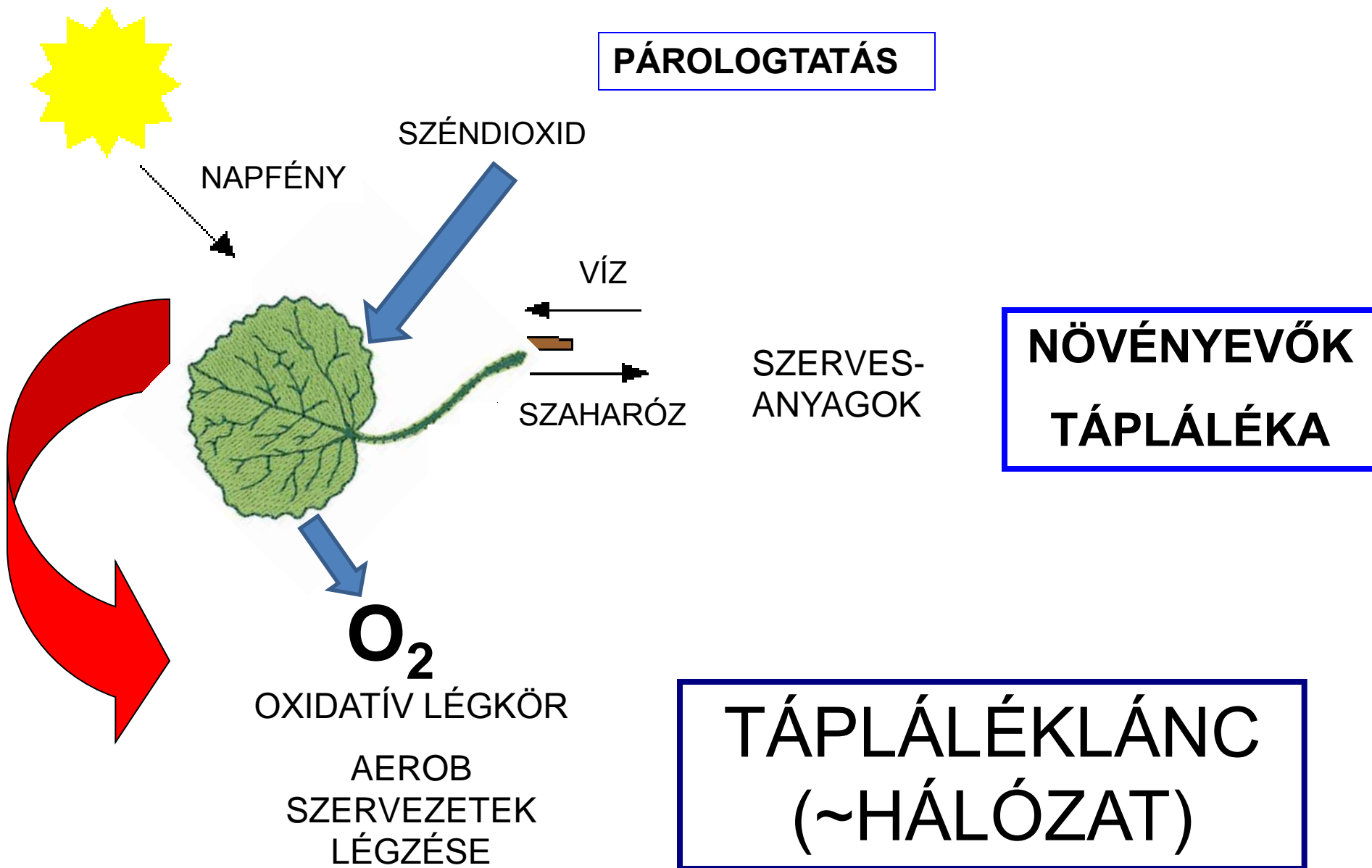


A LEVÉL

I.

GLOBÁLIS JELENTŐSÉG



A levél a szár laterális szerve, korlátozott növekedésű, általában nagy felületű, a fotoszintézis, a párologtatás és a gázcsere (CO₂-felvétel és O₂-leadás) szerve.

A levélkezdeményt a hajtáscsúcs oldalán elhelyezkedő periferiás merisztéma hozza létre

Két fő levéltípus az evolúció során: mikrofillum és makrofillum

- Mikrofillum: szárkinövés, enáció. Benne egyetlen egy ér → hozzákapcsolódik a szár szállítóelemeihez, de a szár szállítószövetrendszere a levélnyom nyaláb fölött nem szakad meg.

Valaha voltak hatalmas mikrofillumok, a maiak már ténylegesen kicsik (pl. korpafüvek pikkelylevelei)

- Makrofillum: Filogenetikailag módosult hajtás, a telómák ellaposodása és összenövése útján jött létre.

Mivel a teloma elágazása során a sztéle is kettéosztódik → a levélbe kiágazó szállítószövet is a sztéle egy részének folytatása → a kiágazás felett megszakad a szállítószövet a szárban, ez az ún. levélrés.

A makrofillumban általában nem csak egyetlen központi ér található, mint a mikrofillumban, hanem bonyolult érrendszer alakul ki. A makrofillumok nem feltétlenül nagyok, méretük genetikai és ökológiai tényezőktől függ.

A makrofillumok csoportosítása

Virágos növények levele méretben és alakban igen változatos

Elhelyezkedésük, működésük alapján több típus:

- sziklevel: az embrióban kialakuló első levél, a csíranövény táplálásában vesz részt

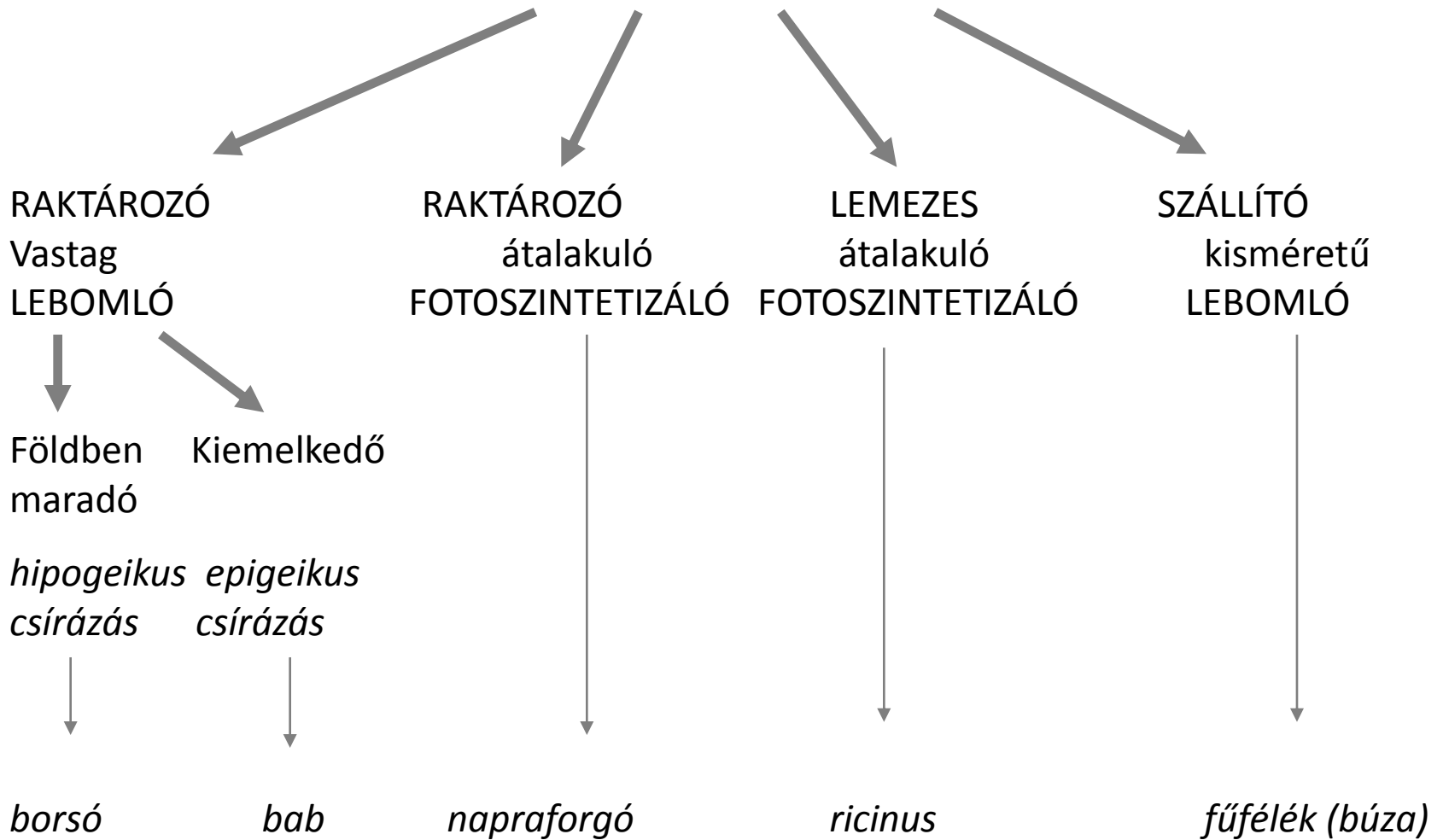
- Lehetnek vastagok, csak raktároznak. A csírázás során a talajban maradhatnak (borsó), vagy kiemelkednek a talajból (bab).

- Vastagok, raktároznak, később megnövekednek és fotoszintetizálnak (napraforgó).

- Lemezesek, először felveszik a tápanyagokat az endospermiumból, majd csírázás során megzöldülnek, asszimilálnak (ricinus).

- Kisméretűek, jelentéktelen és csak szállítják a tápanyagot az endospermiumból az embrióba (pázsitfűvek).

SZIKLEVÉL EMBRIONÁLIS SZERV



- **allevél:** a lombszevelek eredési zónája alatt elhelyezkedő, többnyire védelmet biztosító levél

A levélnyelük általában hiányzik.

A hagymában előforduló raktározó allevélen kívül általában pikkelylevelek (rizómán, tarackon, hajtásgumón), rügpikkely is ilyen

- **lombszeve:** lemezes, tű vagy pikkely szerkezetű, a fotoszintézis, a párologtatás és a gázcsere szerve ; változatos alakú, színű.

- **felleve:** a lombszevelek eredési zónája felett elhelyezkedő védőlevél (pl. murvalevek)

Gyakran csökevényesek, esetenként színesek (pl broméliák), többnyire nem fotoszintetizálnak.

Általában a virágokat vagy virágzatokat támasztják.

- ernyősvirágzatúak gallér- és gallérkalevelei
- pászitfűfélék pelyva (virágzati) és toklász (virág) fellevele
- torzsavirágzat buroklevele
- kupacs

Makromorfológia

A levelek lehetnek egyszerűek vagy összetettek.

Egyszerű levél: levélalap, levélnyél, levéllemez

Összetett levél: levélalap, levélnyél, levéllemezkek

Többszörösen összetett levél: a lemezek ismétlődően feldarabolódnak

A levél részei

Levélalap: szilárd összeköttetést biztosít a levél és a szár között

Jellegzetes szövettani szerkezet → itt lép be a szár szállítószövege a levélnyélbe

Pázsitfűfélénél: levéllemez a szárat körülvevő levélhüvelyben folytatódik.

Az ilyen levelek primordiuma a hajtáscsúcson „C” alakban öleli körül a szár egy részét. Ez a nyitott típus, míg zárt hüvely esetén a primordium gyűrű alakú.

A levélalaphoz lehetnek függelékei:

- nyelvecske vagy ligula, ami a hüvely és a lemez határán, adaxiális oldalon, hártyás, protoderma eredetű képződmény

- pálha (stipula) lehet lehulló (bükk) vagy maradó, alakja változatos

- levélszerű, mint például a borsó vagy a rózsa, valódi levelektől szinte megkülönböztethetetlen

A pálhalevelek módosulásai:

- kacsokká módosulhat (*Smilax*)

- tövisekké módosulhat (akác)

- nyitott cső lehet, mint pálhakürtő:

- körülöleli a szarvat (*Poligonaceae*)

- ránó a szárra (*Astragalus*)

Levélnyel

Többnyire hengeres, félhengeres, ritkábban szögletes keresztmetszetű

Feladata, hogy eltartsa a levéllemez a szártól, biztosítsa a levéllemez mozgását és orientálását

Ha hiányzik: ülő levél (*Ajuga - ínfű*)

- Módosulhat kaccsá (*Clematis*)
- Ellemezesedhet (*Dionaea*)
- A vizijácint esetében megduzzad és a lebegtetést szolgálja

Levéllemez

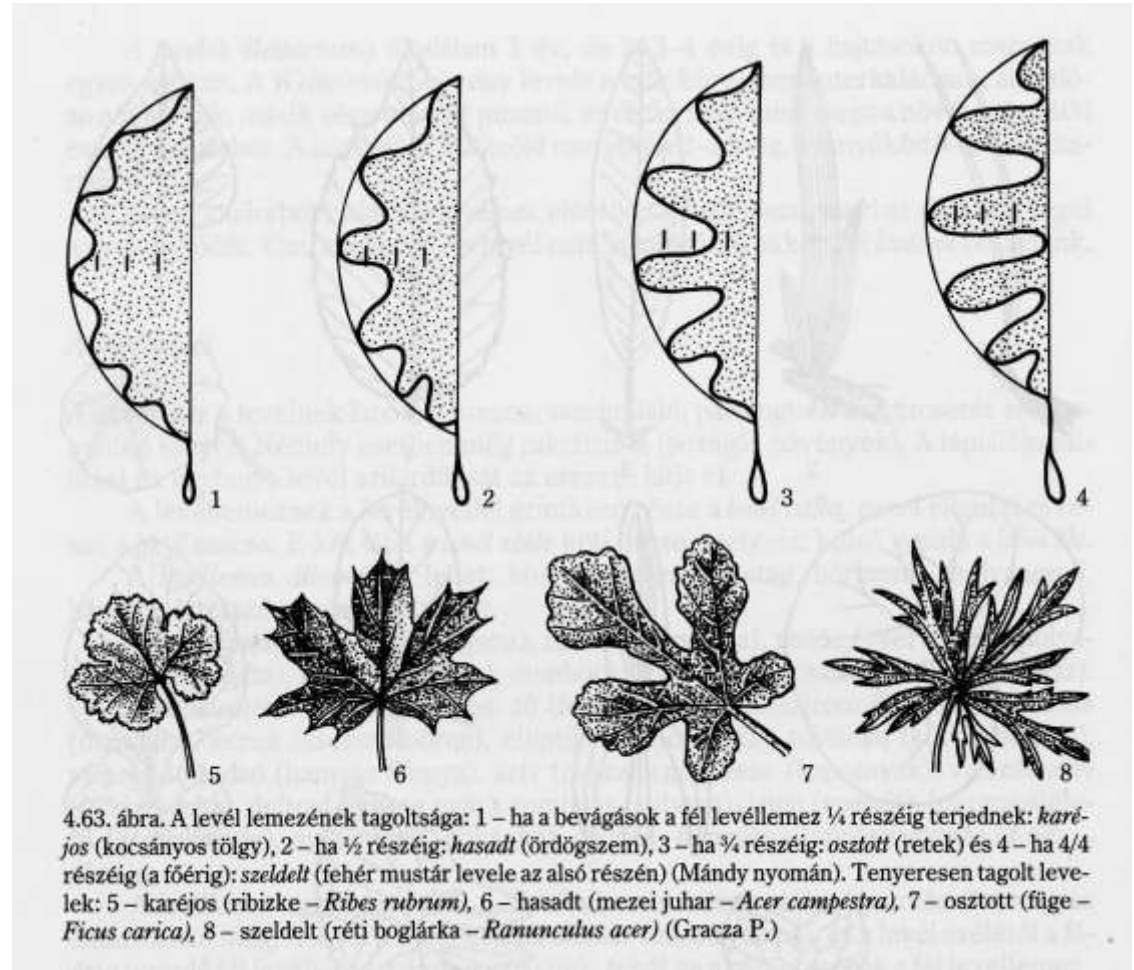
Alakja igen változatos

Megkülönböztetjük a lemez csúcsát és a lemez vállát

A levél tagoltsága

Tagolatlan – tagolt

Ha a bemetszések mélyebbek, mint a levélszéli mintázat → tagolt lemez



A levéllemez függelékei: a levélhüvellyel rendelkező növényeknél a lemez alján két, íves nyúlvány, a fülecske vagy auricula található.

A lemez módosulásai:

- Csőkevényes: szárazságtűrő levelekre jellemző, hogy a levél kis méretű, a szár veszi át a fotoszintézis szerepét (*Ephedra, Equisetum*)

- Gyakran ezek a levelek tövisekké módosulnak (kaktuszok, borbolya - *Berberis*)

Fotoszintetizáló levelek efemer életűek, tövisek állandóak

- Kaccsá alakulhat az egész levéllemez (*Lathyrus*)

- vagy csak egy része (*Gloriosa*)

- Felszívó, gyökérszerű képletté módosulhat (*Salvinia*)

Levélke is módosulhat kaccsá – összetett levélnél

- Epifiton páfrányok esetében szubsztrátum- és nedveségtartó levelekké

Ezek a levelek szinte cserépszerű képződményként veszik körül a növényt majd végül elpusztulva maguk is tápanyagforrássá válnak.

Gyakran ezekben a „cserepekben” hangyák élnek, ürülékük nitrogénforrásként szolgál (*Platyserium*).

Összetett levelek

Egyetlen primordiumból fejlődnek, éppúgy, mint az egyszerű levelek, de a levéllemez levélkékből áll.

Az oldalhajtástól úgy lehet megkülönböztetni, hogy a levél hónaljában mindig van egy rügy. Az összetett levél levélkéinek hónaljában nincsenek rügyek.

a.) Szárnyasan összetett levél: a levélkék a levélgerinc két oldalán sorban helyezkednek el – párosan, páratlanul szárnyas

Lehet többszörösen is összetett

b.) Tenyeresen összetett levél: a levélkék egy pontból sugárirányban erednek

Levélprimordiumok

A hajtáscsúcs periférián a prokambiális zóna magasságában jönnek létre Kialakulásukban a tunika és a korpusz külső rétegei vesznek részt → exogén módon jönnek létre.

Az első periklinális osztódások megjelenésének pontos helyét a fillotaxis szabja meg. Két egymást követő levélprimordium megjelenése között eltelt idő a plasztochron.

A hajtáscsúcs folyamatos növekedésével az idősebb levélkezdemények a száron egyre lejjebb kerülnek, méretük egyre nagyobb lesz és felettük újabbak jelennek meg.

A primordiumok fejlődése

Perifériális vagy szegélymerisztéma sejtek periklinális osztódásával indul, majd követi a szomszédos sejtek osztódása is; Később periklinális és antiklinális osztódások együtt → kissé kidudorodik: ez a levél vagy hajtáskezdemény



hajtáscsúcs alakja közben folyamatosan változik

A levél fejlődése

A levél egyes részeit különböző merisztémák alakítják ki.

A levélalap kialakulását periklinális osztódás vezeti be: dudor keletkezik → csúcsi sejtjei élénken osztódva kb. 1 mm hosszú kezdeményt hoznak létre.

Primordiumok még hengeres átmérőjűek.

A levélkezdemény ebben a stádiumban két részre osztható:

- az alsó zónából alakul ki a levélalap és a levélnyel

- a felső zónából a levéllemez fejlődik.

A felső zóna szegélyi részén a leendő levéllemez irányában osztódásnak indulnak a sejtek → kialakul a marginális és szubmarginális iniciális régió

Primordium kezd ellaposodni

A primordium apikális növekedése hamar leáll (→ korlátozott növekedésű szerv).

A páfrányoknál sokáig működik az egyetlen csúcsi merisztematikus sejt.

A páfránylevél pásztorbatszerű növekedése (összetett levélnél levélkéké is)

A fiatal kezdemény azért borul a csúcsra, mert az abaxiális oldalon intenzívebb az osztódás

- marginális merisztéma (felszínen) osztódásával jön létre a levél abaxiális és adaxiális epidermisze

Marginális merisztéma működése okozza a levélkezdemény ellaposodását és a levélszél mintázatát valamint tagoltságát

- szubmarginális merisztéma (felszín alatt) a levél alapszövetét hozza létre + prokambiumot (levél szállítószövetrendszerét)

Ezek a merisztémák az összetett levél esetén feldarabolódnak, és minden egyes levélkében külön működnek

A végleges levélméret elérése előtt a merisztémák befejezik működésüket (A levél alakját kialakítják, de a méretét nem)

Utódsejtjeik tovább osztódnak, tovább növelik a levél méretét, vastagságát.

A levélhüvellyel rendelkező egyszikűeknél (pl. pázsitfűvek) az osztódás laterálisan terjed szét a csúcson: egy félhold alakú primordium jön létre, mely körülnövi a csúcsot (nyitott típus)

Az egymás alatti primordiumok némileg átfedik egymást

A levéllemez növekedését interkaláris merisztéma biztosítja (fűnyírásakor látszik → elvágjuk a levél csúcsát, és továbbnő „alulról”).

Az általános típusoktól eltérések is vannak:

- Fenyők henger alakú vagy szögletes tűleveleinek kialakításánál a marginális merisztéma hiányzik vagy inaktív

Ezeknél a leveleknél egyfajta bazális merisztéma (nevezhetjük interkaláris merisztémának) és annak származékai hozzák létre a levél valamennyi szövetét.

Az általános típusoktól eltérések is vannak:

- Fenyők henger alakú vagy szögletes tűleveleinek kialakításánál a marginális merisztéma hiányzik vagy inaktív

Ezeknél a leveleknél egyfajta bazális merisztéma (nevezhetjük interkaláris merisztémának) és annak származékai hozzák létre a levél valamennyi szövetét.

A levél érhalózatának kialakulása

Először a levél főere alakul ki

- Kétszikűeknél: a primordiumban a sejtek akropetális irányban prokambiummá alakulnak (a)

A lemez kialakulásával párhuzamosan az alapszövetben (a szubmarginális iniciális által létrehozott sejtrétegben) szintén akropetális irányban jönnek létre az oldalerek (b)

A levél növekedésével újabb erek jelennek meg. Ezek kialakulása bazipetális, a levélcsúcshoz közelebbi részen kezdődik, és a levélalap felé folytatódik (c-d)

- Egyszikűeknél: párhuzamos az erezet, itt is van főér!

A főér kialakulása mind akropetálisan, mind bazipetálisan halad a primordium közepétől (e)

Az alapszövetben (a szubmarginális iniciális által létrehozott sejtrétegben) a főérrel párhuzamos mellékerek mind akro- mind bazipetális irányban differenciálódnak (f)

További erek a kétszikűekhez hasonlóan bazipetális kialakulásúak a levélcsúcshoz közelebbi részen kezdődik, és a levélalap felé folytatódik (g-h)

Levél és szár szállítószövetének csatlakozása

Mind a kétszikűek főere, mind az egyszikűek korán kialakuló mellékerei becsatlakoznak a szár szállítónyalábjaiba.

- A prokambium differenciálódásával először a proto-, majd a metaelemek alakulnak ki.
- A floem elemek mindig előbb jönnek létre, mint a xilem elemek.

A levelek a náduszokon erednek, itt lépnek a levél nyalábjai a szárba, de nem biztos, hogy ezen a szinten csatlakoznak a szár nyalábjaihoz → gyakran a nádusz alatt, akár több nádusszal lejjebb.

A kétszikűekben a levélnyomnyalábok viszonylag hamar csatlakoznak a szár nyalábjaihoz.

Ha a szállítórendszer összefüggő hengerfelületet alkot, egy kilépő levélnyomnyaláb következtében rés keletkezik a szár szállítószövetében.

A rést parenchimaszövet tölti ki. A kilépési pont fölött viszonylag rövid szakasz után a szállítószövet újra záródik. A levélrész több lakunából állhat, aszerint, hány nyalábra osztva lép ki a szár szállítószöve a levélbe (egy-, kettő- vagy több lakunás típus).

Fillotaxis

A levelek elrendeződésének törvényszerűségeit a fillotaxis vagy levélállás adja meg. A leggyakoribb és a legősibb a spirális vagy szórt levélállás.



A levelek a tengelyen egy csigavonal mentén helyezkednek el

Azok a levelek, amelyek a tengelyből egy irányba erednek, és így egymás fölé kerülnek, függetlenül attól, hogy hány nódusz távolságra vannak egymástól, ortostichont alkotnak .

Spirális levélállásra alkalmazható a Fibonacci számsor:

1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89 Stb

A számsorban a következő szám mindig az előző kettő összege

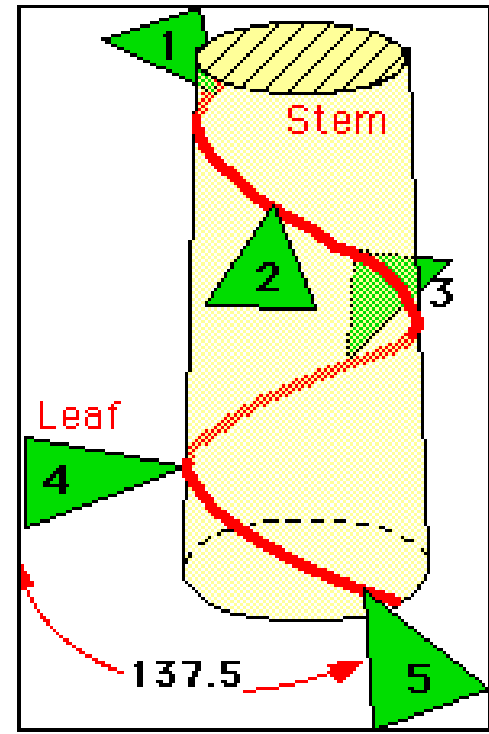
A virágszirmok száma gyakran Fibonacci-szám: például a [liliomnak](#), a [nőszirmnak](#) három; a [haranglábnak](#), a [boglárkának](#), a [vadrózsának](#) öt; a [szarkalábnak](#), a [vérpipacsnak](#) nyolc; a jakabnap [aggófűnek](#), a [hamvaskának](#) 13;

az [őszirózsának](#), a borzas [kúpvirágnak](#) és a [cikóriának](#) 21; a [fodroslevelű margitvirágnak](#), az [útilapunak](#) és egyes [szákszorszépeknek](#) 34; más szákszorszép-fajoknak pedig 55 vagy 89 nyelvű viráguk van.

Fibonacci-spirálba rendeződnek például a [fenyőtoboz](#) és az [ananász](#) pikkelyei, a [napraforgó](#) csöves virágai (termései), a [málna](#) termései, a [karfiol](#) rózsái és egyes [kaktuszok](#) tövisei.

Levélállás kiszámítása

A szögérték, melyet az egymásra következő levél primordiumok bezárnak, a divergencia szög. A levélállást jelző tört kifejezést úgy számítjuk át szögértékbe, hogy megszorozzuk 360-nal (pl $1/2 \times 360 = 180^\circ$)



Levélállás típusok:

Szórt (spirális)

Fibonacci-féle számsorban a leggyakoribb spirális levélállások:

$1/2$, $1/3$, $2/5$, $3/8$, $5/13$, $8/21$

Egyszikűeknél: gyakran $1/3$

Kétszikűeknél: $1/2$, $2/5$

(lucfenyő toboza: $8/21$)

HETERFILLIA ÉS ANIZOFILLIA

Def.: Ugyanazon a növényen eltérő alakú levelek vannak (Hormonhatások!)

Életkor a vegetatív növényen a levelek egyformák: általában tagoltak (ált. osztottak), a virágot tartó száron tagolatlanok: Borostyán (*Hedera helix*)

Rozettás növények: a rozetta és a virágkocsán levelei eltérőek:
Pástortáska (*Capsella Bursa-pastoris*)

Életmód: Vizinövényeknél az alámerült és felszíni levelek eltérőek:
Sagittaria sagittifolia, *Ranunculus aquatilis*

Kimérák: olyan szövetek, amelyek legalább két, genetikailag különböző sejtől származnak

Periklinális kiméra: egyetlen sejtréteget érint a mutáció a merisztémazónában (örökíthető vegetatív szaporítással)

Szektoriális kiméra: a hajtáscsúcs szektorokra tagolt → jól követhető a levélen, hogy a csúcs mely részéről, hány iniciálisból származnak (nem biztosan örökíthető)

PI 50-50%-os kiméra 2 iniciálisra vezethető vissza 25-25-25-25% esetén 4 iniciális eredetű a levél