



苏联大百科全书选译

叶

高等教育出版社

叶

高等教育出版社出版

北京宣武門內承恩寺7号

(北京市書刊出版業營業許可証出字第05)

京華印書局印刷 新华書店發

開本 787×1092 1/32 印張 2 1/16 字數 16,000

1958年9月第1版

1958年9月北京第1次印刷

印數 0001—2,000 定價 (7) 0.09

統一書號 13010·474

R6
N122

目 录

叶(Лист) А. А. 尼契波羅維奇著	(3)
叶序(Листорасположение)	(13)
直列綫(Ортостиха)	(14)
斜列綫(Парастиха)	(15)
叶鑲嵌(Листовая мозаика)	(15)
植物的叶脉(“神經”)[Жилки(“нервы”)у растений]	(16)
叶的脉序(“脉狀”)[Жилкование(“нервация”)листьев]	(16)
植物的蓮座叶叢(Розетка у растений)	(18)
落叶(Листопад)	(18)
气孔(Устьице)	(20)
角質膜、角質層(Кутикула)	(23)

叶

叶乃是綠色植物的器官；由于植物适应地面上的生活方式，在植物历史發育过程中發生了作为光合作用及蒸騰作用的器官。

叶的起源及形态。关于叶的系統發育的問題，至今沒有解决，但是已有的資料証明，在进化过程中，叶是由軸器官的側面突起及分枝的分化、退化及特化的結果而产生的。叶的存在为高等植物的特征，某些高等植物由于从水中的生活方式轉向地面上的生活方式，所以很明显地表现出各种器官的分化。在历史發育过程中，某些种植物的叶获得实现或促进实现另外的机能（运动、支持、繁殖）的能力，許多种植物的叶成为貯存可塑性物質等的貯藏器官。叶是枝軸的側生器官，是由莖生長錐的分生組織的外部細胞向外生長而發生的。叶的本身不具有生長錐，大多数植物的叶的生長，最初是頂端（向基）生長，然后借助于叶片不同部位的細胞的扩散繁殖和生長（居間生長）或叶基部細胞的扩散繁殖和生長（例如，單子叶植物）而生長。叶的大小的变异很大，由数毫米至 20 米（香蕉及某些棕櫚）。

多年生落叶植物的叶的寿命只有几个月——在秋天或炎熱期开始之前（在熱帶）全部的叶都要脫落。常綠植物的叶的寿命为 1.5—5 年，只是在極少有的情况下才可以达到 15 年。在这些植物中，叶的更替不是同时，而是逐漸發生的。叶在莖上的排列有一定次序，这种次序为該种植物的特征。可分为旋生的、对生的及輪生的叶序。

叶在植物上的排列及方向适合于对光的合理利用。这一点

表現在許多植物(槭、常春藤)具有明显的叶鑲嵌上,就是說叶在这样的排列下,它們彼此不遮光,而能最充分地利用光。相反地,在某些植物(例如蒿苳),叶的方向是这样排列的,那就是使中午的太陽光能照到叶的表面。某些最喜光的植物(例如棉花)在白天能改变叶的方向,使它們与太陽光的方向垂直。叶的主要部分是叶片及叶柄。在許多情況下,由于叶片基部或叶柄的扩大,形成叶鞘(禾本科、傘形科的某些植物等)。有时在叶的基部有突起,所謂托叶(豌豆、山豆、三叶草等);蓼科的某些植物的托叶愈合起来而形成托叶鞘。托叶有时变成刺(例如洋槐),有时变成小腺体(例如繡球花)。

形态上的多样性为植物的叶的特征(圖 1)。叶有單叶与复叶之分。單叶具有一个小叶片及不分叉的叶柄,落叶时叶柄与叶片一同脫落;复叶具有数个小叶片,这些小叶片排列在常常分叉的总叶柄上。复叶的叶片可以同时脫落(沒有总叶柄)。單叶又可以根据叶片的形狀(橢圓形、卵形、長圓形、披針形、綫形及劍形等)、叶緣的輪廓(全緣、具牙齒、有鋸齒、圓齒狀、凹波緣等)、叶片缺裂的程度(羽狀、掌狀、三出、深裂、全裂)来分类。复叶可以根据叶片的数目及排列(三出的、掌狀的、羽狀的)来分类。

脉序的类型是叶的特点。叶脉有弧狀脉(例如,百合科)、平行脉(例如,大多数禾本科植物)、掌狀脉(例如,槭树)、羽狀脉(例如,橡树)及网状脉。

叶的形狀及脉序的类型是特有的分类学特征。叶的形狀依植物的年齡及生态条件而改变。在大多数的情况下,这些变异在該种植物所特有的叶的基本类型的範圍内进行着。但是,也看到异叶性的情况。例如,在許多植物中(慈菇、桉树等)可以看到很显著的在年齡上的异叶性:成年植物或枝条的叶在叶的类



圖 1. 葉的各種形狀:

1. 針形; 2. 線形(葉、柄及葉片均明顯); 3. 長圓形; 4. 披針形; 5. 橢圓形; 6. 橢圓形弧狀脈全緣; 7. 圓形; 8. 卵形羽狀脈具牙齒; 9. 倒卵形; 10. 菱形; 11. 匙形; 12. 近似心形的卵形有圓齒形; 13. 腎形; 14. 箭頭形; 15. 戟形; 16. 羽狀淺裂; 17. 掌狀淺裂, 掌狀脈; 18. 掌狀深裂而具有鋸齒裂片; 19. 掌狀全裂; 20. 琴形羽狀復葉; 21. 三出復葉; 22. 掌狀復葉; 23. 具有托葉及卷鬚的偶數羽狀復葉; 24. 具有托葉的奇數羽狀復葉; 25. 二回羽狀復葉; 26. 多回羽狀復葉; 27. 參差羽狀復葉; 28. 鱗片狀。

型及形态上与幼年植物的叶有很大的区别。

水生植物(例如,水毛茛)的極显著的异叶性是叶的形态变异依环境条件而轉移的明显例証之一,它們的水里的叶的形态及类型与水面上的叶有很大区别。許多植物的近根的蓮座狀叶与莖上的叶極不相同。

失去光合作用机能而靠植物寄主的有机物質为营养的某些寄生植物的叶,或者退化为完全沒有了,或者表现为不能执行正常叶子的机能的小叶。

在某些种植物中可以看到叶的变态。叶变为保护植物避免动物咬伤的刺(例如,小蘗);变为卷鬚,借卷鬚將嫩枝固定于支持物上(例如,豌豆、草藤),或变为貯存营养物質的鱗片(例如,鱗莖的营养鱗片),或(最常見的)变为預防干旱及冰冻的鱗片(例如,在根狀莖、鱗莖、芽、莖上的鱗片)。花萼及花冠这两部分也是变态的叶。食虫植物的叶变为小瓶狀、蒴壺狀或小袋狀,并且被复一种能分泌酸及蛋白分解酶的腺毛(例如,茅膏菜及捕虫草等)。

叶为光合作用及蒸騰作用的器官。K. A. 季米里亞捷夫把叶的主要机能——光合作用——称作植物的宇宙的机能。在光合作用的过程中,叶能形成有机物質,因而保証植物本身及地面上所有其他的有机体生活的可能性。

下面的例子提供了关于植物的叶适应于执行这种机能的概念。

在森林中树叶的总量与总表面积有时是如此之大,以至于几乎吸收了全部的太阳光,而照到地面上的阳光仅为 15—10%,有时更少。在这种情况下,叶的总面积超过这些植物所在土地面积的 9—19 倍。种植地上的栽培植物在叶的發育最茂盛的时期,每公頃播种地上的叶总面积达到 50,000—70,000 平方

米,甚至达到 90,000—100,000 平方米。叶子执行同化作用的总面积为上面的数字的兩倍(將叶的背腹兩面計算在內)。

因而,栽培植物及自然群落的植物的叶执行着巨大的工作。一公頃播种地的作物所具有的叶子总面积为 50,000—70,000 平方米,在光合作用过程中,这一总面积的叶子在一天內能吸收二氧化碳 150—500 公斤,甚至最多可达到 1,000 公斤,并形成有机物質 75—250 公斤,甚至达到 500 公斤。在这期間,植物的叶可以放出氧气 80—400 公斤,并蒸發水分 100 吨,即等于分布在—公頃地面上而厚度为 10 毫米的一層水。

光照下的綠色叶,在光合作用的过程中吸收二氧化碳并放出氧气。同时,象植物的其他器官一样,叶在进行特别强烈的呼吸过程中,吸收氧气并放出二氧化碳。由于这两种气体交换的綜合,白天,在光照下,大半是放出氧气,而夜間,在黑暗处,則放出二氧化碳。

叶适应于强烈的气体交换就表現在其結構上:叶子的面积与体积之比例甚大、而叶片很薄、基本組織疏松以及在保护組織中有許多可动的小孔——气孔,而气体的扩散作用主要是通过这些气孔来实现的。薄的叶片具有大的表面积,这同样保証光的很好利用和吸收。

上述的叶的解剖形态的特征特别有利于光合作用,但是这些特征不可避免地会造成不是植物营养及生命活动所必需的大量水分的蒸騰。在空气湿度很高而空气不大流动的溫室条件下,叶的蒸騰作用非常弱,而营养及生長極强。因而,巨大的蒸騰液流对于植物并不是必需的。在一般的生活条件下,植物的叶本身的構造及环境的物理条件不可避免地能制約叶的强烈的蒸騰作用。

为了进行正常的生命活动,植物的細胞应当充滿水分。在

植物的一般生活条件下，叶的周围的空气不是完全地被水分饱和的，而总是具有一定的不足的水汽压。所以在叶的細胞的表面与其周围的空气之間存在着或大或小的引起水分蒸發的水汽压的差异。蒸發作用随叶的溫度与它周围的空气溫度之間的差异增大的程度而加强。这种差异是由于叶的溫度加高而發生的，因为叶是光合作用的器官，能强烈地吸收太陽能。

植物的叶平均吸收投射在它們上面的可見部分的太陽輻射能的 80—90% 左右。其中仅有 10% 利用于光合作用而轉变为化学能。其余的部分轉变成热能，使叶的溫度增高，使水分由叶中蒸發出来，而仅部分輻射到叶的周围的空气中。在水分供应困难和限制蒸騰作用的情况下，直射日光下的植物的叶的溫度会比它周围的气溫高 2—10°C，有时还更高。在强烈的蒸騰作用的情况下，叶的溫度便降低，而它們的湿度就可以保持在許可的範圍內。这是植物的蒸騰作用的重要意义之一，但是这种作用是以水的大量消耗而达到的：每小时每平方米叶表面的蒸騰作用的强度通常白天为 15—250 克水分，夜間为 1—20 克水分。

因此，植物的叶执行兩種对立的机能：作为光合作用的器官，它們具有極适于气体交換的和吸收太陽輻射的構造；但是这种特性难免使水分强烈地蒸發掉。

叶的解剖結構。叶的对立的机能最明显地表現在它們的解剖結構上（圖 2）：一方面叶具有明显的适应气体交換的特征（薄的叶片，很大的表面，疏松的基本組織，許多气孔的存在），因而很好地保證了二氧化碳的营养及氧气的供給；另一方面，許多叶子的表面被难于透过气体的角質層或蜡層保护着。表皮具有能运动的气孔，当水分失去平衡时，气孔很容易并且很快地关闭起来。叶片是由保护組織——表皮——及基本組織——被叶脉貫穿的叶肉所組成的。生長在强光下的植物的叶成水平的方向排

列，并且具有所谓背腹的构造，这种构造的特征是叶的上下兩面具有極不相同的解剖構造。叶的保护組織——表皮——是由因植物不同而形狀也不同的、扁平的、高度液泡化的、各細胞彼此紧密連接的一層細胞組成的。这些細胞的外壁通常比較厚，并且經常被复着能防止細胞过度損耗水分的角質層和蜡層。生長在許多叶的表面上的保护絨毛也具有这种作用。

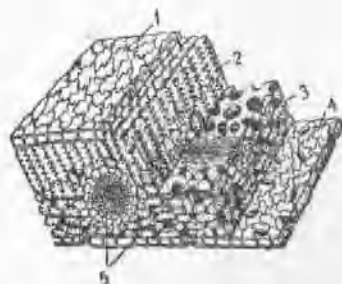


圖 2. 長春花的叶的縱切面和橫切面：

1. 上表皮；2. 叶的上面的紧密叶肉（柵欄薄壁組織）；3. 叶的下面的疏松叶肉（海綿薄壁組織）；4. 具气孔的下表皮；5. 細脉（左—橫切面，右—縱切面）。在叶肉細胞中可以見到叶綠体。

在表皮細胞之中通常有許多形成气孔的特殊的細胞群。保衛細胞的存在是气孔的主要特征。保衛細胞彼此毗連，并不是接合在一起而是形成裂隙，裂隙隨保衛細胞的脹壓及曲率的程度而不同，可以完全閉合或者張開。在每平方毫米的叶上气孔数目为 40—500 个。当这些气孔完全張開时，从一定的叶面积上进行气体擴散的速度相当于通过同样大的面积的自由表面的擴散速度。气孔一閉合，几乎就完全停止气体交換，并且大大地减少水分的蒸發，因而也减少了气体交換的可能性。

大多数植物的叶的基本組織——叶肉——是由兩層組成，即柵欄薄壁組織和海綿薄壁組織。柵欄薄壁組織的細胞是長柱狀的，而海綿薄壁組織的細胞是圓形的，較疏松地排列着，具有大的細胞間隙。叶肉乃是一个主要的活动的組織：它的細胞含有帶綠色素——叶綠素——的叶綠体，光合作用就是在叶綠体中进行的。叶肉細胞的疏松排列及相当大的胞間隙的存在，可

以保證二氧化碳的进入叶肉細胞。胞間隙的体积通常为叶的总体积的 20—30%，但随植物的类型及栽培的条件而显著地有所改变。叶脉密网的存在保证了光合作用的产物由叶中輸出、無机养料向叶內輸送以及保证水分的供应。

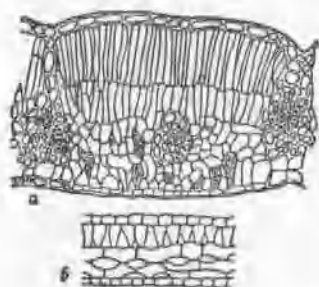


圖 3. 水青岡的叶(橫切面):
a. 典型的生于有光处的叶; b. 典型的生于陰处的叶。

叶是植物借以完成与外界环境条件相互作用中最复杂的过程的器官; 叶在構造及特征方面具有非常大的可塑性, 叶上經常有适应生活上具体条件的痕迹。随着光及水分供应的改变, 叶的形态及解剖經常發生剧烈的改变, 并且显示出叶的生理机能的对立性(圖 3, 圖 4)。水分充足及光照

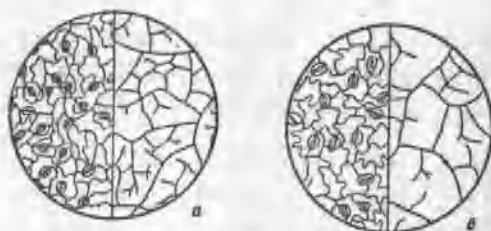


圖 4. 土壤湿度对于菜豆叶的構造的影响:
a. 栽培在較干燥的土壤上的植物的叶; b. 栽培在較湿润土壤上的植物的叶。每个圖的左半部为具有气孔的表皮, 右半部为脉序。

适度的植物的叶常常最發达, 并且具有最大的叶面积。阴处植物的叶大部分是很薄的、細胞大、叶綠素含量多、气孔数目比較少, 并且單位叶面积上叶脉的延伸性不大。

叶的構造随着光照的加强及水分狀況的緊張程度的增加而改变:叶的总体积与总表面积比其他器官(特别是根部)小得多,叶縮小,叶肉極明显地分化为柵欄薄壁組織及海綿薄壁組織,柵欄薄壁組織显得更發达,甚至層数更多。叶的厚度增加,則使得它們的体积与面积之间的比例增大。光照下的植物叶子的特征是細胞小、气孔数日多、單位面积上叶脉的延伸性大。这样,气体交换的条件就較好,水分供应的条件也較优良,并且在叶的單位面积上能够大量地蒸發水分,因而对于降低叶子溫度有很大的意义。此外,还能通过光合作用产物的輸送到其他器官而很好地来利用光合作用产物,并且在水分極不足的时期迅速地調节蒸騰作用。

在極有限的供水、强光照以及高溫的条件下,許多植物的叶退化变成刺(例如,仙人掌),而肥厚的肉質植物的莖器官本身执行着光合作用的机能。但是在这种情况下,在水分消耗劇烈减少的同时,發生了光合作用的能的極端降低。

处在不同的供水和光照条件下的同一种植物的叶,所具的構造也不同。俄罗斯植物生理学家 B. P. 扎連斯基确定了(在 20 世紀初),供水比較困难而光照較好的上部的叶比下部的叶具有較能抗旱的結構(圖 5)。

叶的生物化学。許多有机化合物——碳水化合物、蛋白質、脂肪、生物鹼、維生素、單宁、揮發油等的合成是在叶中进行的。灰分在叶中的含量比在植物的其他器官中高得多。叶的生物化学特性随年齡而發生強烈的改变:在幼嫩的叶中新陳代謝主要是趋向于



圖 5. 蚊子草不同層次的叶的解剖構造(根据扎連斯基):

a. 上層的叶; b. 中層的叶; c. 下層的叶。

蛋白質的合成方面，在較成熟的葉中，尤其是完全成熟的葉中，主要趨向於碳水化合物的合成方面。在幼葉中大量地積累氮、鉀、磷，而在老葉中則鈣、鐵、硼的含量增多。

葉中進行着的生理及生物化學過程（各種物質的新形成、轉化及移動）的極端複雜性及強烈性以及促進強烈的气体交換的葉的構造特性決定着葉呼吸作用的很高強度。在呼吸時植物所消耗的全部物質大約有 $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ 是在葉的部分中。但是在光合作用的過程中，葉足夠償還這些消耗。

植物的葉還能決定植物發育的光照階段的通過。蘇聯的研究者的工作證明，葉是承受作為發育因子（在白天及黑夜之間的相互關係，光譜成分）的光的作用的器官。在能保證通過光照階段的光照條件的影響下，葉中的物質合成及轉化的進程是在變化着的，這就引起植物狀態及生長點的根本質變，而產生花的原基。

葉的實際利用。植物的葉應用很廣。蒿苳、甘藍、蔥、香芹、時蘿菜在很久以前就被栽培了，它們的葉之所以可貴不僅因為味美，而且因為維生素（蒿苳、甘藍、蔥）的含量高。某些野生植物（例如菠菜、酸模、茗蔥）的富有維生素的葉也可食用。牧草的營養價值主要在它的葉子，南方栽培的桑樹的葉是用來作為蠶的飼料的。含有大量單寧及咖啡因的茶樹的葉及含有大量尼古丁的煙葉具有很大的工業意義。許多植物的葉被利用於醫藥方面（例如顛茄、毛地黃、鼠尾草）。從許多植物的葉中可以獲得香精油（例如胡椒、薄荷葉、桉樹葉）。利用許多熱帶植物的葉可以獲得製造粗繩、細繩、刷子以及織物的纖維（例如新西蘭亞麻、龍舌蘭、絲蘭的葉）。

文 献

Тимирязев К. А., Жизнь растения, [лекция] 5—Лист, в его кн.: Избранные сочинения, т. 3, М., 1949 (стр. 145—75); Александров В. Г., Анатомия растений, 2 изд., Л.—М., 1937; Ботаника, под ред. Л. И. Курсанова, т. 1, 5 изд., М., 1950; Жуковский П. М., Ботаника, 3 изд., М., 1949; Максимов Н. А., Краткий курс физиологии растений, 8 изд., М., 1948; Раздорский В. Ф., Анатомия растений, М., 1949; Тахтаджян А. Л., Морфологическая эволюция покрытосеменных, М., 1948.

(李鴻譯自“苏联大百科全书”第2版,第25卷,第197—201頁)

叶 序

叶序是植物莖周的叶的排列。叶序或多或少可作为植物的每个种、属,有时还有科等的特征。叶序有螺旋叶序(互生叶序)(如果叶子是一个一个地由莖上發出),对生叶序(叶子是一个对着一个成对地由莖上發出)和輪生(环生)叶序(如果每节發出3个或者3个以上的叶子)。在对生叶序和輪生叶序的情况下,相邻的对生叶和輪生叶通常的排列并不是一个在另一个的上方,而是相互交替着的。

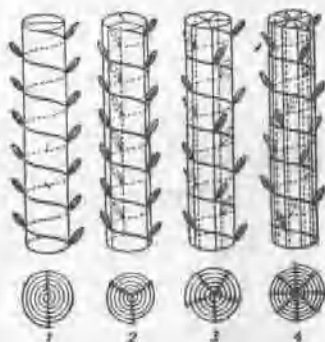


圖 8. 互生叶序:

1— $\frac{1}{2}$; 2— $\frac{1}{3}$; 3— $\frac{2}{5}$; 4— $\frac{3}{8}$

最普通的互生叶序也有很多遺傳性固定的类型，它們可用数学上的分数形式表示出来：分数的分子是一直綫（所謂直列綫）上的相鄰上下兩個叶子之間于莖上形成的螺旋綫（所謂基旋綫）的圈数；分母是这一螺旋綫上的叶数（所謂叶循环），但与第一个叶子在同一直列綫上的最后一个叶子不計算在內（或者，也就是莖上的直列綫的数目）。这个分数將表示出上下相鄰二叶間的开張角（开度），此开張角以圓周的几分之几来表示（或者相应地以弧度表示）。以 $\frac{1}{2}$ （禾本科植物等）、 $\frac{1}{3}$ （藜屬植物等）、 $\frac{2}{5}$ （許多菊科植物、薔薇科植物等）、 $\frac{3}{8}$ 、 $\frac{5}{13}$ 等分数表示的互生叶序最为普遍。这些互生叶序的开張角度相应地分別为 180° 、 120° 、 144° 、 135° 等。正如研究所指出的，在这样稠密的叶序下，可以保證叶子在莖上有比較均匀的和适合的排列，每对上方的叶子不遮盖下方一对叶子。在植物發育时，为了适应光照条件，叶序可以改变，而且在同一植株上，不同枝的叶序也可能是不同的。

（尹彥譯自“苏联大百科全书”第2版，第26卷，第216頁）

直 列 綫

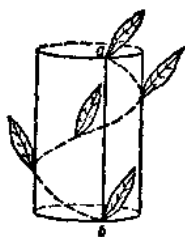


圖 7. $\alpha-b$ —直列綫。虛綫表示叶循环。

直列綫（来自希腊字 $\sigma' \rho \theta \sigma'$ —直的，垂直的一和 $\sigma \tau \iota \chi \sigma$ —列，綫）为連接莖上直上直下的相鄰兩個叶子的基部所虛構的垂直綫。在一条直列綫範圍內，其他叶子均呈螺旋狀排列，形成所謂叶循环（參閱“斜列綫”条）。有些研究者認為，在側根之間也可能画出直列綫。

（尹彥譯自“苏联大百科全书”第2版，第31卷，第234頁）

斜列綫

斜列綫(来自希腊字 $\pi\alpha\rho\alpha'$ —近旁, 附近——和 $\sigma\tau\iota\chi\omicron\varsigma$ —列, 綫)是通过莖周彼此相距角度最小的叶的着生点在莖上所虛構的螺旋綫。借助于斜列綫, 依次标出叶子, 就可以确定叶序(請參閱該条)的型式, 这对于研究植株叶子稠密部分(蓮座叶叢、短枝等)的叶序是特別重要的。斜列綫与基旋綫不同, 基旋綫是按照叶在莖上的先后發育順序連接叶基而構成的螺旋綫, 請參閱“直列綫”条。

(尹彥譯自“苏联大百科全书”第2版, 第82卷, 第77頁)

叶鑲嵌

叶鑲嵌是植物的叶子在与陽光垂直的面上的一种排列現象, 这种排列保證叶子彼此遮光最少。叶鑲嵌現象是俄国学者 A. H. 別凱托夫第一个發現的;

“叶鑲嵌”这个術語是奥地利植物学家 A. 凱尔奈尔提出的。叶鑲嵌是植物在系統發育过程中形成的一种适应性, 借助于这种适应性, 植物得以最大效率地获取太陽能, 并且相当平均地保證全部叶子的工作能力。叶鑲嵌是由于叶片的向光特性、叶子大小的不同、叶片的合理形态与缺刻、叶柄生長的不平均等原因造成的。



圖 8. 槭树的叶鑲嵌。