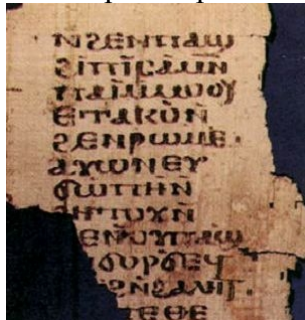


## AUGU AUDI UN ORGĀNI. AUGU PRIMĀRĀ UN SEKUNDĀRĀ UZBŪVE

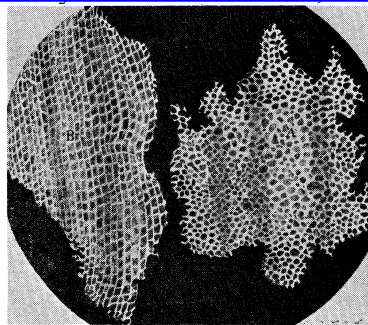
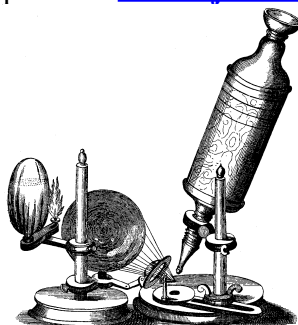
Analītiska izpratne par augiem sākusi veidoties jau pirms ~5000 gadu, kad senajā Ēģiptē izdarīti pirmie pieraksti par augiem (1.1.attēls).



1.1. attēls. Pirmie pieraksti par augiem senās Ēģiptes rakstos.

372. - 287. p.K. Grieķu zinātnieks **Teofrasts no Eresas** (Aristoteļa labākais skolnieks) darbos "Par augu vēsturi" un "Par augu augšanu" apraksta ~ 500 augu sugas, šo augu ģeneratīvo un veģetatīvo vairošanos un praktisko izmantošanu. Viņš atzīmē, ka augs sastāv no saknes, lapām, pumpuriem, ziediem un augļiem, apraksta augu dzīvības formas - kokus, krūmus, viengadīgus un daudzgadīgus lakstaugus.

Nākamie posmi izpratnes par augu veidošanā saistāmi ar mikroskopa izgudrošanu. Būtisku ieguldījumu šajā virzienā devuši nīderlandiešu optiķis [Zahariass Jansens \(Zacharias Janssen, 1588 – 1631\)](#), angļu fiziķis, ķīmiķis, matemātiķis un izgudrotājs [Roberts Huks \(Robert Hooke, 1635 – 1703\)](#) (1.2.attēls), nīderlandiešu apģērbu tirgotājs, izgudrotājs, dabas pētnieks [Antonijs van Lēvenhuks \(Antony van Leeuwenhoek, 1632 – 1723\)](#).



1.2.attēls. Roberta Huka 1660.gadā konstruētais mikroskops un ar tā palīdzību iegūtais korķa šūnu attēls.

Par modernās augu uzbūves pētīšanas pamatlicējiem jāuzskata angļu dabaszinātnieks [Nemija Grū \(Nehemiah Grew, 1641 – 1712\)](#) un itāļu medicīnas profesors [Marčello Malpigi \(Marcello Malpigi, 1628 – 1694\)](#), kuri savus pētījumus veica apmēram vienā laikā un apmainījās ar vēstulēm par saviem atklājumiem. N.Grū savas publikācijas apvienoja vienā darbā "Anatomy of Plants" (Augu anatomija), kurš sastāvēja no četrām grāmatām, savukārt M.Malpigi atklāja koksnes vadaudu spirālveida uzbiezīnājumus un atvārsnītes, un 1679.gadā (pēc dažiem literatūras avotiem 1675. gadā) publicēja monumentālu darbu "Anatomia plantarum" (Augu anatomija).

Amerikāņu botāniķis **Johans Jakobs Bernardi** (Johann Jakobs Bernardi, 1774 – 1850) atklāj koksnes vadaudu gredzenveida uzbiezīnājumus. Misūri Botāniskā dārza kolekcijas "nagla" ir [Bernardi herbārijs ar 62000 paraugu](#).

1838. gadā vācu botāniķis [Matias Šleidens \(Matthias Schleiden, 1804 – 1881\)](#) un zoologs

[Teodors Švanns \(Theodor Schwann, 1810 – 1882\)](#) formulē **šūnu teoriju**, saskaņā ar kuru visi audi un visi dzīvie organismi sastāv no šūnām. Šī teorija joprojām ir viena no bioloģijas pamatkoncepcijām.

1850. gadā vācu botāniķis, bakteriologs un mikrobiologs [Ferdinands Kohns \(Ferdinand Cohn, 1828 – 1898\)](#), izvirza ideju, ka augu un dzīvnieku šūnu protoplazma ir būtiski līdzīga.

1925. gadā amerikāņu citologs [Edmunds B. Vilsons \(Edmund B. Wilson, 1856 – 1939\)](#) iegūst mūsdienu izpratnē klasisku šūnas attēlu ar modernu gaismas mikroskopu. Tajā atzīmēti *šūnapvalks, citoplazma, plastīdas, mitohondriji, vakuolas, kodols ar kodoliņiem, Goldži aparāts un centriolas*.

1961. gadā beļģu bioķīmiķis un embriologs [Žans Brašē \(Jean Louis Auguste Brachet, 1909 – 1998\)](#) publicē pirmo šūnas attēlu, kas iegūts ar elektronu mikroskopa palīdzību.

Augu uzbūve ir organizēta vairākos līmeņos.

1. Augu, tāpat kā citu dzīvo organismu mazākā dzīvā uzbūves pamatvienība ir **šūna**. Augu šūnas ir ļoti dažādas, un šī daudzveidība saistīta ar funkcijām, ko šūnas izpilda augu organismā.
2. Šūnu grupas, kas līdzīgas pēc izcelšanās, vienādas pēc uzbūves un augā pilda vienādas fizioloģiskās funkcijas sauc par **augu audiem**. Audi savstarpēji atšķirīgi pēc izcelšanās ontogēnēzē un filoģenēzē, pēc šūnu uzbūves un formas, kā arī funkcijām.
3. Augu audi savukārt ir organizēti lielākās funkcionējošās vienībās, ko sauc par **orgāniem**.

## 1. AUGU AUDI

Audus veidojošās šūnas rodas, daloties vienai vai vairākām šūnām un tās citu ar citu saistītas jau no to izcelšanās brīža. Audus pēta histoloģija – mācība par audiem (gr. *histos* – audi, *logos* – mācība).

Pēc šūnu formas audus iedala **parenhimatiskos audos**, kurus veido parenhimatiskas šūnas, un **prozenhimatiskos audos**, kuri sastāv no prozenhimatiskām šūnām. Ja audus veido viena tipa šūnas, tos sauc par **vienkāršiem audiem**, bet, ja dažādu tipu šūnas, tad – par **saliktiem audiem**.

Ja šūnas, kas veido audus, sakārtotas blīvi, audus sauc par **blīviem audiem**, bet, ja starp šūnām ir lielas starpšūnu telpas, audus sauc par **irdeniem audiem**. Atkarībā no tā, vai audus veido dzīvas vai nedzīvas šūnas, tos iedala **dzīvos** un **nedzīvos audos**. Raksturojot augu audus, dažkārt uzsver šūnapvalka ķīmiskā sastāva īpatnības, piemēram, **pārkoksnējušies audi, pārkorķojušies audi, pārglotojušies audi** u. c.

Visbiežāk augu anatomijā augu audus iedala pēc to diferencēšanās pakāpes:

- **veidotājaudos** jeb **meristēmās**,
- **pastāvīgajos** jeb **diferencētajos audos**.

### 1.1. Veidotājaudi

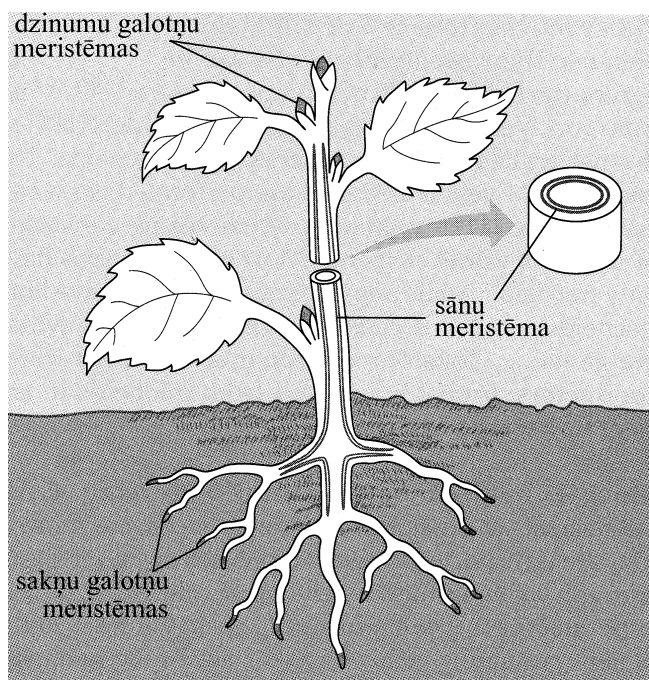
No veidotājaudu jeb meristēmas šūnām visā auga dzīves laikā, tām daloties, veidojas jaunas šūnas. Tādējādi augu organisms, pielāgodamies videi, aug un attīstās.

Veidotājaudi jeb meristēmās ir audi, kas dod sākumu citiem — pastāvīgajiem audiem. Visi

pastāvīgie audi cēlušies no veidotājaudiem. Veidotājaudu šūnai daloties, viena meitšūna saglabā meristēmas īpašības, bet otra kļūst par pastāvīgo audu šūnu - palielinās šūnas apjoms, izmainās forma, notiek izmaiņas šūnapvalka ķīmiskajā sastāvā utt. Pēc atrašanās vietas meristēmas iedala **galotņu** jeb **apikālajā meristēmā**, **iestarpinātajā** jeb **interkalārajā meristēmā** un **sānu** jeb **laterālajā meristēmā**.

Veidotājaudi sastāv no salīdzinoši nelielām, blīvi sakārtotām šūnām, kurās ir protoplasts un samērā liels kodols. Meristēmu šūnu forma var būt ļoti dažāda, taču visbiežāk tās ir parenhimatiskas šūnas ar izodiametrisku; daudzstūru formu, retāk izstieptas prizmas.

Auga augšana ir atkarīga no meristēmu atrašanās vietas augā (1.3.attēls). **Galotņu** jeb **apikālās meristēmas** atrodas sakņu un dzinumu (pumpuru) galotnēs un nodrošina augu augšanu garumā. Šo augu orgānu stieņšanos sauc par augu **primāro augšanu** un tā nodrošina sakņu augšanu un nostiprināšanos augsnē, kā arī vasas augšanu gaismas virzienā. Lakstaugiem raksturīga tikai primārā augšana. Kokaugiem savukārt pēc zināma laika sākas **sekundārā augšana** - sakņu un vasas pāresnīšanās, tām vienlaicīgi arī augot garumā. Augu sekundāro augšanu nodrošina **sānu** jeb **laterālās meristēmas**, kuras šūnas vasā un saknēs sakārtojušās cilindruveidīgi (1.3.attēls).



1.3.attēls. Galotņu un sānu meristēmu atrašanās vietas augā.

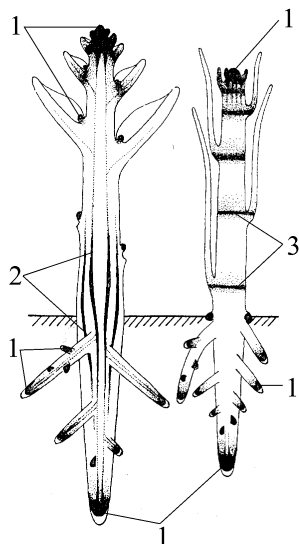
Galotņu jeb apikālās meristēmas atrodas dzinumu un sakņu galos un nodrošina augu primāro augšanu - augšanu garumā. Kokaugiem, arī dažiem lakstaugiem saknēs un stumbros ir sānu jeb laterālās meristēmas, kas nodrošina augu sekundāro augšanu - augšanu resnumā.

Dažkārt galotnes meristēma primārās augšanas gaitā var atdalīties no rašanās vietas un starp atdalījušos meristēmu un galotnē palikušo meristēmu izveidojas pastāvīgie audi. Šādu augšanu sauc par iestarpināto jeb interkalāro augšanu, bet meristēmu, kas auga attīstības gaitā atdalījušies no galotnes meristēmas - par **iestarpināto** jeb **interkalāro meristēmu** (1.4.attēls, 3). Tādējādi auga primāro augšanu jeb augšanu garumā vienlaicīgi var nodrošināt divas meristēmas - galotnes un iestarpinātā meristēma. Augiem, kuru attīstībai raksturīga iestarpinātā meristēma (graudzālēm), noteiktā ontogēnēzes etapā galotnes meristēma pārtrauc savu darbību, jo attīstās ģeneratīvie orgāni. No šī brīža auga augšanu garumā nodrošina tikai iestarpinātā meristēma. Iestarpinātā meristēma nodrošina katra atsevišķa posma (un līdz ar to visa auga) augšanu garumā, un tā atrodas katra posma bazālajā daļā. Iestarpinātajai meristēmai ir svarīga nozīme augu dzīvē:

- augs var vienlaicīgi augt uz ziedēt - tā ir svarīga bioloģiska īpašība augiem ar īsu

veģetācijas periodu, piemēram, graudzālēm;

- iestarpinātā meristēma nodrošina veldrē sakritušu graudzāļu stumbru pacelšanu. Sevišķi būtiska šī problēma ir labībām, kuru selekcija tiek attīstīta, lai palielinātu augu ražu. Tomēr augu stumbru mehāniskā izturība šādos gadījumos izrādās nepietiekama, lai šo graudu masu noturētu. Augi sakrīt veldrē. Šādiem augiem intensīvi sāk dalīties iestarpinātās meristēmas šūnas, kas vērstas pret zemes centru.



1.4.attēls. Galotņu, sānu un iestarpināto meristēmu atrašanās vietas (Braune et al., 1999).

1 - galotnes meristēmas, 2 - sānu meristēmas, 3 - iestarpinātās meristēmas

## 1.2. Pastāvīgie audi

Pastāvīgos audus iedala pēc to anatomiskās uzbūves un veicamajām funkcijām. Izšķir:

- segaudus,
- mehāniskos audus,
- vadaudus,
- izdalītājaudus,
- vēdinātājaudus,
- uzsūcējaudus,
- asimilētājaudus,
- uzkrājējaudus,
- pamataudus.

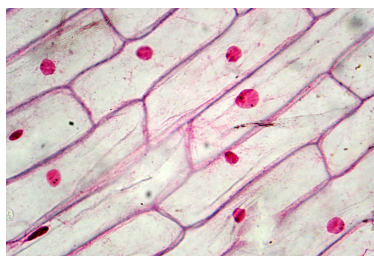
### 1.2.1. Segaudi

Segaudi klāj auga orgānus no ārpuses, saista augus ar vidi un veic aizsargfunkciju. Segaudi ir primāri, sekundāri un terciāri. Pie primārajiem segaudiem pieskaita **epidermu**, pie sekundārajiem - **peridermu**, bet pie terciārajiem – **krevi** (1.5. attēls).

Segaudi attīstās uz augu orgānu virsmas, un to galvenā funkcija ir aizsargfunkcija. Segaudi aizsargā audus no pārmērīgiem ūdens zudumiem, pārāk spilgta apgaismojuma, krasām temperatūras maiņām, sīkiem mehāniskiem bojājumiem, no putekļiem, sodrējiem, kā arī no fitopatogēnu iekļūšanas auga organismā. Bez tam segaudi nodrošina gāzu maiņu ar apkārtējo vidi. Caur segaudiem augi var uzņemt arī barības vielas. Daļa segaudu, piemēram, epiderma, sastāv tikai no dzīvām šūnām, turpretī citus segaudus (peridermu un krevi) veido gan dzīvas, gan nedzīvas šūnas.

Augu attīstības sākumā epiderma sedz visas auga daļas - lapas, stumbru un sakni, izņemot saknes uznavu un augšanas konusus. Daudzgadīgajiem augiem jau otrajā gadā primāros segaudus - epidermu nomaina sekundārie segaudi - periderma. Tikai uz lapām epiderma

saglabājas visu dzīves laiku. Savukārt peridermu vēlāk nomaina terciārie segaudi - kreve.



A



B

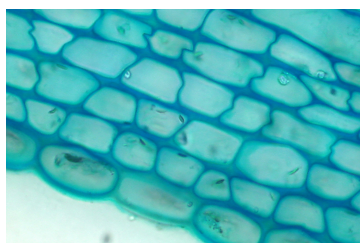


C

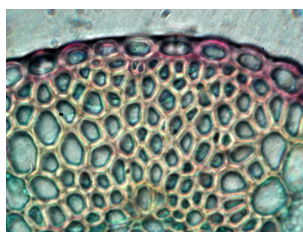
1.5. attēls. Segaudi. A – epiderma, B – periderma nomaina epidermu, C - kreve

### 1.2.2. Mehāniskie audi

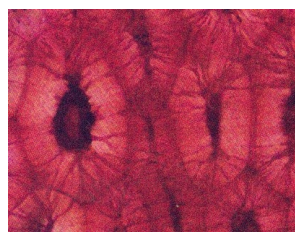
Visiem augu orgāniem un līdz ar to arī šūnām, no kā sastāv šie orgāni, piemīt mehāniska izturība. Jauniem augu orgāniem, kuros vēl nav notikusi meristematisko audu diferencēšanās, mehānisko izturību piedod celulozes šūnapvalks un šūnas iekšējais spiediens - turgors. Šūnām, kas piesātinātas ar ūdeni, ir noteikts spraugums; tās labi saglabā savu formu un apjomu, bet līdz ar to arī augu orgāna un visa auga formu un apjomu. Ūdenī vai lielā mitrumā augošiem augiem nav īpašu audu, kas piedotu tiem mehānisko izturību. Šajos ekoloģiskajos apstākļos šūnu turgors un celulozes šūnapvalka izturība, kā arī lielās starpšūnu telpas (vēdinātājaudi) pilnīgi nodrošina augu formas saglabāšanos un attiecīgo stāvokli telpā. Parasti sauszemes augiem, it īpaši kokaugiem, jānotur milzīga masa, jāiztur vēja brāzmas, vētras, snieguni, lietus u.c. Celulozes šūnapvalks un šūnas turgors šajos apstākļos vairs nevar nodrošināt augam nepieciešamo mehānisko izturību, un attīstās speciālas šūnas un audi, kas augu organismā izpilda mehānisko funkciju, t. i., padara to izturīgāku. Šos specializētos audus augu organismā sauc par *mehāniskajiem audiem* jeb *balstaudiem*. Mehāniskie audi atrodas visos sauszemes augu orgānos. Augu daļās, kas stipri aug garumā, piemēram, stumbros, arī mehāniskie elementi ir izstiepti - prozenhimatiski. Tiem augu orgāniem, kuri nestiepj garumā, mehāniskie elementi ir vairāk vai mazāk izodiametriski - parenhimatiski. Parenhimatiskas šūnas parasti atrodas augļos, lapās. Taču šis raksturojums ir relatīvs, jo nereti stumbrā var atrast parenhimatiskus, bet lapās - prozenhimatiskus mehāniskos elementus. Mehānisko audu raksturīgākā īpatnība ir tā, ka mehānisko izturību tiem piedod uzbiezinātais šūnapvalks. Atkarībā no šūnu formas, šūnapvalka uzbiezinājuma veida un ķīmiskā sastāva mehāniskos audus iedala divās grupās - **kolenhīmā** un **sklerenhīmā** (1.6. attēls).



A



B



C

1.6. attēls. Mehāniskie audi. A – kolenhīma (plātņu kolenhīma, *saulgriezies stumbrs*), B, C – sklerenhīma (B - sklerenhīmas šķiedras, *kukurūzas stumbrs*, C – sklereīdas – akmensšūnas, *bumbiera auglis*).



### 1.2.3. Vadaudi

Dzīvajos augos notiek nepārtraukta ūdens un tajā izšķīdušo vielu pārvietošanās.

Vielu transports augā iedala trīs līmeņos:

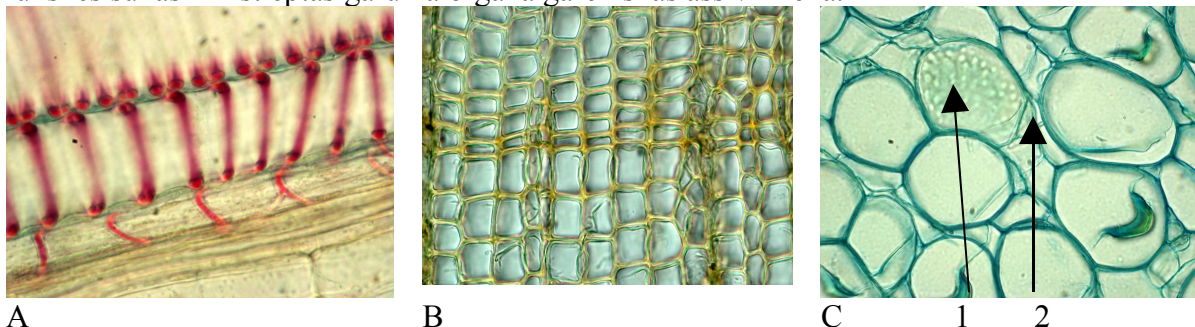
- vielu uzņemšana un izdalīšana, ko veic atsevišķas šūnas, piemēram, minerālvielu ūdens šķīduma uzņemšana ar sakņu šūnām,
- vielu tuvais transports starp šūnām audu un orgānu līmenī, piemēram, cukuru šķīdumu transports no lapas mezofila šūnām uz lūksnes sietstobriem,
- vielu tālais transports pa lūksnes un koksnes vadaudiem auga organisma līmenī, kas raksturīgs tikai vaskulārajiem augiem.

Vielu tālais transports notiek pa specializētiem vadaudiem - vadaudu šūnām vai to sistēmām, kas ir specializējušies transporta funkciju veikšanai un tādēļ šīs vadaudu šūnas parasti ir izstieptas.

Vaskulāro augu vadaudi ir specializēti un tos sauc par **koksni (ksilēmu)** un **lūksni (floēmu)** (1.7. attēls). Pa koksnes vadaudiem *trahejām* un *traheīdām* no saknēm augšupejošā plūsmā tiek transportēti galvenokārt ūdens, minerālvielas, mazliet organiskā slāpekļa, kā arī fitohormoni. Pa lūksnes vadaudiem *sietstobriem* pārvietojas dažādi organisko un neorganisko vielu šķīdumi, galvenokārt virzienā no lapām uz citām auga daļām.

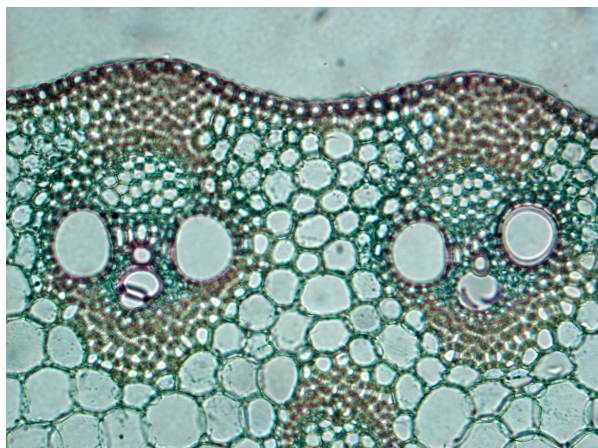
Aplams ir apgalvojums: pa koksni augšupejošā plūsma tiek transportēts minerālvielu ūdens šķīdums, bet pa lūksni lejupejošā plūsmā - organisko vielu šķīdumi. Pavasarī pa kokaugu koksnes vadaudiem pārvietojas cukuru šķīdumi (bērzu sulas) un tikpat labi pa sietstobriem nepieciešamības gadījumā var pārvietoties minerālvielu šķīdumi.

Sakarā ar šo fizioloģisko funkciju - vielu transportēšanu auga organismā - kā koksnes, tā arī lūksnes šūnas ir izstieptas garumā orgāna gareniskās ass virzienā.



1.7.attēls. Vadaudi – koksne (A, B) un lūksne (C). A – gredzenveida un spirāliskās trahejas saulgriezies stumbra gargriezumā, B – traheīdas priedes stumbra šķērsgriezumā, C – lūksne ķirbja stumbra šķērsgriezumā (1 – sietstobrs, 2 – pavadijājšūna).

Lakstaugiem vadaudu elementi bieži ir sakopoti vadaudu kūlīšos, bet kokaugiem vadaudu kūlīši sastopami lapās (lapu dzīslas), ziedu vainaglapās un stumbros un saknēs, kam raksturīga primārā uzbūve (1.8. attēls).



1.8. attēls. Vadaudu kūlīši kukurūzas stumbra šķērsgriezumā.

### 1.2.4. Izdalītājadi

Daudzu augu orgānos izdalās pienam līdzīgs šķīdums - *latekss* jeb auga *piensula*, kas ir īpašu anatomisku veidojumu - **pientvertņu** un **pieneju** šūnsula. Pientvertnes var atrasties visos augu orgānos - saknēs, stumbkā, lapās.

Zināmas apmēram 12 500 augu sugas no 900 ģintīm, kas satur piensulu. Bieži vien augiem, kuriem stipri attīstīti piestobri, vāji vai pat nemaz neattīstās sietstobri, piemēram, miega magonei (1.9.attēls A). Līdz ar to piestobrus dažkārt var pieskaitīt arī vadaudiem. Bez tam piensula veic aizsargfunkciju.

Augu piensulu cilvēks izmanto praktiskām vajadzībām. Rūpnieciski vissvarīgākā ir piensula, kas satur kaučuku. Nozīmīgākais kaučukaugs ir Brazīlijas heveja (1.9.attēls B), kuras piensula satur 40...50% kaučuka.

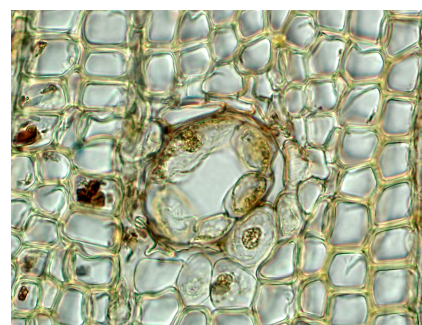
Augu izdalītājadi ietver ne tikai audus, bet arī atsevišķas izdalītājšūnas jeb dziedzeršūnas, kas izdala sveķus (1.9.attēls C), ēteriskās eļļas, gļotvielas un citus sekretus.



A



B



C

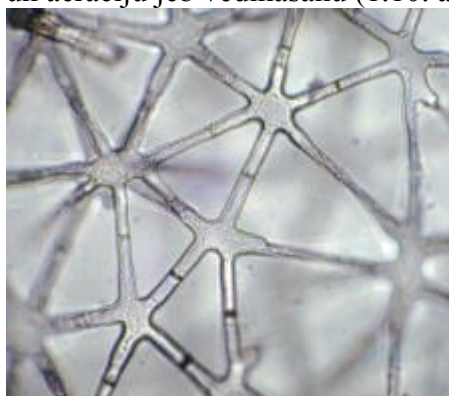
1.9.attēls. Izdalītājadi. A – miega magones (*Papaver somniferum*) auglis un tā izdalītā piensula, B – Brazīlijas hevejas (*Hevea brasiliensis*) piensulas iegūšana, C – sveķu aile priedes stumbra šķērsgriezumā.

### 1.2.5. Vēdinātājadi

Par **vēdinātājajiem** jeb **aerenhīmu** sauc audus, starp kuru šūnām atrodas lielas starpšūnu telpas, kas pildītas ar gaisu. Aerenhīma ir sevišķi labi attīstīta ūdensaugiem un purvos augošiem augiem, kuru saknes un sakneņi aug mitrā un slapjā substrātā, kur ir ļoti maz skābekļa. Atmosfēras gaiss, kas iekļūst augā caur atvārsnītēm un lenticelēm, pa vēdinātājajiem



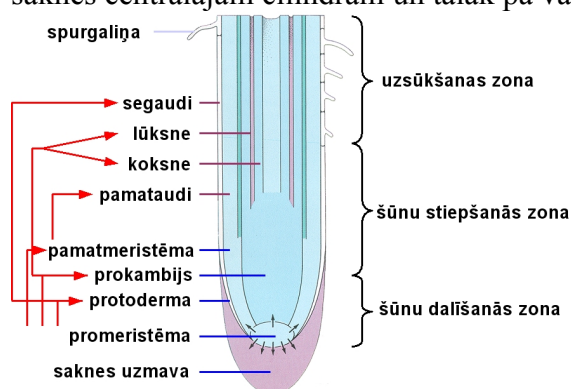
nokļūst līdz visām stumbra un sakņu šūnām, tādējādi apgādājot tās ar nepieciešamo skābekli. Pa vēdinātājaudu sistēmu atmosfērā tiek izvadīta arī ogļskābā gāze, kas izdalās šūnu elpošanas procesā. Aerenhīma augā nodrošina visa auga organisma apgādi ar skābekli un aerāciju jeb vēdināšanu (1.10. attēls).



1.10. attēls. Vēdinātājaudi doņa *Juncus* serdē.

### 1.2.6. Uzsūcējaudi

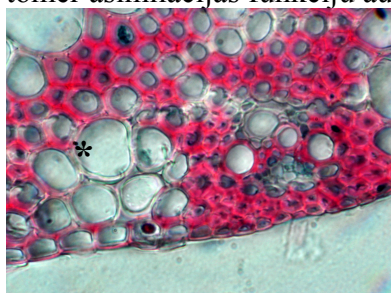
Barības vielas no vides augs var uzsūkt ar visu virsmu vai ar noteiktiem orgāniem. Ūdensaugi barības vielas uzņem ar visu virsmu, savukārt sauszemes augi ūdenī izšķīdušās minerālvielas parasti uzņem no augsnes ar sakņu spurgaliņām visā saknes uzsūcējzonā (1.11. attēls). Uzņemtās barības vielas no spurgaliņām tālāk caur mizas parenhīmu nokļūst līdz saknes centrālajam cilindram un tālāk pa vadaudiem — trahejām un traheidām līdz lapām.



1.11. attēls. Saknes gargriezuma shēma. Uzsūcējaudi – saknes uzsūkšanas zona ar spurgaliņām.

### 1.2.7. Asimilētājaudi

Asimilētājaudi ir audi, kad augā nodrošina asimilētājfunkciju – fotosintēzes procesam nepieciešamās ogļskābās gāzes fiksēšanu (1.12. attēls). Asimilācijas audu šūnām raksturīga hloroplastu – zaļo plastīdu klātbūtne. Tā kā fotosintēzes procesam nepieciešama gaisma, tad asimilētājaudi atrodas auga ārējās daļās vai tieši zem tām. Galvenais asimilētājorgāns ir lapa, tomēr asimilācijas funkciju augā veic ikviena tā zaļā daļa.



1.12. attēls. Asimilētājaudi rudzu stumbrā (\*).

### 1.2.8. Uzkrājējaudi

Uzkrājējaudu šūnās uzkrājas rezerves barības vielas, to šūnas parasti ir izodiametriskas, irdeni sakārtotas, ar starpšūnu telpām.

Uzkrājējaudi var veidoties ikvienā augu orgānā - saknēs (bietēm, burkāniem, kāļiem), bumbuļos (kartupeļiem), gumos (dālijām), sakneņos (ložņu vārpatai, kalmēm), stumbros (kaktusiem), lapās (kāpostiem), sīpolos (sīpolam), dažkārt pat ziedkopās (puķkāpostiem). Sevišķi bagātas ar uzkrājējaudiem ir sēklas un augļi (1.13.attēls).

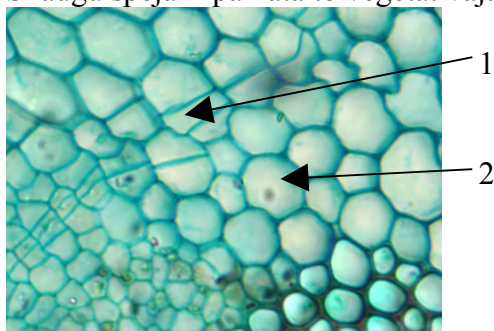


1.13. attēls. Uzkrājējaudi tomāta auglī.

### 1.2.8. Pamataudi

Pamataudi jeb parenhīma ir filoģenētiski paši vecākie augu audi. Pamataudi sastāda lielu daļu auga organisma. No ārpusē to sedz segaudi, caurauž vadaudi, balstaudi, izdalītājadi. Pamataudi aizņem lapas lielāko daļu, stumbros tie veido serdi, serdes starus, primāro mizu un atsevišķām grupiņām atrodas lūksnē un koksnē; tie veido augļu, sulīgo sakņu, sakneņu, bumbuļu, sīpolu un gurnu galveno masu. Tiem raksturīgas lielas starpšūnu telpas. Pamataudu šūnu šūnapvalki ir plāni, no celulozes, retumis tie pabiezinās un nedaudz pārkoksnejas. Šūnas parasti dzīvas, ar protoplazmu, kodolu, plastīdām un vakuolām.

Pamataudi kā vismazāk diferencēti audi katrā vietā spēj atgriezties meristematiskā stāvoklī, tādēļ iespējams no atsevišķas auga daļas reģenerēties visam auga organismam (1.14.attēls). Šī augu spēja ir pamatā to veģetatīvajai pavairošanai jeb klonēšanai.



1.14.attēls. Meristēmas veidošanās saulgriezes stumbrā pamataudu dediferenciācijas rezultātā. 1 – jaunveidotās meristēmas šūnas, 2 – pamataudu šūna.

## 2. AUGU ORGĀNI

Augu organisms ir ilgstoša evolūcijas procesa rezultāts, kurā izveidojušās morfoloģiskas un fizioloģiskas atšķirības starp atsevišķām augu organisma daļām – attīstījušies augu orgāni. Sākotnēji botāniķi uzskatīja, ka augam ir daudz orgānu, bet turpmāk to skaitu reducēja līdz trim – **saknēm, stumbram un lapām**.

Stumbra, lapu un sakņu savstarpējās attiecības, kā arī to attiecības ar augu kopumā līdz pat mūsdienām ir botānikas aktuālākā problēma. Ja augi ilgstoša evolūcijas procesa rezultātā izveidojušies no uzbūves ziņā ļoti primitīviem sauszemes augiem, tad filoģenētiski lapai, stumbram un saknei jābūt tuvu radniecīgiem. Saknes un vasa arī veido vienotu struktūru, un tiem ir daudz kopīgu iezīmju kā formas, anatomiskās uzbūves, tā arī funkciju un augšanas rakstura ziņā.

**Saknes** galvenā funkcija ir auga nostiprināšana augsnē un ūdens un minerālvielu

uzņemšana.

**Stumbrs** nodrošina auga lapotnes, arī ziedu un augļu, noturēšanu, kā arī vielu transportēšanu no saknēm uz lapām un otrādi.

**Lapu** galvenā funkcija ir asimilētājfunkcija.

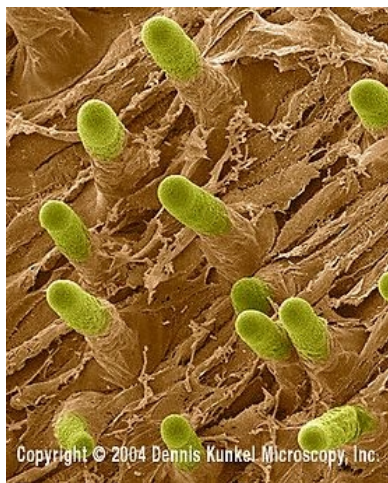
Tajā pat laikā visi orgāni var veikt arī dažādas papildfunkcijas – saknē notiek vielu sintēze un uzkrāšana, ar saknēm augs var balstīties, pieķerties dažādām virsmām, arī stumbrā var uzkrāties dažādas vielas, savukārt lapas nodrošina arī transpirāciju, aizsargfunkciju, un arī lapās var uzkrāties rezerves barības vielas.

## 2.1. Sakne

Augu saknes anatomiskā uzbūve cieši saistīta ar galvenajām tās funkcijām: 1) auga nostiprināšanu augsnē, 2) ūdens un minerālvielu uzņemšanu no substrāta. Saknes centrālajā daļā atrodas mehāniskie audi, kas padara sakni stiepes izturīgu. Uzsūcējfunkciju auga sakne pilda ar *epiblēmu* — saknes primārajiem segaudiem, tomēr visintensīvāk ūdens un tajā izšķīdušo minerālvielu uzņemšana notiek saknes uzsūcējzonā, kurā saknes segaudiem izveidojušies daudz viensūnas izaugumu - spurgaliņu<sup>1</sup> (2.1.attēls). Saknei ir radiāla simetrija, kas skaidri izteikta saknes primārajā uzbūvē. Sakne, līdzīgi stumbram, spēj augt garumā un zaroties, tādējādi nodrošinot funkciju labāku izpildi.

No augsnes uzņemtais ūdens un tajā izšķīdušās minerālvielas pārvietojas pa saknes koksnes elementiem uz to patēriņa vietām augā. Augu saknēs sākas barības vielu augšupejošā plūsma pa koksni un beidzas lejupejošā plūsma, kas pa lūksnes elementiem pievada sakņu normālai funkcionēšanai nepieciešamās organiskās vielas.

Saknes uzbūve aplūkojama auga primārās un sekundārās augšanas kontekstā.



2.1. attēls. Saknes uzsūcējzona ar spurgaliņām<sup>2</sup>.

## 2.2. Stumbrs

Tipisks stumbrs ir auga virszemes veģetatīvais orgāns, kas anatomiski un fizioloģiski saista auga uzsūcējsistēmu - saknes un asimilācijas sistēmu - lapas. Pa stumbru no saknēm uz lapām pārvietojas ūdens un tajā izšķīdušās minerālvielas, bet no lapām un rezerves barības vielu uzkrājējorgāniem uz patēriņa un uzkrāšanās vietām - organiskās vielas, kas radušās lapās fotosintēzes procesā.

Augstāko augu stumbram raksturīgas vairākas kopīgas iezīmes: stumbrs ar galotnes

<sup>1</sup> Spurgaliņu nozīmi sakņu uzsūcošās virsmas palielināšanā apstiprina arī fakts, ka 4 mēnešus vecam labi sacerojušam rudzu augam, kas audzēts optimālos apstākļos, sakņu kopskaits ir ~13800000 ar kopējo virsmu 232 m<sup>2</sup>, savukārt spurgaliņu kopskaits - ~14 miljardi ar kopējo virsmu ~399 m<sup>2</sup>. Tādējādi kopējais sakņu un spurgaliņu laukums bijis 631 m un tās augušas 0.05 m<sup>3</sup> augsnes.

<sup>2</sup> © Dennis Kunkel

meristēmu, kas atrodas augšanas konusā, ilgstoši aug garumā; uz tā sakārtotas lapas; stumbrs var sazaroties, tam ir aktinomorfa uzbūve un vairākas simetrijas plaknes.

Ikvienu augu stumbrs izpilda divas galvenās funkcijas: 1) organisko un neorganisko vielu transporta funkciju, 2) mehānisko funkciju.

Sakarā ar šo funkciju veikšanu augu stumbram ir ļoti labi attīstīta vadaudu sistēma un mehānisko audu sistēma. Mehānisko audu sistēma orientē stumbru telpā, kā arī nodrošina izturību pret dažādu vides apstākļu iedarbību - vēju, lietu, sniegu utt. (2.2. attēls). Mehānisko izturību stumbram piedod ne vien koksnes elementi, bet arī specializētie mehāniskie audi.



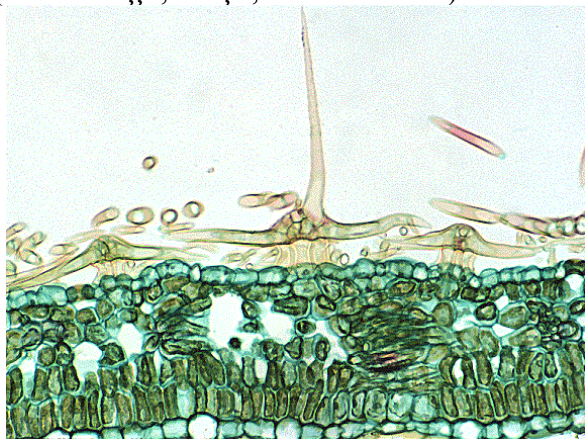
2.2. attēls. Bērza stumbrs

Stumbra uzbūve aplūkojama augu primārās un sekundārās uzbūves kontekstā.

### 2.3. Lapa

Tipiska augu lapa ir vasas sānu izaugums un tā sastāv no lapas plātnes un lapas kāta. Atšķirībā no stumbra un saknes, kuru uzbūvei raksturīga radiālā simetrija, tipiskai lapai ir divpusēja jeb bilaterāla simetrija – tai ir virspuse un apakšpuse (2.3. attēls). Lapa ir fotosintēzes un transpirācijas orgāns - tās audos norisinās fotosintēzes process. Lapa veic arī transpirāciju un gāzu maiņu ar vidi. Fotosintēzes produkti parasti neuzkrājas lapā, bet pārvietojas uz citiem augu orgāniem. Sakarā ar veicamajām funkcijām lapā attīstījušies arī attiecīgie audi – asimilētājadi, segaudi, vadaudi un mehāniskie audi. No meristematiskajiem audiem vispirms izveidojas lapas vadaudi, bet pēc tam veidojas pārējie lapas audi.

Bez minētajiem četriem tipisko audu veidiem lapā ir atsevišķas šūnas vai šūnu grupas — sklereīdas, pientvertnes, vielu maiņas procesā radušās atkritumvielu vai specifisku vielu (ēterisko eļļu, sveķu, miecvielu u.c.) uzkrāšanās vietas.



2.3. attēls. Lapas uzbūve. Sudrabkārklā *Elaeagnus angustifolia* lapas šķērsgriezums.

### 3. AUGU PRIMĀRĀ UN SEKUNDĀRĀ UZBŪVE

No meristēmas jeb veidotājaudu šūnām visā auga dzīves laikā, tām daloties, veidojas jaunas šūnas. Tādējādi augu organisms, pielāgodamies videi, aug un attīstās.

Vairums augu aug visu to dzīves laiku. Šādu augšanu sauc par **nedeterminēto augšanu**. Vairumam dzīvnieku, savukārt, raksturīga **determinētā augšana**, t.i., tie pārstāj augt, tiklīdz ir sasnieguši noteiktus izmērus. Interesanti, ka augiem vienlaicīgi var būt pārstāvēti abi augšanas tipi - ja visam augam raksturīga nedeterminētā augšana, tad atsevišķiem tā orgāniem - lapām, ziediem - raksturīga determinētā augšana - pēc noteiktu izmēru sasniegšanas tie pārstāj augt.

Nedeterminētā augšana nenozīmē nemirstību - vairumam augu dzīves ilgums ir ģenētiski noteikts - arī nemainīgos, labvēlīgos apstākļos. Citiem augiem dzīves ilgumu nosaka vides apstākļi - ja šādi augi aug kontrolētos labvēlīgos temperatūras un gaismas apstākļos, ja tie ir pasargāti no kaitēkļiem un slimībām, tie var dzīvot daudz ilgāk, nekā dabīgos apstākļos.

Par **viengadīgiem augiem** sauc augus, kam viss dzīves cikls - no dīgšanas līdz atmiršanai, ieskaitot veģetatīvo augšanu, ziedēšanu un sēklu ražošanu - ilgst tikai vienu veģetācijas periodu. Viengadīgiem augiem pieskaitāmas daudzas savvaļas puķes, lauksaimniecības kultūras, kā labības un tauriņzieži (zirņi, pupas) u.c.

Par **divgadīgiem augiem** sauc augus, kam dzīves cikls - no dīgšanas līdz atmiršanai ilgst divus veģetācijas periodus un vienu ziemu starp tiem. Pirmajā gadā divgadīgie augi parasti sadīgst, kā arī veģetatīvi aug - uzkrāj rezerves barības vielas, bet otrajā gadā tie zied un ražo sēklas. Divgadīgiem augiem pieskaitāmas daudzas lauksaimniecības kultūras, kā kāposti, burkāni un bietes. Tā kā tie tiek izmantoti galvenokārt pārtikai, kā arī lopbarībai, tad tos novāc pirmā veģetācijas perioda beigās, bet, ja nepieciešams iegūt to sēklas, tad - pēc otrā veģetācijas perioda.

Par **daudzgadīgiem augiem** sauc augus, kam dzīves cikls ilgst daudzus gadus. Daudzgadīgiem augiem pieder koki, krūmi, kā arī daudzi lakstaugi. Daudzgadīgos lakstaugus sauc par **ziemcietēm**. Ziemcietēm pieskaitāmas daudzas graudzāles, sīpolpuķes, kā tulpes, fritillārijas u.c.

Augu nedeterminēto augšanu nodrošina dažādos orgānos esošie embrionālie audi, ko sauc par **veidotājaudiem** jeb **meristēmām**. Meristēmu šūnas nav specializējušās noteiktu funkciju veikšanai augā - to dalīšanās rezultātā veidojas jaunas šūnas, kas turpmākajā auga dzīves laikā veic kādu noteiktu funkciju - vielu transportu, orgānu balstīšanu, aizsargāšanu u.c. Tomēr daļa jaunveidojušos šūnu saglabā savas meristematiskās īpašības, lai turpinātu piedalīties auga organisma veidošanās procesā. Šūnas, kas pēc meristēmas šūnu dalīšanās saglabā savu meristematisko raksturu, sauc par **iniciālšūnām**, bet šūnas, kas specializējas - par **derivātšūnām**.

No **protodermas** - ārējās primārās meristēmas - veidojas **epiderma** - plāns primāro segaudu slānis - to veido viena šūnu kārtā. Ūdens un minerālvielu šķīdums, ko sakne uzņem, vispirms izkļūst cauri epidermai. Spurgaliņas saknes uzsūcējzonā ir epidermas vienšūnu izaugumi un tās stipri palielina sakņu uzsūcējvirsmu.

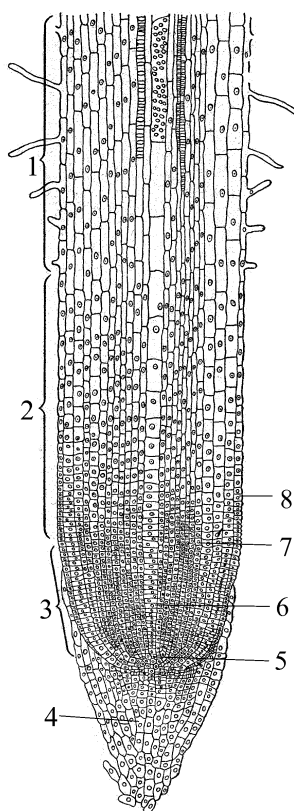
No **prokambija** veidojas orgāna – stumbra vai saknes - centrālā daļa - **centrālais cilindrs**, kurā izvietojušies vadaudi - lūksne un koksne. Vairumam divdīgļlapju koksnes stari, kuru skaits parasti ir lielāks par 2, centrālajā cilindrā izvietojušies starveidīgi, savukārt lūksnes grupas izvietojušās starp šiem stariem. Līdzīgs koksnes un lūksnes izvietojums ir arī viendīgļlapjiem, taču vadaudu staru skaits parasti ir lielāks Viendīgļlapju saknes centru parasti aizņem pamataudi - parenhīma, kas veido saknes serdi.

### 3.1. Sakņu primārā augšana

Saknes primārās augšanas rezultātā sakne nostiprinās augsnē. Saknes galotni klāj **saknes uzmava**, kas pasargā maigos galotnes meristēmas audus no mehāniskiem bojājumiem, saknei augot cauri abrazīvajām augsnes daļām. Saknes uzmavas šūnām raksturīga arī šūnapvalku pārļoļošanās, kas atvieglo saknes virzīšanos, samazinot berzi. Sakņu augšana garumā (primārā augšana) notiek sakņu daļās, kas atrodas tuvu galotnei. Saknes galotnei izšķir trīs zonas: šūnu dalīšanās zonu (augšanas konuss), šūnu stiepšanās zonu, saknes uzsūcējzonu (3.1.attēls).

3.1.attēls. Saknes primārā uzbūve (Braune et al., 1999):

1 - saknes uzsūcējzona, 2 - šūnu stiepšanās zona, 3 - šūnu dalīšanās zona, 4 - saknes uzmava, 5 - galotnes meristēma, 6 - prokambijs, 7 - pamatmeristēma, 8 - protoderma.



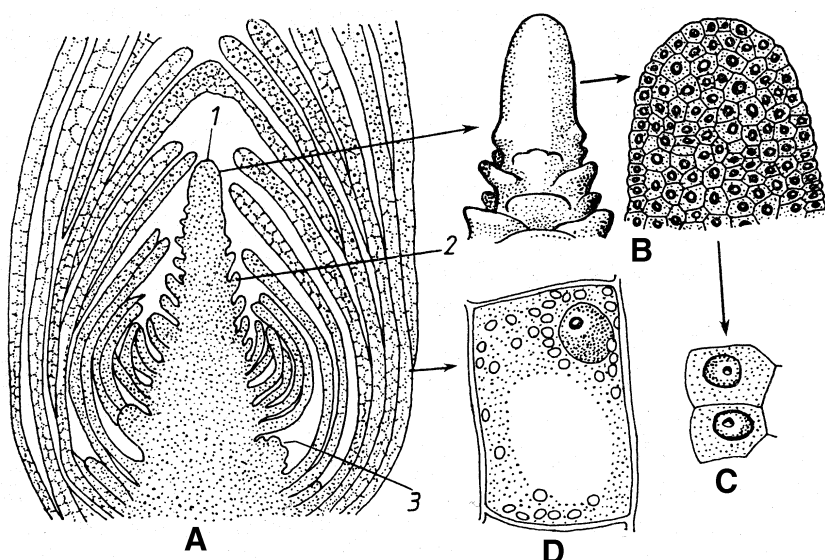
Saknes šūnu dalīšanās zonā ietilpst galotnes meristēma un tās atvasinājumi, ko sauc par **primārajām meristēmām**. Dalošies galotnes meristēmas šūnām, kas atrodas pašā saknes šūnu dalīšanās zonas centrā, veidojas primāro meristēmu šūnas, kā arī jaunas saknes uzmavas šūnas. Pašā galotnes meristēmas centrā atrodas saknes **snaudošais centrs**, kura šūnas dalās lēnāk, nekā citas meristemātiskās šūnas. Snaudošā centra šūnas ir relatīvi izturīgas pret radiāciju un toksiskām ķīmikālijām, tāpēc nepieciešamības gadījumā tās atjauno bojāto meristemātisko šūnu darbību saknes tuvumā. Tieši virs galotnes meristēmas tās šūnu dalīšanās produkti veido trīs koncentriskus meristemātisku šūnu cilindrus, kas noteiktu laiku turpina dalīties - tās ir primārās meristēmas - **protoderma** (3.1. attēls, 8), **prokambijs** (3.1. attēls, 6) un **pamatmeristēma** (3.1. attēls, 7). No šīm meristēmām turpmākās augsnes laikā saknē veidojas trīs primāro audu sistēmas - segaudi, vadaudi un pamataudi.

Šūnu dalīšanās zona pāriet **šūnu stiepšanās zonā** (3.1. attēls, 2). Šajā zonā šūnu garums palielinās vairāk nekā 10 reizes. Šūnu stiepšanās rezultātā notiek saknes augšana garumā - saknes galotne, ieskaitot galotnes meristēmu, tiek grūsta uz priekšu. Galotnes meristēma nepārtraukti piegādā stiepšanās zonas jaunākajam galam arvien jaunas šūnas. Vēl pirms

šūnas pārtrauc augt garumā, to uzbūve un funkcijas kļūst specifiskas, un sakne pakāpeniski pāriet saknes uzsūcējzonā.

### 3.2. Stumbru primārā augšana

Augšanas konuss atrodas dzinuma galā - galotnes pumpurā (3.2. attēls) un tam parasti ir koniska forma. Augšanas konuss sastāv no meristēmas, tā galotnē atrodas iniciālšūnu grupa (3.2. attēls, B). Iniciālšūnām daloties, rodas jaunas šūnas, ko sauc par meitšūnām. Iniciālšūnu forma un lielums nepārtraukti atjaunojas un tās vienmēr saglabā meristemātisku raksturu.

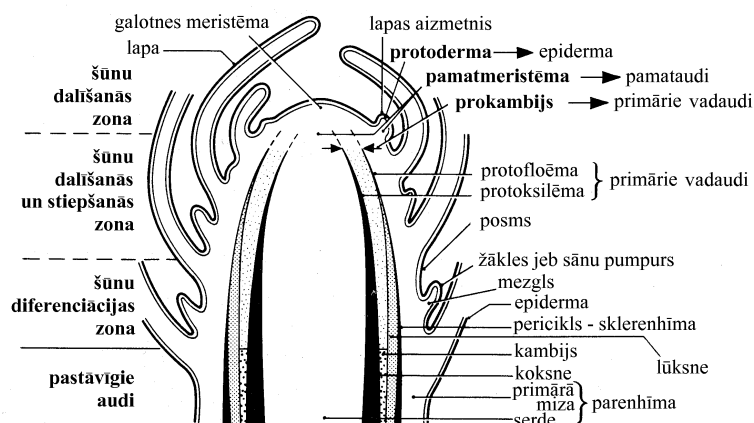


3.2. attēls. Kanādas elodejas (*Elodea canadensis*) augšanas konuss (Braune et al., 1999):

1 - galotnes meristēma, 2 - lapas aizmetnis, 3 - sānpumpura aizmetnis

A - galotnes pumpurs, B - augšanas konuss, C - galotnes meristēmas šūnas, D - lapas aizmetņa šūnas.

Tāpat kā saknei, arī dzinuma galotnes meristēma dod sākumu trīs primārajām meristēmām - protodermai, prokambijam un pamatmeristēmai, no kurām attīstās trīs galvenās pastāvīgo audu grupas - segaudi, vadaudi un pamataudi. Lapu attīstība sākas ar lapu aizmetņu veidošanos apikālās meristēmas sānos. Sānpumpuri attīstās no meristemātisko šūnu pauguriņiem, kas veidojas no apikālās meristēmas pie lapu aizmetņu pamatnes (3.3. attēls). Pumpurā mezgli, pie kuriem piestiprinājušies lapu aizmetņi ir izvietojušies ļoti tuvu viens otram, jo vasas aizmetņa posmi ir ļoti īsi (3.3. attēls). Dzinuma augšana visstraujāk notiek, augot posmiem, kas atrodas nedaudz tālāk no augšanas konusa. Šī augšana notiek pateicoties



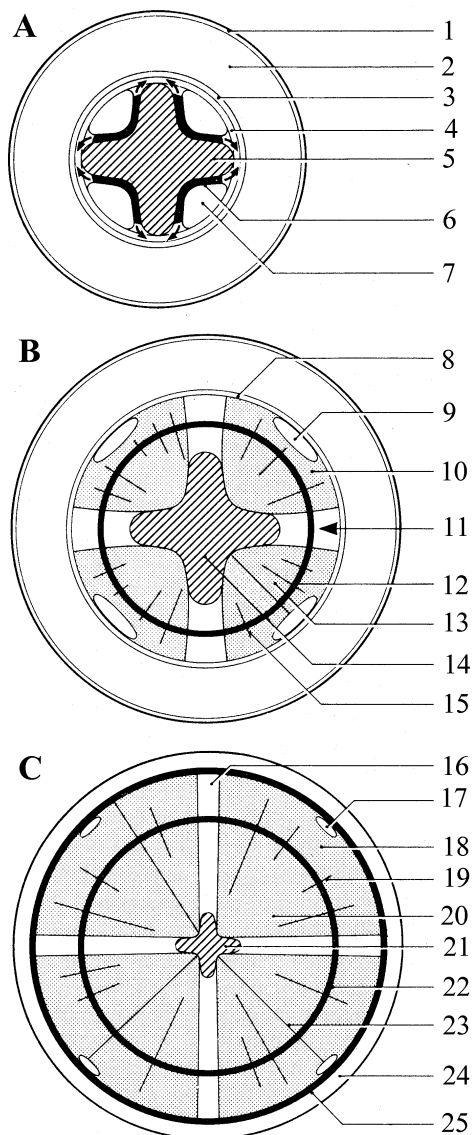
3.3. attēls. Divdīgļlapja dzinuma galotne. Apikālā meristēma un primārā augšana (Green et al., 1990).

gan dzinuma posmu šūnu dalīšanās, gan arī stiepšanās procesiem. Dažiem augiem, kā graudzālēm, ilgstošu periodu augt turpina katrs posms - tā ir jau pieminētā iestarpinātā jeb interkalārā augšana.



### 3.3. Saknes sekundārā augšana

Vairumam divdīgļlapju, kam raksturīga stumbra sekundārā augšana, notiek arī saknes sekundārā augšana. Augiem ar sulīgajām saknēm (saknes, kas pielāgotas rezerves barības vielu uzkrāšanai - bietes, burkāni) saknes sekundārā augšana ir pat izteiktāka, kaut arī to sekundārajā uzbūvē visizteiktāk pārsniedzas koksnes un lūksnes parenhīma. Saknes sekundārā augšana shematiski attēlota 3.4.attēlā, un tā principā neatšķiras no stumbru sekundārās augšanas.



3.4. attēls. Divdīgļlapju saknes sekundārās augšanas stadijas (Green et al., 1990).

- A - No prokambija šūnām sāk attīstīties vaskulārais kambijs. Kambija šūnu dalīšanās rezultātā veidojas noslēgts kambija gredzens (bultas):

1 - epiderma, 2 - primārās mizas parenhīma, 3 - endoderma, 4 - pericikls, 5 - primārā koksne, 6 - vaskulārais kambijs, 7 - primārā lūksne

- B - Kambija šūnām daloties uz āru veidojas sekundārā lūksne, bet uz iekšu - sekundārā koksne.

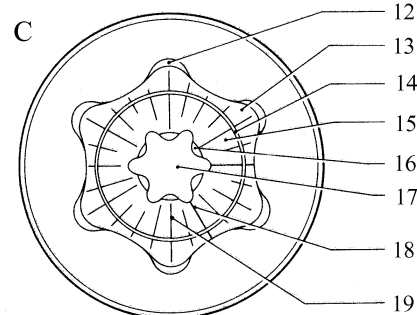
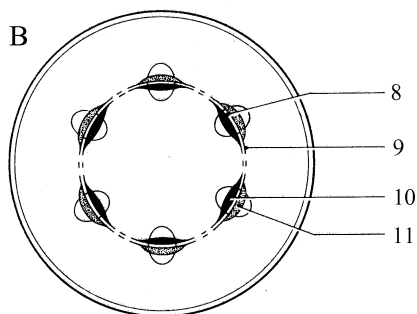
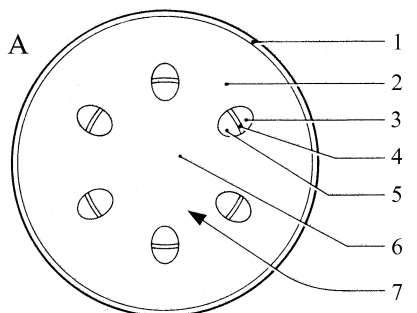
8 - endoderma, 9 - primārā lūksne un pericikla fragments, 10 - sekundārā lūksne, 11 - primārie serdes stari, kas veidojas iepretim koksnes stariem, 12 - vaskulārais kambijs, 13 - sekundārā koksne, 14 - primārā koksne, 15 - sekundārais serdes stars

- C - Saknei pārsniedzoties, endoderma, primārā miza un epiderma nolobās un periciklā attīstās korķa kambijs, no kura savukārt veidojas periderma.

16 - primārais serdes stars, 17 - primārās lūksnes atliekas, 18 - sekundārā lūksne, 19 - sekundārais serdes stars, 20 - sekundārā koksne, 21 - primārā koksne, 22 - vaskulārais kambijs, 23 - primārais serdes stars, 24 - korķis, 25 - korķa kambijs, 24-25 - periderma

### 3.4. Stumbru sekundārā augšana

**Vaskulārais kambijs.** Vaskulārais kambijs veidojas no parenhīmas šūnām, kuras atgūst spējas dalīties - šūnas kļūst meristematiskas. Parenhīmas šūnu pāreja meristematiskā stāvoklī var notikt slānī starp primāro koksni un primāro lūksni (3.5.attēls, B,9). Šādā sekundārās



3.5. attēls. Tipiska divdīgļlapja stumbra sekundārās augšanas agrīnās stadijas (Green et al., 1990).

A - stumbra primārā uzbūve:

1 - epiderma, 2 - primārā miza, 3 - primārā lūksne, 4 - kauliņu kambijs, 5 - primārā koksne, 6 - serde, 7 - primārie stari, kas savieno serdi ar primāro mizu;

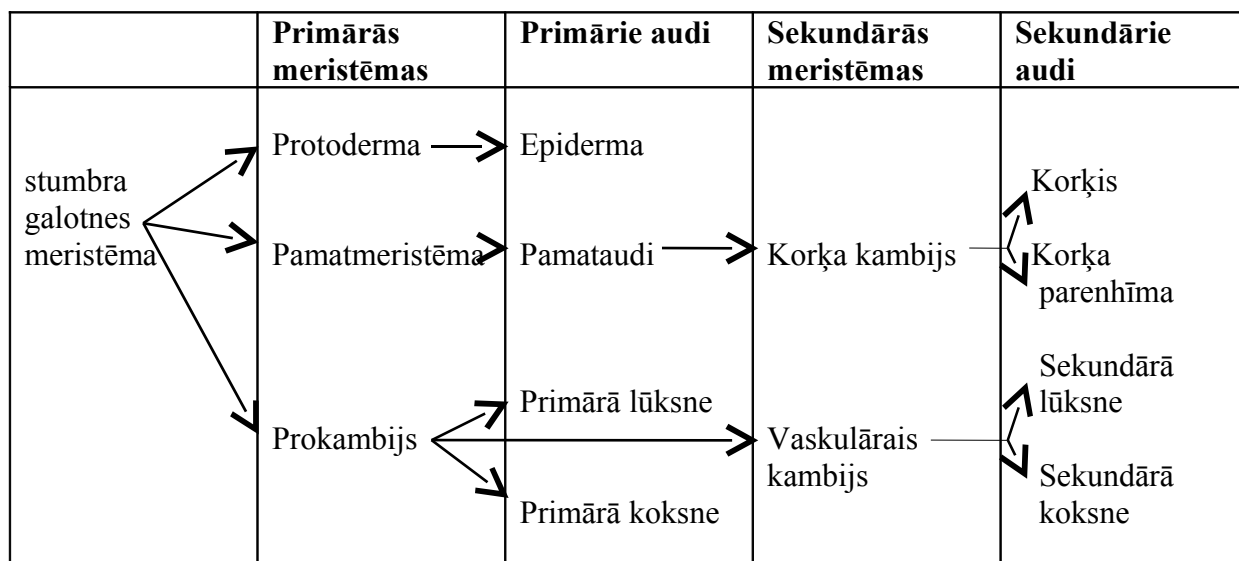
B - kambija slānis izveido slēgtu cilindru, parenhīmas šūnām staru vietās iegūstot meristematisku raksturu:

8 - kauliņu kambijs (vadaudu kauliņš), 9 - starpkauliņu kambijs (starp vadaudu kauliņiem), 10 - sekundārā koksne, 11 - sekundārā lūksne;

C - sekundārie vadaudi izveidojuši noslēgtu gredzenu. Visvairāk stumbrs ir pāresnīnājies sākotnējo vadaudu kauliņu vietās, kur kambija aktivitāte izpaužas vispirms.

12 - primārā lūksne, 13 - sekundārā lūksne, 14 - vaskulārais kambijs, 15 - sekundārā koksne, 16 - primārā koksne, 17 - serde, 18 - primārie stari savieno primāro mizu ar serdi, 19 - sekundārais stars

3.6. attēlā redzama augu stumbru primārās un sekundārās augšanas vispārīga shēma.



3.6. attēls. Kokaugu stumbru primārās un sekundārās augšanas shēma.