

Тема: **Анатомическое строение и физиологические функции листа.**

1. Лист – боковой орган побега. Функции листа.
2. Формирование листа.
3. Микроскопическое строение листа.
 - 3.1 Строение и функции эпидермы листа.
 - 3.2 Мезофилл, строение и функции.
 - 3.3 Типы листьев в связи с анатомическим строением.
4. Видоизменение листьев.

Лист – (лат. folium) – это боковой орган побега с ограниченным ростом. У деревьев и кустарников это временный орган.

Основные функции - фотосинтез, газообмен, транспирация. Типичное анатомическое строение листовой пластинки отражает ее приспособленность к выполняемым функциям.

Кроме этих функций лист также может выполнять **функции** запасаения воды и питательных веществ, прикрепления, поглощения воды и питательных веществ, выделения, защиты, привлечения насекомых-опылителей и т.д. В отдельных случаях листья могут служить для вегетативного размножения.

Размеры листа чаще всего находятся в пределах 3-10 см, но в нашей флоре многие виды имеют более мелкие листья до 1 мм длины (у ряски). Очень крупные листья у видов растений тропической и субтропической флор – например, у Виктории (*Victoria regia*), плавающий лист имеет диаметр до 1,5 м, у африканской винной пальмы – 15 метров в длину.

Зачаток будущего листа закладывается в поверхностных слоях меристемы конуса нарастания в виде бугорка. На каждом бугорке различаются верхняя (апекс) и нижняя (базальная) части. Апекс бугорка образует листовую пластинку и черешок, нижняя часть бугорка – основание листа, а если есть прилистники, - и прилистники.

Вначале лист растет верхушкой, а затем основанием. Когда верхушечный рост листа прекращается, лист продолжает расти основанием за счет интеркалярной меристемы, обеспечивающей вставочный рост листа. У длинновлагалищных листьев (злаки, осоки и др.) интеркалярная меристема функционирует длительное время.

Вслед за появлением листовой пластинки, до наступления дифференциации в ней, в ее пазухе закладывается вторичный бугорок, дающий начало пазушной почке.

Дифференциация тканей в молодой листовой пластинке происходит ускоренно. Возникнув из первичного бугорка конуса нарастания стебля, лист до конца жизни сохраняет первичное строение у всех видов растений.

Впоследствии в листе меристематическая ткань не образуется и новообразований не наблюдается, за исключением случаев, когда паренхима

листа приобретает меристематические свойства в связи с развитием раневых меристем: каллюсообразование при заживлении ран.

Внешнее строение листа. Взрослый лист состоит из **листовой пластинки** (или нескольких пластинок у сложных листьев), **черешка** (с помощью которого прикрепляется к стеблю), **основания** (самая нижняя часть листа сочлененная со стеблем). Иногда при основании листа заметны **прилистники**.

Черешок – суженная часть листа, соединяющая листовую пластинку с основанием и регулирующая положение листа по отношению к источнику света. Листья с черешками называются **черешковыми** (у яблони, березы). Листья без черешков называются **сидячими** (у льна, агавы).

Основание листа может быть развито, или, разрастаясь, охватывает стебель, образуя влагалище (влагалищные листья). Например, у двудольных в семействе зонтичных, у однодольных это особенно характерно для злаковых. У ряда злаковых влагалище покрывает все междоузлие, в этом случае верхняя часть листа является в основном ассимилирующей, а влагалище выполняет также защитные функции для зародышевых почек и меристематических тканей.

Часто при основании листа заметны **прилистники** (боковые парные выросты, служащие для защиты молодого листа и пазушной почки). Когда лист после выхода из почки начинает расти, прилистники могут опадать (у липы), у ряда растений (горох, фиалка и др.) прилистники сохраняются в течение всей жизни и несут те же функции, что и листовая пластинка. Прилистники могут быть парными, различной формы и величины, свободными или сросшимися с черешком. У некоторых растений прилистники превращаются в колючки и выполняют защитную функцию (белая акация).

Если прилистники срастаются, то образуется воронковидная структура - **раструб** (семейство гречишные). Он окружает стебель не так плотно, как влагалище.

Форма края пластинки листьев также разнообразна: цельнокрайная, городчатая, зубчатая, пильчатая, выемчатая (лист яблони имеет зубчатый край, лист осины - выемчатый, лист сирени - цельнокрайный). Верхушка листа может быть тупой, острой, заостренной.

Листья двудольных бывают **простые и сложные**. Листья, имеющие одну листовую пластинку (пусть даже глубоколопастную, напр., как у петрушки) и опадающие целиком, называются **простыми** (картофель, дуб, береза и т.д.).

У **сложного** листа на общей оси - **рахисе** располагаются несколько обособленных пластинок (листочков), каждая из которых снабжена собственным мелким черешком, опадающих по отдельности (рябина обыкновенная, желтая акация, горох, каштан).

Как отличить сильно расчлененный простой лист от сложного? Когда есть черешок, то это не сложно. Трудно, если листочки сидячие. В этом случае нужно посмотреть имеется ли листоподобная плоская кайма, пусть даже узкая, соединяющая воедино все части листовой пластинки. Если такая кайма

есть, лист будет простым, напр., лист моркови.

Простые листья делятся на листья с **цельной** листовой пластинкой и **расчлененной**

Первые, в зависимости от соотношения длины и ширины листовой пластинки называются округлые, овальные, ланцетные, игольчатые, сердцевидные, стреловидные и др.

Простые листья с расчлененной листовой пластинкой различают:

- а) **тройчатолопастной, пальчатолопастной** или **перистолопастной**, если расчленение доходит до одной трети всей поверхности листовой пластинки (напр., клен);
- б) **тройчатораздельный, пальчатораздельный** или **перистораздельный**, если расчленение листовой пластинки доходит до одной второй ее поверхности;
- в) **тройчаторассеченный, пальчаторассеченный** или **перисторассеченный**, если степень расчленения листовой пластинки доходит до ее основания или центральной жилки.

Если у **сложного** листа пластинки соединяются с черешком в одной точке, то это **тройчатосложные**, состоящие из трех листочков (земляника, клевер) или **пальчатосложные**, состоящие из множества листочков (каштан).

Если листочки прикрепляются по всей длине черешка (рахиса) - **перистосложный**. Различают листья двух типов: парноперистые, если на верхушке рахиса пара листочков, напр., как у гороха посевного (в этом случае верхушка рахиса заканчивается усиком), и непарноперистые, заканчивающиеся одним листочком, как у шиповника.

Жилкование у растений – это система пучков в листовых пластинках, через которые осуществляется транспорт веществ.

Листовые пластинки в разных направлениях пронизаны жилками, которые представляют собой сосудисто-волокнистые пучки и придают листу прочность, связывая его со стеблем. По жилкам движется вода с растворенными в ней минеральными солями. По ситовидным трубкам жилок во все органы растения оттекают органические вещества, образованные в листьях.

По способу разветвления жилок различают следующие **типы жилкования листьев**: простое, дихотомическое, сетчатое, дуговое и параллельное.

1. **простое жилкование** – пронизывает от основания до верхушки только одна жилка (проводящий пучок). Простое жилкование встречается у высших споровых: мхов, плаунов, у многих голосеменных (хвойных), а также у некоторых покрытосеменных, напр., у элодеи.
2. **дихотомическое**, когда листовую пластинку пронизывают дихотомически (вилчато) разветвленные жилки (у гинкго, некоторых папоротников);
3. **перистое**, когда посередине пластинки листа проходит хорошо выраженная главная жилка и от нее в стороны идут ответвления, в свою очередь, ветвящиеся и часто образующие целую сеть тончайших жилок, например у шалфея.

Такой вид жилкования встречается у большинства покрытосеменных, из однодольных у банана и вороньего глаза.

4. **пальчатое**, когда несколько одинаковых жилок исходят из черешка у основания пластинки и проходят вдоль лопастей листа, разветвляясь, например у клена;
5. **параллельное**, когда жилки проходят вдоль длинной пластинки листа параллельно друг другу (злаки);
6. **дуговое**, когда жилка, дугообразно извиваясь, проходит вдоль пластинки, либо почти параллельно краю, например у ландыша;

Пальчатое и перистое жилкование листа еще называется сетчатым.

Для однодольных растений в основном характерны параллельное и дугообразное жилкование, а **для двудольных** — пальчатое и перистое.

Анатомическое строение листа в связи с его функциями.

Типичное анатомическое строение листовой пластинки отражает ее приспособленность к выполняемым функциям. Нижняя и верхняя стороны листовой пластинки обычно выполняют различные функции: нижняя — транспирацию и газообмен, а верхняя — фотосинтез. Поэтому большинство листьев построено дорзовентрально.

У всех растений основную массу листа составляет паренхима — **мезофилл** (от греч. «мезос» — средний, и «филон» — лист, мезофилл — середина листа). Мезофилл заключен между верхней и нижней эпидермой. В мезофилле размещаются проводящие пучки, пронизывающие листовую пластинку во всех направлениях, механические ткани — склереиды, лубяные и склеренхимные волокна, колленхима, а также вместилища выделений, водоносные клетки и др.

С обеих сторон листовая пластинка покрыта **эпидермой**. Эпидерма защищает лист от высыхания, механических воздействий, от проникновения микроорганизмов внутрь его. В основном эпидерма листа однослойна. Клетки живые, плотно сомкнуты между собой и сверху покрыты слоем кутикулы. У растений засушливых мест обитания кутикула сильно утолщена. Иногда поверхность кожицы покрыта восковым налетом.

У дорзовентральных листьев клетки верхней эпидермы крупнее клеток нижней эпидермы. Обычно в клетках эпидермы хлоропласты не содержатся. Исключение составляют некоторые суккуленты, эфемеры с тонкой листовой пластинкой.

Часто в соке клеток верхней эпидермы (редко нижней) содержится **пигмент антоциан**, окрашивающий пластинки и черешок в различные цвета, например, в розовые (чешуи лука репчатого), красноватые (бегония), сиреневый (традесканция) и др. При увеличении количества красящего вещества лист принимает фиолетовый оттенок.

На нижней эпидерме у сухопутных растений располагается основная масса **устьиц**, под которыми имеются воздухоносные полости. В основном устьица открыты днем, а ночью и в жаркую сухую погоду закрыты.

Эпидермис многих растений образует разнообразные выросты.

У некоторых растений под эпидермой образуется слой клеток, усили-

вающих прочность листа. Иногда стенки этих клеток утолщаются и выполняют механическую функцию, а у растений засушливых мест обитания защищают от испарения. Этот слой клеток называется **гиподермой**. Например, хвоя сосны. У некоторых суккулентов – представителей семейства маревых – клетки однослойной гиподермы превратились в водоносные.

Между верхней и нижней кожицей листовой пластинки располагается мякоть листа – **мезофилл**. Он занимает там все пространство, исключая проводящие пучки и арматурные ткани. Именно в мезофилле листа протекает процесс фотосинтеза и дыхания растений.

Его клетки относятся к основной хлорофиллоносной паренхиме. Клетки мезофилла всегда остаются тонкими и неодревесневшими. Мезофилл чаще всего дифференцируется на столбчатую, губчатую и складчатую паренхиму. Обычно столбчатая паренхима располагается на верхней стороне листа, а губчатая на нижней.

Столбчатая или палисадная паренхима находится в основном под верхним слоем кожицы, в один или несколько слоев. Ее клетки плотно расположенные друг к другу, крупные прямоугольные, вытянутые перпендикулярно к поверхности листа, имеющие многочисленные хлоропласты, располагающиеся постенно. Столбчатая паренхима содержит примерно 75-80% всех хлоропластов листа и выполняет функцию фотосинтеза, поэтому она располагается в наилучших условиях освещения, непосредственно под верхней эпидермой.

Вытянутая форма клеток обеспечивает сохранность хлорофилла, содержащегося в хлоропластах. Находясь большую часть времени на вытянутых радиальных стенах, хлоропласты не подвергаются воздействию прямых солнечных лучей. Солнечные лучи скользят вдоль них, равномерно освещая хлоропласты, но не разрушая при этом хлорофилл. Все это способствует лучшему протеканию фотосинтеза.

Толщина столбчатой паренхимы различна в зависимости от освещения и других причин. У большинства растений она однослойная, иногда двухслойная, редко у светолюбивых растений многослойная.

Даже у одной и той же особи, например на одном кусте сирени, листья, выросшие на свету (светолюбивые листья), могут иметь более развитый столбчатый мезофилл, чем теневые листья.

Еще более различаются между собой по характеру мезофилла листья растений, приспособившихся к жизни в тенистом лесу и на солнечном лугу. У **тенелюбивых** лесных растений палисадный мезофилл состоит из одного слоя клеток, имеющих характерную форму широко раскрытых воронок. Крупные хлоропласты расположены в них так, что не затеняют друг друга. Наоборот, у **растений открытых местообитаний** палисадный мезофилл насчитывает несколько слоев клеток и имеет значительную общую толщину. Если нижняя сторона листьев получает достаточно света, то и на ней образуется палисадный мезофилл, напр., лист эвкалипта. Листья с одинаковым мезофиллом на обеих сторонах называют **эквивациальными**.

Слайд: поперечный разрез через лист эвкалипта.

Под столбчатой паренхимой находится несколько слоев клеток неправильной формы, они расположены рыхло и образуют большие межклеточные пространства, заполненные воздухом, благодаря чему эта ткань имеет большое значение в газообмене и транспирации. Эти слои клеток образуют **губчатую** или рыхлую паренхиму. В клетках губчатой паренхимы содержится меньше хлоропластов, чем в столбчатой.

Через губчатый мезофилл происходит газообмен. Углекислый газ, рассеянный в атмосфере, через устьица, расположенные главным образом в нижней эпидерме, проникает в большие межклетники губчатого мезофилла и свободно расходятся внутри листа. Кислород, выделяемый мезофиллом при фотосинтезе, передвигается в обратном направлении через устьица выходит наружу в атмосферу. В темноте, когда фотосинтез прекращается, но продолжается дыхание направление движения газов меняется. Важно отметить, что между клетками палисадного мезофилла также имеются межклетники, хотя и значительно меньшего размера, чем в губчатой ткани.

Расположение устьиц преимущественно на нижней стороне листа объясняется не только положением губчатого мезофилла. Потеря воды листом в процессе транспирации идет медленнее через устьица, расположенные в нижней, а не в верхней эпидерме. Кроме того, главным источником углекислого газа в атмосфере является «почвенное дыхание», т.е. выделение CO_2 в результате жизнедеятельности многочисленных живых существ, населяющих почву.

В целом благодаря развитой системе межклетников мезофилл обладает огромной внутренней поверхностью, во много раз превышающей наружную поверхность листа ограниченную эпидермой.

И палисадная и губчатая ткани представляют собой хлоренхиму – ткань, несущую хлоропласты и выполняющую функцию фотосинтеза.

Складчатая паренхима. Стенки клеток этой ткани образуют складки, обращенные внутрь клетки. Вдоль складок расположены хлоропласты, благодаря чему увеличивается ассимиляционная поверхность. Из клеток складчатой паренхимы состоит мезофилл хвой.

В зависимости от анатомической структуры различают 3 типа листьев: дорзовентральные, изолатеральные и радиальные.

1. **Дорзовентральные листья** – у которых столбчатая паренхима расположена на верхней стороне, а губчатая на нижней. К таким листьям относят большую часть листьев растений умеренных широт.

У типичных дорзовентральных листьев мезофилл в основном складывается из столбчатой и губчатой паренхимы, но иногда (особенно у однодольных) мезофилл совершенно однороден (лист хлорофитума).

2. У **изолатеральных листьев** мезофилл состоит из однотипной хлоренхимы, не дифференцированной на палисадную и губчатую. Такую структуру можно наблюдать у листьев, которые занимают вертикальное положение и одинаково освещаются как с нижней так и с верхней стороны (ирисовые,

осоковые).

3. В **радиальном листе** по радиусу от центра к периферии располагается однородный мезофилл (хвоя ели, сосны).

Проводящие и **механические** ткани листа находятся в системе проводящих пучков (жилок) и их ответвлений.

Ксилема и **флоэма** в листьях объединены в проводящие пучки, которые образуют в листе непрерывную систему, связанную с проводящей системой стебля.

У двудольных из стебля через черешок связь продолжается в главный проводящий пучок листа (среднюю жилку), от которого отходят пучки второго порядка. А от них пучки третьего порядка и т.д., образуя систему сетчатого жилкования

У однодольных растений проводящие пучки располагаются в листовой пластинке параллельно или дугообразно. Эти пучки соединяются небольшими видимыми под микроскопом анастомозами (перемычками), что обеспечивает связь всех живых клеток листа с проводящими тканями

В подавляющем большинстве случаев пучки разветвлены в одной плоскости. Чаще всего они коллатеральные. Причем характерным признаком листа является то, что ксилема в нем повернута к морфологически верхней, а флоэма к морфологически нижней стороне. **Проводящие пучки** листьев обычно лишены камбия, т.е. являются **закрытыми**. Лишь в крупных пучках некоторых двудольных растений можно заметить слабо выраженный камбий, откладывающий некоторое количество вторичных элементов.

Роль **арматурных тканей** в листе выполняют склеренхимные волокна, отдельные склереиды и тяги колленхимы. Сочетаясь с живыми упругими клетками мезофилла, они образуют механическими конструкциями, не уступающие железобетонным. В этих конструкциях арматурные ткани, которые можно сравнить с арматурой из железных прутьев, противостоят разрыву, а клетки мезофилла играют роль заполнителя (бетона) и противостоят раздавливанию. Надежно соединенные между собой, клетки эпидермы играют роль внешней «связки», повышающей прочность органа.

Склеренхимные волокна обычно сопровождают крупные проводящие пучки, образуя обкладку, оберегающую пучки от давления разрастающихся клеток мезофилла листа. Склеренхимные волокна окружают проводящие ткани со всех сторон или только сверху и снизу. Крупные сосудисто-волокнистые пучки «рассекают» все пространство от верхней до нижней эпидермы, за что их называют секущими.

Колленхима часто присутствует в крупных жилках или по краю листа, предохраняя последний от разрыва.

Прочность листьев может быть очень высокой. У многих пальм листья достигают в длину нескольких метров и, несмотря на ветер, ливневые дожди и т.п., слрняют форму и положение. Склеренхимные волокна, залегающие в листьях сезаля (*Phormium tenax*), служат материалом для выработки очень прочных изделий (канатов, мешков и проч.)

В листьях с сочным многослойным мезофиллом, как у чая, камелии, кувшинки и др. растений, встречаются одиночные ветвистые склереиды – опорные клетки. У кувшинки склереиды создают своеобразный скелет, проводящие пучки в листьях развиты слабо. Одиночные склереиды обычной формы встречаются также у многих растений у основания зубчиков листа, тем самым предохраняя лист от разрывов по зубцам.

Микроскопическое строение хвои.

С поверхности хвоя покрыта толстостенными клетками эпидермы. Наружные стенки клеток эпидермы покрыты **кутикулой**. Под эпидермой хвои сосны обыкновенной находится слой **гиподермы**, состоящей из склеренхимных волокон.

Гиподерма хвои **сосны сибирской** и **сосны обыкновенной**, растущих в сибирской тайге, чаще однослойная, придает хвое механическую прочность и усиливает защитную функцию эпидермы от действия иссушающих морозов и ветров.

У южных видов сосен гиподерма часто двух- или трехслойная, она также защищает хвою от иссушающего действия жары и ветров, и придает ей механическую прочность.

Мезофилл состоит из складчатой паренхимы. В мезофилле хвоя имеет смоляные ходы.

В центре хвои находится пучок склеренхимных волокон, которые плотно прилегают к проводящим пучкам и соединяют их в единое целое. Благодаря этому в центре пучка создается хорошая механическая опора, которая придает прочность хвое, так, что она легко переносит тяжесть снежного покрова.

Видоизменения листьев возникли в процессе эволюции вследствие влияния окружающей среды, поэтому они иногда не похожи на обыкновенный лист.

Видоизменения листьев возникли в процессе эволюции вследствие влияния окружающей среды, поэтому они иногда не похожи на обыкновенный лист.

Например, колючки у кактусов, барбариса и др. – приспособления к уменьшению площади испарения и своего рода защита от поедания животными. Усики у гороха, чины прикрепляют лазящий стебель к опоре. Сочные чешуи лукович, запасают питательные вещества, а кроющие чешуи почек – также видоизмененные листья, которые защищают зачаток побега. У насекомоядных растений (росянка, пузырчатка и др.) листья – ловчие аппараты. Такое приспособление связано с особенностями питания.

Листопад (сбрасывание листьев) – естественное сбрасывание листьев обычно у деревьев и кустарников. связанное с подготовкой растений к зиме и обусловленное изменением длины дня.

Он может быть постепенным (в течение длительного времени) или одновременным (у листопадных деревьев).

Листопад имеет важное биологическое значение. Он предохраняет растение от излишнего высыхания, которое может наблюдаться у растений

умеренных широт в холодный зимний период, а у тропических в засушливый. Листопад способствует также выведению у растений продуктов жизнедеятельности «отбросов». В старых листьях накапливаются каротиноиды, кристаллы оксалата кальция и другие вещества, которые больше не вовлекаются растением в процессы обмена и удаляются вместе с опавшими листьями. Кроме того, из стареющих листьев наблюдается интенсивный отток углеводов, аминокислот, которые перемещаются к вновь закладывающимся почкам, т.е. листопад способствует формированию новых частей растения. Подготовка к сбрасыванию листьев начинается при ослаблении интенсивности жизненных процессов в конце лета — начале осени. Прежде всего, происходит разрушение хлорофилла другие пигменты (каротин и ксантофилл) сохраняются дольше и придают листьям осеннюю окраску. Затем у основания черешка листа паренхимные клетки начинают делиться и образуют отделительный слой. После этого лист отрывается, а на стебле остается след — листовая рубец.

Продолжительность жизни листьев у разных видов растения неодинакова и колеблется от 2-3 недель до 20 и более лет. Листья многолетних растений по сравнению со стеблем и корнем живут намного меньше. Различают **листопадные** и **вечнозеленые** растения. У листопадных листья развиваются в течение одного вегетационного сезона. Ежегодно с наступлением неблагоприятных условий они опадают. Листья вечнозеленых растений живут от 1 до 15 лет. Отмирание части старых и появление новых листьев происходит постоянно, дерево кажется вечнозеленым (хвойные, цитрусовые).

Роль зеленых растений в жизни человека. Растения — пионеры освоения новых различных сфер обитаний, где отсутствует всякая жизнь. На снегах, ледниках, в горячих источниках растут некоторые водоросли, на голых скалах и даже на стекле — лишайники. В отличие от животных растения характеризуются более широким повсеместным распространением во всех слоях биосферы. По определению К. А. Тимирязева, растения выполняют «космическую роль».

Большинство растений, исключая наземные (бактерии, грибы, слизевки и немногочисленные паразитические виды, покрытосеменные), имеют зеленую окраску, характерную в основном только для растений. Зеленая окраска листьев растений обусловлена хлорофиллоносными клетками (пигмент хлорофилл), которые содержатся в определенных структурных образованиях - пластидах. С хлорофиллом связано воздушное питание растений, т.е. образование органических веществ в процессе фотосинтеза. Новейшие исследования подтвердили, что хлорофилл принимает активное участие в образовании белков. Следовательно, в зеленой хлорофиллоносной клетке растений образуются органические вещества из неорганических веществ. Процесс превращения неорганических веществ происходит в хлорофиллоносной клетке зеленого растения. Это растения — продуценты. Продукты фотосинтеза К. А. Тимирязев назвал «концерном» солнечных лучей. За долгую историю растительной жизни на Земле продукты фото-

синтеза составили огромные резервы в виде энергетических материалов: каменного угля, торфа, нефти. В процессе фотосинтеза наряду с образованием органических веществ происходит выделение в атмосферу кислорода (которым мы дышим). Огромная масса микробов, играющих важную роль в почвообразовании, населяет почву, много бактерий в речном иле, особенно в поверхностном слое, где бактерии образуют пленку. В этой пленке также много серо-железобактерий, которые окисляют сероводород до серной кислоты и тем самым предотвращают замор рыбы. В воде встречаются специфические бактерии, которые разрушают отбросы, попавшие в воду. Все покрытосеменные являются кормом для крупного рогатого скота, птиц и других животных, а те, в свою очередь, продуктом питания для человека и сырьем для легкой промышленности.