



Лекция 7.
Лист – боковой орган побега

1. Общая характеристика, морфология листа и его функции.
2. Анатомия листовой пластинки.
3. Онтогенез листа.

1. Общая характеристика, морфология листа и его функции.

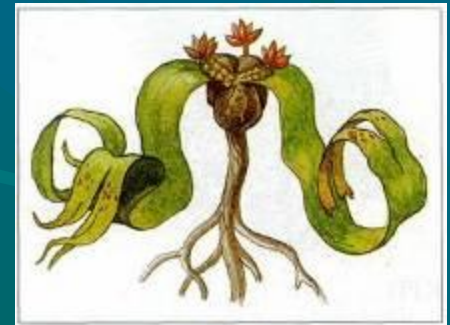


Первые листовые органы растения – *семядоли*.

Формируются в *предзародыше* до возникновения апекса и верхушечной почки главного побега.

Последующие листья возникают в апексах главного, а затем и боковых побегов – в виде *экзогенных меристематических бугорков (валиков)*.

- Листья – боковые органы растения. Основные функции – *фотосинтез* и *транспирация*.
- Чаще всего имеют *плоскую форму* и *дорсовентральное строение* (dorsum – спина, venter – живот). Это – отличие от стебля и корня с цилиндрическим радиально-симметричным строением.
- У семенных растений листья имеют *ограниченный рост* (в отличие от осевых органов). Исключение – вельвичия удивительная.
- Непосредственно на листе новый лист не образуется (редко могут образовываться придаточные почки и придаточные корни – у бегонии, бриофиллюма). Сам же лист всегда сидит на оси побега – стебле.



- Плоская форма делает лист *бифациальным* (facies – внешность) – с двумя поверхностями. Верхнюю сторону листа называют *внутренней, или брюшной* (повернутой к побегу), нижнюю сторону – *наружной, или спинной*.
- Верхняя и нижняя стороны часто сильно отличаются по
 - 📌 характеру жилок (на нижней стороне более выпуклые),
 - 📌 характеру опушения,
 - 📌 окраске,
 - 📌 анатомическому строению.



ЛИСТЬЯ




бифациальные

эквифациальные (с обеих сторон одинаковые эпидерма и мезофилл) —
у ксерофитов

радиально-симметричные —
у суккулентов

унифациальные (*unicus* — единственный)
-с одной поверхностью, в сечении —
круглые (напр. у лука)

Морфологическое расчленение листа

- Основная часть типично взрослого зеленого листа – его *пластинка* [1].
- Нижняя часть листа, сочлененная со стеблем, - его *основание* [3].
- Часто между основанием и пластинкой формируется *черешок листа* [2].
- Листья  черешковые
сидячие
- Роль черешка:
 - 📧 опорная;
 - 📧 проводящая;
 - 📧 долго сохраняет способность к вставочному росту;
 - 📧 может регулировать положение листовой пластинки по отношению к свету.



- Основание листа может быть различной формы.

1. *Листовая подушечка* – небольшое утолщение (у кислицы).

2. *Влагалище листа* – когда основание сильно разрастается в длину и ширину и охватывает узел целиком, образуя трубку.

Функции:

- 📌 защита стебля и почек,
- 📌 длительное сохранение интеркалярной меристемы стебля,
- 📌 опорная функция (за счет хорошо развитых механических тканей),
- 📌 иногда – участие в фотосинтезе.



3. Прилистники – парные боковые выросты основания листа. Могут быть: свободными, приросшими к черешку, пазушными

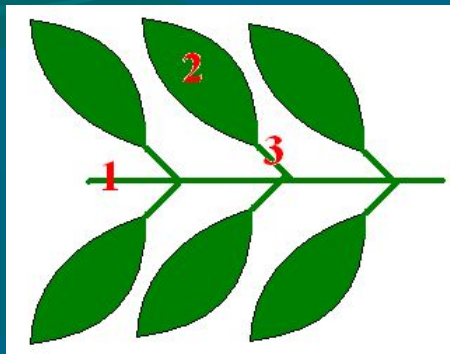
Чаще всего разрастаются раньше листовой пластинки.

- Могут быть главной частью почечных покровов (у березы [1], дуба).
- Могут подсыхать после развертывания листьев (клевер [2], земляника)
- Могут разрастаться и функц-ть наравне с листьями (горошек [3])
- Могут оставаться единственными ассимилирующими органами растения (чина [4]).



Простые и сложные листья

- Если 1 листовая пластинка – лист *простой*.
- Если 2, 3 или несколько пластинок – лист *сложный*.



1 – *рахис*
2 – *листочек*
3 – *черешочек*

Сложные листья



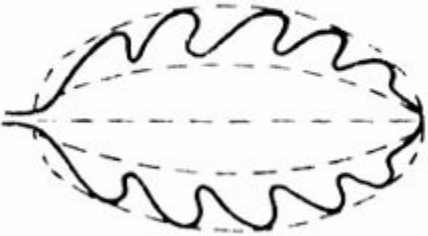


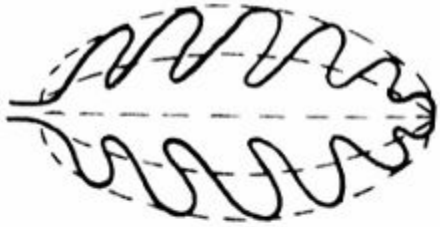


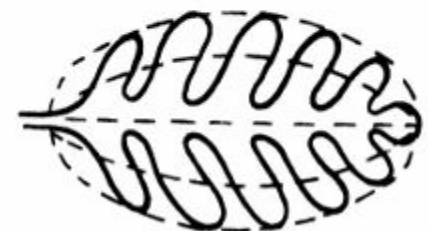
Перистосложные

Пальчатосложные

Тройчатые



- Пластинка листа или листочка может быть цельной или расчлененной на *лопасти* [1] - *лопастный*, *доли* [2] - *раздельный* и *сегменты* [3] - *рассеченный*.

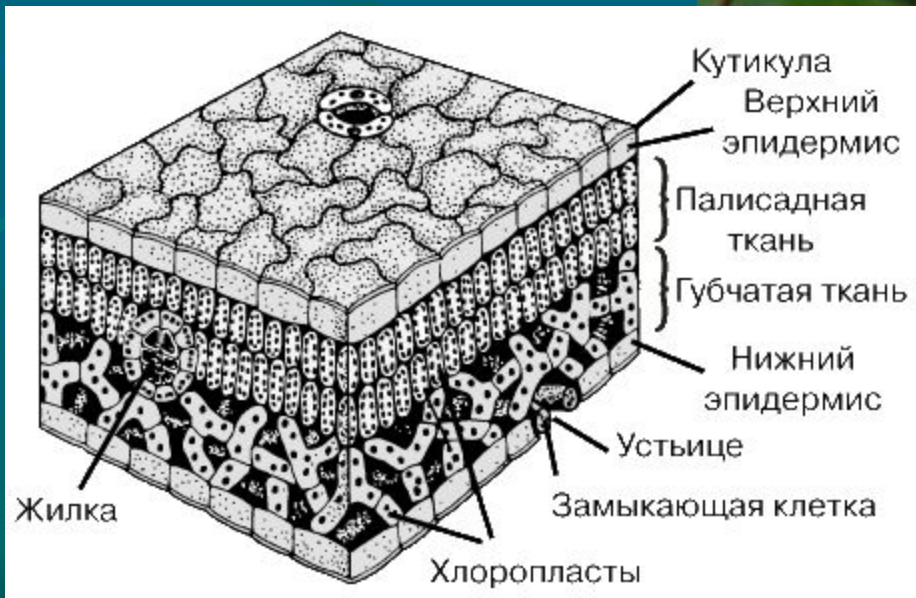
		Тройчато- (трех-)	Пальчато-	Перисто-
Простые листья	Лопастный (расчлененный менее чем до половины ширины полупластинки)			
	Раздельный (расчлененный глубже половины ширины полу- пластинки)			
	Рассеченный (расчлененный до средней жилки)			

- Размеры листовой пластинки свидетельствуют об экологических особенностях растения.
- В условиях, благоприятных по температуре, влажности, освещенности, минеральным веществам растут растения, относящиеся к *широколиственным породам* деревьев (дуб, липа, клен, ясень) и *широкоотравью* (сныть, копытень).
- В условиях прямого и сильного солнечного освещения листья могут быть мелкими, узкими, сильно рассеченными. Это черты *луговых и степных трав*.



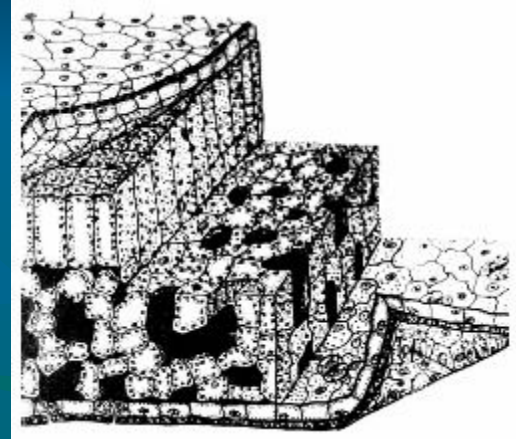
2. Анатомия листа

- Особенности строения листа определяются его главной функцией – фотосинтезом. Поэтому важнейшая ткань листа – *мезофилл (хлоренхима)*.
 - Эпидерма,
 - проводящие пучки,
 - арматурные ткани
- обеспечивают работу мезофилла



1). Мезофилл

- «Мезос» - средний, «филлон» - лист.
- Мезофилл занимает все пространство между верхней и нижней эпидермой, за исключением проводящих и арматурных тканей.
- Клетки однородные по форме: округлые или слегка вытянутые. Могут иметь выросты. Оболочки клеток тонкие.
- Иногда стенки клетки образуют складки – для увеличения поверхности постенного слоя цитоплазмы (для большего количества хлоропластов).



Мезофилл

Столбчатый (палисадный)

- Располагается под верхней эпидермой.
- Клетки вытянуты \perp поверхности листа.
- 1 или несколько слоев.
- Содержит $3/4$ или $4/5$ всех хлоропластов листа.
- Основная функция – ассимиляция CO_2 .

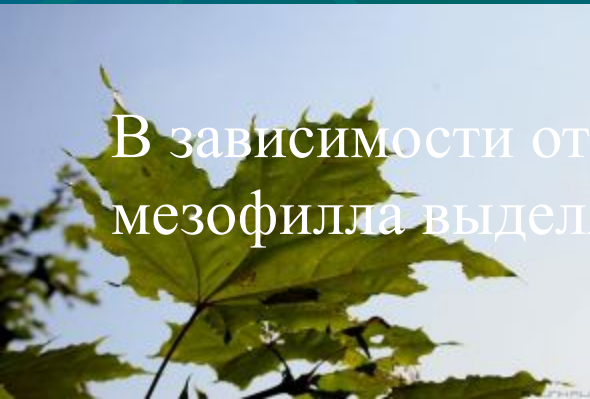
Губчатый

- Клетки соединены рыхло, большие межклетники.
- Иногда клетки имеют выросты (для увеличения межклет. пространства).
- Главная функция – газообмен. CO_2 через устьица проникает в межклетники и свободно расходуется внутри листа. Обрато – O_2 . (При дыхании – наоборот).

В зависимости от степени развития столбчатого и губчатого мезофилла выделяют листья

световые

теневые



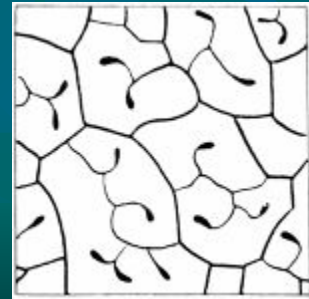
2). Эпидерма

- Вариации в строении эпидермы зависят от условий обитания.
- Варьировать может
 - 📌 толщина оболочек,
 - 📌 выраженность кутикулы и восковых образований,
 - 📌 наличие разного типа трихом,
 - 📌 характер, число и размещение устьиц.



3). Проводящие ткани листа

- Кс и Фл чаще всего объединены в *закрытые коллатеральные пучки*.
- Кс повернута к верхней, а Фл – к нижней стороне листа. При такой организации проводящие ткани стебля и листа образуют *непрерывную систему*.
- Проводящие пучки с окружающими их тканями называются *жилки*.
- Крупные жилки часто выдаются над поверхностью листа.
- Проводящие элементы пучков с клетками мезофилла и межклетниками не соприкасаются. В крупных пучках они окружены *склеренхимой*, в мелких – *обкладочными клетками* (относятся к мезофиллу, но более плотно смыкаются, имеют более толстую оболочку и вязкую цитоплазму).
- Жилки обычно образуют *сеть с замкнутыми ячейками*.



4). Арматурные ткани

Арматурные (механические) ткани листа представлены следующими элементами.

1. *Склеренхимные волокна.*

- Сопровождают крупные проводящие пучки,
- окружают проводящие ткани со всех сторон или только сверху и снизу.

2. *Отдельные склереиды.*

3. *Колленхима.*

- Имеется около крупных пучков и
- по краю листа → предохраняет лист от разрыва.



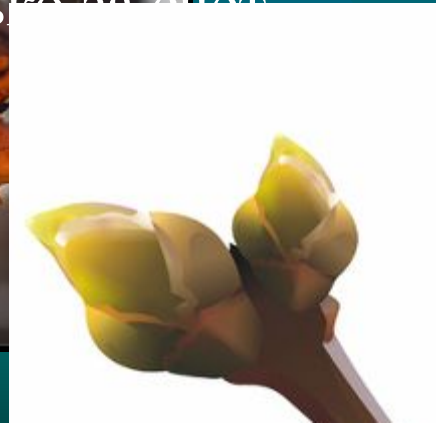
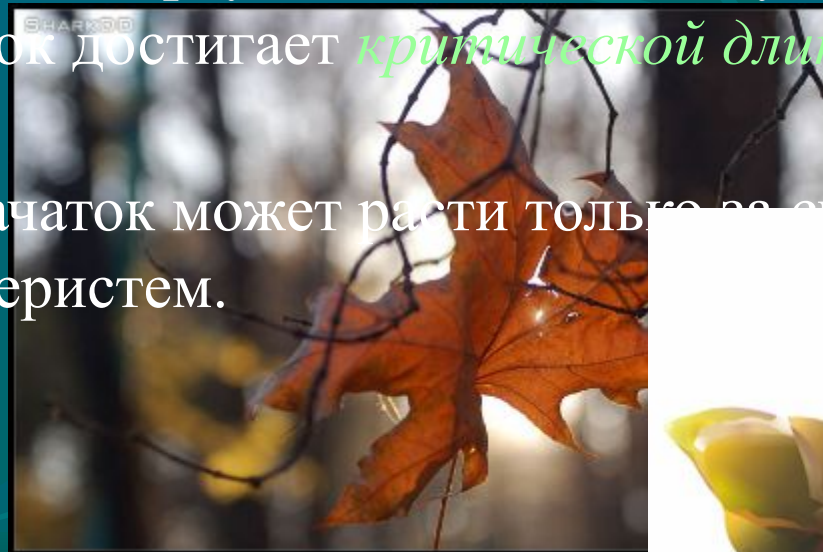
3. Онтогенез листа

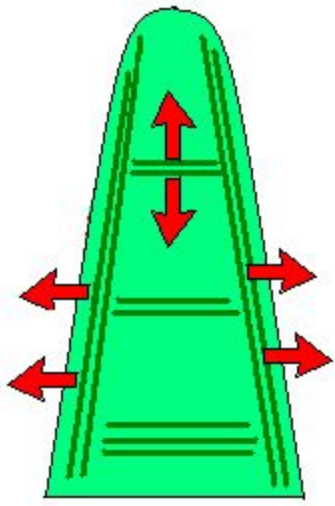
Внутрипочечная фаза

Внепочечная фаза

1). Внутрипочечная фаза развития.

- Листовой зачаток закладывается в виде *меристематического бугорка*. Вначале растет равномерно во всех направлениях.
- Далее рост бугорка дифференцируется: раньше всего перестают делиться клетки верхушки листа. К этому времени листовой зачаток достигает *критической длины* (0,3 – 15 мм).
- После этого листовой зачаток может расти только за счет вставочной и краевой меристем.





- У двудольных первоначально сформировавшаяся часть листового зачатка становится областью *средней жилки листа*. Она растет вставочно.
- Пластинка образуется по бокам этой оси за счет *маргинального (краевого) роста*.
- Краевая меристема закладывается в виде продольных валиков на главной жилке.
- Неравномерность краевого роста приводит к
 - образованию пластинок с неровным краем,
 - различным степеням расчленения пластинки.



- У сложных листьев вдоль удлиняющейся оси листа (будущего рахиса) возникают и развиваются многочисленные выступы (будущие листочки).
- Будет ли сложный лист выглядеть как перистый или как пальчатый – зависит от степени разрастания рахиса в длину.



Листосложение в почке

сдвоенное
(шиповник)



складчатое
(ольха)



скомканное
(сныть)



свернутое
(вишня)



завернутое
(тополь)



отвернутое
(клюква)



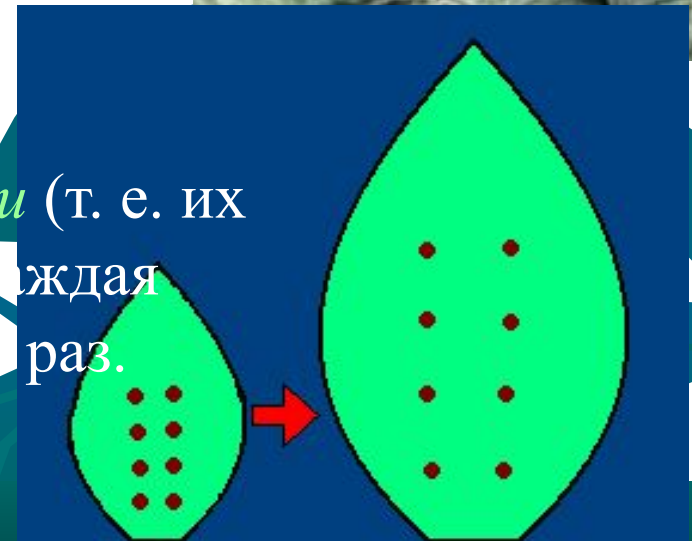
2). Внепочечная фаза развития

- При разворачивании почек поверхность увеличивается во много десятков раз, но *форма листового зачатка сохраняется.*

- У двудольных происходит *поверхностный рост* зачатка, который метрически не отличается от зачатка в почке.

- У однодольных происходит *поверхностный рост* зачатка → *постоянное увеличение* его площади. При этом происходит *пропорциональное увеличение* его объема.

- Устьички листовых зачатков формируются при разворачивании зачатка в *полумеристематическом состоянии* (т. е. их дифференциация происходит до того, как каждая клетка может поделить свой геном раз).



Продолжительность жизни листьев



- По сравнению с осевыми органами листья многолетних растений относительно недолговечны.
- Внутрипочечная фаза обычно намного длиннее внепочечной.

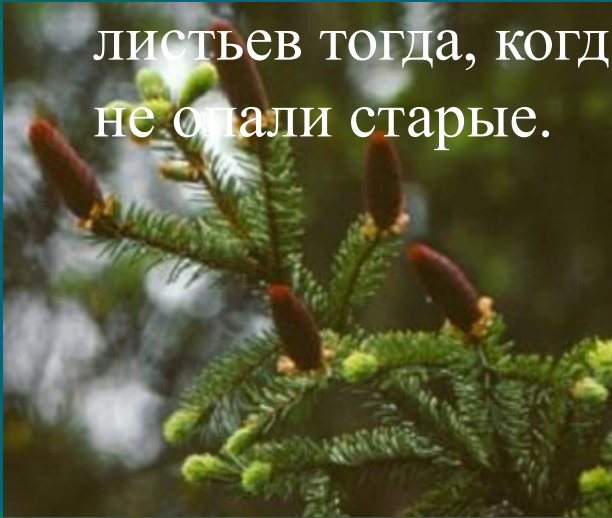
Наибольшая продолжительность жизни листьев – у хвойных растений (до 18 лет).

Чем выше в горы, или чем более полярный район, тем дольше продолжительность жизни листа.

Многолетние растения

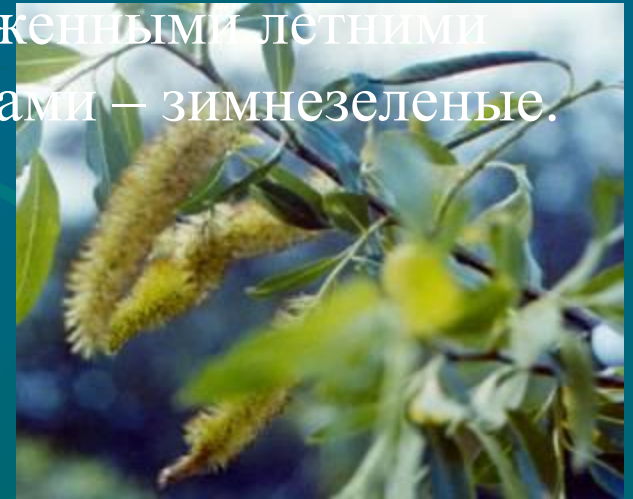
Вечнозеленые

- Обязательное свойство – развертывание новых листьев тогда, когда еще не опали старые.



Листопадные

- В средней полосе – летнезеленые, в полосе с выраженными летними засухами – зимнезеленые.



Биологический смысл вечнозелености:

растение способно в любой момент возобновить фотосинтез, не затрачивая времени на образование новой листвы после неблагоприятного периода.

Старение листьев и листопад



- Как только лист достигает предельного размера, начинается процесс изнашивания → старение → отмирание
- Постепенно снижается активность фотосинтеза, уменьшается синтез хлорофилла и РНК.

- Хлорофилл в хлоропластах разрушается, хлоропласты теряют мембранную структуру, накапливают каротиноиды и антоциан.
- Накапливаются соли, откладываясь кристаллы оксалата Са.



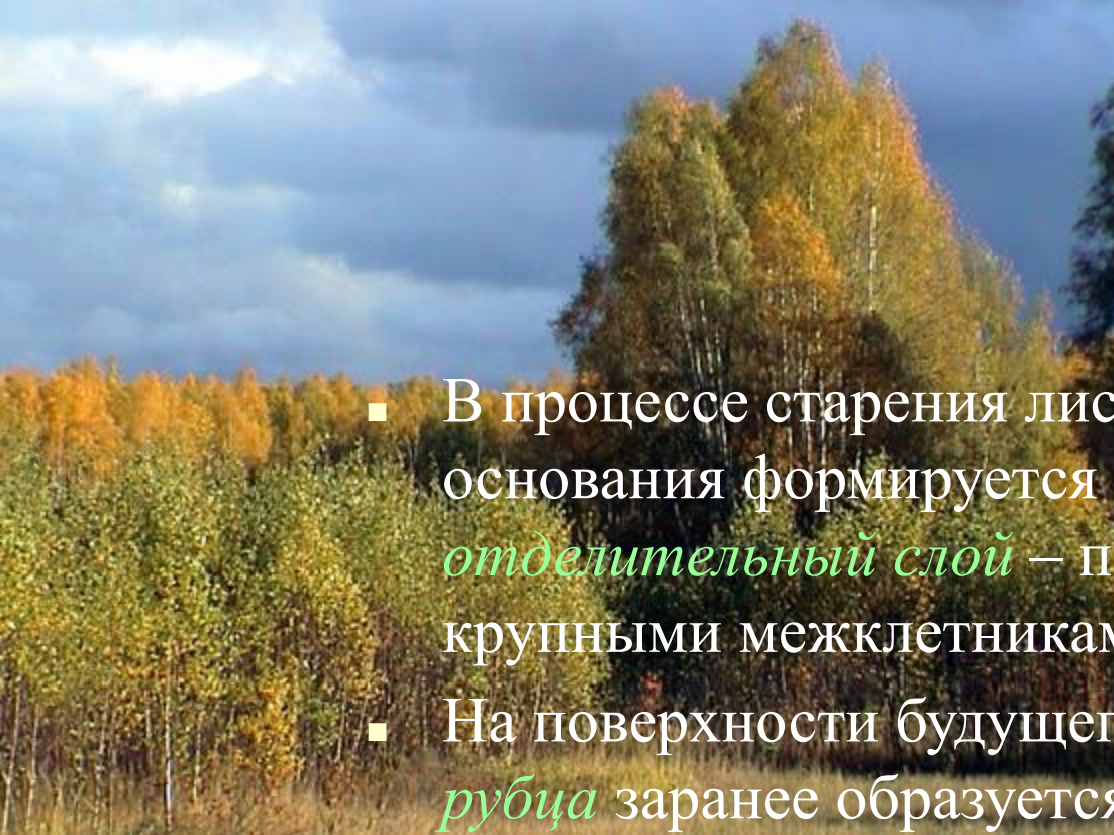


- В осевые органы оттекают углеводы и аминокислоты. Лист опустошается.
- Вещества «перекачиваются» в развивающиеся органы (почки, цветки, плоды). Можно продлить жизнь листьев, удаляя новые листья и почки, либо не давая растению цвести.




- Сбрасывание листвы способствует уменьшению испаряющей поверхности

- Сигнал к сбрасыванию листвы - изменение длины дня.



- В процессе старения листа вблизи его основания формируется *отделительный слой* – паренхима с крупными межклетниками.
- На поверхности будущего *листового рубца* заранее образуется *слой пробковой ткани* (выполняет защитную функцию).
- У однодольных и травянистых двудольных *отделительный слой* не образуется → лист отмирает и засыхает, оставаясь на стебле.



- 
- Некоторое время лист у двудольных еще держится на жилках — *листовых следах*, а затем падает под действием силы тяжести, от ветра или дождя.