

## Лекция 5. ЛИСТ

Вопросы:

1. *Морфология листа.*
2. *Анатомическое строение листа.*
3. *Метаморфозы побега и листа.*

### 1. *Морфология листа.*

Лист – один из основных вегетативных органов высших растений, занимающий боковое положение на стебле (оси побега).

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 (в отличие от стебля и корня) характерен ограниченный верхушечный рост. При этом продолжительность периода роста мала.

Лист – орган моносимметричный, так как обладает лишь одной плоскостью симметрии. Плоскость симметрии перпендикулярна к двум его поверхностям – верхней (брюшной, или вентральной) и нижней (спинной, или дорсальной).

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

Лист характеризуется (в отличие от стебля и корня, живущих долго, иногда сотни лет) коротким периодом жизни. У травянистых и листопадных древесных растений продолжительность жизни листа всего несколько месяцев; у вечнозеленых двудольных – обычно два-три года (хотя у самшита, лавра – пять-шесть лет); у хвойных – от трех до десяти лет.

Размеры листьев чаще колеблются в пределах 3–10 см, но могут достигать и нескольких десятков метров. Например, у бразильской пальмы – рафии смолистой лист имеет следующие размеры: длина черешка 4–5 м, длина листовой пластинки 20 м, ширина 12 м.

Лист выполняет три главные функции: фотосинтез, газообмен и транспирацию. Кроме того, он может быть органом защиты (чешуи, колючки), прикрепления к опоре (усики), запаса питательных веществ и воды, а также вегетативного размножения.

Взрослый лист обычно расчленен на пластинку или несколько пластинок (у сложных листьев), черешок и основание. Часто при основании бывают прилистники.

*Пластинка* – расширенная плоская, наиболее важная часть типичного листа, так как именно здесь идет процесс фотосинтеза. У многих растений между основанием листа и пластинкой развивается черешок.

*Черешок* – узкая стеблевидная часть между пластинкой и основанием. Он служит для ориентировки листа по отношению к свету, а также ослабляет удары по листовой пластинке дождя, града, ветра. Листья с черешками называют *черешчатыми*, без черешков – *сидячими*.

*Основание* – базальная часть листа, сочлененная со стеблем. Иногда оно почти незаметно или имеет вид небольшого утолщения (листовая подушечка). У многих растений основание сильно разрастается в длину и ширину, охватывая в виде замкнутой или незамкнутой трубки междоузлие или его часть. Такое разросшееся основание называют *листовым влагалищем*. Оно особенно характерно для однодольных (семейства Лилейные, Осоковые, Мятликовые) и двудольных (семейство Сельдерейные).

Влагалище защищает пазушные почки и молодые, долго растущие основания междоузлий, где сохраняется интеркалярная меристема. Часто у листьев встречаются также прилистники.

*Прилистники* – это парные боковые выросты основания листа. Обычно они расположены по обеим сторонам черешка. Как правило, прилистники развиваются раньше, чем пластинка, и защищают листья в почке (липа, осина, береза, яблоня, черемуха, фикус), а при раскрытии почки они сбрасываются. Иногда прилистники сохраняются длительное время и несут функцию фотосинтеза (горох, фиалка трехцветная). У гречишных прилистники срастаются и образуют так называемый раструб.

#### *Классификация листьев*

По существующей классификации листья делят на *простые* и *сложные*. У простых листьев одна листовая пластинка. Они или не

оппадают (у травянистых растений), или имеют при опадении одно сочленение между черешком и стеблем (деревья, кустарники).

У сложных листьев (семейства Бобовые, Розовые и др.) имеется несколько листовых пластинок (листочков), каждая из которых имеет свой черешочек, сидящий на общей оси – рахисе. При листопаде сложный лист распадается на части: сначала опадают листочки, затем рахис. В зависимости от расположения листочков различают перисто- и пальчатосложные листья. В первом случае листочки располагаются по сторонам рахиса. Если рахис завершается на верхушке непарным листочком, лист называется *непарноперистосложным*, при его отсутствии – *парноперистосложным*. По степени разветвления рахиса различают дважды- и триждыперистосложные листья. У *пальчатосложных* листьев листочки расходятся радиально от общего черешка. Частный случай сложного листа – *тройчатый лист*, состоящий из трех листочков (клевер, люцерна, земляника). У пальчатосложных и тройчатосложных листьев рахиса нет.

Листовая пластинка может быть *цельной* или *расчлененной* (пальчато или перисто). В зависимости от глубины расчленения выделяют *лопастные*, *раздельные* и *рассеченные* простые листья или листочки сложного листа. При этом надрезы у лопастного листа называют *лопастями* (на 1/3), у раздельного – *долями* (на 1/2 листа), у рассеченного – *сегментами* (более чем на 1/2). Если у непарноперисторассеченного листа конечный сегмент значительно крупнее боковых, то лист называют лировидным (гравилат; если крупные сегменты чередуются с мелкими – прерывистоперисторассеченным (картофель)).

Встречаются дважды-, трижды- и многократно расчлененные листовые пластинки (Лютиковые, Сельдерейные). Сильная изрезанность листовой пластинки дает возможность при большой поверхности предохранить лист от разрыва ветром и дождем без образования мощной механической ткани. Нерасчлененные крупные листовые пластинки в старости оказываются разорванными (банан).

*Жилкование.* Термин «жилка» применяют к проводящему пучку или группе тесно сближенных пучков. Жилки выполняют проводящую и механическую функции. По ксилеме в лист поступают вода и минеральные соли; по флоэме из листа оттекают выработанные в нем органические вещества. Жилки создают опору для паренхимы листа и предохраняют листовые пластинки от разрывов. Жилки, входящие в пластинку из стебля через основание и черешок, называют

главными. От них берут начало боковые жилки второго и последующих порядков. Между собой жилки соединяются сетью мелких поперечных жилок – *анастомозов*. Через листовую пластинку может проходить лишь одна неветвящаяся жилка (плауны, хвоицы, большинство хвойных).

*Параллельное* и *дуговидное* жилкование характерно для однодольных. При этом от основания листа в пластинку вступает ряд жилок сравнительно одинакового размера, которые пронизывают пластинку параллельно (злаки, амариллис) или дугообразно (ландыш, тюльпан). Характерно, что на протяжении пластинки продольные жилки соединяются перемычками – *анастомозами*, идущими косо или в поперечном направлении. Они дают возможность при частичных разрывах пластинки листа проводить воду и органические вещества обходным путем в участки, лежащие выше места разрыва.

*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 равных жилок, и каждая из них разветвляется. При сетчатом жилковании более мелкие разветвления жилок всегда соединяются друг с другом перемычками.

*Дихотомическое жилкование* (главная жилка ветвится вильчатом) свойственно большинству папоротниковидных, а из голосеменных – гинкго. При этом *анастомозы* отсутствуют, а окончания жилок подходят к краю листовой пластинки.

*Формации листьев*. В пределах побега листья неодинаковы. При выращивании растения из семени первыми появляются листья зародыша – семядоли (они обычно очень простых очертаний). Затем в средней части побега развиваются *срединные* листья, которые окрашены в зеленый цвет, так как несут функцию ассимиляции. Они характеризуются наибольшими размерами и степенью расчлененности листа – на основании с прилистниками, черешок и листовую пластинку.

*Верховые* листья развиваются в области соцветия. Это кроющие листья цветков – *прицветники*. Они недоразвиты и слабо расчленены. Консистенция часто пленчатая, окраска зеленая. Нередко верховые листья выполняют дополнительную функцию – привлечение насекомых-опылителей, тогда их окраска ярко-белая, розоватая, красная, сиреневая и др.

Боковые побеги обычно развиваются из пазушных почек. Поч- ки снаружи защищены *низовыми* листьями – почечными чешуями. По форме они очень просты, так как представляют собой широкое основание листа, лишённого пластинки, черешка и прилистников.

*Низовые* листья вначале окрашены в белый цвет, но при старении становятся коричневыми, при отмирании – черными. Они приспособлены для выполнения функции защиты или запаса, или того и другого вместе.

*Разнолистность* (гетерофиллия) – это различие в форме, размерах и структуре листьев на одном растении. Гетерофиллия особенно хорошо выражена у водных растений (стрелолист, поручейник, водяной лютик). Подводные листья у них лентовидные или многократно нитевидно рассеченные, надводные – цельные или лопастные.

*Листорасположение.* Порядок размещения листьев на стебле (оси) побега – наследственный признак. Различают несколько вариантов листорасположения:

*спиральное, или очередное,* – от одного узла отходит один лист (береза, тополь, дуб, яблоня, горох, морковь, подсолнечник и др.);

*двурядное* – разновидность очередного (от одного узла также отходит один лист), но листья располагаются в одной плоскости двумя рядами (ирис, гладиолус);

*супротивное* – от одного узла отходят два листа, сидящие друг против друга (клен);

*накрест супротивное* – разновидность супротивного, когда плоскости соседних пар листьев взаимно перпендикулярны (сирень, брючина овальнолистная, яснотковые, гвоздичные);

*мутовчатое* – от одного узла отходят три и больше листьев (ветреница, вороний глаз, олеандр).

## 2. Анатомическое строение листа.

Бугорок листа состоит из активно делящихся клеток меристемы. Затем образуется прокамбиальный тяж, который возникает из срединного слоя клеток меристемы зачатка листа. Прокамбиальный тяж дифференцируется в проводящие пучки, остальные слои меристемы – в первичную покровную ткань – эпидерму (кожицу), основную паренхиму и механические ткани.

*Эпидерма* сохраняется на листе в течение всей его жизни. Клетки эпидермы плотно соединены друг с другом. Плотность эпидермы

связана с ее ролью – защитой от излишней потери воды и обеспечением механической опоры. Структура стенок клеток эпидермы сильно варьирует. Наиболее общие черты – наличие в них кутина и кутикулы на поверхности. Что касается толщины стенок, то у ксероморфных растений наружная стенка эпидермы очень толстая, одревесневшая, а у растений влажных местообитаний стенки могут быть относительно тонкими. В клетках эпидермы обычно хлоропластов нет, они есть в замыкающих клетках устьиц. Устьица чаще располагаются на нижней стороне листа, но могут встречаться и на обеих сторонах или только на верхней (у некоторых водных растений с плавающими листьями). Обычно они распределены более или менее равномерно, но на вытянутых листьях однодольных – в виде правильных рядов между жилками, а их щели ориентированы вдоль оси листа. У ксероморфных растений устьица погруженные, у обитающих в воде – выступающие над эпидермой.

*Трихомы* (выросты эпидермы) очень различны (волоски, сосочки, щетинки). В образовании трихом принимают участие только клетки эпидермы. Они играют защитную роль (от перегрева солнцем, от потери воды, от поедания животными).

*Основная паренхима*, заключенная между верхней и нижней эпидермами, – это мезофилл листа, или ассимиляционная паренхима (хлоренхима). Мезофилл в типичном случае дифференцирован на палисадную (столбчатую) и губчатую паренхимы. К эпидерме верхней стороны листа примыкают клетки *палисадной* паренхимы. Это наиболее высокоспециализированная ткань, приспособленная к выполнению функции фотосинтеза. Число рядов составляющих ее клеток один-три и более. Это длинные цилиндрические клетки, расположенные перпендикулярно поверхности листа и соответственно параллельно солнечным лучам. 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 двух-семи слоев клеток разнообразной неправильной (лопастной) формы с крупными межклетниками, подходящими к устьицам эпидермы. Эта ткань выполняет функции газообмена и транспирации, хотя участвует и в фотосинтезе. Число хлоропластов в ее клетках в 2–6 раз меньше, чем в клетках палисадной ткани. С этим часто связана разная окраска листа: сверху он ярко-зеленый, нижняя сторона вследствие содержания

меньшего числа хлоропластов и обилия воздухоносных межклетников бледно-зеленая.

Различие между палисадной и губчатой паренхимами возникает вследствие неравномерного роста разных слоев листа. Дольше деление клеток идет в палисадной паренхиме. Если палисадная 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, палисадная ткань часто располагается по обеим сторонам листа, а губчатая – сильно редуцирована или отсутствует. В этом случае лист – *изолатеральный*, т. е. обе стороны его одинаковы.

Проводящая система в листьях представлена жилками, которые ветвятся в пластинке. В жилке может быть один или несколько проводящих пучков. Большинство пучков закрытые, лишь более крупные – открытые, но камбий работает слабо. Обычно камбиальная активность сильнее выражена у вечнозеленых растений. В черешке может быть несколько коллатеральных пучков, расположенных в виде кольца (платан), или одиночные разных типов: коллатеральный (бересклет, камелия), биколлатеральный (тыква), концентрический (цитрусовые).

В проводящих пучках листовой пластинки ксилема обращена к верхней поверхности листа. В пучках, за исключением самых мелких, имеются трахеи, а во флоэме – ситовидные трубки. В мелких пучках трахеи сменяются трахеидами, во флоэме – паренхимными клетками. Окончания жилок листа состоят обычно из одной-двух трахеид (простые пучки). Проводящие пучки не примыкают к клеткам мезофилла. Обычно они окружены обкладкой из паренхимы – окаймляющей паренхимой. Иногда к ней присоединяется также склеренхима.

У крупных жилок склеренхима иногда со всех сторон окружает жилку, иногда обрамляет ее с двух сторон. У двудольных под эпидермой над крупными жилками и часто по краю листа обычно располагается в виде тяжелой колленхима.

Своеобразное строение имеют *листья хвойных растений* (хвоя). У хвои сосны защитный покров состоит из двух слоев: *эпидермы* и *гиподермы*. Эпидерма покрыта толстым слоем кутикулы. Клетки ее в сечении почти квадратной формы, с толстыми стенками. В углублениях на уровне гиподермы на обеих сторонах листа расположены устьичные аппараты, под которыми имеется большая воз-

душная полость. У старых листьев стенки клеток эпидермы одревесневают. Гиподерма состоит из одного, а в углах – из двух-трех рядов клеток с менее утолщенными одревесневающими стенками. Она выполняет также водозапасающую и механическую функции. Под гиподермой находится мезофилл, состоящий из клеток, стенки которых образуют складки, заходящие в полость клетки (*складчатая паренхима*). Это значительно увеличивает площадь прилегающего к стенке слоя цитоплазмы с хлоропластами, а, следовательно, и фотосинтезирующую поверхность. Складчатую паренхиму пронизывают смоляные ходы.

В центральной части, отделенной от складчатой паренхимы эндодермой, расположены два проводящих пучка коллатерального типа. Ксилемная часть обращена к плоской стороне хвои, флоэмная – к выпуклой.

Между проводящими пучками расположена склеренхима.

### *3. Метаморфозы побега и листа.*

#### *Метаморфозы побега*

*Колючки.* Колючки побегового происхождения, как и колючки листового происхождения, выполняют главным образом защитную функцию. Они бывают простые (неветвящиеся) и сложные (ветвящиеся).

У одних растений в колючку превращается только верхушка побега, имеющего ограниченный рост и оканчивающегося острием. К ним относятся дикая яблоня, дикая груша, терн, алыча, слива, абрикос, крушина слабительная, облепиха, гранат и др. Ветви этих растений покрыты срединными листьями не до самой верхушки. Концы ветвей оголены, заострены и превращаются в твердые колючки, торчащие во все стороны и надежно защищающие от животных зеленые листья и плоды.

У других растений в колючку видоизменяется специализированный боковой побег полностью. Так, у многих представителей семейства Рутовые – грейпфрута, лимона, апельсина, – в пазухе листьев имеется чаще всего одна крупная прочная колючка.

У большинства видов боярышника имеются многочисленные колючки, которые являются видоизмененными укороченными побегами и развиваются из пазушных почек в нижней части однолетних побегов одновременно с листьями и на год раньше, чем соответствующие почки в верхней части побега. Колючки обычно безлиственны, реже – облиственны, не ветвятся или ветвятся.

*Усики.* Характерны для многих лазающих растений, у которых стебель не способен самостоятельно сохранять вертикальное положение. Большинство представителей семейства Тыквенные снабжены длинными (до 30 см) усиками, которые представляют собой видоизмененные побеги. Усики у тыквенных бывают простые – неветвящиеся (огурец, дыня) и сложные – образующие две-пять ветвей (тыква, арбуз). Усики имеются у винограда.

*Кладодии и филлокладии.* Это метаморфизированные боковые побеги, выполняющие функции листьев. Они встречаются у ряда ксерофитов. *Кладодии* – это боковые побеги, обладающие способностью к длительному росту, с зелеными плоскими длинными стеблями.

*Филлокладии* – боковые побеги, имеющие ограниченный рост. Верхушечная меристема стебля быстро дифференцируется в постоянные ткани; стебли филлокладиев зеленые плоские короткие, часто конфигурацией сходные с листьями. Скелетные побеги растений с этими метаморфозами имеют цилиндрические стебли. С метаморфозом боковых побегов в кладодии и филлокладии связана редукция листьев.

К растениям с кладодиями относятся опунции. Филлокладии, похожие на листья, характерны для видов рода иглица. Игловидную, линейную, нитевидную форму имеют филлокладии многочисленных видов рода Спаржа.

*Корневище* – многолетний подземный, иногда полупогруженный побег, являющийся органом возобновления и вегетативного размножения, а такжеместилищем запасных продуктов. Запасные вещества, главным образом крахмал, откладываются в его стеблевой части. Образование корневища характерно для многих двудольных и однодольных травянистых многолетников, а также кустарничков (брусника, черника) и кустарников (бересклет, рябинник рябинолистный, дереза).

Четко различают два вида корневищ: длинные и короткие. По наличию тех или других растения делят на длиннокорневищные и короткокорневищные.

У *длиннокорневищных* растений годичный прирост корневищ такого типа достигает 1,0–1,5 м (пырей ползучий, свиной, мать-и-мачеха и др.);

У *короткокорневищных* растений (ирис, бадан, купена, канна) корневища толстые с короткими междоузлиями, длина которых

обычно короче диаметра или не превышает его; годичный прирост невелик. Они служат местами запасных питательных веществ и являются органами возобновления и вегетативного размножения. У некоторых растений корневища развиваются из придаточных почек на корнях (корневые отпрыски). Так, длинные цилиндрические корневища (корневые отпрыски) формируются у хрена.

В луговодстве злаки с длинным корневищем называют корневищными, с коротким, слабовыраженным – кустовыми. Последние делят на рыхлокустовые (тимофеевка луговая, райграс высокий, ежа сборная) и плотнокустовые (луговик дернистый, белоус торчащий, ковыль). Появление плотно кустовых злаков свидетельствует о вырождении кормовых угодий.

Корневища некоторых растений съедобны (канна, лотос, рогоз, тростник), некоторых – опасно ядовиты (ирис разноцветный), у ряда видов они являются лекарственным сырьем (родиола розовая, бадан). Некоторые корневищные растения – злостные трудноискореняемые сорняки (пырей ползучий, сныть и др.).

*Клубень* – видоизмененный побег, стебель которого сильно разрастается, становится толстым, мясистым в связи с накоплением запасных веществ. Кроме того, клубень – орган возобновления многолетних растений, переносящий неблагоприятный период, – часто служит для вегетативного размножения.

Клубни могут быть надземными и подземными. Подземные клубни встречаются наиболее часто. Надземные клубни формируются, например, у капусты кольраби.

*Луковица* – подземный (реже надземный) побег, у которого утолщенный стебель (донце) с сильно укороченными междоузлиями несет мясистые, сочные чешуи, запасующие воду и питательные вещества (преимущественно углеводы). Наружные чешуи луковицы истощаются, подсыхают и играют защитную роль. Луковицы характерны для однодольных растений ряда семейств: Лилейные, Амариллисовые, Луковые,

*Клубнелуковица* – подземный укороченный побег, внешне похожий на луковицу, но накапливающий запасные питательные вещества не в чешуях, а в разросшемся утолщенном мясистом стебле, как у побегового клубня. Снаружи клубнелуковица покрыта сухими пленчатыми чешуями, играющими только защитную роль (шпажник, или гладиолус, шафран, или крокус).

*Кочан* – метаморфоз почки в суккулентный орган. Он образуется у культурной капусты. У сеянца на начальных этапах формируется розетка. Затем рост розетки прекращается и почка, не раскрываясь, увеличивается в размерах и превращается в кочан. Листья кочана содержат мало хлоропластов, поэтому почти бесцветны, мясисты, накапливают много воды и сахаров.

*Метаморфозы листа.* У многих растений можно наблюдать различные метаморфозы листьев.

*Усики* – это нитевидные органы, чувствительные к прикосновению и приспособленные для лазания. У многих лазающих лиан часть листа или весь лист превращены в усики.

К ним относятся некоторые виды ломоноса, настурций и др.

У некоторых видов вики, чечевицы и гороха посевного в усики видоизменены верхняя часть рахиса и соответственно три-семь листочков. У чины безлистной редуцируются все листочки, рахис представляет собой единственный усик, а функцию фотосинтеза выполняют два крупных листовидных прилистника.

*Колючки* свойственны растениям, обитающим в сухом и жарком климате, хотя нередко они и у растений других климатических зон. Они выполняют две основные функции: уменьшают испаряющую поверхность надземной части растений и защищают стебли, стволы и молодые листья от поедания животными.

Метаморфоз всего листа или какой-либо его части в колючку свойствен видам многих семейств. Листья, полностью метаморфизированные в колючку, типичны, например, для кактусов. Почти все кактусы – стеблевые суккуленты с метаморфизированными листьями.

У многих видов барбариса листья однолетних побегов редуцированы до прилистников, которые превращены в колючки.

*Филлодий* – это метаморфоз черешка или основания листа в образование, подобное плоской листовой пластинке, выполняющей функции фотосинтеза. Филлодий характерны для многих видов так называемых филлодийных акаций. Филлодии похожи на листья с цельной пластинкой, плотной, кожистой, даже твердой, иногда покрытой смолистыми веществами.

*Ловчие аппараты* насекомоядных растений. У некоторых видов покрытосеменных все листья особи или часть из них метаморфизированы в ловчие аппараты. Растения этих видов автотрофные, но наряду с этим при помощи ловчих аппаратов они используют бо-

гатую азотом и фосфором органическую пищу, переваривая животных.

Эти специфические ветви эволюции возникли в результате приспособления растений к жизни в неблагоприятных условиях азотного и минерального питания. Именно такие условия характерны для верховых болот и пресноводных водоемов тропической и умеренной широт, где главным образом они обитают. По содержанию минеральных веществ воды верховых болот приближаются к дистиллированной воде.

Строение ловчих аппаратов разнообразно, при этом у растений одних видов они неподвижны, у других – обладают способностью к движению при захвате и переваривании добычи.

В группу растений, ловчие аппараты которых обладают способностью к движению при захвате и переваривании добычи, входят жирянка, венерина мухоловка и росянка.

### **Контрольные вопросы**

1. Из каких частей состоит лист? Какова их роль?
2. Чем отличается анатомия дорсивентрального листа от изолатерального?
3. Каковы типы листорасположения? Что такое формула листорасположения?
4. Каково биологическое значение метаморфозов корня, листа и побега?
5. Каковы метаморфозы вегетативных органов, используемые в сельскохозяйственной практике?
6. В какой части побега откладываются запасные питательные вещества в клубне, в луковице, в клубнелуковице?