

Tartu Riiklik Ülikool



A.Kalda

Leht

Tartu 1964

Tartu Riiklik Ülikool
Taimesüsteematika ja
geobotanika kateeder

A. Kaldla

Leht

(morfoloogia ja
anatomia)

Tartu 1964

Leht (folium) on taime peamiseks fotosünteesi ja transpiratsiooni organiks. Nii lehe välis- kui ka siseehitus on kohastunud nende funktsioonide täitmiseks. Kujult on leht erakordselt varieeruv taimeelund. Sageli on tugevalt muundunud (metamorfoseerunud) lehtedel hoopis erinevad ülesanded. Nad võivad olla taimele säilituselundiks, kaitsevahendiks, putukate püüdmise organiks (putuktoidulistel taimedel), toeks (ronitaimedel) jm.

Lehte võib morfoloogiliselt iseloomustada kui taime vegetatiivset organit, mis on piiratud kasvuga (s.t. meristeem talitleb ainult teatud aja vältel) ning harilikult ei kannal endal teisi taimeorganeid.

LEHE ARENEMINE JA VÄLISEHITUS.

Lehe arenemine.

Fülogeneesis on leht kujunenud kahel viisil. Osal taimerühmadest, nagu sammaltaimedel ja pärisraigastel tekkisid lehed varre väljakasvudena - enatsioonidena. Teistel sõnajalgtaimedel ja seemmetaimedel aga on lehed tekkinud varteteloomide liitumisel ning lamendumisel (kladotifitseerumisel).

Ontogeneesis arenevad lehed varre tipmisest meristeemist külgmiste eksogeensete väljakasvudena. Esmalt hakkavad periklinaalselt jagunema kasvukuhikus väliskihi all asetsevad tuunika rakud või ka sügavamate kihtide (korpuse) rakud

ning selle tagajärjel ilmuvad kasvukuhiku külgedele kühmukestena lehealgmed.

Lehealgmed tekivad vastavalt lehtede asetusele kas üksteise järele vahelduvalt või korraga (vastakate ja mändnasjate lehtede puhul). Sel ajal, kui toimub lehealgme kujunemine, kasvukuhik pikeneb üsna vähe. Vahepeal, enne järgmise lehealgme moodustumist, toimub aga kasvukuhiku initsiaalrakkude intensiivne jagunemine ning kasvukuhiku suurenemine. Ajavahemikku ühe lehealgme maksimaalsest arengust kuni järgmise lehealgme maksimaalse arenguni, nimetatakse plastokroniks.

Edaspidi toimub lehealgmete pikenedamine ning prokambiumi eristumine nendes. Esiialgu jagunevad lehealgme tipmised rakud, nn. subepidermaalsed initsiaalid ning arenev leht kasvab tipust. Peale selle moodustub veel nn. adaksiaalne meristeem, mis asetseb piki areneva lehe ülemist pinda ning mille tulemusena tekib lehe pearood. Servmiste (marginaalsete) algkoe rakkude jagunemisel areneb lehelaba. Hiljem tipu kasv lakkab ning ainult lehealusel säilivad algkoerakud, mille abil toimub lehe edasine kasv (basaalkasv).

Lehe areng, tema kuju sõltub peamiselt algkoe rakkude aktiivsusest lehe eri osades ning juba diferentseerunud rakkude kasvu intensiivsusest. Okaspuudel näiteks katkeb üsna varakult ka marginaalse meristeemi tegevus, mistõttu arenevad kitsad nõeljad lehed. Kõrreliste ja paljude teiste üheiduleheliste taimede lehtedel säilib pikemat aega lehe alumises osas algkoe rakke, mistõttu nad saavad pikeneda interkalaarkasvu abil. Kui lehte ülemisest osast kärbitakse või vigastatakse, näiteks niitmisel, siis kasvavad lehed aluselt edasi ning taastuvad osaliselt. Seepärast on võimalik ka ädalat niita ning karjamaad mitmel korral üle karjatada.

Sõnajalgtaimedel aga kasvab leht ainult tipust. Selliste lehtede vigastamisel katkeb lehe kasv ning taim pole võimeline oma assimileerivat pinda enam taastama. Siit võime järeldada, et lehtede basaalkasv on aegade jooksul tekkinud kohastumisena kaitseks rohusööjate loomade vastu.

Enamikul taimedest on juba pungades lehe kasvupiirkonnad välja kujunenud ning pungads puhkemise järel kasvab leht kiiresti kogu lehelaba ulatuses.

Lehe kudedest diferentseerub kõigepealt juhtkude, kusjuures suuremates juhtkimpudes toimub see harilikult akropeetaalses suunas, väiksemates aga vastupidi - basipetaalselt. Sel ajal, kui leht pikeneb, eristuvad protoksüleem ja protofloem. Pikenemise lõppedes hakkavad kujunema metaksüleem ja metafloem. Mesofüll diferentseerub alles peale pearoo väljakujunemist. Samaaegselt raku-vaheruumidega moodustuvad ka õhulõhed.

Liitlehe arenemine kulgeb alguses samuti nagu lihtlehelgi, kuid hiljem lehealgme pikenedes ilmuvad selle küljele uued külmakesed - lehekeste algmed, millest arenevad liitlehe osad - lehekesed.

Lehealgmete korrapärase tekkimise põhjust pole senini lõplikult selgitatud. Arvatakse, et see on tingitud kasvuainetest - auksiinide ja teiste ainete kuhjumisest kasvukuhiku teatud piirkondadesse, kus need kuteuvad esile rakkude intensiivse jagunemise. Juba tekkinud lehealgmed avaldavad mõju järgmiste tekkele. Kui esimeste lehealgmete tekkimist takistada, siis mõjutab see järgmiste korrapärasest ilmnemist ning rikub lehtede normaalset järjekorda.

Lehe osad ja suurus.

Kõige suurem ja peamine lehe osa on dorsiventraalse ehitusega lehelaba. Laba kinnitub taimevarrele leherootsu abil. (Leherootsu nimetatakse vahel ka lehevarreks, kuid see pole soovitatav, sest tegemist pole varrelise moodustisega). Leherootsu alusel asetsevad sageli paarilised väljakasvud - abilehed, mille suurus ja kuju on mitmesugune (vt. lk. 20). Nii abilehed kui ka leheroots võivad puududa. Rootsutu leht kinnitub taimevarrele laba alumise osaga. Kui viimane ümbritseb taime vart, nimetatakse lehte varreümbriks. Leheroots võib alumises osas laieneda ning ümbritseda

vart moodustades lehetupe, mis on tugevasti välja arenenud sarikalistel ja kõrrelistel. Viimastel on lehelaba ja tupe piiril veel kilejas lisa - keeleke või karvakeste ring (vt. lk. 20).

Lehelabal eristatakse tipmist (apikaalset) osa - lehetippu ja alumist (basaalset) osa - lehelaba alust.

Liigestamata labaga lehed on lihtlehed. Selliseid lehti, kus ühisele rootsule kinnitub iseseisvate rootsukeste abil kaks või enam lehelaba, nimetatakse lihtlehtedeks.

Lehtede suurusvarieerub mõnest millimeetrist (sammaldel, selaginellidel) kuni mitme meetrini. Enamikul taimedest kõigub lehtede suurus 3-5 ja 10 cm piires. Eriti suurte mõõtmetega lehti leiame troopilistel taimedel. Tseillonil kasvava varjupalmi (Corypha umbraculifera) lehtede pikkus on kuni 8 m, laius 6 m. Mitme meetri pikkused lehed on ka datlipalmil (Phoenix) ja banaanil (Musa). Suurimate lehtedega on Brasiilias kasvav raafia palm (Raphia taedigera). Ta leherootsu pikkus on juba 4-5 meetrit, laba ulatub 20 meetrini ning laius on kuni 12 meetrit.

Veeainetest on suurimate lehtedega Amaseonase jõgikonnas kasvav Victoria amazonica. Täiskasvanud taim lehtede läbimõõt on kuni 2 m. Iga leht võib oma pinnal kanda 35-40 kg raskust.

Mida suurem on lehtede kogupind, seda suurem on ka taim fotosünteesi seisukohalt vajalik assimileeriv pind. Assimileeriva pinna suurenemine on saavutatud kas üksiku lehe mõõtmete või lehtede arvu suurenemisel. Evolutsiooni vältel on nii üks kui teine moodus korduvalt välja kujunenud. Nii on suurlehisus (makrofüllia) omane palmilehikutele, sõnajalgadele, palmidele jt. Suure arvu väikeste lehtede ommine (mikrofüllia) on siiski osutunud otstarbekamaks ja esineb enamikul kõrgemate taimede rühmadest (samblad, kellad, okaspuud, enamik katteseemnetaimi). Suurte lehtedega taimedel on lehtede arv enamasti väike (palmidel näiteks kuni 10 lehte). Väiksemate lehtedega taimedel, nagu näiteks meie lehtpudel, on lehtede arv tohutult suur. Nii ulatub täiskasvanud pärnal lehtede pindala 30 000 m²-ni.

Lehtede paksus kõigub enamasti 100 - 300 mikroni piires, ulatudes mõnel juhul kuni 3000 μ .

Lehelaba paksus on suurel määral sõltuv kasvukoha tingimustest, eeskätt valguse intensiivsusest. Mõukogude Liidu territooriumil teostatud vaatlused on näidanud, et põhjapoolsetel aladel on lehed õhemad (90 - 150 μ) kui keskrajoonides (140 - 220 μ). Lõunas, eriti kuivades piirkondades kasvavate taimede lehtede paksus ulatub harilikult 200 - 400 μ .

Lehelaba. Kõrgematel taimedel, eriti katteseemnetaimedel on lehelaba (lamina) kuju väga varieeruv. Esialgseks orienteerumiseks selles mitmekesisuses on võimalik eristada kolmnurksete, nelinurksete ja ümardunud lehtede põhirühmad. Arvestades igas rühmas laba laiuse ja pikkuse omavahelist suhet ning kõige laiemat osa asukohta lehelabal, saame järgmisel joonisel esitatud lehelaba põhitüübid (joon. 1).

Peale nende labakujude on olemas veel mõned traditsioonilised erijuhud, kus on arvestatud eeskätt kas lehetipu või lehealuse kuju ja rootsu kinnitusviisi. Sellised on süstjas, elliptiline, mõlajas, südajas, neerjas ja kilpjas leht (joon. 2).

Esitatud lehekujud on sümmeetrilise lehelabaga, s.t. laba mõlemad pooled on kujult ja suuruselt ühesugused. Asümmeetrilise lehelaba puhul on laba pooled erinevad, näiteks mooruspuul (Morus) ja künnapuul (Ulmus laevis).


















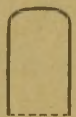
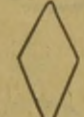
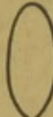
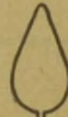
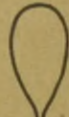


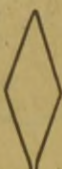
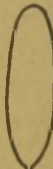
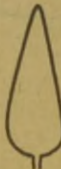
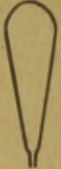
Lehetipu kuju varieerub ogateravast kuni tõmbini. Mõnikord võib olla tipus ka sisselõige (pügaldunud tipp) või mitmesuguse pikkusega oga (ogatipp) (joon. 3).

Lehelaba alus võib olla ümardunud, enamvähem sirge, alt kitsenev - kiiljas või piki rootsu allapoole ulatuv - laskuv. Väga sageli esinevad lehe alusel mitmesuguse sügavuse ja kujuga sisselõiked (joon. 3).

Leheserv on terve või nagu lehealuski mitmesuguste sisselõigetega. Sisselõiked võivad olla erineva kuju, suuruse ning sagedusega. Üldjoontes võib rühmitada leheserva tüüpe järgmiselt: üksikud leheserva sisselõiked (sälgid) on ümarad

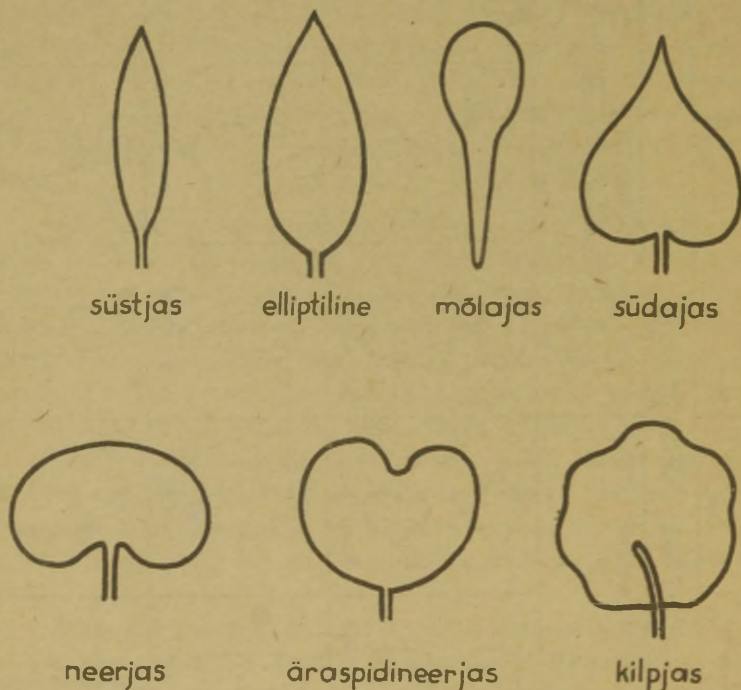
LEHELABA ÜLDKUJU

8

lähete- kujundid						
LEHTEDE PÕHIRÜHMAD						
laiuse pikkuse suhe	kolmnurksed	nelinurksed		ümardunud		
				keskel	lehelaba laiem koht allpool keskkohta	üalpool
laius > pikkus või laius = pikkusega	  laikolmnurkne	  lainelinurkne	  lairombjas	 laiovaalne  ümmargune	  laimunajas	  lailabjas
pikkus on 2-2,5 laiust	 piklikolmnurkne	 keeljas	 rombjas	 ovaalne	 munajas	 äraspidimunajas
pikkus on 3 ja >3 laiust	 nõeljas	 lineaalne	 piklikrombjas	 piklikovaalne	 piklikmunajas	 talbjas

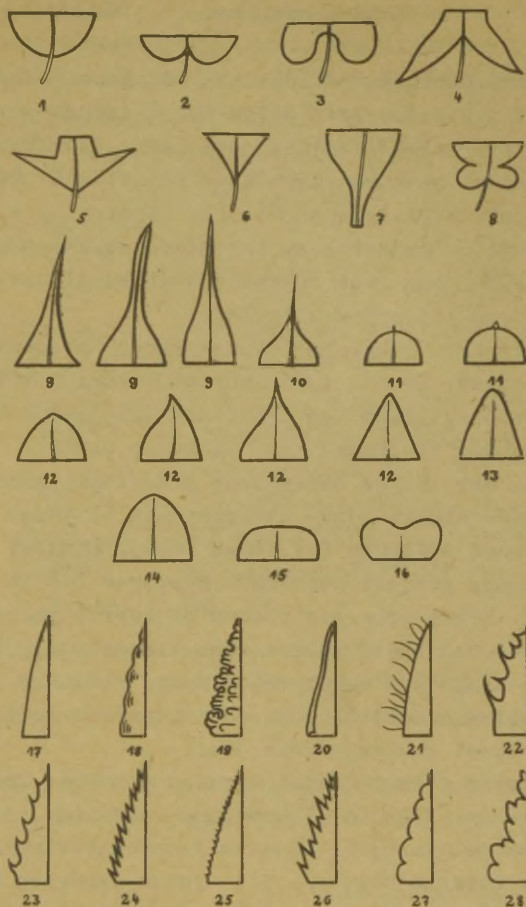
Joon. 1. Lehelaba üldkuju.

või teravad, väljaulatuvad osad (hambad) võivad olla samuti terava- või tõmbitipulised, kusjuures hammaste peatelg on



Joon. 2. Traditsioonilised lehelaba kujud.

kas risti pearooga (sirged hambad) või kaldu pearoo suhtes. Sälkude sügavus ja hammaste pikkus on lehtedel väga erinevad, kusjuures mõnikord need võivad varieeruda isegi ühe lehe piires. Peale selle on mõnedel taimedel leheserv varustatud ripsmetega või ogadega. Mõnikord moodustab leheserv lehelaba tasapinnast väljaulatuvaid kurde (kurruline leheserv). Väga sageli esineb tüüpidevahelisi üleminekuid, näiteks täkilis-saagjad, ogasaagjad jne. leheservad (joon. 3).



Joon. 3. Lehealus (1-8), lehetipp (9-16), leheserv (17-28);
 1 - ümardunud, 2 - eüdaajas, 3 - neerjas, 4 - nool-
 jas, 5 - odajas, 6 - kiiljas, 7 - laskuv, 8 - kõr-
 vakessed; 9 - pikalt teritunud, 10 - nõeljas, 11 -
 ogatipp, 12 - teritunud, 13 - tõmp, 14 - ümardu-
 nud, 15 - lame, 16 - pügaldunud; 17 - terve, 18 -
 lainjas, 19 - kurruline, 20 - käärdunud, 21 -
 ripsmeline, 22 - ogahambulne, 23 - hambuline, 24 -
 saagjas, 25 - peensaagjas, 26 - kahelisaagjas,
 27 - täkiline, 28 - kahelitäkiline.

Lehe roodumine.

Leherood moodustuvad lehelaba põhikoes (mesofüllis) kulgevatest juhtkimpudest, mille kaudu toimub vee ja mineraalainete ning assimilaatide vool lehes. Tavaliselt on rood tugevamini nähtavad lehe alumisel pinnal. Mõnel liigil (näit. troopilistel vesiroosilistel (Victoria) on rood väga tugevad ja mitu korda lehest paksemad, seevastu sukulentidel (vt. lk. 42) on rood vaevalt märgatavad, sest need on ümbritsetud paksenenud mesofüllist.

Roodude arvu järgi jaotatakse lehed üheroolisteks ja mitmeroolisteks. Enamus taimelehtedest kuulub viimasesse rühma. Üheroolisi lehti esineb üksikutel juhtudel (näit. sammalde lehed, vesikatku leht ja kuuse okkad).

Roodu, mis kulgeb otsesuunas piki lehte ning on rootsu jätkuks, nimetatakse kesk- ehk pearooks (I järgu rood). Pearoost väljuvad külgrood (II järgu rood); nendest omakorda võivad väljuda järjest peenemaks muutuvad III ja kõrgema järgu rood. Hästi arenenud roodumise korral peened rood anastomoseeruvad omavahel, moodustades tiheda roodude võrgu. Lehe osalise vigastuse puhul võimaldavad sellised anastomoosid veel ja toitesooladel liikuda mööda terveid roodusid vigastusest ülalpool asuvasse lehe ossa.

Roodumine toimub teatud korrapärasusega. Primitiivsemaks roodumisviisiks on dihhotoomne roodumine, mida leiame mõnedel sõnajalgtaimedel ning paljasseemnetaimedel (näit. hõlmikpuul Glinkgo biloba). Sel juhul leherood harunevad korduvalt kaheks, kusjuures rood omavahel uuesti ei ühine.

Harilikult väljuvad külgrood pearoost teatud nurga all. Eristatakse sulgroodseid lehti, millel on üks pearood ning sellest teatava vahekauguse järel väljuvad külgrood, ja sõrmroodseid lehti - ühe pearoo ning mitme aluselt kiirjalt lähtuva külgrooga. Kui enam-vähem ühesugused rood suunduvad lehelaba alusest tipuni kas rõõpselt või kaarjalt, siis selliseid lehti nimetatakse vastavalt rõõp- ja kaar-roodseiks. Viimased roodumisviisid on iseloomulikud üheidu-

lehelistele taimedele, kuna kaheidulehelistel esinevad enamasti sulg- ja sõrmroodsed lehed. Sageli moodustavad peenemad rood korrapärase roodude võrgustiku. Selliseid lehti nimetatakse võrkroodseiks (joon. 4).

maasikaroots
Lehelaba lõhestumine.

Lihtlehe labal leiame sageli mitmesuguse suurusega väljalõikeid. Vastavalt sellele jaotatakse lehed järgmiselt:

- 1) terved lehed - väljalõiked piirduvad ainult leheservaga (vt. leheserva tüübid);
- 2) lõhestunud lehed - laba sügavamate väljalõigetega,
 - a) *maasikaroots* hõlmised - väljalõiked ulatuvad kuni kolmandikuni poole lehelaba laiuselt; *1/3*
 - b) *rohkem* lõhised - väljalõiked ulatuvad kuni kahe kolmandikuni poole lehelaba laiuselt; *2/3*
 - c) *hõlmised* jagused - väljalõiked ulatuvad kuni aluseni või keskrooni (joon. 5). *2/3*

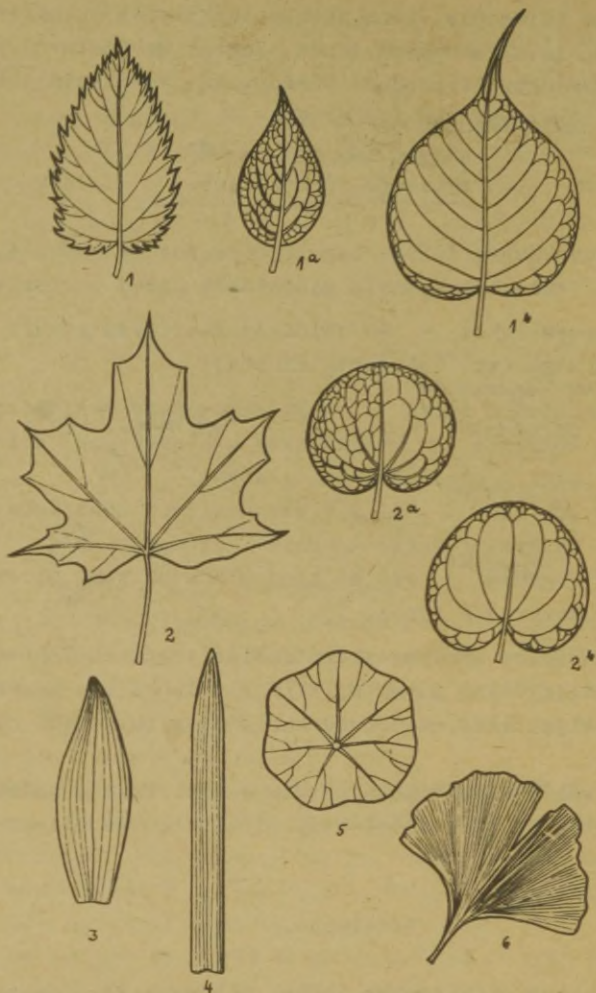
Väljalõigete asetuse ja roodumise järgi on lõhestumine sõrmjas (väljalõiked suunatud kiirjalt lehealuse suunas) või sulgjas (väljalõiked suunduvad horisontaalselt lehe keskroo suunas).

Vastavalt väljalõigete arvule esineb kahe-, kolme-, nelja-, viie- ja rohkema hõlmiseid, -lõhiseid või -jaguseid lihtlehti.

Liitlehed.

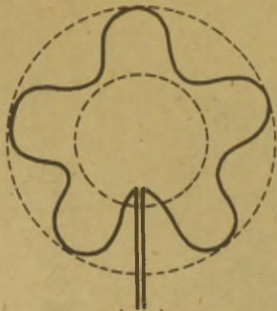
Liitleheks nimetatakse lehte, mille ühisele rootsule on kinnitatud kaks või rohkem üksikut lehelaba, - lehekest.

Liitlehed jaotatakse roodumise järgi 1) sulgjateks ja 2) sõrmjateks. Sulgjad liitlehed jaotatakse omakorda lihtsulgjateks ja liitsulgjateks (kaheli-, kolmelisulgjad) ja katkestunult sulgjateks lehtedeks (joon. 6). Kui paarood lõpeb lehekesega, on leht paaritusulgjas. Paarissulgja lehe ti-

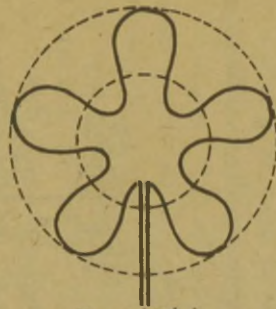


Joon. 4. Lehe roodumine. 1 - sulgrootne, 1a - võrkrootne, 1b - silmussulgrootne, 2 - sõrmrootne, 2a - võrkrootne, 2b - silmussõrmrootne, 3 - kaarrootne, 4-rööpootne; vähemlevinud tüübid: 5 - kiirrootne ja 6 - lehvikrootne.

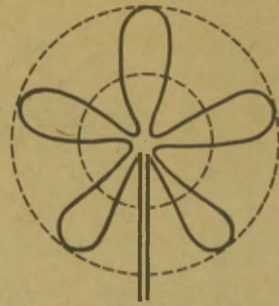
Sõrmjad lihtlehed



sõrmhõlm

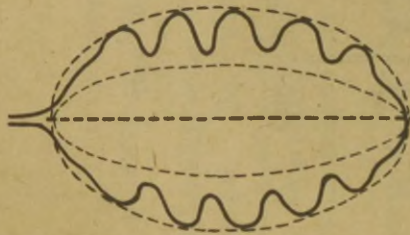


sõrmlõhe

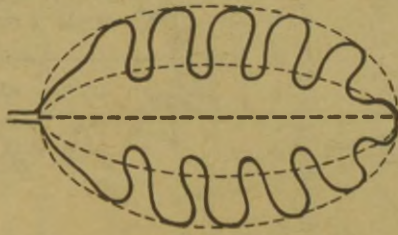


sõrmjagu

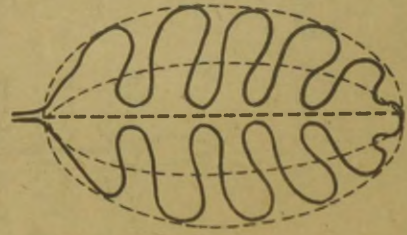
Sulgjad lihtlehed



sulghõlm



sulglõhe



sulgjagu

Sulgjad liitlehed
lihtsulgjad



paaritusulgjas



paarissulgjas



katkestunult sulgjas

lihtsulgjad



kahelisulgjas



kolmelisulgjas

Joon. 6. Sulgjad liitlehed.

pus puudub leheke, enamasti on ka lehekeste arv vaetavalt paaritu ja paaris. Katkestunult sulgjalatel liitlehtedel on järjestikku asetsevad lehekeste paarid ebavõrdse suuruse ja kujuga (suuremad lehekeste paarid vahelduvad väiksematega). Sõrmjad lehed jaotatakse tavaliselt lehekeste arvu järgi kolmetisteks, viietisteks jne. (joon. 7).

Leheroots, lehetupp, abilehed.

Leherootsu (petiolus) leiame enamikul õis- ja kõrgemate eostaimede lehtedel. Selle pikkus, kuju (läbilõike pinna järgi) ja kasvusuund võivad olla väga mitmesugused.

Pikkadeks leherootsudeks loetakse selliseid, mille pikkus ületab 2 - 3 korda lehelaba pikkuse; lühikeste leherootsude pikkus ei ulatu aga üle 2/3 lehelaba pikkuse. Ka leherootsu läbimõõt on väga erinev. Kui rootsu pikkus ületab läbimõõdu kümme ja enam korda, siis peetakse sellist rootsu peenikeseks; kui aga läbimõõt ulatub kuni 1/10 pikkusest, siis nimetatakse sellist rootsu juba jämedaks.

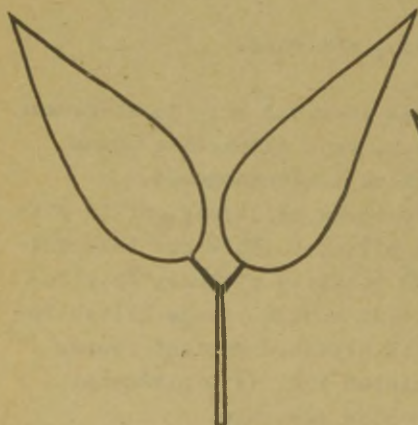
Rootsu kuju on kõige parem jälgida läbilõike pinna järgi. Põhilised rühmad on järgmised: ruljad (läbilõike pind on ring), lapikud (läbilõike pind ovaalne), roidelised, renjad ja tiivulised rootsud. Kasvusuuna järgi eristatakse sirgeid, kõverdunud ja spiraalseid leherootsusid (joon. 8).

Nagu lehelabagi, nii võivad ka rootsud olla paksud ja lihaka konsistentsiga, pinnalt siledad ja läikivad, mitmesuguste väljakasvudega - karvade, näsade ja soomustega kaetud.

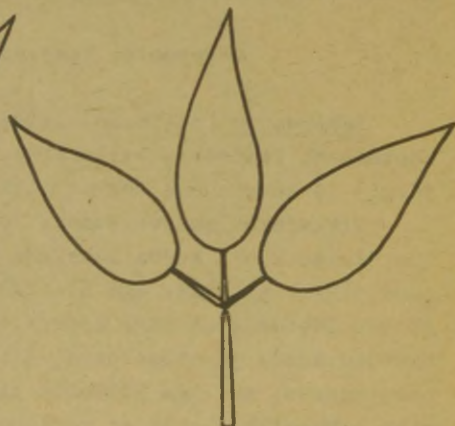
Leherootsu asetuse järgi taime varre suhtes eristatakse püstised lehed (kui leheroots on varrele ligistunud, nende vaheline nurk on väiksem kui 45°), püstiselt eemaldunud (kui rootsu ja varre vaheline nurk on vähemalt 45°) rõhtsalt eemaldunud (kui vastav nurk on 90°) ja tagasikäändunud lehed (kui leheroots suundub allapoole) (joon. 8).

Lehetupp (vagina) on eriti iseloomulik kõrrelistele, lõikheinalistele, sarikalistele ja käpalistele. Selle suurus

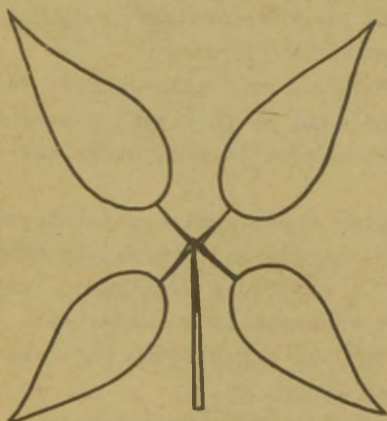
Sõrmjad liitlehed



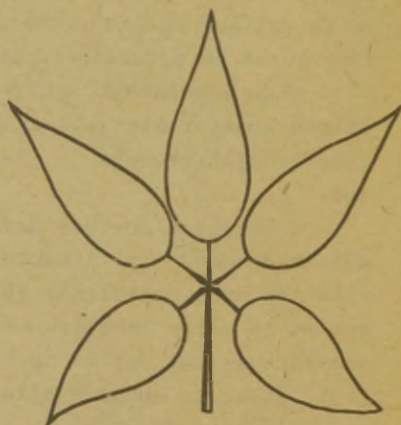
kahetine



kolmetine

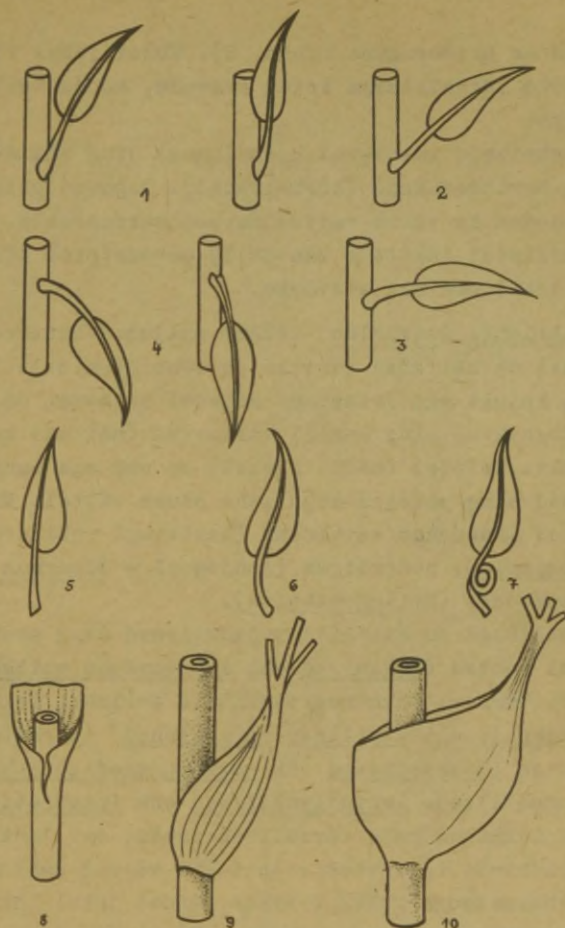


neljatine



viietine

Joon. 7. Sõrmjad liitlehed.



Joon. 8. Leherootsu asetus, kasvusuund ja lehetupe kuju.
 1 - püstine, 2 - püstiselt eemaldunud, 3 - rõhtsalt eemaldunud, 4 - tagasi käändunud; 5 - sirge leheroots, 6 - kõverdunud ja 7 - spiraalne leheroots; 8 - suletud lehetupp (*Hierochloë odorata*), 9 - puhetunud lehetupp (*Archangelica officinalis*), 10 - kausjas lehetupp (*Ferula oopoda*).

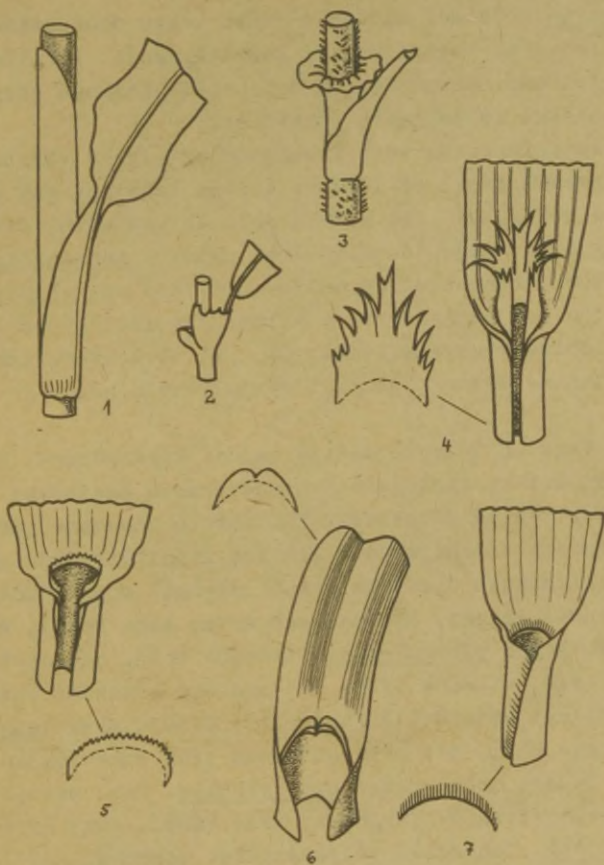
ja kuju on mitmesugune (joon. 8). Mõnel juhul võivad lehetupe servad teineteisega kokku kasvada, moodustades nn. suletud lehetupe.

Lehetuped kaitsevad kaenalpungi ning sõlmevahede alusel olevat meristeemkude (kõrrelistel). Tugevad pikad lehetuped suurendavad ka varre vastupidavust murdumisele. Paljudel üheidulehelistel (näiteks banaanil) moodustavad üksteist ümbritsevad lehetuped nn. ebavarre.

Abilehti (stipulae) leiame paljudel katteseemmetaimedel. Enamasti on abilehed värvilt ja konsistentsilt lehelaba sarnased, kujult aga erinevad. Mõnedel taimedel on nad väikesed, vähemärgatavad ning sageli varisevad (näiteks kasel, tammel) varakult. Teistel (näit. hernel) on nad aga suured, lehelaba-taolised ning püsivad kogu lehe eluea vältel. Mõnel juhul on abilehed muundunud asteldeks (harilikul robiinial - Robinia pseudoacacia), näärmeteks (lodjapuul - Viburnum opulus) või kõitraagudeks (Smilax excoelea).

Abilehed on harilikult paarilised ning asetsevad kummalgi pool rootsu (külgmised ehk lateraalsed abilehed). Kahe abilehe liitumisel tekkinud paarituid abilehti leiame lehe kaenlas (kaenal- ehk aksillaarsed abilehed) ja rootsu kinnituskoha vastas (lehevastased ehk antidroomsed abilehed). Vastakute ja männaslehtede lehtedevahelised ehk interpetiolaarsed abilehed on tekkinud kahe kõrvuti asetseva, eri lehtedele kuuluva te abilehtede liitumisel. Abilehed võivad omavahel varrega või leherootsuga kokku kasvada. Mõnel juhul (näiteks tatra-liste sugukonnas) moodustavad kokkukasvanud abilehed tupe-taolise tõrve (ochrea).

Abilehtede hulka loetakse ka keeleke (ligula), mis on eriti iseloomulik kõrrelistele ning asetseb lehe sisemisel küljel tupe ja laba piiril. Keeleke on kilejas, kujult väga mitmesugune, terveservaline, mitmeti lõhestunud või ripsmeli-se servaga (joon. 9).



Joon. 9. Keeleke ja tōri. 1-3 tōri (*Polygonum bistorta*, *P. aviculare*, *P. orientale*); 4-7 keeleke (4 - *Poa palustris*, 5 - *Agropyron repens*, 6 - *Carex riparia*, 7 - *Setaria viridis*).

LEHESTIK.

Leheseis.

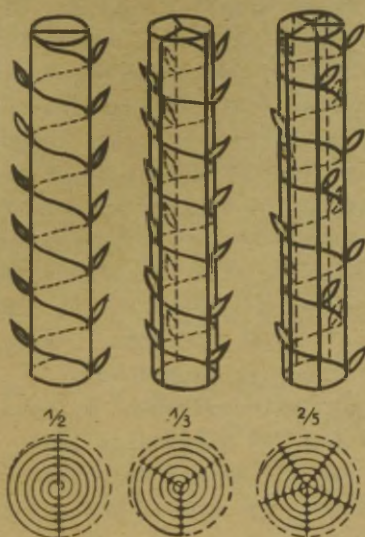
Leheseis. Taimel esinevad lehed kokku moodustavad lehestiku. Lehed asetsevad varrel korrapäraselt. Liigile iseloomulik lehtede asetus varrel - leheseis kujuneb välja juba kasvukuhikus lehealgmete tekkimisel.

Igasse sõlmekohta võib kinnitada üks, kaks või rohkem lehte. Esimesel juhul on lehtede asetus vahelduv ehk spiraalne, teisel juhul, kui sõlmes asetseb vastamisi kaks lehte, vastak ning kolme ja enama lehe puhul - männaseline.

Tõelise lehemännase kõrval esineb veel nn. ebamännas. Sel juhul on osa männaslehti tekkinud kas abilehtede liitumisel (4-lehine männas värvmadaral) või abilehtede lõhestumisel (6-lehine männas lõhnaval varjulillel, hobu- ja pehmel madaral).

Piki vart on lehtede asetus samuti korrapärane. Nii üksikud lehed kui ka vastakute lehtede paarid asetsevad üksteise suhtes teatud nurga all. Kui mõttes ühendame joone abil varrel järjestikku asetsevate lehtede kinnituskohad, saame spiraali. Alustades ühe lehe kinnituskohast ning jõudes ülespoole liikudes leheni, mis paikneb selle lehe kohal, millest alustasime, saame põhispiraali. Lehtede kogu, mis asub sellel spiraalil (v.a. viimane leht, mis asetseb kohakuti esimese lehega, millest alustati loendamist), nimetatakse lehetsükliks. Lehtede rida, mille moodustavad piki vart kohakuti asetsevad lehed, nimetatakse ortostihhiks. Kahe mediaanselt asetseva (teineteisele järgneva) lehe vahele jääb nurk - nn. divergentsnurk. Leheseisü väljendatakse murruna, kusjuures murru lugeja näitab põhispiraali täisringide arvu varrel, nimetaja aga lehtede arvu ühes lehetsükli (joon. 10). Näit. murd $\frac{1}{2}$ näitab, et lehetsükkel, mis koosneb kahest lehest, teeb ühe täisringi, s.t. lehed asetsevad varrel kahes reas, kusjuures kolmas leht on kohakuti esimesega, neljas teisega jne. Selline leheseis on näiteks pöögil, võhumõõgal, gasteerial jt. Kahel viimasel kinnitub igasse sõlmekohta laia alusega rootsutu leht. Kuna lehtede selline asetus meenutab

pendli võnkumist, siis nimetatakse sellist sümmeetriat pendelsümmeetriaks.



Joon. 10. Leheseis.

Vastakud lehepaarid asetsevad varrel tavaliselt ristamisi nn. ristvastakud lehed (näiteks sirelil, saarel, huulõielistel). Sel juhul on lehed varrel neljas ortostihhis.

Tavaliselt ei asetse lehed üksteise suhtes kohakuti, vaid selliselt, et nad üksteist võimalikult vähem varjaksid. Sagedasemad leheseisud on järgmised: $\frac{1}{2}$ (divergentsnurk 180°) - näit. kõrrelistel; $\frac{1}{3}$ (120°) näit. lõikheinelistel; $\frac{2}{5}$ (144°) näit. kibuvitsal, kasel, sarapuul, $\frac{3}{8}$ (135°) - näit. teelehel, kapsal, astril, $\frac{5}{13}$ ($138^\circ 27'$) - näit. mägisibulal, kuusekabil jne. Murrud $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$ jne. moodustavad

matemaatilise rea (nn. Fibonacci rea). Lõpuks läheneb nurga suurus nn. liimituddivergentsnurgale - $137^{\circ}30'28''$ (lehesis 34/89). Selline lehtede asetus on näiteks mõnede korvöieliste õisiku üldkatise lehtedel.

Leheseis võib taime arenedes muutuda. Oluliseks faktorigi on seejuures valgustingimused. Sageli taime kasvades varre sõlmvahed keerduvad; muutub leherootsude pikkus ja lehekuju, et kindlustada lehtedele maksimaalne valguse juurdepääs. Kui vaadata sellistele võsudele valguse langemise suunas, siis meenutab lehtede asetus mosaiiki. Sellest tuleb ka nimetus lehe-mosaiik, mis on iseloomulik paljudele varjuskasvatavatele okstetele. Divergentsnurga suurus võib olla ka võsu kasvusuunast. Näiteks paljude puude ortotroopsetel (püstistel) okstel on lehesis $2/5$, plagiotroopsetel (enamvähem rõhtsatel) - $1/2$. Mõnikord on taimedel alumised lehed vastakud, ülemised aga vahelduvad.

Niihästi ühe- kui mitmeaastastel taimedel areneb eluea jooksul mitmesuguse kuju ja ülesandega lehti. Sageli need erikujulised lehed püsivad taimel kogu vegetatsiooniperioodi vältel, kuid enamasti nad siiski varisevad enne teisi.

Idulehed, esilehed, järglehed.

Kõige esmalt arenevad seemest kasvanud taimel idulehed. Iduleht (cotyledon) tekib diferentseerumata idukoest, mitte kasvukuhikust, nagu kõik teised lehed. Idulehti areneb kas kaks (kaheidulehelistel taimedel) või üks (üheidulehelistel taimedel). Kujult on idulehed järgnevate lehtedega võrreldes lihtsamad, enamasti terveservalised, lõhestumata. Enamikul taimedest tulevad idulehed seemne idanedes maapinnale, suurenevad ning muutuvad roheliseks (epigeilised idulehed). Mõnedel taimedel (näiteks liblikõielistel) on idulehed lihavad, toiteaineterikkad. Paljudel juhtudel jäävad idulehed maa sisse ning toitained tarvitab idu oma arenemiseks ja kasvamiseks (hüpogeilised idulehed, näiteks hernel).

Pärast idulehti arenevad taimel esilehed ehk primaarle-

hed. Need on samuti kujult lihtsamad ja harilikult ka väiksemad, kui hiljem arenevad järglehed. Nii on näiteks kapsal esilehed terved, järglehtede laba on aga suurem ning hoopis rohkem lõhestunud. Liitlehtedega taimedel on esilehed enamasti lihtsad, vähelõhestunud labaga või väiksema lehekeste arvuga (näiteks õisoal, põldoal, hernel). Esilehtede kuju vaadeldakse eeskätt kui eellastelt päritud tunnust. Näiteks on elupuul esilehed okasjad (ta on okaspuu), kuigi järglehed on muutunud soomusjateks, haava esilehed sarnanevad papli lehtedega (sama perekonna liigid).

Märksa erinevad järglehtedest mitmeaastaste taimede, nagu puude ja põõsaste esilehed. Nad arenevad idulehtede vahel asetsevast ladvapungast. Noorel taimel tagavad esilehed assimileerimise esimestel elukuudel või isegi aasta jooksul.

Iga järgnev kasvukuhikust arenev leht sarnaneb üha rohkem täiskasvanud taimele iseloomulikkude lehtedega. Kuna esilehed järgnevad vahetult idulehtedele, siis arenevad nad mitmeaastastel taimedel ainult üks kord elus - noores eas. Kõik järgnevatel aastatel pungadest arenenud lehed on juba järglehed.

Alalehed, pärislehed, kõrglehed.

Üheaastaste taimede vartel ja mitmeaastaste taimede aastastel võsudel võib eristada kolme lehtede rühma. Võsu alusel asetsevad alalehed; nende areng jääb varakult seisma. Seetõttu on alalehed soomusjad, tupekujulised, arenemata või nõrgalt arenenud lehelabaga. Sageli on nad erinevat värvi (näiteks maikellukese alalehed on lillakasroosad). Alalehtedel on põhiliselt kaitseülesanne. Nad kaitsevad arenevat ladvapunga ning kaenalpungi. Alalehtedena võib käsitleda ka pungasoomuseid, mis oma kaitsefunktsiooni tõttu ebasoodsa aastaja tingimustele on muutunud tugevateks ning kattunud korkkoega ja vaiguga. Rudimenteerunud soomusjad lehed ning sibula moodustavad lihakad säilitusaineterikkad labata lehed on samuti alalehed. Kuigi noorena on paljudel taimedel alalehed

rohelistel, kuivavad nad üsna varakult, mistõttu assimileeruvad seisukohalt nad on praktiliselt tähtsusetud.

Üheaastaste taimede alalehed on samaaegselt ka esilehed, kuna nad arenevad vahetult pärast idulehti ning asetsevad varre alumises osas. Kui taimevars haruneb juba alusel - alalehtede piirkonnas, siis neid alalehti, mille kaenlast kasvab välja külgharu, nimetatakse alglehtedeks (prophyllum).

Alalehtedele järgnevad taime pärislehed. Need on kõige paremini väljakujunenud lehed taimel. Pärislehtede põhiülesandeks on fotosüntees. Paljudel taimedel esineb alaja täielikult väljaarenenud pärislehtede vahel veel vahepealse kaju ja suurusega üleminekulehti, mida võib siiski pidada pärislehtedeks.

Kõrglehed asetsevad varre (või võsu) ülemises osas, tavaliselt õite ja õisiku piirkonnas. Kujult on need pärislehtedest harilikult väiksemad ja lihtsamad, sageli kilejad või eri värvi. Kõrglehtede ülesandeks on eeskätt kaitsta arenevaid õite (või tervet õisikut) ning mõnel juhul asendada ka õiekatet.

Üsna paljudel juhtudel on ka üleminek pärislehtedest kõrglehtedeks pidev; pärislehed muutuvad järjest väiksemaks ning kujult lihtsamaks. Niihästi al- kui ka kõrglehtedel on leheleba tavaliselt redutseerunud, kusjuures põhilise osa kõrg- ja alalehest moodustavad aga abilehed, lehetupp või laiainenud leheroots.

Erilehisus.

Mõnel juhul esineb ühel ja samal taimel kahe suguseid pärislehti. Seda nähtust nimetatakse erilehisuseks. Eristatakse kaks erilehisuse juhtu: heterofüllia ja anisofüllia. Heterofüllia puhul kinnituvad samale sõlmekohale ühesuguse kujuga lehed, kuid erineval varre kõrgusel on lehed sõlmedel erinevad, kujult muutuvad. Heterofüllia on tavaline vee- taimedel (näit. särjesilmal - Batrachium, jõgiputkel -

Slum latifolium, kõõluslehel - Sagittaria sagittifolia).

Neil on veesisesed lehed õrnad, paindlikud, lineaalsed, sageli jagunenud peenteks üksikosadeks. Sel viisil saavutatakse võimalikult suurem lehepind, mis võimaldab paremini hankida eluks vajalikke vees lahustunud sooli ning süsihappegaasi. Teiselt poolt on lineaalsed ja lõhestunud lehelabad paremini kohastunud veevoolu ja lainetuse tingimustele. Uju-lehed (lehed, mis ujuvad veepinnal) on nendel taimedel seevastu suured, tugevad, sageli nahkjad tervete või hõlmiste lehelabadega.

Maismaataimedel kohtame heterofüliliat, näiteks luuderohtul (Hedera helix), mille varjus kasvavatel okstel on lehed kolme- või viiehõlmised, kuid õisikandvatel okstel rombjad kuni süstjad.

Heterofüliliaks laiemas mõttes peetakse ka juurmiste ja varre ülemises osas asetsevate pärislehtede erinevust, mis väljendub nii laba kujus kui ka suuruses (näiteks ristõielistel, sarikalistel, huulõielistel, korvõielistel jmt.) ning esilehtede erinevust järglehtedest, kui esilehed püsivad taimel pikemat aega, nagu näiteks troopilisel epifüütsel sõnajalal Platyserium, saarel jt. Heterofüliliat kohtame ka puudel, mis annavad vesivõsusid (näit. tamm, haab). Vesivõsude lehed on hoopis suuremad ning vähem lõhestunud labaga kui vanas võras kasvanud lehed.

Heterofülilia on välja kujunenud peamiselt kohastumisena keskkonnatingimustele. Mõnikord (näit. vesivõsudel) on ta tingitud ka toitumise iseärasustest. Mõnel juhul on aga raske leida erilehisuse kujunemise otsest põhjust. Heterofülilia võib olla tingitud ka fülogeneetilistest asjaoludest: esilehed säilitavad eellaste lehtede iseloomuliku kuju, kuna järglehed on kohastunud keskkonnatingimustega.

Anisofülilia on erilehisuse selline juht, kus erineva kujuga lehed asetsevad varrel samas sõlmekohas. Anisofülilia on iseloomulik mõningatele eostaimedele ning paljasseemnetaimedele, olles enamasti seotud varre dorsiventraalsusega. Nii esinevad selagnellidel suuremate ventraalsete lehtede

kõrval väiksemad dorsaalsed lehed. Vesisõnajalal *Salvinia* nantans kinnitub varrele kolm rida lehti, millest kaks rida vee pinnal asetsevaid lehti on munaja labaga, kolmas rida - veesiseseid lehti on juuretaolised. Viimased täidavadki juure ülesannet, sest taimel juured puuduvad.

Mõnikord peetakse anisofülliaks ka valgustusest tingitud erinevat rootsu pikkust ja lehe suurust puulehtedel.

LEHE SISEEHITUS.

Lehe siseehituse mitmekesisus on välja kujunenud seoses taimede kohastumisega erinevatele kasvukoha tingimustele. Lehes leiame samu kudederühmi, mis varreski: katte-, juht- ja põhikude ning vähemal määral ka tugikude.

Kõige tüüpilisema ehitusega on keskmistes niiskus- ja valgustingimustes kasvavate taimede, nn. mesofüütide normaalselt arenenud ning enamvähem horisontaalse asetusega lehed.

Epidermis.

Leht on mõlemalt pinnalt kaetud epidermisega. Eristatakse lehe pealmise pinna - ülemist (ventraalset ehk adaksiaalset) epidermist.

Epidermis koosneb tihedalt asetatud mitmesuguse kuju ja suurusega rakkudest, kusjuures lehe ülemise ja alumise epidermise rakud võivad üksteisest erineda. Lehe ristlõikes on näha, et epidermise rakkude välisseinad on enamasti kumerad ning kaetud erineva paksusega kutiikulakihihiga. Sisemised raku-seinad on harilikult sirged või nõrgalt kumerad. Sageli on epidermise rakud varustatud mitmesuguste väljakasvudega - näsadega, karvadega jne, mis annavad lehepinna iseloomliku välisilme.

Õhulõhed asetsevad kas ainult lehe alumises epidermises (enamikul puittaimedest) või mõlemal pinnal, kuid viimasel juhul ülemises epidermises vähemal arvul kui alumises. Lehe

alumisel pinnal on õhulõhed rohkem varjatud ereda päikesevalguse ning tugeva tuule eest.

Õhulõhede arv lehe pinna ühiku kohta on üsna erinev. Enamasti kõigub see 40 kuni 300 vahel mm^2 kohta ning sõltub suurel määral ökoloogilistest tingimustest. Üldiselt suureneb õhulõhede arv õhuniiskuse vähenemisega.

Mesofüll.

Lehe põhikude, mis asetseb kahe epidermise vahel, nimetatakse mesofülliks. Mesofüll on elus kloroplaste sisaldav parenhüümkude, mida seetõttu nimetatakse ka klorenhüümiks. Ta on põhiline assimilatsioonikude. Enamikul katteseemnetaimedest ning osal eostaimedest on mesofüll diferentseerunud sammaskoeks ehk palissaadkoeks ja tohl- ehk kobekoeks. Mesofüütidel asetseb sammaskude harilikult ainult lehe ülemise epidermise all ühe- või kahe-kolmerealise rakkude kihina. Taimedel, mille lehe alumine pind on pööratud valguse poole, nagu näiteks küpressilistel, võib sammaskude areneda sellel pinnal. Selliseid ainult ühel pinnal asetseva sammaskoeaga lehti nimetatakse dorsiventraalseteks. Tugevama valgustusega kohastunud taimedel areneb sammaskude lehe mõlemal pinnal (näiteks pujudel, jumikatel, põisrohtudel). Selline leht on isolateraalne. Sammaskude koosneb enamasti pikkadest prismaatilistest rakkudest, mille pikitelg on risti lehe pinnaga. Rakud asetsevad tihedalt üksteise kõrval. Nende pikkuse ja laiuse suhe on näiteks võilillel 1:1, päevalillel 6:1, riitsinusel 10:1. Vähediferentseerunud sammaskoe puhul on rakud enamasti ebakorrapärase kujuga, omades sopilisi või kahveljaid harusid (näiteks metsülasel, sõnajalgadel, liilialtel jmt.). Sellised harud tekivad rakuseina sissesopistumisel, mille tagajärjel suureneb sammaskoe rakkude pind. Mõnikord võivad sammaskoe rakud kõverduda, moodustades õhukambreid (näiteks Scilla bifolia).

Sammaskude on kõige spetsialiseerunud mesofüllilise osa ning hästi kohastunud fotosünteesiks. Ta rakkude asetus lehe pinna

suhtes võimaldab kõige produktiivsemalt kasutada päikesevalgust. Sammaskoe rakkudesse on koondunud suurem osa lehes esinevaist kloroplastidest (kuni 80 % ja üle selle), kuigi sammaskude ise võtab enda alla mitte üle poole kogu mesofüllimahust. Näiteks on leitud, et kõrge maasika lehes esinevatest kloroplastidest on 86 % sammaskoe- ja 14 % kobeparenhüümis, päevalillil - 73 % ja 27 % ning õisal - 69 % ja 31 %. Sellega seletub ka dorsiventraalsete lehtede pealispinna tugevroheline ja allkülje heledam värvus. Üldiselt on lehe mesofüllidiferentseerumine ja palissaadkoe areng suurel määral sõltuv valgustingimustest. Intensiivne valgustus tingib sammaskoe tugevama arengu. See ilmneb selgesti ühe ja sama taime valgus- ja varjulehtedel (vt. lk. 33) ning ka kuivade ja lagedate kasvukohtade taimedel - kserofüütidel (vt. lk. 40).

Sammaskoe ja kobekoe vahe on selgesti piiritletav. Kõige sisemised sammaskoe rakud toetuvad 2 - 3 kaupa kobekoe rakkudele, mida nimetatakse kogujarakkudeks. Need rakud on harilikult veidi kõverdunud kõige lähemal asetseva juhtkimbu suunas. Koguja- ja teiste kobekoe rakkude vahendusel liiguvad assimilaadid kiiresti juhtkimbu niineossa, kust need varde edasi kantakse. Samuti aitavad kogujarakud varustada sammaskoe rakke veega, mis liigub assimilaatidele vastupidises suunas.

Kobekoe rakud on üsna mitmesuguse kujuga: isodiameetriselised, pisut pikenenud, varustatud väljasopististega või väljaveninud paralleelselt lehe välispinnaga. Rakkude vahele jäävad igasuunalised raku-vaheuumid, mis on eriti suured lehe pealispinnaga rööbiti kulgevas tasapinnas. Raku-vaheuumide pind kokku moodustab nn. lehe sisepinna, mille suurus oleneb kobekoe ehitusest. Lehe välis- ja sisepinna suhe varieerub olenevalt keskkonnatingimustest. On leitud, et mesofüütide lehtedel see suhe muutub 1:12 kuni 1:19, vähediferentseerunud mesofülliga lehtedel aga 1:7 kuni 1:10, kserofüütide lehtedel on aga lehe sisepind tunduvalt suurem ja suhe vastavalt 1:17 kuni 1:31. Raku-vaheuumid tekivad

valdavas enamikus skisogeenselt. Mõnedel taimedel, nagu lugadel, hundinuiadel jt. veetaimedel osa mesofüllil rakke hävib jättes järele tühikud teiste rakkude vahel. Kõrrelistel võivad mesofüllis areneda eriti suured rakud, mille hävimise tagajärjel moodustuvad raku-vaheruimid.

Kobekude on kohastunud gaasidevahetuseks, võimaldades õhulõhede kaudu sisenenud välisõhul tungida sügavale leherakkude vahele. Samuti etendavad raku-vaheruimid tähtsat osa ka transpiratsioonil. Siin toimub rakkudest eralduva vee aurustumine, mis väljub lehest õhulõhede kaudu.

Juhtkude.

Juhtkude esineb lehtedes mitmesuguse suurusega juhtkimpudena ning üksikute juhtkoe elementidena. Lehe juhtkimbud on enamasti suletud kollateraalsed tüüpi. Mõnede (näiteks talvehaljaste) taimede lehtedes on juhtkimbud küll lahtised, kuid kambium töötab nõrgalt. Taimedel, mille varres esinevad bikollateraalsed juhtkimbud, on ka lehtede suuremad juhtkimbud bikollateraalsed.

Tavaliselt kulgevad juhtkimbud varrest lehte pöördumata, mistõttu lehe juhtkimpudes ksüleem asetseb morfoloogiliselt kimbu ülemises, floeem alumises osas. Lehe juhtkimpude floeemi ja ksüleemi elemendid on üldjoontes sarnased varre vastavate elementidega. Üldiselt on lehe juhtsooned fülogeneesi vältel jäänud lihtsamateks kui varres. Nii on lehe sekundaarsetes ksüleemis lihtsate poorsoonte kõrval astriksooned sageli ülekaalus. Väikesed juhtkimbud koosnevad ainult protokksüleemi ja floeemi elementidest, s.o. ühest kuni mõnest spiraal- või rõngastrahheidist ning sõeltorust. Niinelemendid on aga ksüleemiga võrreldes rohkem spetsialiseerunud. Suuri juhtkimpe piiravad parenhüümrakud, milles leidub vähe kloroplaste. Väikesed sooned paiknevad aga harilike mesofüllirakkude vahel.

Juhtkimbud on ümbritsetud kimbutupega, mis kaheidulehelistel taimedel koosneb pikkadest elusatest rakkudest. Kimbu-

tupe rakud võivad sisaldada ka kloroplaste. Üheiduleheliste taimede lehtedes on kimbutupe rakud kas paksuseinalised sklerenhüümrakud või kloroplaste sisaldavad parenhüümrakud. Mõnel liigil on kimbutupp kahekihiline, kusjuures välised rakud on õhukesed, sisemised paksu seinaga. Viimased sarnanevad endodermiga. Kõrrelistel ja lõikheinalistel on kimbutupe noortes rakkudes leitud isegi Caspary jooni.

Mõnedel kaheidulehelistel ja kõrrelistel, mille kimbutupp koosneb ühest parenhüümrakkude kihist, võib nendes rakkudes moodustuda tärkliis nagu tärkliisetupe rakkudeski. Lihtne parenhüümrakkudest kimbutupp on tekkinud põhikoe rakkudest, kuna paksuseinalistest rakkudest tupp (üheidulehelistel) on aga tõenäoliselt prokambiumist arenenud.

Tugikude.

Lehe tugikoeks on kas ainult sklerenhüüm (üheidulehelistel ja okaspuudel) või sklerenhüüm ja kollenhüüm. Tugikoe asetus on lehtedes väga erinev.

Kaheidulehelistel esineb tugikude tavaliselt epidermisest allpool kas ühe või mitme kihina eriti tugevamate roodude kohal ja lehelaba servades. Tugikoe ülesandeid täidavad ka ülemisest epidermisest alumise epidermiseni kulgevad kollenhüümrakkudest kimbutuperakud. Paljudel kaheidulehelistel taimedel esineb mesofüllis mitmesuguse kujuga sklereide ning niinekiude.

Üheidulehelistel taimedel on tavaliselt sklerenhüüm hästi arenenud. Ta esineb kas iseseisvate sklerenhüümakiudude kimpudena lehe põhikoes või juhtkimbus. Sageli (näiteks kõrrelistel) asetseb sklerenhüüm kummalgi pool juhtkimpu. Juhtkimbu tupega ühinedes ulatub sklerenhüüm epidermiseni, moodustades pikuti läbi lehe kulgevaid tugikoe ribasid. Sellised lehed on mehaanilisele survele hästi vastupidavad.

Tugevust annavad lehele ka epidermise rakkudes esinevad ained, nagu ligniin ja räni. Üsna sageli suurendab lehe tugevust lehelaba eriline renjas kuju, mis läbilõikes on V- ja

W-tähe kujuline (näiteks paljudel kõrrelistel ja palmidel).

Lehe tugikude diferentseerub ontogeneesis põhikoe rakudest. Real taimedel ei arene spetsiaalset tugikude ning selle ülesannet täidavad ainult juhtkimbud.

Leherootsu anatoomilisel ehitusel on palju sarnasust varre ehitusega. Pealt on leheroots kaetud epidermisega. Põhiparenhüüm sisaldab kloroplaste. Tugikudedest leidub nii kollenhüümi (enamasti epidermise all) kui ka sklerenhüümi (juhtkimpude ümbruses). Juhtkimpude asetus leherootsus ja ehitus on varieeruvad. Nad asetsevad kas ringina (riitsinus, luuderohi, pojeng, kurekell, kurereha), laiailpillatuna (paljudel üheidulehelistel) või moodustavad ridamisi liitudes ühe tsentraalse juhtkimbu. Kui rootsus on ainult üks kollateraalne juhtkimp, siis niineosa asetseb abaksiaalsel ja ksüleem adaksiaalsel küljel. Ringina asetsevate juhtkimpude niineosad on suunatud rootsu väliskülje poole.

Kui taime varres esinevad bikollateraalsed juhtkimbud (näit. kõrviatsatel, maavitsadel), siis on sellised ka leherootsus. Lehe pearoo juhtkimbud on rootsus kulgevate juhtkimpude jätkuks, mistõttu ka nende ehituses ja asetuses valetseb suur sarnasus.

Valguse- ja varjulehed.

Intensiivne valgus ja kuivus soodustavad taime lehes sammaskoe, nõrk valgus ja niiskus aga kobekoe arenemist. Nii esineb samal puul või põõsal erineva ehitusega täiskasvanud lehti. Võra välisosas, soodsamates valgustingimustes leiame valguselehti, kuna võra sees eelmiste varjus asetsevad varjulehed. Valguselehtedel on hästi arenenud sammaskude, epidermiserakud on paksemaseinalised ning õhulõhede arv pinnaühikul on suurem kui varjulehtedel. Paremini on arenenud ka tugikude. Seetõttu on need lehed veidi paksemad ja jäigemad kui varjulehed, millel sammaskude on üherakukihiline ning tugikude suhteliselt nõrgalt arenenud. Varjulehtede epidermis on harilikult õhukeseseinaline ning selle rakud sisaldavad sageli ka kloroplaste.

Katsed on näidanud, et varju- ja valguselehtede struktuur kujuneb välja juba pungas, olenevalt sellest, kas pungad asetsevad võra välistel, intensiivselt valgustatud okstel või võra sisemistel, suhteliselt nõrgalt valgustatud okstel. Valgustingimustest on sõltuv sammaskoe ehitus, kuna õhulõhede arv ning roodumise iseloom ja tugikoe areng on seotud peamiselt veerežiimiga.

Peale välistingimuste sõltub sama taime lehtede erinev ehitus nii kogu taime kui ka antud võsu vanusest, millel leht asetseb. Noortel taimedel ja lisapungadest arenenud võsudel on varjulehtede tüüpi lehed; hiljem arenevad lehed on juba valguselehtede tüüpi. See on ka arusaadav, sest noored taimed kasvavad tavaliselt teiste taimede varjus, kus valguse intensiivsus on väiksem ning õhu niiskus suurem. Varjulehtede tekkimist soodustab okste tugev kärpimine, mille tagajärjel hakkavad arenema lisapungadest uued võsud, ning mulla väetamine, eriti lämmastikväetistega, mis mõjub hästi taime vegetatiivsete organite kasvule.

Ka ühe võsu lehtede struktuuri muutuses ilmneb teatud seaduspärasus, mille esimesena formuleeris käesoleva sajandi alguses vene teadlane O.V. Zalenski: leheroodude kogupikkus ühe pinnaühiku kohta suureneb liikudes alumistelt lehtedelt ülemiste suunas. Seega on ülemised lehed tüüpilised valguselehed tugevalt arenenud sammaskoe, juht- ja tugikoega, väikeste paksuseinaliste epidermise rakkudega ja rikkalike õhulõhedega ning sageli hästi arenenud karvkattega. Alumised lehed on aga varjulehtede tüüpi ehitusega. Selline seaduspärasus väljendub kõige selgemini kuivade ja valgusrikaste kasvukohtade taimedel ning on seletatav sellega, et taime ülemisi lehti varustatakse veega suhteliselt halvemini, kuna aga transpiratsioon soodustavad faktorid (tuul, päike) mõjuvad neile tugevamalt võrreldes alumiste lehtedega. Taimedel, mis kasvavad varjukates ja suhteliselt niisketes kasvukohtades, kus niiskus- ja valgustingimused pole nii äärmuslikud, on lehtede "rindelised" erinevused ühe võsu piires vähe märgatavad.

Lehe funktsioonid.

Lehe põhiliseks füsioloogiliseks ülesandeks on fotosüntees ja transpiratsioon. Roheliste taimede lehtedes moodustub suurem osa orgaanilisest aineist meie planeedil. Ainult väike osa sellest toodetakse eriliste bakterite poolt kemosünteesil.

Fotosüntees on keeruline reaktsioonide ahel, mille põhilisteks lõpp-produktideks on süsivesikud. Paremini jälgitav fotosünteesi produkt on paljudel kaheidulehelistel taimedel tekkiv tärklis, mis koguneb plastiididesse. Kõige lihtsamalt väljendatakse fotosünteesi järgmise valemi abil:
 $6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O} + 674 \text{ kcal} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$. Vabanev hapnik eraldub atmosfääri ning kasutatakse hingamiseks.

Fotosünteesil kasutatakse ära ainult väike osa (1-5 %) lehepinnale langevast päikeseenergiast. Suurem osa sellest neeldub ning muutub soojuseks, mida kasutatakse transpiratsiooniprotsessis.

Fotosünteesile avaldavad mõju ka välistegurid, millest tähtsaim on valgus. Üldiselt on teada, et valguse intensiivsuse suurenemisega teatud piirini aktiveerub ka fotosüntees, kuid edaspidine valguse tugevnemine enam fotosünteesi tõusu esile ei kutsu. Päikesepaistelistes kohtades kasvavatel taimedel suureneb fotosüntees seni, kuni valguse intensiivsus muutub võrdseks täieliku päikesevalguse intensiivsusega. Varjukate kasvukohtade taimedel on fotosünteesi piiriks ainult 1/10 täieliku päikesevalguse intensiivsusest.

Fotosünteesis säilib samuti süsihappegaasi kontsentratsioonist. Et saada ühe grammi glükoosi moodustamiseks vajalik hulk süsihappegaasi, kulub 2500 liitrit õhku. Katsed on näidanud, et fotosüntees võib toimuda veel 0,008 - 0,01 % süsihappegaasi sisalduse juures. Loodusliku õhu süsihappegaasi sisaldus pole küllaldane, et rahuldada taimede maksimaalset vajadust. Viimasel ajal on hakatud õhku süsihappegaasiga rikastama. See on andnud häid tulemusi (saagid on tõusnud 100-150 %) eriti kasvahoone tingimustes, kus õhk liigub suhteliselt vähe.

Fotosünteesi mõjutavad üsna oluliselt ka õhutemperatuur ja vesi. Madalatel temperatuuridel on fotosünteesi intensiivsus väike, 25 - 30° C juures saavutab see aga maksimumi. Temperatuuri edasine tõus põhjustab jälle fotosünteesi intensiivsuse langemist. Veekaotus, nagu temperatuuri languski, vähendab fotosünteesi. Kuid ka lehtede veega küllastatus ei ole fotosünteesile soodne. Kõige intensiivsem on fotosüntees minimaalse vee puudujärgi korral lehtedes.

Harilikult mõjuvad taimele mitu välistegurit korraga, kusjuures need võivad ka ise pidevalt muutuda, olenedes ilmastikust, öö ja päeva vaheldumisest jne. Meie kliimatingimustes vastab fotosünteesi kulg enam-vähem päikese radiatsiooni intensiivsuse ööpäevasele muutusele. Fotosüntees algab hommikul, saavutab maksimumi keskpäeval ning lõpeb päikeseloojakul. Suur veekaotus keskpäeval võib aga fotosünteesi tunduvalt vähendada. Lõunarajoonides on oluliseks fotosünteesi ta-

kistajaks keskpäevane lehtede ülekuumenemine. Fotosünteesi normaalset kulgu võib pidurdada ka assimilatsiooniproduktiide liigne kuhjumine lehtedes.

Lehe teine tähtis ülesanne on transpiratsioon. Transpiratsiooniks nimetatakse vee auramist lehe pinnalt. See keeruline füsioloogiline protsess on seotud teiste füsioloogiliste talitlustega, nagu fotosünteesi ja hingamisega. Transpiratsioonil läheb tilkvesi üle gaasilisse olekusse ning eraldub taime lehe või varre pinnalt peamiselt õhulõhede kaudu.

Transpiratsiooni tagajärjel tekib taimes pidev veevool, mis soodustab mitmete ainete liikumist taimes. Ühtlasi alandab ta ka lehtede temperatuuri. Transpiratsiooni mõõtmiseks ja hindamiseks on mitu viisi. Harilikult arvutatakse transpiratsiooni intensiivsus, s.o. taime poolt kulutatud vee hulk lehe pinnahüki kohta (g/m^2 või g/dm^2) tunnis. Sageli võrreldakse veekaotust teatud ajaühikus taimes sisalduva veehulgaga. Seejuures saadakse teada veetagavara kulutamise kiirus. Kui pikema aja (näiteks vegetatsiooniperioodi) jooksul võrreldakse taime poolt kulutatud veehulka sama aja vältel kogutud kuivainega, saadakse transpiratsiooni produktiivsus, mille näitaja ümberpööratud suurus annab transpiratsiooni koefitsiendi, seega ühe grammi kuivaine valmistamiseks kulutatud vee hulga grammides. Need näitajad on taimedel erinevad. Näiteks kõigub transpiratsiooni intensiivsus 15 kuni 250 g/m^2 vahel tunnis päeval ja öösel 1 kuni 20 g/m^2 . Veetagavara kulutamise kiirus kõigub aga 10 kuni 80 % ümber. Transpiratsioonikoefitsient on kõige sagedamini 300 ümber.

Välistingimustest mõjutavad transpiratsiooni kõige enam tuul ja valgus. Tuul, viies ära lehepinnalt niiskemad õhukihi, suurendab vee auramist, kuigi otsest sõltuvust tuule tugevuse ja transpiratsiooni intensiivsuse vahel pole täheldatud. Nõrga tuulega võrreldes suurendab tugev tuul transpiratsiooni suhteliselt vähe, sest aurustumine toimub peamiselt lehe sees - intertsellulaarides.

Intensiivne valgus seevastu tõstab transpiratsiooni tunduvalt. See aitab omakorda jahutada ülekuumenenud lehepinda. Peale selle soodustab valgus õhulõhede avanemist ning suurendab transpireerivate rakkude protoplasma läbilaskvust, aidates seega kaudselt kaasa transpiratsiooni suurenemisele.

Transpiratsiooni ööpäevane rütm sõltub suurel määral päikese radiatsioonist ööpäevas, saavutades harilikult maksimumi veidi pärast päikese kiirguse maksimumi saabumist. Transpiratsioon ja fotosüntees on omavahel tihedasti seotud. Et paremini omastada süsihappegaasi ning intensiivistada assimilatsiooniprotsessi, peab taimel olema võimalikult suur lehtede üldpindala. Sellega seoses suureneb ka transpiratsioon, mis on omakorda tihedalt seotud veerežiimiga. Nii kuivade kui ka liigniiskete kasvukohtade taimedel on kujunenud rida kohastumisi transpiratsiooni reguleerimiseks.

Mõnede taimede lehed on võimelised sooritama aktiivseid liigutusi, mida kutsuvad esile kas mehaanilised ärritajad (nn. seismonastilised liigutused) või temperatuur ja valgus. Näiteks langetab häbelik mimoos (*Mimosa pudica*) puudutusel

või elektrivooluga ärritamisel oma lehed. Seoses valguse ja temperatuuri perioodilise muutumisega ööpäevas langevad longu ja sirguvad näiteks jänese kapsa ja ristiku lehekesed. Öösel ja jahedate ilmadega longu vajunult jahtuvad lehed vähem.

Liigitused on tingitud turgori muutusest leherootsude alumistes rakkudes. Kui turgor langeb rootsu alumise poole rakkudes, vajub leht longu, langeb see aga ülemise poole rakkudes, sirgub leht uuesti.

Ülekuumenemise vältimiseks asetuvad mõnede taimede lehed serviti päikesekiirte langemise suunale. Näiteks on nool-lehise salati lehed pöörduvad serviti põhja-lõuna suunas.

Lehtede iga ja varisemine.

Enamikul parasvööndi, osal savannide ja kõrbete ning arktiliste alade taimedest, mille lehed perioodiliselt varisevad, piirdub nende eluga vegetatsiooniperioodi pikkusega, s.o. 2 - 5 (harvem kuni 10) kuuga. Paraspöõndi igihaljastel taimedel, peamiselt okaspuudel, enamikul troopika ja subtropika taimeliikidel on lehtede eluea pikkuseks 1 - 10 (harva rohkem) aastat. Näiteks on männiokka vanuseks 2 - 3 aastat, kuuseokkal 3 - 5 aastat, loorberilehel 4 ja oleandrilehel kuni 3 aastat. Igihaljastel taimedel toimub lehtede uuendumine - vanade lehtede suremine ja uute kasvamine - pidevalt, mitte ühekorruga. Seetõttu pole taim (puu või põõsas) kunagi täiesti lehitu.

Lühikese elueaga (mõnest päevast mõne nädalani) on mõnede äärmiselt kuivade ja kuumade kasvukohtade taimede lehed. Sellistel taimedel täidavad peale lehtede varisemist fotosünteesi ülesannet varred.

Omapärane on Lõuna-Aafrika kõrbetes kasvav imeline velvitsia (Welwitschia mirabilis), millel areneb ainult 2 lehte, mida peetakse idulehtedeks. Need 2 - 3 m pikkused lintjad lehed, mis kasvavad aluselt ning tipust pidevalt kõdunevad, talitlevad taime kogu elu vältel, seega üle saja aasta.

Meie kliimatingimustes varisevad mitmeaastaste taimede lehed sügisel vegetatsiooniperioodi lõpul. Troopilistes piirkondades aga võib see toimuda põuaperioodi saabumisel.

Igihaljastel taimedel ei esine massilist lehtede varise-

mist. Neil toimub lehtede vahetumine pidevalt, peaaegu märkamatuks.

Varisemise eel leht eraldub taime varrest (oksast), selle elavat kude vigastamata. Lehtede varisemisele eelnevad ja sellega kaasnevad mitmed füsioloogilised ning anatoomilised muutused. Kõige rohkem torkab silma lehtede värvuse muutumine, mis on tingitud klorofüllil lagunemisest ja osalt ka antotsüaani kogunemisest rakumahla. Enne lehtede langemist liigub osa orgaanilisi aineid lehest okstesse ja tüvesse (või varde). Peaaegu täielikult eemalduvad tärklis ja suhkur. Tavaliselt sisaldavad puude lehed varisedes veel küllaldasel määral mitmesuguseid orgaanilisi aineid, nagu süsivesikuid, hemitselluloosi, toorproteiini, rasva jmt. Lehtede kõdunemisel muudavad seened ja bakterid need keerulise^d orgaanilised ained lihtsamateks, taimedele uuesti kättesaadavateks.

Lehtede eraldumine taime varrest toimub nn. eraldusvõõtmes. Selline võõde tekib lihtlehtedel leherootsu kinnituskoha lähedal, rootsututel aga seal, kus lehelaba kinnitub varrele. Lihtlehtedel asetseb eraldusvõõde nii pearootsu kui ka lehekete rootsude alusel.

Eraldumisvõõtmes esineb kaks kihti: eralduskiht, kus toimub lehe tegelik eraldumine ja kaitsekiht, mis suleb sissepääsu varre kudedesse. Eralduskiht on harilikult paari rakukihi paksune, koosnedes õhukeseseinalistest isodiameetrilistest kas mitmetahulistest (näit. kuusel, pajul, leedril), neljakandilistest (ebatsuugal, gleditsial) või ümmargustest (kasel, pirnipuul) rakkudest. Mõnikord (näiteks tobiväädil, hobukastanil) eralduskihi rakud peaaegu ei erine eraldusvõõtmel rakkudest.

Enne lehtede langemist toimuvad eralduskihi rakkudes sellised keemilised muutused, mis soodustavad rakkude üksteisest eraldumist. Rakuseintes ja vahelamellides olev kaltsiumpektinaat muutub pektiinhappeks ja hiljem vees lahustuvaks pektiiniks, mis koos tselluloosi jääkidega limastub. Selle tagajärjel rakuseinad puhetuvad. Rakud võivad eralduda kas piki vahelamelli või rakuseinte otsesel lagunemisel. Eraldumine algab

tavaliselt rootsu servast ning kulgeb keskosa suunas, kusjuures juhtkimbu puitunud elemendid harilikult murduvad. Leht variseb kas enda raskuse tõttu või mehaanilisel mõjutusel (tuule, vihma, lume, rahe jne. mõjul).

Mõnedel liikidel areneb eralduskiht üsna varakult - juba pungade puhkemisel (näiteks kastanil, hobukastanil, pirnipuul). Selline esmane (primaarne) eralduskiht koosneb mitmest reast õukeseseinalistest tärklise- ja tsütoplasmarikastest rakkudest. Teine (sekundaarne) eralduskiht tekib harilikult enne lehtede varisemist. Alguses on ta üherakukihiline, hiljem rakkude jagunemise tulemusena muutub mitmerakukihiliseks.

Pärast lehe varisemist tekkinud haav armistub - tekib lehearm. Kaitsekihi moodustamine võib toimuda põhiliselt kahel viisil. Esiteks, eralduskihi all asetseb mõni rida rakke, mille seintesse on ladestunud suberiini ja ligniini. Kaitsekihti moodustavate rakkude välisseinad puituvad või korgistuvad takistades seega liigset vee auramist. Juhtsooned ja mitmesugused mahutid ning kanalid täituvad tülilidega. Mõnikord tülid moodustatakse eralduskihi lähedal juba enne lehtede varisemist. Sõeltorud harilikult lagunevad ning kaovad hiljem täiesti. Piimasoonte esinemisel nende õõnsus sulgub tardunud piimahlaga.

Teiseks armistumisviisiks on korgistumine. See algab fellogeeni moodustumisega eralduskihist allpool leherootsu alusel. Fellogeen toodab mõne rea felleemi ja vähe fellodermi rakke, mis moodustavadki peridermi. Vahel toimub korkkoe tekkimine vahetult enne lehtede varisemist (näiteks paplil) või sellega samaaegselt (pajul, hobukastanil). Sageli aga moodustub periderm alles pärast lehtede langemist (näiteks õlipuul - Olea europaea, viigipuul - Ficus carica).

Lehearmi periderm liitub koore peridermiga tavaliselt järgmisel aastal pärast tekkimist. Näiteks moodustub pärnal järgmisel aastal pärast lehtede langemist lehearmi alusel uus periderm, mille tagajärjel lehe varisemise järel tekkinud periderm eraldub ning oks jääb ühtlaselt siledaks.

Millised on need sisemised faktorid, mis määravad eralduspiirkonna tekkimise iseloomu ja aja, pole veel selgitatud. On aga leitud, et kasvuainetega mõjutamisel lehtede varisemine viibib. Lehtede langemist on võimalik esile kutsuda varjutamisega, eriti varjulembeste taimede juures.

LEHE EHITUSE ERITÕUBID.

Olenevalt kasvukohast on taimede veevarustus ning sellega seoses ka veetarvitus - eri kasvukohtade taimedel erinev. Vastavalt sellele on välja kujunenud ka üksikute taimeorganite erinev ehitus. Ehituse iseärasused olenevalt veerežiimist on eriti ilmekad lehtedel.

Selle alusel, millisel määral on taime kasvukoht veega varustatud, jaotatakse taimi mitmesse rühma. Siinkohal vaatleme selliste taimede lehe ehitust, mis tunduvalt erineb optimaalsetes niiskustingimustes kasvavate taimede - mesofüütide lehe ehitusest.

Kserofüüdi lehe ehitus.

Kserofüüdid on taimed, mis vähemalt teatava aja vältel aastas on võimalised taluma kasvukoha kuivust. Taolisteks kohtadeks on näiteks kõrbed, poolkõrbed, stepid, meie laiuskraadil aga päikesepaistelised kuivad nõlvad, liivikud ja nõmmealad.

Kserofüütidel on välja kujunenud omapärane ehitus, mis võimaldab neil ökonoomsemalt kasutada pinnase niiskust. Katsetega on tõestatud, et enamus kserofüütidest transpireerib palju intensiivsemalt kui näiteks mesofüüdid. Neil on harilikult tihe juhtkimpude (leheroodude) võrk ning suur õhulõhede arv ühe pinnaühiku kohta. Õhulõhed on tavaliselt väikesed. Näiteks võib võrrelda stepis ja metsas kasvava kahe sama perekonna liigi leheroodude pikkust, õhulõhede arvu ja transpiratsioonintensiivsust (tabel 1).

T a b e l 1 .

Transpiratsiooni intensiivsus erinevate kasvu-
kohtade taimedel.

Liik	Kasvu- koht	Roodude	Õhulõhede	Transpiratsiooni		
		pikkus	arv	intensiivsus		
		ühe pinnaühiku		I	II	III
		kohta				
<u>Asperula</u> <u>glauca</u>	stepp	100	100	100	100	100
<u>A.odorata</u>	mets	30	14	31	46	56

Lehe mesofüllli rakud on kserofüütidel harilikult õhuke-
seseinalsed, väikesed ning asetsevad tihedalt üksteise kõr-
val, mistõttu ka raku-vaheuumid on väikesed. Sammaskude,
kui see esineb, on tavaliselt mitmekihiline. Üsna sageli lei-
dub mesofüllis ohtralt sklerenhüüm-rakke või -rakkude rühmi,
mis muudavad lehed jäigaks (sklerofüllia), näit. ogaputkel
(Eryngium), väärtakjal (Xanthium). Kserofüütidel on välja
kujunenud rida transpiratsiooni vähendavaid iseärasusi, na-
gu lehtede väike pind (väga kitsas ja väike lehelaba, väike
lehtede arv või lehtede puudumine), mitmekihiline ja kuti-
niseerunud ning isegi tugeva vahakihi kaetud epidermis
(näiteks oleandril - Nerium oleander, kummipuul - Ficus
elastica, korgitammel - Quercus suber). Selline epidermis
vähendab tunduvalt kutikulaarset transpiratsiooni, mis on
kserofüütidel kuni 25 korda kõrgem stomataarsest (õhulõhede
kaudu toimuvast) transpiratsioonist. (Mesofüütidel on kuti-
kulaarne transpiratsioon ainult 2 - 5 korda kõrgem.) Seega
õhulõhede sulgumisel väheneb kserofüütidel järsult kogu
transpiratsioon ja vee puudumisel viiakse see minimumini.

Peale selle on paljude kserofüütide lehed kaetud tihe-
date karvadega, mis hajutavad otsesest päikesevalgust ning ta-
kistavad õhu liikumist lehepinnal, hoides seega õhulõhede
ümbruses õhku niiskemana (näiteks üheksavägisel).

Paljudel kserofiilsete kõrreliste lehtedel on omadus vee puudumisel kokku rulluda. Niiskustingimuste paranedes keerduvad lehed uuesti lahti. Selliste taimede lehelaba pind on roideline. Roietevahelises nõos asuvad suured õhukeseseinalised rakud - liigesrakud, mis asetsevad piki lehte ühe (kerahein), kahe või mitme paralleelse reana (muru- runurmikas, aaskaer, suur aruhein). Varem arvati, et kokku- keerdumise põhjustab liigesrakkude turgori ja rakumahu vähenemine. Kuid katsed on näidanud, et liigesrakkude eemal- damisel lehed ei kaota oma keerdumisvõimet. Sellest järeldub, et nad ainult kergendavad ja reguleerivad lehe keerdu- mist, kuid aktiivset osa seejuures etendavad sklerenhüümra- kud, mille seintes muutub veehulk. Liigesrakkude põhiülesan- deks peetakse vee tagavaraks kogumist, kuid väidetakse ka, et need aitavad noort lehte punga puhkemisel lahti keerduda.

Eri rühma kuuluvad redutseerunud lehepinnaga kserofüü- did (kanarbikulised, mirdilised). Paljudel kanarbikulistel on leheservad allapoole rullunud ning õhulõhed asetsevad lehe alumisel pinnal. Lehe alumine epidermis on karvadega varustatud, ülemine aga tugevasti kutiniseerunud.

Omapärase ehitusega kserofüütide rühma moodustavad sukulendid. Need on kas lihakate lehtedega, nagu näiteks ku- kehari (Sedum), mägisibul (Sempervivum), aaloe (Aloe), või lihakate varte ja redutseerunud lehtedega taimed (näiteks kaktuselised - ja mõned piimalillelised).

Sukulentide lehtede või varte ehitus on kohastunud vee kogumiseks, säilitamiseks ning selle aeglaseks transpireeri- miseks. Epidermis on neil kaetud paksu kutiikulaga. Mesofüll on kas nõrgalt diferentseerunud sammu- ja kobekoeks või koosneb ainult ühesugustest suurtest rakkudest, mille klo- rofüllisisaldus on suhteliselt väike. Lehe või varre kesk- osas asetsevad tavaliselt õhukeseseinalised klorofüllivabad rakud moodustades nn. vettsisaldava parenhüümi. Selle rakud sisaldavad suurel hulgal tagavaravett ning vähesel määral lima, orgaanilisi happeid, alkaloide jt. aineid. Juhtkimbud on sukulentidel väikesed, asudes ringina klorenhüümist

seespool. Suuremates lehtedes leidub juhtkimpe ka lehe kesk-
osas. Tugikude on siin nõrgalt arenenud. Suurematel taime-
del, näit. agaavidel, esineb juhtkimpude ümber sklerenhüüm-
rakke.

Sukulentide transpiratsioon, hingamine ja assimilatsi-
oon toimub teistest kserofüütidest erinevalt, kuna neil on
õhulõhed päeval suletud, öösel aga avatud.

Sukulendid on võimelised taluma kõrgeid temperatuure.
Samuti on nende endi kehatemperatuur kõrge. Nii on leitud,
et Agave sempervivum'i ja Opuntia maksimaalne temperatuur
on 63° C (õhutemperatuur samal ajal 24 - 34° C). Kuuma talu-
mist seletatakse tsütoplasma kõrge viskoossusega. Sukulen-
tide tsütoplasma ja rakumahl seovad hoopis rohkem vett kui
mesofüütidel. Transpiratsioon, mille abil taime keha regu-
leerib oma temperatuuri, on sukulentidel madal. Õhulõhede
vähesuse tõttu on nii veekaotus, kui ka CO₂ juurdepääs väi-
kesed. Seetõttu on taime kasvuks vajalike ainete moodustami-
ne aeglane ning sukulendid kasvavad väga pikkamisi.

Okka ehitus.

Okaspuu lehtedele - okastele - on samuti iseloomu-
lik kseromorfn ehitus, mis kõigepealt väljendub lehe välis-
pinna reduktsioonis. Läbilõikes on okkad poolkuujad (mänd),
rombjad (kuusk), lamedad (jugapuu). Pealt on okkad kaetud
epidermisega, mille seinad on tugevalt paksenenud ning kuti-
niseerunud. Epidermise all asetseb enamasti hüpodermis, mis
koosneb kas sklerenhüümist, parenhüüm-rakkudest või niinekiu-
dudest. Hüpodermis takistab liigset vee auramist. Epidermi-
ses asetsevad õhulõhed. Männi, kuuse, nulu jmt. perekondade
liikidel esinevad need piki okast kulgevate paralleelsete
ridadena. Õhulõhed paiknevad väikestes süvendites, kaasrakud
ulatuivad üle sulgrakkude, moodustades õhupilu kohal koopake-
se.

Põhilise osa okkast täidab mesofüll. Männil ja teistel
okaspuudel, mille okkad asetsevad enamvähem spiraalselt üm-

ber oksa, ei ole mesofülll diferentseerunud sammast- ja kobekoeks. Mesofülllirakkude seinad on sisse sopistunud. Sisse-sopistused tekivad seetõttu, et puitunud pindmised koed lõpetavad oma kasvu varem, kui mesofülllirakud, mis edasi kasvades ei saa suurendada rakumahtu ning seetõttu rakuseinad sopistuvad sisse.

Vanapärasematel perekondadel, nagu nulg, jugapuu, araukaaria (Araucaria), hõlmikpuu (Ginkgo), sekvoia (Sequoia) on mesofülll eristunud sammast- ja kobekoeks. Raku-vahe ruume on okastes vähe; neid leidub ainult ühes horisontaalses tasapinnas asuvate mesofülllirakkude vahel. Mesofülllis asetsevad vaigukälgud, mille arv on perekonniti erinev. Need (näiteks männil) on vooderdatud õhukeseseinaliste sekretoorsete epi-teelrakkudega ja väljastpoolt ümbritsetud sklerenhüümrakkude ringiga. Vaigukäikude pikkus on väga erinev: mõnel juhul (Cryptomeria, Cunninghamia) ulatuvad need okkast varre kesk- osani; teisel juhul piirduvad ainult okka pikkusega.

Okka keskosas asetsev steel on ümbritsetud paksuseinalise endodermiga, mille rakkudes mõnikord leidub tärklisi. Endodermise osalt puitunud rakkude seintes täheldatakse Caspary jooni. Nulgudel esineb puitunud radiaal- ja ristseinte seesmisel küljel korgistunud lamell. Steeli keskel asetsevad kaks juhtkimpu, milles ksüleem on pööratud okka ülemise, floem alumise pinna poole. Juhtkimpude vahel paikneb skle-renhüümrakkude vää. Ülejäänud osa steelist on täidetud üle- kande- ehk transfusioonikoega. See koosneb sisaldiseta, koo- baspooridega varustatud surnud rakkudest, mille ülesanne on vee ja mineraalainete edasijuhtimine juhtkimbu puiduosast me- sofüllli. Transfusioonikoos leidub surnud rakkude vahel ka üksikuid elusaid rakke. Need aitavad juhtida orgaanilisi aineid mesofülllist juhtkimbu niineossa. Juhtkimbu sekundaarne kasv toimub kimbukambiumi abil.

Veetaimede lehtede ehitus.

Veetaimi rühmitatakse põhiliselt kahte ökoloogilisse gruppi: hüdatofüütideks ja hüdrofüütideks. Hüdatofüüdid on taimed, mis kasvavad kas üleni või suuremas osas vees, kuna hüdrofüüdid on vees ainult oma alumise osaga. Hüdatofüütidel esineb kaheksa lehti: veesiseseid ning ujulehti. Hüdrofüütide lehed asetsevad harilikult veepinnast kõrgemal.

Veekeskond erineb tunduvalt õhukeskkonnast. Vesi on hapnikuvaesem ja võib sisaldada taimedele mürgiseid gaase, nagu väävelvesinikku ja metaani. Peale selle on vees lahustunud erineval hulgal mineraalsooli. Vee reaktsioon kõigub üsna suurtes piirides (magevee pH on harilikult 3,6 - 8,8, merevee pH aga 6,1 - 8,3). Keskkonnatingimuste, eeskätt temperatuuri kõikumised on vees palju väiksemad kui õhus ning valguse intensiivsus nõrgem. Olles õhust hoopis tihedam, avaldab vesi taimedele tugevamat mehaanilist survet. Keskkonnatingimuste erinevused avaldavad mõju ka veetaimede lehtede ehitusele.

Veesisestes lehtedes on mesofüll diferentseerumata. Vee hapnikuvaesus tingib gaaside reservuaaridena talitlevate raku-vaheruumistiku ja õhukambrite võrgu arenemise. Neis säilitatakse hingamisel tekkinud süsihappegaasi, mida kasutatakse fotosünteesiks, ning fotosünteesil vabanenud hapnikku, mida omakorda tarvitatakse hingamiseks.

Veesisestel lehtedel on õhulõhed redutseerunud või saagedamini puuduvad hoopis. Gaasivahetus toimub nendel lehtedel kogu lehepinna ja osalt ka varre kaudu. Veesisesed lehed on sageli õhukesed, ühe- või paaritakukihilised (näiteks vesikatkul - Elydea canadensis). Veesisestel lehtedel nagu varjulehtedelgi leidub epidermiserakkudes kloroplaste.

Mõnedel veetaimedel, nagu näiteks kõõluslehel (Sagittaria sagittifolia), vesikuusel (Myriophyllum) jt. on lehe ja leherootsu epidermises erilised rakud või rakkude grupid, mis talitlevad imemisorganina - hüdropoodina. Nendel rakkudel kutiikula kaob ning rakuseinad muutuvad vett kergesti

läbilaskvateks. Väga harva on hüdropoode leitud ka ujulehtedel. Veesisestes lehtedes on juhtkimpude puiduosa nõrgalt arenenud.

Ujulehed on enamasti nahkjad, kutiikulaga kaetud. Õhulõhed, mille arv ulatub tavaliselt 400-600 ühel mm^2 , asetsevad ujulehtede ülemisel pinnal. Selline asetus tagab parema gaasivahetuse. Hüdrofüütide lehtedel on õhulõhed harilikult lehe mõlemal küljel. Hästiarenenud sammaskoega ujulehed meenutavad kserofüütide lehti (näiteks vesikupul - Nuphar). Ka tugikude on paremini arenenud; sageli esineb kollelhüümraakkude rühmi ning sklereide. Vesiroosilistel leidub ujulehtede alumises epidermises erilisi tugeva imamisvõimega suuri rakke - nn. haustore. Vanematel taimedel moodustub nendes rakkudes õli.

Veeainetele iseloomulikud tunnused muutuvad suhteliselt kiiresti, kui nad satuvad teistesse tingimustesse. Näiteks veekogu kuivamise tagajärjel tüüpilised veesisesed lehed muutuvad mesomorfsemaks - mesofüll hakkab diferentseeruma ning raku-vaheuumid vähenevad ja juhtkimpude puiduosa tugevneb.

LEHE MUUDENDID.

Astlad, köitraad, fülloodid.

Kõrgemate taimede leht on oma pika fülogeneetilise arengu vältel läbi teinud mitmesuguseid muundusi, olles mõnikord omandanud vastavalt uutele tingimustele hoopis uue kuju ja teised ülesanded.

Sagedaseks lehe erikujuks on astel. Astlaks võib muutuda kogu leht (näiteks kukerpuul - Berberis vulgaris) või osa lehest, nagu näiteks karuohakal (Carduus), ohakal (Cirsium), ogaputkel (Eryngium). Kukerpuul on asteldeks muundunud pikkvõrse lehed. Astla kaenlas asetsevast pungast (kaenlaspungast) arenevad lühivõrse, mis kannavad normaalselt arenenud lehti. Noortel taimedel on hästi näha üleminekuvormid hariliku lehe ja astla vahel. Astelde peamiseks ülesan-

deks on kaitsta taime mitmesuguste (eeskätt rohutoiduliste) loomade vastu. Kuivade kasvukohtade taimedel väheneb astelde arvel ka taime transpireeriv pind.

Teine tavaline lehe erikuju on kõitraag. Kõitraage leiame liaanidel ja teistel nõrgavarrelistel taimedel, kus need talitlevad roni- ja kinnitusvahenditena. Kõitraaks võib muunduda terve leht või osa lehest. Näiteks hernel (Pisum) on kõitraagudeks muundunud liitlehe tipuised lehekesed. Ühel seaherne liigil (Lathyrus aphaca) on kogu lehelaba muundunud kõitraaks ning assimilatsioonile ülesannet täidavad abilehed. Perekonnal Smilax on kõitraagudeks muundunud abilehed, elulõngal (Clematis) ja mungalilliel (Tropaeolum) aga leherootsud.

Mõnedel taimedel, peamiselt kaunviljaliste seltsist (Acacia liigid, Lathyrus nissolia) lehelaba ei arene, kuid leherootsud lamenduvad ning muutuvad lehekujulisteks. Selliselt metamorfooseerunud lehti nimetatakse fülloodideks.

Putuktoiduliste taimede lehed.

Omapärase taimerühma moodustavad putuk- ehk lihatoidulised taimed (insektivoorid ehk karnivoorid). Putuktoidulisi taimi tuntakse 500 liigi ümber. Nad kuuluvad mitmesse sugukonda, nagu kannpõõsalised, huulheinalised, vesihernelised jt. Enamus neist on levinud troopikas ja lähistroopikas. Euroopas esineb liike perekonnast võipätkas, vesihernes, huulhein ja aldrovanda.

Putuktoiduliste taimede pärislehed on osaliselt või täiesti muundunud putukaid püüdvateks organiteks. Sageli on need varustatud eredavärviliste laikude ning näärmetega, mis eritavad putukaid ligimeelitavat ainet. Mõnel juhul sarnanevad lehed õitega, meelitades selliselt ligi putukaid.

Kohastuslike iseärasuste alusel võime putuktoiduliste taimede hulgas eristada kolme rühma: 1) taimed, mille lehepind on varustatud kleepainet eritavate näärmetega, kusjuures lehed sooritavad ka aeglasi liigutusi, 2) taimed, millel

on urni- või kannutaolised püügivahendid, 3) taimed, mille püünisteks muundunud lehed on võimalised tegema kiireid liigutusi putukate püüdmiseks.

Esimesse rühma kuuluvad näiteks võipätkad ja huulheinad, mis kasvavad ka meil niisketel niitudel, madalsoodes ja rabades. Võipätka lehel on kahesuguseid näärmeid. Suuremad neist, millel näärmepea koosneb 16 rakust ning asetseb pikal jalal, eritavad kleepuvat nõret ning talitlevad putukate püüdjatena. Väiksemad, ilma jalata, harilikult kaheksarakulised näärmed eritavad proteolüütilist (valke lagundavat) fermenti ja antiseptilist ainet sisaldavat seedemahla, mille toimel lehele kleepunud putuka keha pehmed osad seeditakse.

Kui putukas on sattunud lehele ning püüab sealt vabaneda, siis tema liigutuste surve kutsub omakorda esile leheservas paiknevate näärmete erutuse, mis kandub edasi ka lehelaba rakkudele ning põhjustab lehe kokkurullumise. Selle tulemusena on putukas igast küljest ümbritsetud näärmerikka lehekoega ning seedimine toimub kiiremini. Ühtlasi kaitseb lehe kokkurullumine eritatavaid seedemahlu vihma eest.

Huulheinal on lehepind kaetud punakate pikkade nõõpnõelataoliste lehe servadel pikemate, keskel - lühemate karvadega, mida nimetatakse ka kombitsateks ehk tentaakliteks. Karva ülemine osa koosneb harilikkudest näärmerakkudest, alumises osas - jalas esineb aga ka juhtkoe elemente. Karvade tippudes leidub alati näärmerakkude poolt eritatud läikivaid kleepuvaid limatilku. Lehepinnaile sattunud putukate surveel koolduvad kombitsad sissepoole ning ümbritsevad ta. Väga tugeval puudutusel kooldub koos kombitsatega ka kogu lehelaba, nagu võipätkalgi. Servmised kombitsad koolduvad sissepoole 10-20 minuti jooksul. Lihtne mehaaniline puudutus ilma sellele järgneva keemilise ärrituseta kutsub esile ainult kombitsate lühiajalise ja nõrga reageerimise. Ärrituse võtavad vastu näärmerakud, reaktsioon sellele ärritusele vastavate liigutuste näol toimub aga kombitsa jalarakkudes.

Teise rühma kuuluvatel putuktoidulistel taimedel esinevad kannu- või urnitaolised püügivahendid. Siiä kuuluvad

Sarraceniaceae sugukonna esindajad, nagu Nepenthes, Sarracenia jt. Nende taimede lehed on muundunud urnitaolisteke moodustisteks, mis tavaliselt on varustatud putukaid ligimeelitavat magusat vedelikku eritavate näärmetega. Olles sattunud ära kaudu kannu, ei pääse putukas sealt enam välja. Alumine urnjas lehe osa - lehekaha on sageli pealt kaetud lehe lameda osaga nagu kaanega. Sellistel lehtedel puudub aktiivne liikumisvõime. Omapärased urnjad lehed on Lõuna-Aasia epifüütsel taimel Dischidia rafflesiana. Lehekahasse, kuhu koguneb huumust ja veeauru, kasvavad lisajuured.

Kolmandasse rühma kuuluvad näiteks meil kraavides, lompidel ja turbaaukudes kasvav vesihernes, Põhja-Ameerika soistel aladel esinev kärbsepüünis (Dionaea) ning aldrovanda (Aldrovanda) jt. Kärbsepüünise lehelaba koosneb kahest omavahel 90°-se nurga all asetsevast poolmest ning meenutab avatud raamatut. Leheroots on varustatud kahe tiibja assimilatsioonipinda suurendava lisandiga. Lehelabal on pikad tundlikud karvad, mille puudutamisel laba mõlemad poolmed kiiresti sulguvad, jättes putuka nagu raamatukaante vahele. Lehe liikumise mehhanismi pole veel täielikult selgitatud. Arvatakse, et see toimub kas tsütoplasma läbilaskvuse muutumise tagajärjel või lehe pealmise pinna rakkude turgori tugeva langemise tõttu.

Soodsa temperatuuri ja õhuniiskuse juures lehepoolmed liiguvad äärmiselt kiiresti - 0,01 - 0,02 sekundi jooksul. Kui putukas on seeditud (selleks kulub sageli nädal ja rohkem aega), siis leht avaneb uuesti, kusjuures seedimata jäänud osad varisevad maha.

Vesihernestel on osa lehti muundunud püünispõiteks, kujutades endast klappiga hermeetiliselt suletavaid lõkse. Klapp on keskosas varustatud harjaste kimbuga. Kui väikesed veeloomad neid harjaseid puudutavad, avaneb klapp ning vesi imetakse kooe loomakestega püünispõide. Püünispõie seinas on väikesed pidevalt vett imevad neljajarulised näärmekarvad. Rõhu vähenemisel avaneb püünispõie klapp uuesti ning sinna voolab uut vett, siserõhk suureneb ja klapp sulgub. Nii teeb püünispõis pidevalt imemisliigutusi, talitades pumbana. Põites on

kindlaks tehtud proteolüütiliste fermentide ja benseehappe esinemist. Samuti on leitud sealt baktereid, mis arvatavasti soodustavad loomsete valkude ja teiste orgaaniliste ainete lagundamist.

Kõik putuktoidulised taimed on võimelised autotroofselt toituma - neil esineb klorofüll ning nad võivad fotosünteesida. Seetõttu nad arenevad normaalselt ka ilma lihatoiduta. Juba Darwini katsed näitasid, et loomse toidu tarvitamine on taimele kasulik, soodustades kasvu ja arengut. Nii on taimede lihatoidulisus kujunenud kohastumisena kasvamiseks lämmastik- ja mineraalsoolade poolest vaesel pinnasel, nagu näiteks rabas, kaljudel ning vees.

LEHE KASUTAMINE.

Lehed leiavad kõige mitmekesisemat kasutamist nii naturaalsel kujul kui ka ümbertöötatult. Igapäevases elus tarvitab inimene toiduks paljude taimede, nagu näiteks kapsa, salat, spinati ja sibula lehti ning rabarberi leherootse. Vürtsidena leiavad kasutamist loorberi, estragonpuju, peterselli, tilli jt. taimede lehed. Tee valmistamiseks kasutatakse hiina tee põõsa (Thea sinensis) lehti.

Väga paljude taimede lehed sisaldavad väärtuslikke toimeaineid, mida kasutatakse meditsiinis. Näiteks koerapöörirohi (Hyascyamus niger) sisaldab valuvaigistavat alkaloidi hüostüamiini, hariliku kokapõõsa (Erythroxylon coca) lehtedest saab kokaiini, sõrmkübara (Digitalis) lehed aga sisaldavad südamehaiguste raviks vajalikku ainet, leesika (Argemone) lehti kasutatakse põiehaiguste puhul jne.

Mitmete taimede, nagu piparmündi (Mentha piperita), Pelargonium roseum'i, Lippia citriodora lehed on tooraineiks parfüümeeria- ja toiduainetetööstuses eeterlike õlide ja essentside saamiseks. Ka paljudes teistes tööstusharudes, eriti aga tubakatööstuses, on lehed vajalikuks toormaterjaliks. Tubakat valmistatakse peamiselt mahorka- (Nicotiana rustica) ja vääristubaka (Nicotiana tabacum) lehtedest. Tanniini saamiseks kasutatakse näiteks kahelehesse bergeenia (Bergenia crassifolia) lehti, mis sisaldavad kuni 21 % tanniini.

Paljude troopiliste ja subtroopiliste taimede suurtest lehtedest saadakse kiude (näit. Agave, Saccharum, Cordyline). Suuri palmilehti tarvitavad kohalikud elanikud katuste, elamute ja mööbli valmistamiseks.

Eriti suur tähtsus on lehtedel loomasöödana. Niihästi toorsöödas kui ka heinas moodustavad põhilise massi taimelehed. Eriti väärtuslikud heintaimed on laiemate lehtede ja hea

Edalakasvuga kõrrelised (meie tingimustes näiteks põldtimut, harilik aruhein, kerahein, ohtetu luste, aas-rebasesaba, aasnurmikas jt.) ning valgurikkad liblikõielised (punane ristik, valge ristik, keskmine ristik, lutsern, valge mesi- kas, aas-seahernes jt.). Üheks peamiseks silotaimeks meie tingimustes on suurte lehtedega rikkalikku haljasmassi an- dev mais.

K i r j a n d u s .

- Александров, В.Г., *Анатомия растений*, 1954, Ик. 306-329.
- Курсанов, Л.И., Комарницкий, Н.А. и др., *Ботаника I*, 1958, Ик. 203-22I; 270-290.
- Прозоровский, Н.А., *Ботаническая география с основами общей ботаники*, 1956, Ик. 139-147 (*geograafia osak. üliõpilastele*).
- Раздорский, В.Ф., *Анатомия растений*, 1949, Ик. 407-452.
- Жебрак, А.Р., *Курс ботаники*, 1959, Ик. 152-181 (*farmatsia osak. üliõpilastele*).
- Яценко-Хмелевский, А.А., *Краткий курс анатомии растений*, 1961.

T ä i e n d a v k i r j a n d u s .

- Guttenberg, H. v., *Lehrbuch der allgemeinen Botanik*, 1963.
- Molisch, H., Höfler, K., *Anatomie der Pflanze*, 1961.
- Strasburger, E., *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*, 27. Aufl., 1958.
- Troll, W., *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, I Teil*, 1954.
- Федоров, А.Л., Кирпичников, М.Э. и др., *Атлас по описательной морфологии высших растений*, Лист. 1956.
- Серебряков, И.Г., *Морфология вегетативных органов высших растений*, 1952.

S i s u k o r d .

Eessõna	3
LEHE ARENEMINE JA VÄLISEHITUS.	4
Lehe arenemine	4
Lehe osad ja suurus	6
Lehe roodumine	12
Lehelaba lõhestamine.	13
Liitlehed	13
Leheroots, lehetupp, abilehed	17
LEHESTIK	22
Leheseis	22
Idulehed, esilehed, järglehed	24
Alalehed, pärislehed, kõrglehed	25
Erilehisus.	26
LEHE SISEEHITUS.	28
Epidermis	28
Mesofüll.	29
Juhtkude.	31
Tugikude.	32
Valguse- ja varjulehed.	33
Lehe funktsioonid	35
Lehtede iga ja varisemine	37
LEHE EHITUSE ERITÜÜBID	40
Kserofüüdi lehe ehitus.	40
Okka ehitus	43
Veetaimede lehtede ehitus	45

LEHE MUUDENDEID	46
Astlad, köitraad, fülloodid.	46
Putuktoiduliste taimede lehed.	47
LEHE KASUTAMINE	50
KIRJANDUS	52

Тартуский государственный университет
СССР, г. Тарту, ул. Пилкооли, 18

А. Калда

ЛИСТ РАСТЕНИЙ
На эстонском языке

Vastutav toimetaja H. Trass
Korrektor A. Norberg

TRÜ rotaprint 1964. Trükipoognaid 4,3.

Arvestuspoognaid 3,2. Trükiarv 400.

Paljundamisels antud 30. I 64.

MB 00315. Tell.nr. 1260.

Hind 10 kop.