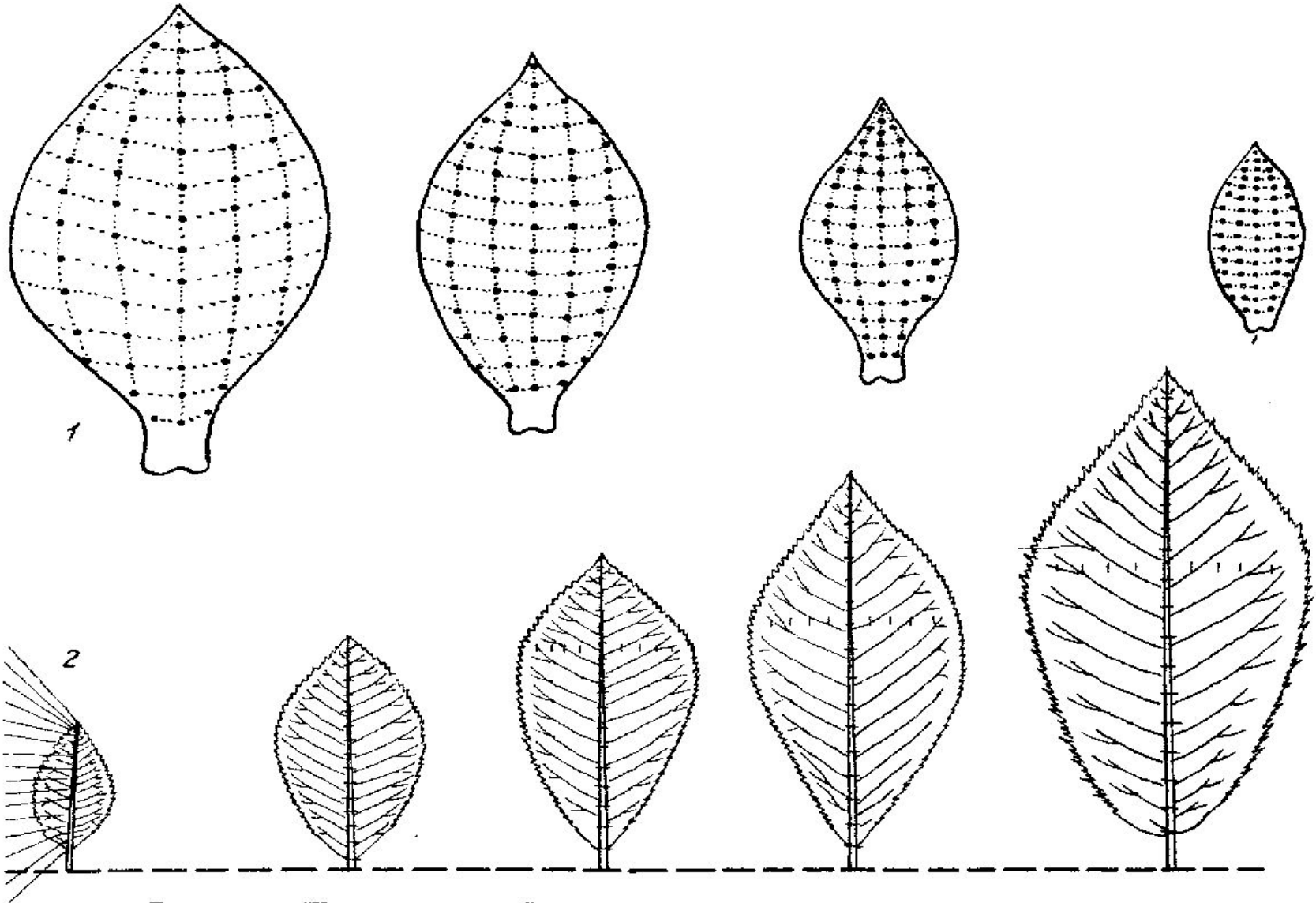
I-IV – последовательные точки роста листа



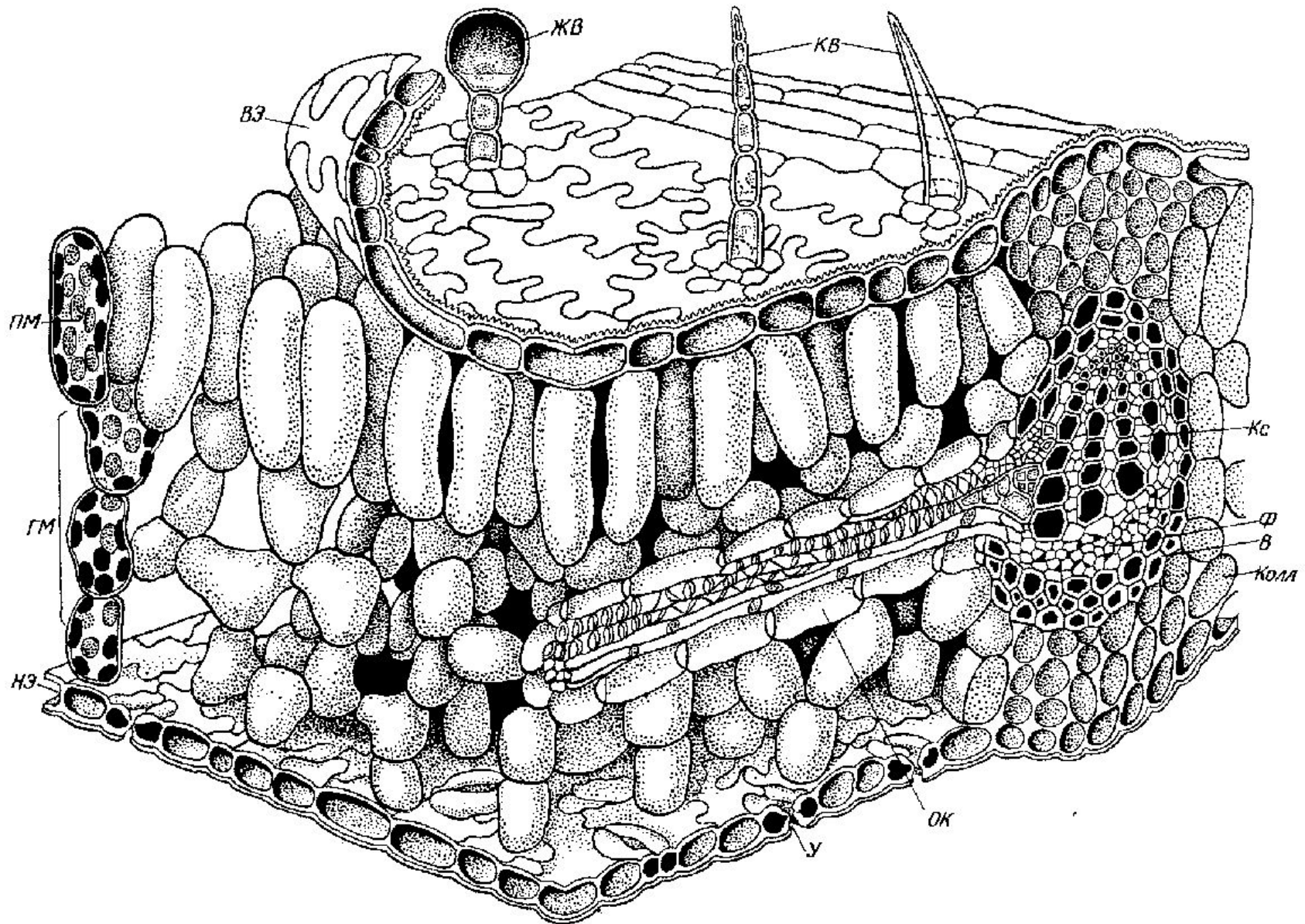
Развитие сложных листьев: 1- бобов, 2- синюхи, 3- шиповника, 4- тмина, 5- люпина.



Поверхностный рост листа при разворачивании почки: 1- у табака, 2- у черемухи.



Объемное изображение части листовой пластинки



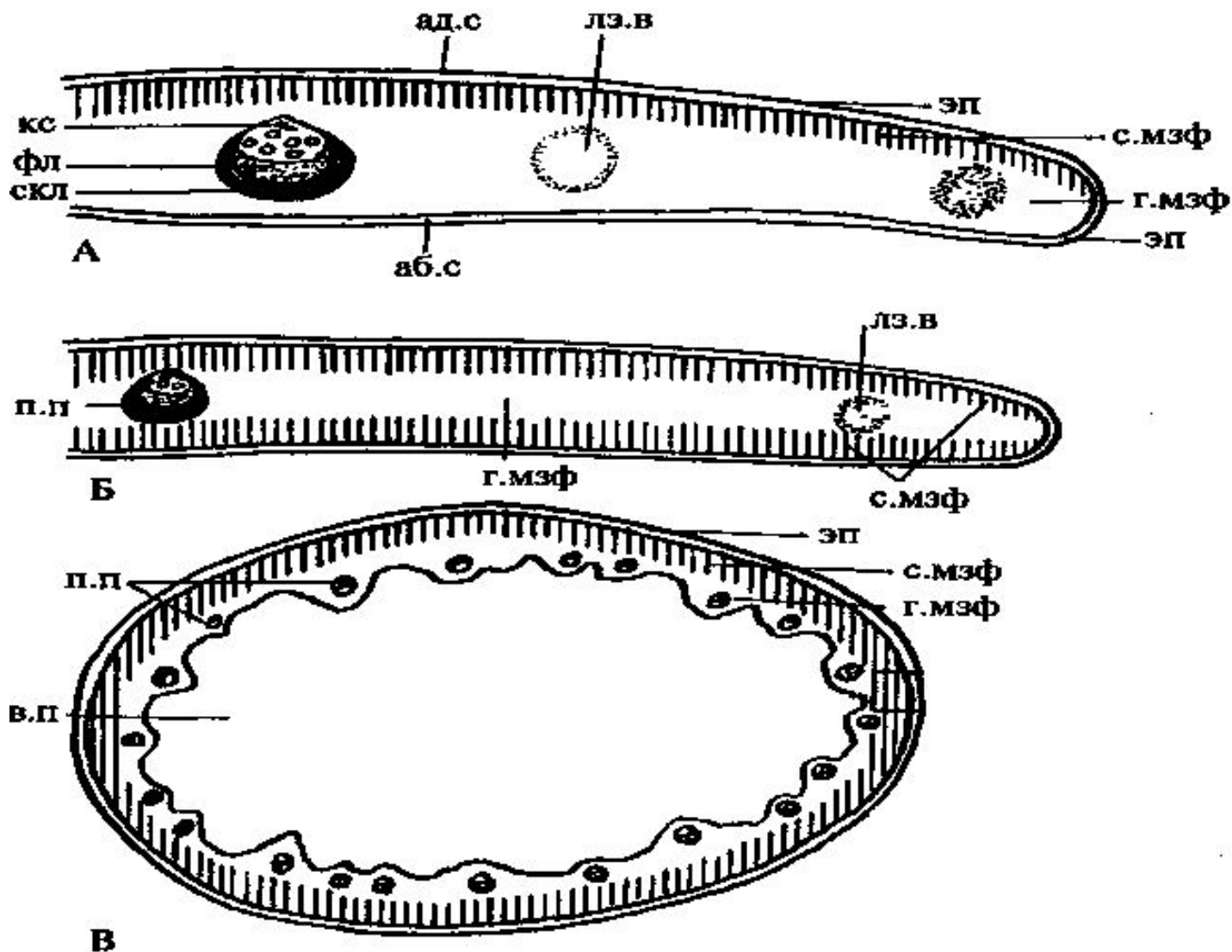
может быть слой **собирательных (воронковидных) клеток**. Они имеют форму трапеции и широкой стороной примыкают к клеткам палисадной ткани. Через собирательные клетки продукты фотосинтеза передаются из столбчатого мезофилла в губчатый.

У некоторых двудольных (например, у бузины черной, борца, ветреницы) субэпидермальный слой мезофилла состоит из **дланевидных клеток**. Внешние стенки этих клеток образуют складки, вдающиеся внутрь. Эти односторонние складки увеличивают внутреннюю поверхность оболочек и пристенного слоя цитоплазмы, несущего хлоропласты. В конечном счете это дает увеличение фотосинтезирующей

Различают 3 основных типа листовых пластинок по расположению в них столбчатого мезофилла:

- 1) **Бифациальный** – столбчатый мезофилл приурочен к верхней стороне листовой пластинки. Таковы листья многих двудольных растений.
- 2) **Изолатеральный** – столбчатый мезофилл расположен на обеих сторонах листовой пластинки. Обычно такие листья ориентированы б.м. параллельно солнечным лучам и одинаково освещены с обеих сторон (например, листья эвкалипта).
- 3) **Унифациальный (радиальный)** – листья цилиндрические или трубчатые, столбчатый мезофилл находится по всей окружности листа (например, лук)

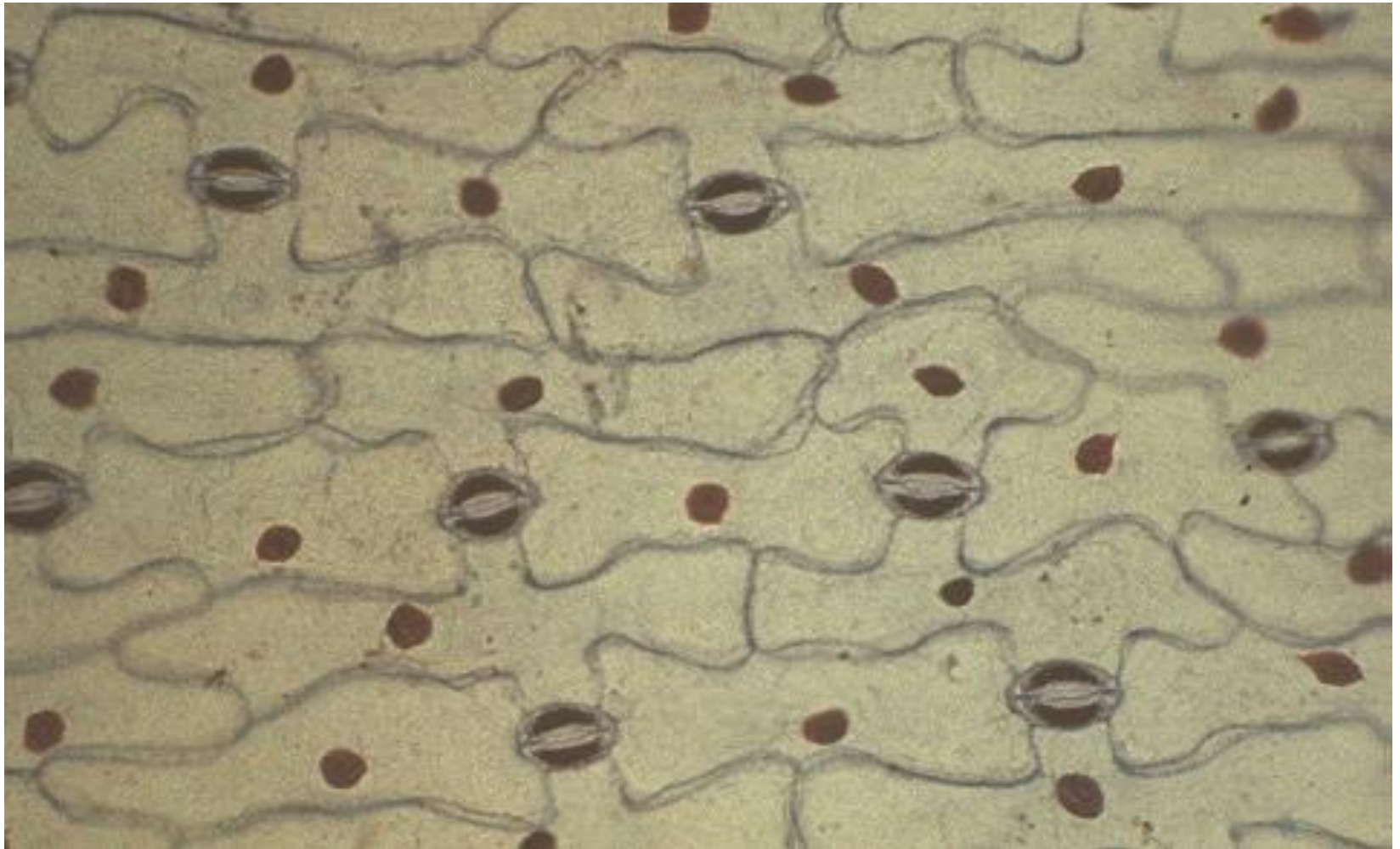
Расположение столбчатого мезофилла на поперечных срезах листьев: А – бифациальный лист лимона; Б – изолатеральный лист эвкалипта; В – унифациальный лист лука.



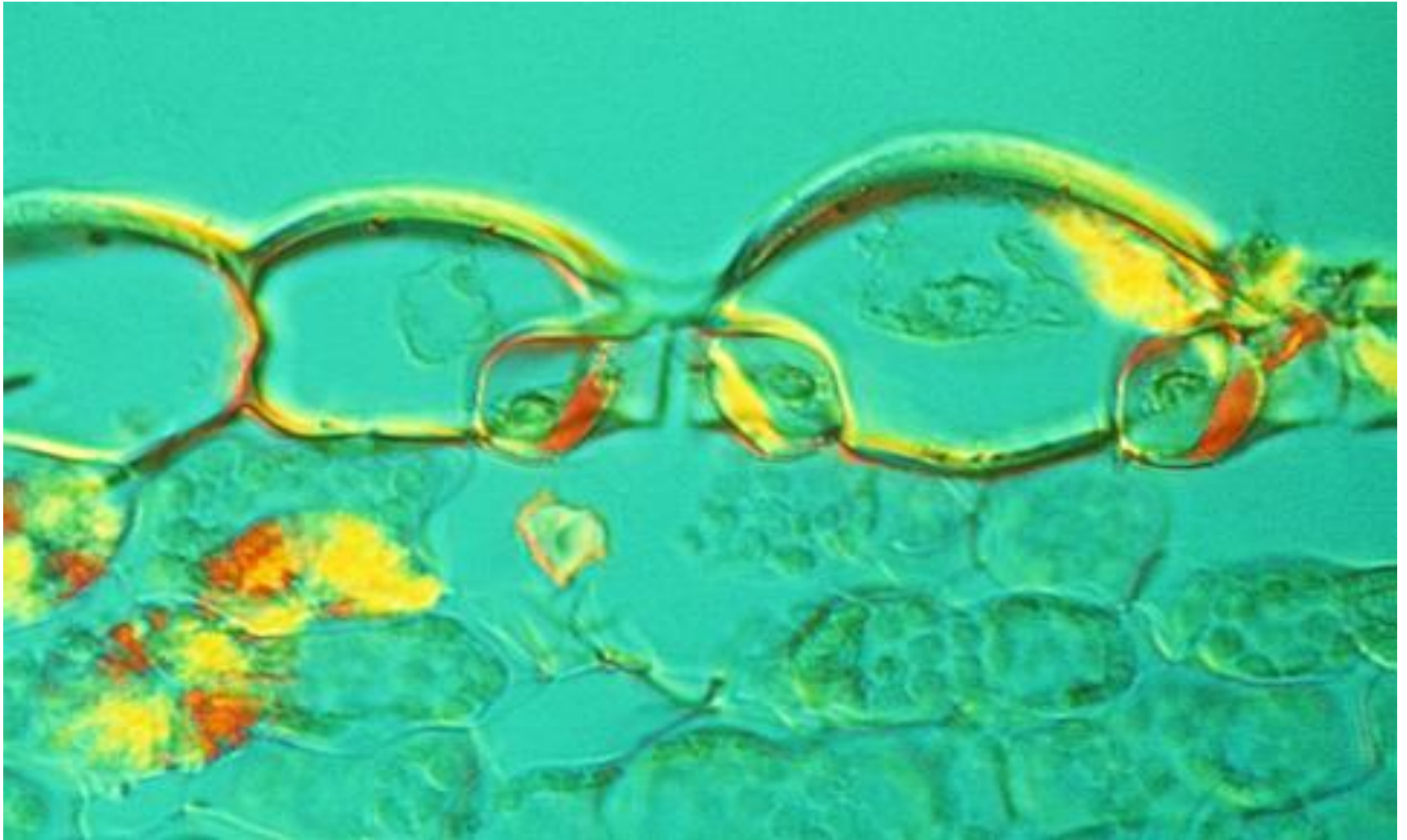
В зависимости от особенностей расположения устьиц выделяют 3 типа листовых пластинок: **гипостоматические, амфистоматические и эпистоматические**. На **гипостоматических** листьях устьица сосредоточены в нижней эпидерме. На **амфистоматических** пластинках устьица почти в одинаковых количествах имеются на обеих сторонах листа.

Эпистоматические пластинки (устьица находятся в их верхней эпидерме) характерны для водных растений, листья которых плавают на поверхности воды (например, кубышка, кувшинка). Приуроченность устьиц к той или иной стороне листовой пластинки – один из устойчивых признаков многих растений. Наиболее распространены гипостоматические листья.

Эпидерма листа двудольного растения с поверхности



Эпидерма - срез



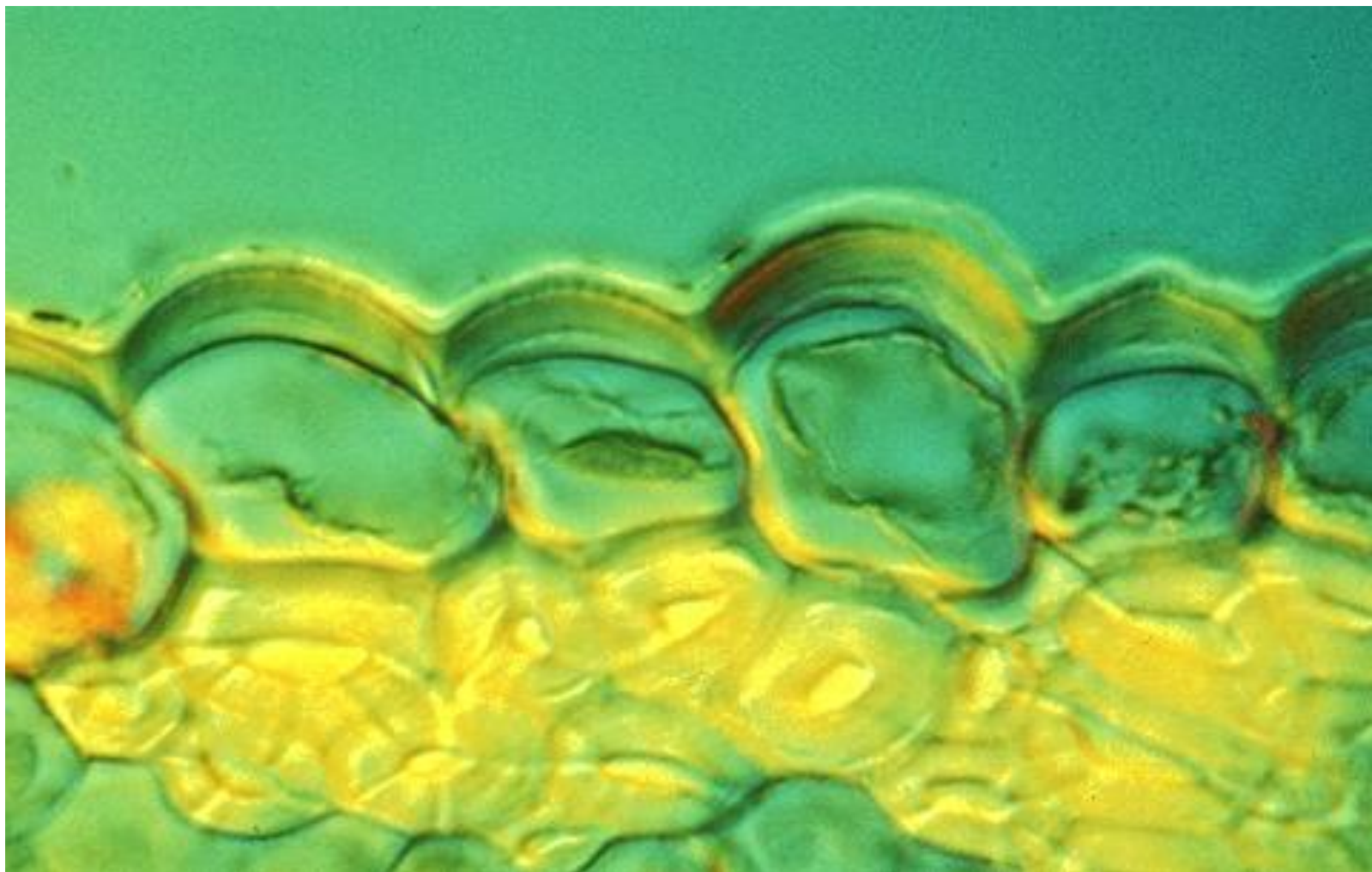
Локализация устьиц преимущественно на нижней стороне листа объясняется тремя причинами:

1) Потеря воды при транспирации происходит медленнее через устьица, расположенные в нижней эпидерме, чем в верхней. Потому амфистоматические и эпистоматические листья свойственны преимущественно гигро- и гидрофитам.

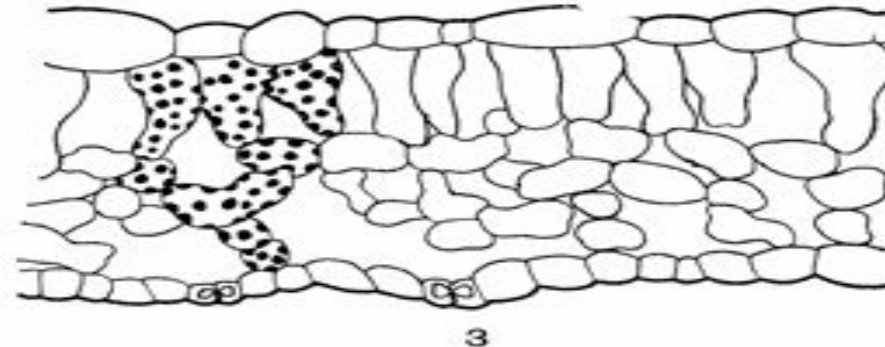
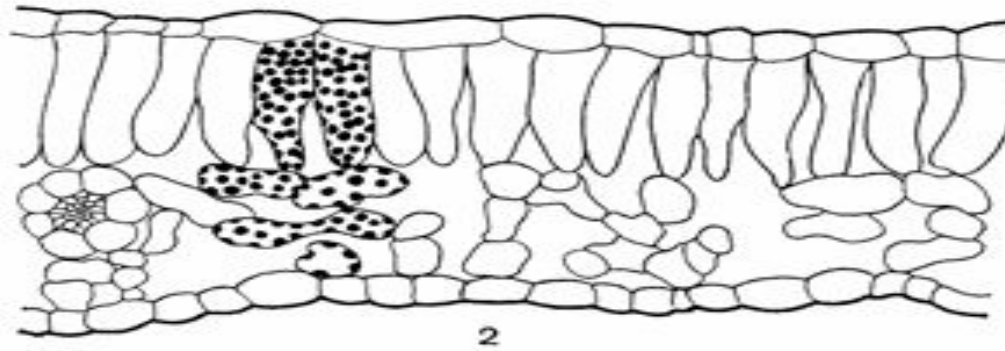
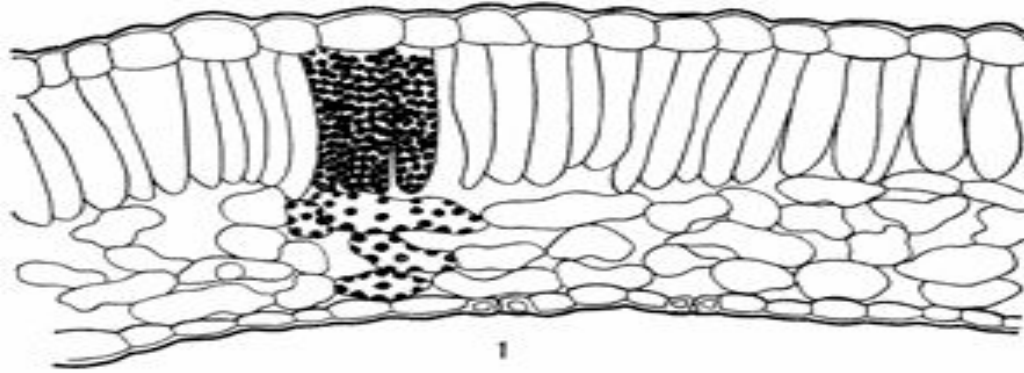
2) Главным источником CO_2 является выделение его почвенными микроорганизмами, животными и корнями.

3) Выделяющийся ночью в процессе дыхания CO_2 , как более тяжелый, легче диффундирует через устьица нижней стороны листа.

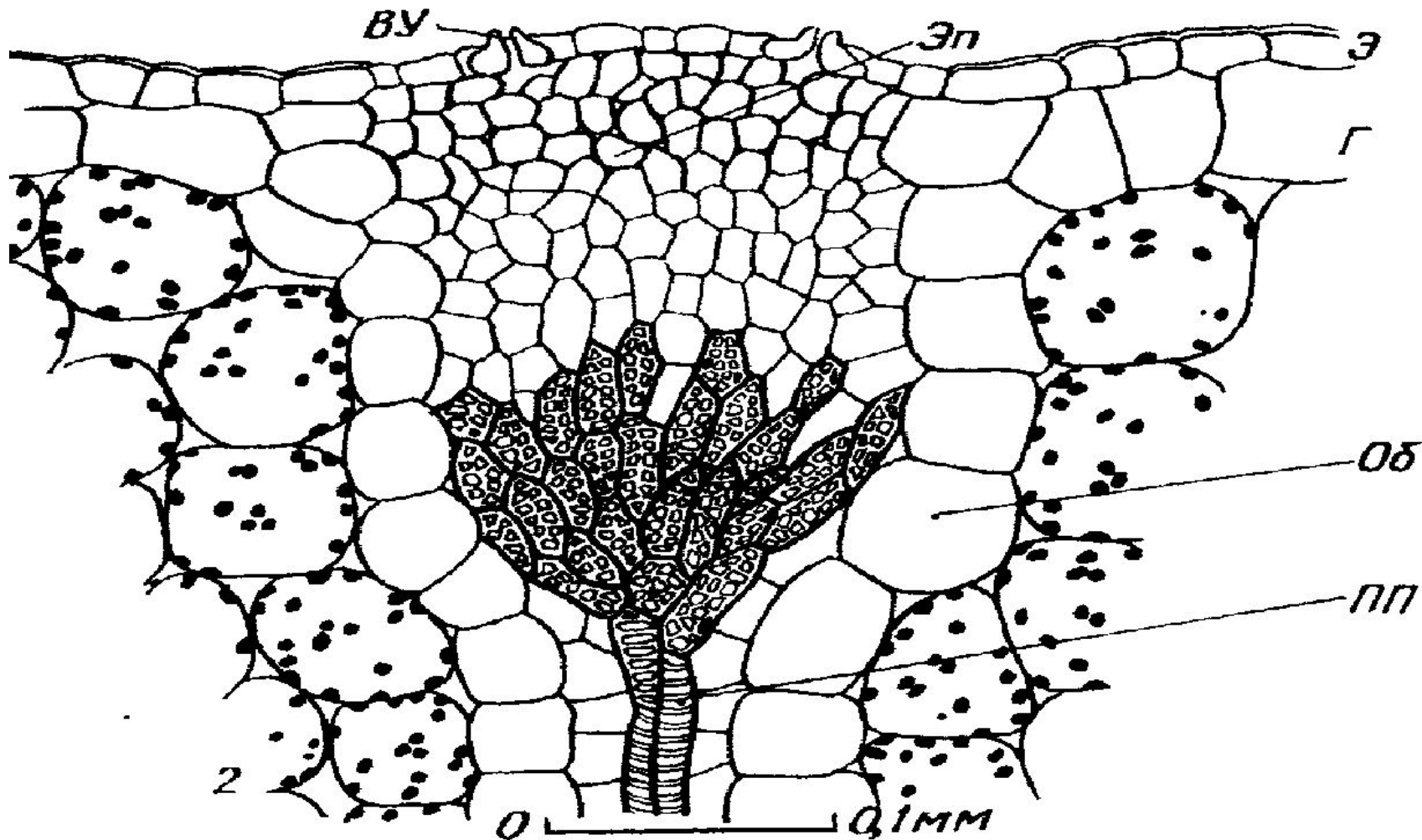
Эпидерма с гиподермой



Разрезы листьев герани лесной (*Geranium sylvaticum*): 1- световой лист; 2 и 3 - теневые листья.



Гидатода в листе толстянки: ВУ – водяное устье, Г – гиподерма, ОБ – обкладка, ПП - проводящий пучок, Э – эпидерма.



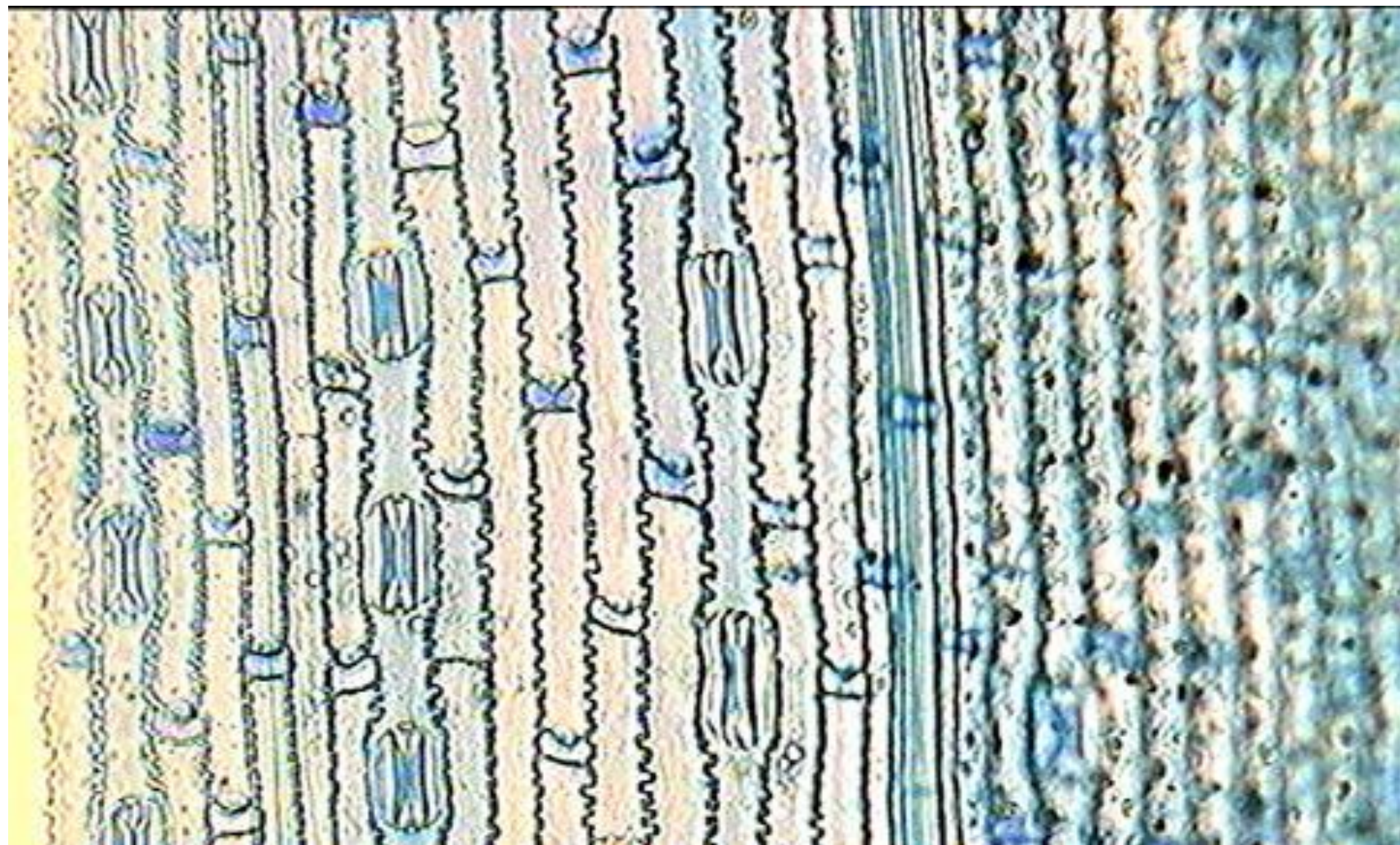
Листья злаков. Эпидерма листа злаков имеет более сложное строение, чем у других растений. Устьица располагаются продольными рядами по всей длине листовой пластинки. Основные клетки эпидермы 3 типов:

1) **длинные**, вытянутые по длине пластинки, с ровными или извилистыми боковыми стенками;

2) **вставочные** – короткие, округлые или овальные в очертании, отчленяются от длинных клеток в процессе роста листа; часто короткие клетки содержат кремниевые тельца;

3) **пузыревидные** - довольно крупные клетки грушевидной или иной формы, находятся на верхней стороне пластинки, собраны в продольные тяжи над средней жилкой. Они участвуют в процессе свертывания пластинок в трубку, наблюдающемся у некоторых злаков (ковыли) в сухую погоду.

Эпидерма листа ржи (*Secale cereale*)



По строению обкладок пучков и ориентации клеток мезофилла по отношению к пучкам различают 2 типа листьев злаков: **кранцевый** и **обычный**. **Кранцевый тип** (у кукурузы, проса, щетинника) – паренхимная обкладка пучков из крупных тонкостенных хлорофиллоносных клеток, клетки мезофилла вокруг пучков ориентированы радиально. **Обычный тип** – наряду с обычной паренхимной обкладкой пучки имеют ещё т.н. **местомную обкладку** из вытянутых вдоль пучка клеток с утолщенными одревесневшими стенками.

Закон В.Р.Заленского. По мере продвижения от нижних ярусов растения к верхним в структуре листа наблюдаются закономерные изменения.

Они вызваны ухудшением водоснабжения и усилением освещения по направлению от нижних частей растения к верхним. Эти поярусные изменения листьев заключаются в следующем. **Увеличивается суммарная длина жилок на единицу площади листа, клетки уменьшаются в размерах, утолщаются стенки клеток, утолщается кутикула, уменьшаются размеры устьиц, а количество их увеличивается. В палисадном мезофилле уменьшаются межклетники, клетки уплотняются.**

Различают 2 основных типа листорасположения:

1) **Спиральное**, или **очередное** - от каждого узла отходит 1 лист (дуб, берёза, злаки, зонтичные). Основания последовательных листьев можно соединить условной спиральной линией.

1а) **Двурядное** – частный случай спирального листорасположения. На каждом узле находится один лист, охватывающий основанием всю или почти всю окружность оси. Средние линии (медианы) всех листьев лежат в одной вертикальной плоскости (примеры: ирис, гладиолус, гастерия, некоторые злаки).

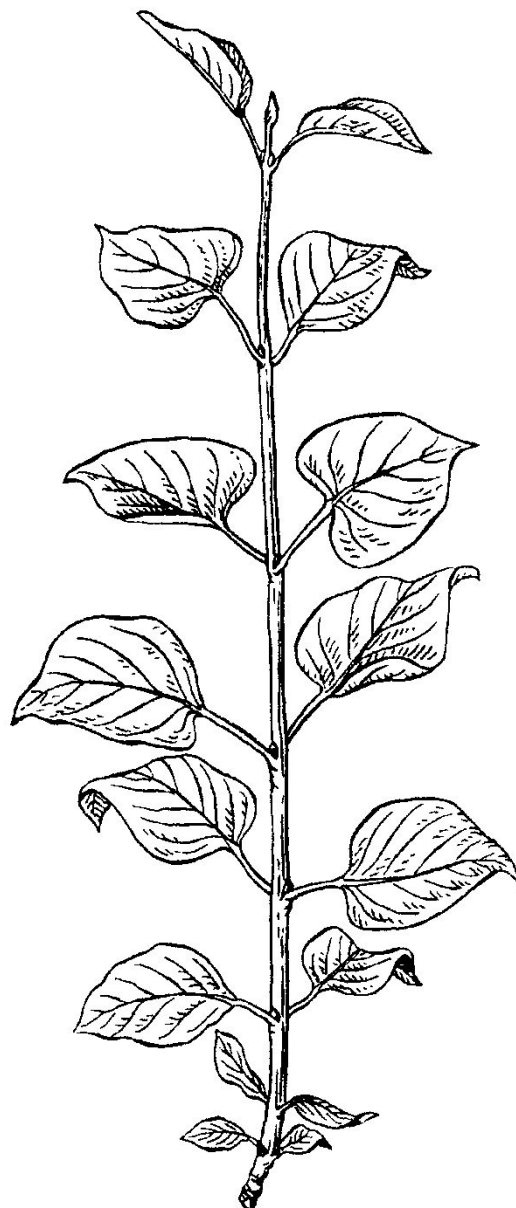
2) **Мутовчатое** - каждый узел несёт 3 и более листьев (вербейник обыкновенный, вороний глаз).

2а) **Супротивное** – частный случай мутовчатого листорасположения, когда количество листьев в мутовке уменьшается до двух (клён, сирень, губоцветные).

1 - спиральное листорасположение у дуба; 2 – схема основной генетической спирали; 3 – двурядное листорасположение у гастерии (а – вид растения сбоку; б - схема листорасположения)



**Мутовчатое листорасположение у вербейника (слева) и
супротивное – у сирени (справа)**



Основное правило листорасположения – *правило эквидистантности* – т.е. равенства углов между медианами смежных листьев. Такое равенство приводит к *равномерному размещению* листовых зачатков по окружности стебля.

Для супротивного и мутовчатого листорасположения характерно чередование листьев соседних пар или мутовок. При этом на стебле образуются вертикальные ряды листьев (ортостихи), в числе, вдвое большем, чем число листьев на одном узле.

Например, при мутовчатом листорасположении с 3 листьями в узле (элодея, олеандр) зачатки листьев закладываются так, что углы между их медианами равны между собой (т.е. 120° или $\frac{1}{3}$ окружности). Иначе говоря, *угол расхождения (угол дивергенции)* между соседними листьями равен 120° . Листья новой мутовки закладываются точно в промежутках между листьями уже существующей мутовки. На стебле заметны *вертикальные прямые ряды листьев=ортостихи*, находящиеся точно друг над другом. На побеге с мутовчатым листорасположением *число ортостих вдвое больше, чем количество листьев в мутовке.*

При супротивном листорасположении обычно выражены 4 ортостихи (клен, сирень, крапива, гвоздика). Угол дивергенции между листьями одного узла – 180° .

При двурядном листорасположении угол дивергенции между соседними листьями тоже 180° . На стебле имеются 2 ортостихи. Листовые зачатки образуются попеременно, то на правой, то на левой стороне апекса побега.

Спиральное листорасположение по числу ортостих и величине **углов дивергенции (расхождения)** между последовательными листьями может быть разнообразным. Правило эквидистантности проявляется здесь в **равенстве углов между медианами последовательных листьев.**

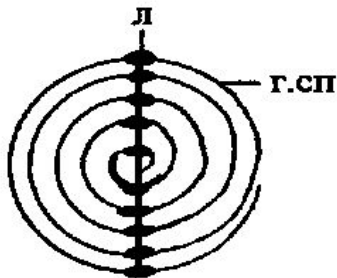
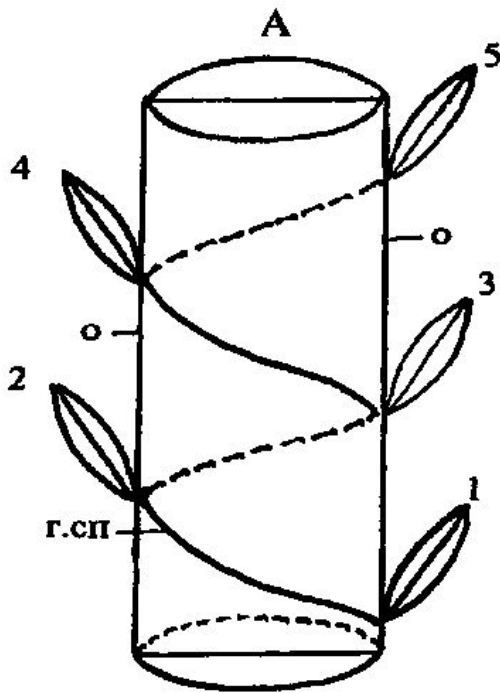
Особенности спирального листорасположения выражают формулой листорасположения. Она представляет дробь, соответствующую значению угла дивергенции в долях окружности.

Чтобы определить формулу листорасположения, надо выбрать на побеге любые 2 листа, расположенные строго друг над другом (т.е. на одной ортостихе). Затем надо мысленно соединить воображаемой линией места прикрепления листьев, расположенных вверх один за другим, пока не дойдем до листа, сидящего над тем, с которого начали. Таким образом мы получим *генетическую спираль*.

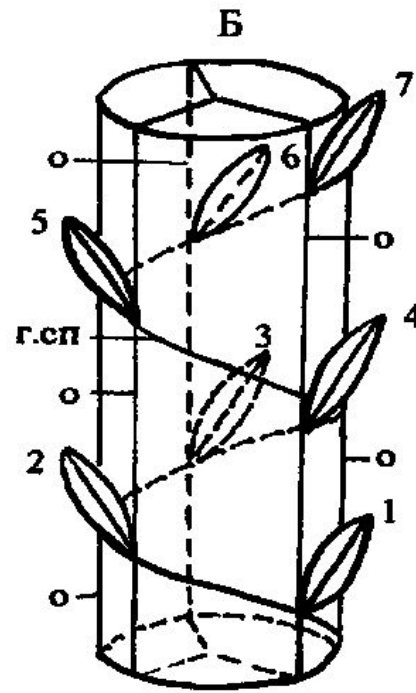
Генетической спираль называется потому, что расположение листьев в ней соответствует порядку их появления снизу вверх. Совокупность листьев на генетической спирали, не считая последнего, сидящего на одной ортостихе с первым, называется *листовой цикл*.

Для составления формулы необходимо в числителе указать число оборотов спирали одного листового цикла, а в знаменателе – число листьев в листовом цикле или соответственно число ортостих.

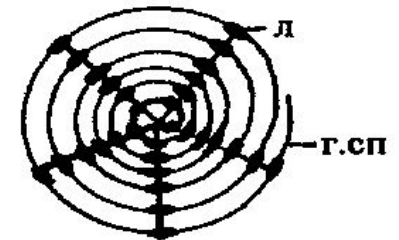
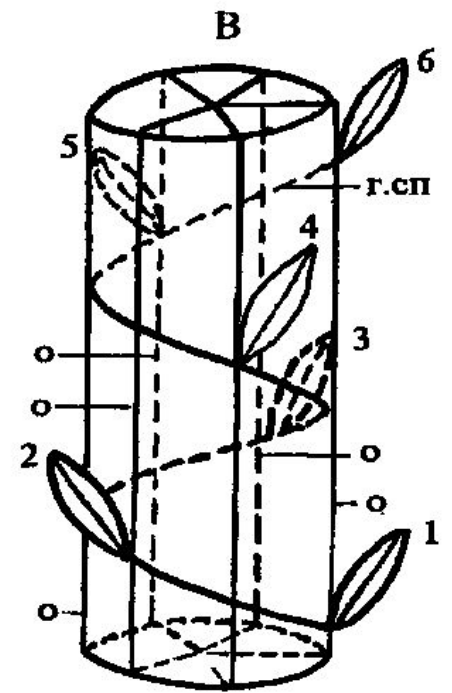
Очередное расположение листьев (цифрами обозначены порядковые номера листьев): А - очередное двурядное листорасположение (угол расхождения 180°); Б - очередное трехрядное листорасположение (угол расхождения 120°); В - очередное пятирядное листорасположение (угол расхождения 144°).



$1/2$



$1/3$



$2/5$