

AUGU AUDI

Augu šūnas ir ļoti dažādas, un šī daudzveidība saistīta ar funkcijām, ko šūnas izpilda augu organismā. 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 filogēnēzē, pēc šūnu uzbūves un formas, kā arī funkcijām.

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).

Izpratne par augu audiem sākusi veidoties 17.gadsimtā un saistāma ar itāļu mediķi **Marčello Malpīgi** (1628 – 1694), kurš pētīja augu un dzīvnieku uzbūves līdzību, atklāja koksnes vadaudu spirālveida uzbiezinājumus un atvārsnītes un 1675. gadā publicēja darbu “Augu anatomija”. Tāpat arī lielu ieguldījumu izpratnes par augu audiem veidošanā devis angļu botāniķis un mediķis **Nemija Grū** (1641 – 1712), kurš darbu “Augu anatomija” publicējis 1672. gadā un ieviesis terminu “audi”, ko iedalīja parenhīmā un prozenhīmā. Malpīgi un Grū tiek uzskatīti par modernās augu anatomijas pamatlicējiem.

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 cita pie citas, 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, pārgļotojušies audi u. c.

Visbiežāk augu anatomijā augu audus iedala pēc to diferencēšanās pakāpes: *veidotājaudos* jeb *meristēmās* un *pastāvīgajos* jeb *diferencētajos audos*.

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 (iniciālšūna), bet otra kļūst par pastāvīgo audu šūnu (derivātšūna) - palielinās šūnas apjoms, izmainās forma, notiek izmaiņas šūnapvalka ķīmiskajā sastāvā utt. Pēc izcelšanās veidotājaudus iedala *promeristēmā*, *primārajā meristēmā* un *sekundārajā meristēmā*. 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. Meristematiskajām šūnām apvalks parasti ir ļoti plāns, to veido galvenokārt celuloze. Vakuolu nav vai arī tās ir ļoti sīkas. Auga dīglis pirmajās attīstības stadijās sastāv tikai no promeristēmas. Drīz vien promeristēmā pārveidojas primārajā meristēmā. Tālākajā augu augšanas un attīstības gaitā primārie veidotājaudi saglabājas vasas un saknes augšanas konusus.

Pastāvīgie audi, radušies no veidotāj audiem, parasti vairs nemainās. Tie sastāv no vienādām šūnām — vai nu dzīvām, vai nedzīvām. Pastāvīgo audu dzīvās šūnas parasti nedalās, taču dažreiz var dalīties un dot sākumu sekundārajiem veidotāj audiem (fellogēnam jeb korķa kambijam), no kuriem savukārt veidojas sekundārie pastāvīgie audi (periderma).

Augu pastāvīgos audus pēc anatomiskās uzbūves un fizioloģiskajām funkcijām iedala segaudos, kas pasargā augus no vides kaitīgās ietekmes (pārmērīgi liela transpirācija, krasas temperatūras svārstības, parazitā, gāzes, putekļi, sodrēji u.c.); mehāniskajos audos, kas piedod augiem izturību; vadaudos, kas nodrošina ūdens un minerālvielu pievadīšanu no augsnes līdz lapām, kā arī lapās sintezēto organisko vielu novadīšanu līdz patēriņa vai uzkrāšanas vietām; uzkrājējaudos, kuros uzkrājas rezerves barības vielas; asimilācijas audos, kuros notiek fotosintēzes process, t. i., organisko vielu veidošanās no neorganiskajām vielām; uzsūcējaudos, kas uzsūc ūdeni un izšķīdušās barības vielas; izdalītājaudos, kas izdala dažādus sekrētus gļotas, lipīdus, ēteriskās eļļas u.c.; pamataudos, kas sastāv no parenhimatiskām šūnām, kuras aizpilda telpu starp specializētajiem augu audiem.

Katrs no iepriekš minētajiem audu tipiem veic kādu noteiktu galveno funkciju, un šī funkcija nosaka audu uzbūvi. Bez galvenās funkcijas audi veic dažas blakus funkcijas, kas būtiski neietekmē audu uzbūvi, piemēram, rudens traheīdas priedes koksnē.

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*.

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.

1.1. Epiderma un tās izaugumi

Epiderma pēc izcelšanās ontogēnēzē ir primārie segaudi. Augu attīstības sākumā tā sedz visas auga daļas - lapas, stumbru un sakni, izņemot saknes uznavu un augšanas konusu. 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.

Augu virszemes daļu tipiska epiderma ir plāna un sastāv no vienas šūnu kārtas. Tā ir caurspīdīga plēvīte, zem kuras saskatāmi auga orgānu iekšējie audi.

Epidermas šūnas sakārtotas cieši, cita pie citas, starp tām nav starpšūnu telpu, un tādēļ epiderma pasargā auga iekšējos audus no izžūšanas, kā arī no fitopatogēnu iekļūšanas. Līdzās aizsargfunkcijai epiderma veic arī otru funkciju caur to notiek transpirācija un gāzu maiņa starp augu iekšējiem audiem un vidi. Transpirāciju un gāzu maiņu nodrošina īpaši veidojumi - *atvārsnītes*, kas atrodas epidermā.

Epidermas šūnas gandrīz vienmēr ir dzīvas. Tajās ir neredzams citoplazmas, kodols un liela vakuola, kas aizpilda gandrīz visu šūnu. Epidermas šūnas diezgan ilgi saglabā spēju dalīties, un tādēļ, orgāniem pieaugot resnumā, epiderma noteiktu laiku var augt līdzī. Augu epidermas šūnās hloroplastu un hromoplastu nav. Bieži vien to šūnās ir daudz antociānu, kas nereti nosaka visa attiecīgā orgāna krāsu (augu sarkanlapu formas).

Atkarībā no augu sugas epidermas šūnām var būt dažāda forma un lielums. Vairumam augu tās ir parenhimatiskas, taču atsevišķu augu orgāniem, piemēram, priežu skujujām, īrisu lapām, epidermas šūnas ir prozenhimatiskas. Epidermas šūnapvalks sastāv no celulozes. Šūnu ārējais un iekšējais šūnapvalks ir viegli izliekts.

Dažam augu grupām, it īpaši graudzālēm un grīšļiem, epidermas šūnu ārējais šūnapvalks piesātināts ar silīcija dioksīdu, citiem augiem tajā var uzkrāties sīki kalcija oksalāta kristāli. Šādos gadījumos šūnapvalks ir mineralizējies.

Parasti epidermas šūnu ārējais šūnapvalks ir uzbiezināts un no ārpuses plānā slānī to klāj vaskveida viela - *kutīns*. Blakusesošo epidermas šūnu kutīna slāņiem saplūstot kopā, veidojas plāna bezstruktūras plēvīte, ko sauc par *kutikulu*. Tādējādi visa epiderma no ārpuses klāta ar kutikulu, kurai ir liela nozīme aizsargfunkcijas veikšanā. Uz saknēm,

kā arī ūdenī esošajām ūdensaugu daļām kutikulas nav.

Kutikulas biezums ir atkarīgs no auga sugas, vecuma un augšanas apstākļiem. Piemēram, kaktusiem kutikulas biezums ir apmēram 200 μm.

Dažiem augiem (graudzālēm, tulpēm) kutikulu no ārpuses klāj sīki vaska graudiņi, kas, saplūstot kopā, izveido vienmērīgu 1 μm biezu slāni - vaskveida apsarmi. Kopā ar kutikulu tā samazina augu transpirāciju un padara augus nesaslāpināmus.

Daudzu augu epidermas šūnām ir ārēji izaugumi - matiņi jeb trihomi, kam ir dažāda forma un funkcijas. Matiņi ir viensūnas un daudzšūnu, vienkārši un zaraini, dzīvi un nedzīvi. Atkarībā no matiņu konsistences un izskata izšķir zīdainus, vilnainus, sārmānus un cita veida matiņus.

Vismazākos matiņus, kas klāj epidermu nelielu izcilnīšu veidā, sauc par *papillām*. Papillas parasti atrodas uz ziedu vainaglapām, piedodot samtainumu lauvmutīšu, atraitnīšu, gladiolu un citu augu ziediem. Arī ziedu drīksnas klāj Papillas. *Viensūnas matiņus* veido viena šūna un tie nav atdalīti no mātsūnas ar šķērssienu.

Daudzšūnu matiņi var būt:

1. taisni; to šūnas atrodas vienā rindā (kartupeļiem);
2. zaroti (deviņvīruspēkam);
3. zvīņveida jeb zvaigžņmatiņi (smiltsērķšķim, sudrabkārklam);
4. masīvi jeb pušķmatiņi, kas, saaugot kopā, veido pušķi (panātru dzimtas augiem).

Pieaugušo matiņu dobums parasti pildīts ar gaisu, tādēļ matiņi ir balti, pelēki vai sudrabaini un piešķir sudrabainu nokrāsu daudzu augu (sudrabkārklu, sudrabapšu, kaķpēdiņu u.c.) lapām.

Bez minētajiem matiņu veidiem augiem sastopami arī dziedzermatiņi, dzeļmatiņi un lidmatiņi.

Dziedzermatiņi izdala sveķus, gļotas, ēteriskās eļļas un citas vielas, kam ir aizsargnozīme augu dzīvē. Dziedzermatiņi sastāv no *kātiņa* un *galviņas*. Galviņu veido dziedzeršūnas.

Dzeļmatiņi, piemēram, nātres dzeļmatiņš, aizsargā augus pret dzīvniekiem. To veido viena gara šūna, kuras paplašinātais gals atrodas daudzšūnu pauguriņā, kas paceļas virs lapas virsmas. Dzeļmatiņa šūnapvalks ir mineralizējies. Tā smailais gals satur silīcija savienojumus, tādēļ ir trausls un nobeidzas ar nelielu lodveida paplašinājumu. Dzeļmatiņa šūnsula ir kodīgs, dažiem augiem pat indīgs šķidrums, kas satur histamīnu, acetholīnu, skudrskābi. Pieskaroties dzeļmatiņam, tā trauslais gals nolūzt, smaile ieduras pieskaršanās vietā un rētā šūnas turgora spiediena rezultātā iešļācas kodīgā šūnsula, kas izraisa dedzinošu

sāpju sajūtu. Dažām tropu nātrēm (*Urtica urentissima*) pieskaroties, rodas pat iekaisumi, kas apdraud dzīvību.

Lidmatiņi atrodas pie augļiem un sēklām (māllēpēm, cūkpienēm u.c.). Tie veicina sēklu izplatīšanos. Ļoti liela tautsaimnieciska nozīme ir kokvilnas sēklu lidmatiņiem (audums, vate).

Epidermas izaugumi - matiņi - augu dzīvē veic galvenokārt aizsargfunkciju. Tie pasargā augus no pārkāršanas, pārmērīgas transpirācijas, krasām temperatūras maiņām, kā arī no dzīvniekiem. Tādējādi dažādie epidermas izaugumi vēl vairāk akcentē aizsargfunkcijas, ko veic epiderma.

Epidermai ir arī liela nozīme augu gāzu maiņā ar vidi. Gāzu maiņu nodrošina īpaši veidojumi epiderma - **atvārsnītes**. Atvārsnīšu uzbūve ir ļoti dažāda. Izšķir piecus atvārsnīšu tipus. Tipiskā atvārsnīte sastāv no 1) divām slēdzējšūnām, 2) atvārsnītes spraugas un 3) elpošanas dobuma.

Abas slēdzējšūnas lielākoties ir nierveida un atrodas ar ieliektajiem šūnapvalkiem viena otrai pretī. Tās parasti ir stipri mazākas par apkārt esošajām epidermas šūnām. Slēdzējšūnu iekšējie šūnapvalki salīdzinājumā ar ārējiem šūnapvalkiem ir stipri uzbiezināti. Šādai slēdzējšūnu anatomiskajai uzbūvei ir būtiska nozīme atvārsnīšu atvēršanās un aizvēršanās procesā. Tāpat atvārsnīšu atvēršanos un aizvēršanos nosaka arī paaugstinātā šūnsulas koncentrācija slēdzējšūnās. Atvārsnīšu slēdzējšūnās ir dzīvas. Atšķirībā no epidermas šūnām tajās atrodas hloroplasti. Līdz ar to fotosintēzes procesa rezultātā tajās uzkrājas ogļhidrāti, kas paaugstina šūnsulas koncentrāciju. Labā apgaismojumā un normālos mitruma apstākļos atvārsnīšu šūnas ir turgescentā stāvoklī un atvārsnīte atveras. Turgoram samazinoties, atvārsnīte aizveras. Turgors šūnās mainās atkarībā no cietes pārvēršanās cukurā - un otrādi. Tā kā slēdzējšūnu iekšējais šūnapvalks ir stipri uzbiezināts, bet ārējais šūnapvalks - plāns, tad, turgoram palielinoties, plānais apvalks izstiepjas, slēdzējšūnas liecas uz āru un atvārsnīte atveras. Turgoram samazinoties, samazinās šūnas apjoms un atvārsnīte aizveras. Tā kā slēdzējšūnu šūnsulas koncentrācija ir lielāka par apkārtējo epidermas šūnu koncentrāciju, tad nereti ūdens no atvārsnītei blakus esošajām šūnām pāriet slēdzējšūnās.

Graudzāļu atvārsnīšu uzbūve ir citāda, taču to darbības princips ir līdzīgs.

Atvārsnītes parasti izvietotas pa vienai vairāk vai mazāk vienmērīgi pa lapu un stumbru virsmu. Dažām augu grupām (graudzālēm) atvārsnītes atrodas gareniskās rindās, bet citām — grupās. Augiem, kuriem lapas novietotas vairāk vai mazāk horizontāli, it sevišķi kokaugiem un ēnainu vietu lakstaugiem, atvārsnītes atrodas galvenokārt lapas virspusē vai arī tikai lapu apakšpusē. To daudzums uz 1 mm² var būt ļoti dažāds — daži desmiti, simti un

pat tūkstoši. Parasti uz 1 mm² ir 100... 300 atvārsnīšu.

Zem katras atvārsnītes vienmēr atrodas samērā liela starpšūnu telpa — *elpošanas dobums*.

Tas savienots ar citām starpšūnu telpām un veido vienotu apoplastu.

Stumbra epidermā atvārsnīšu parasti ir mazāk nekā uz lapām. Uz augu saknēm un augu zemūdens lapām atvārsnīšu nav. Ūdensaugiem, kuriem ir peldošas lapas (ūdensrozēm), atvārsnītes atrodas lapu virspusē.

Bez aprakstītajām atvārsnītēm, kas regulē gāzu maiņu auga organismā, vēl ir sastopamas arī ūdens atvārsnītes — *hidatodes*, caur kurām gutācijas procesā augs atbrīvojas no liekā ūdens..

1.2. Periderma

Vairumam daudzgadīgo augu primārie segaudi - epidermā saglabājas neilgu laiku. Parasti jau pirmā veģetācijas perioda beigās tā atmirst, nolibās un to aizstāj izturīgi sekundārie segaudi - *periderma*. Periderma kā segaudi raksturīga kokaugiem. Tā klāj stumbru un saknes. Viendīgļlapjiem peridermas parasti nav. Arī mūžzaļajiem augiem uz lapām neveidojas periderma, bet visu to dzīves laiku saglabājas primārie segaudi - epiderma. Tipiska periderma sastāv no trim kārtām: 1) korķa kārtas - *fellēmas*; 2) korķa kambija - *felloģēna* un 3) korķa mizas - *fellodermas*.

No visiem trim minētajiem slāņiem vislabāk attīstīts ir korķa slānis - **fellēma**, kas parasti sastāv no daudzām nedzīvu šūnu kārtām. Korķis ir būtisks peridermas komponents un funkcionē kā segaudi. Tā īpašības nosaka galvenokārt korķviela suberīns, kas uzkrājas šūnapvalkos. Sevišķi liela nozīme korķim ir uz auga virszemes orgāniem. Tas pasargā koku stumbrus un zarus no pārmērīga ūdens zuduma, no krasām temperatūras svārstībām, no inficēšanās ar fitopatogēniem, kā arī no apgraušanas.

Felloģēns ir sekundārie veidotājadi, kas atrodas peridermas vidū. Uz ārpusi tas veido fellēmu, bet uz iekšpusi fellodermu. Felloģēns jeb korķa kambijs var veidoties no epidermas (irbenēm, vītoliem, ķiršiem, oleandriem, ābelēm, bumbierēm, pīlādžiem), no primārās mizas ārējās kārtas (bērziem, kļavām, ievām, ozoliem) un arī no primārās mizas dziļākiem šūnu slāņiem (upenēm, jāņogām, ērkšķogām, bārbelēm). Galvenais felloģēna darbības produkts ir fellēma - korķis. Korķa šūnas izvietotas radiālās rindās. Korķa šūnu dzīvais saturs drīz atmirst un to dobumu piepilda gais. Korķa šūnapvalkā uzkrājas suberīns, kas padara to gaisa un ūdens necaurlaidīgu. Felloģēns uz iekšpusi veido korķa parenhīmu - fellodermu.

Felloderma sastāv no dzīvām parenhimatiskām šūnām, kuru citoplazmā parasti atrodas arī hloroplasti. Fellodermas šūnas pēc uzbūves ir līdzīgas primārās mizas šūnām, tikai tām ir radiāls sakārtojums.

Periderma ir ūdens un gāzu necaurlaidīga. Gāzu maiņa caur peridermu notiek pa īpašiem veidojumiem — lenticelēm. Lenticeles periderma izpilda to pašu funkciju, ko atvārsnītes epidermā. Lenticeles ir daudzgadīgo augu īpaša gāzu maiņas sistēma. Tās sastopamas augiem, kurus no ārpuses klāj periderma. Atmirstot epidermai un veidojoties peridermai, atvārsnīšu vietā sāk darboties lenticeles. Uz stumbra virsmas parādās brūngans vai pelēks plankumiņš. Tā centrālajā daļā epidermā bieži pārplīst, bet pēc tam veidojas knābjveidīgs padziļinājums, ko apņem valnītis. Ar laiku lenticeles apjoms palielinās, tā maina savu formu un kļūst raksturīga katrai augu sugai. Lenticeles veidošanās procesā zem atvārsnītes sāk dalīties parenhimatiskas šūnas. Šīs šūnas vēlāk diferencējas par *aizpildītājšūnām*. Tās ir noapaļotas, ar plānu šūnapvalku, bez hloroplastiem. Starp aizpildītājšūnām ir lielas starpšūnu telpas. Aizpildītājšūnas paceļ epidermu uz augšu un pārrauj to. Pēc tam mazliet dziļāk primārajā mizā, primārās mizas parenhimatiskajām šūnām daloties tangenciālā virzienā, veidojas lenticeles kambiji jeb lenticeles fellogēns. Vēlāk lenticeles fellogēns savienojas ar peridermas fellogēnu. Šūnas, ko veido lenticeles kambiji, noapaļojas, to šūnapvalks pārkorķojas, starp tām izveidojas lielas starpšūnu telpas un rezultātā izveidojas *aizpildītājaudi*.

Katra veģētācijas perioda beigās veidojas *noslēdzoša šūnu kārtā*. Noslēdzošās kārtas šūnas ir daudzstūrainas, ar pārkorķotu šūnapvalku, blīvi sakārtotas. Pavasarī, sākoties jaunam veģētācijas periodam, lenticeles kambiji izveido jaunas aizpildītājšūnu grupas, kas pārrauj noslēdzošo šūnu kārtu, un lenticeles atsāk savu darbību, kuru izbeidz veģētācijas perioda beigās. Šāds process cikliski atkārtojas katru veģētācijas periodu.

1.3. Kreve

Vairumam koku un krūmu sekundārie segaudi - periderma funkcionē tikai noteiktu laiku, pēc tam to nomaina terciārie segaudi - *kreve*. Priedēm šī segaudu nomaina notiek pēc 7... 9 gadiem, liepai pēc 9... 11 gadiem, ozoliem pēc 24...25 gadiem, bet balteglei pēc 50 gadiem. Segaudu nomainu var konstatēt pēc stumbra vai saknes virsmas — tā kļūst izvagota vai arī sāk nolobīties periderma. Savu meristematisko darbību pārtrauc fellogēns, no kura veidojas periderma.

Dziļākajos primārās mizas slāņos, bet pēc tam arī sekundārās mizas slāņos veidojas jauni fellogēna slāņi un rodas iekšējās peridermas kārtas. Audi, kas atrodas starp iekšējo un ārējo peridermas kārtu, tiek izolēti no dziļākajiem slāņiem un pamazām atmirst. Tā kā attiecīgais orgāns — stumbrs vai sakne turpina augt resnumā, bet korķis un atmiruslais fellogēns nespēj sekot stumbra pasesninājumam, tas izstiepjās un pārplīst. Tādējādi uz stumbra virsmas rastos

ievainojumi, taču tas nenotiek, jo vēl pirms korķa un korķa kambija pārplīšanas primārajā mizā, bet vēlāk arī sekundārās mizas slāņos veidojas jauni fellogēna slāņi, rodas jaunas peridermas kārtas, kas līdz vecās peridermas pārsprāgšanai aizsedz ievainojuma vietu. Audi, kas atrodas starp iekšējo un ārējo peridermas kārtu, tiek izolēti no dziļākajiem primārās un sekundārās mizas slāņiem, tiem nepieklūst barības vielas, tiek traucēta gāzu maiņa, jaunizveidojušās iekšējo peridermas kārtu šūnas deformē šos audus, un tie atmirst. Visu atmirušo audu kompleksu, kas izveidojas stumbra virspusē, sauc par *krevi*. Stumbram un saknēm augot resnumā, katru gadu kreve no iekšpuses pieaug, bet no ārpuses pakāpeniski atdalās un nokrīt. Tādējādi daudzgadīgo kokaugu stumbros var izdalīt mizas iekšējo darbīgo zonu, ko veido sekundārā lūksne, un krevi, kas sastāv no atmirušās lūksnes un vairākām peridermas kārtām.

Kreves veidošanās procesā jaunais fellogēns augiem rodas lokveidā vai koncentrisku gredzenu veidā. Ja fellogēns un korķis, kas no tā veidojas, neaptver stumbru gredzenveidīgi, bet lokveidā ar pārtraukumiem, veidojas *plēkšņu kreve*, kas raksturīga vairumam koku. Ja jaunie fellogēna slāņi veidojas gredzenveidīgi, tad izveidojas *gludā kreve*, piemēram, dižskābaržiem, baltalkšņiem.

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 augu 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, sniegputeņi, 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*.

Mehānisko audu šūnas ir sakārtotas cieši cita pie citas, to šūnapvalkos nav poru, bet, ja arī ir, tad tās ir ļoti sīkas un to ir nedaudz. Mehānisko audu šūnapvalkam ir liela mehāniskā izturība. Šūnu dzīvais saturs ātri atmirst (sklerenhīmas šūnām) vai saglabājas ilgāku laiku (kolenhīmas šūnām). Mehānisko audu izvietojums auga orgānos ir tāds, ka ar vismazāko materiāla patēriņu sasniegta vislielākā mehāniskā izturība. Augu uzbūvi zināmā mērā var salīdzināt ar dzelzsbetona būvi. Šāda būve sastāv no betona, kurā noteiktā kārtībā izvietotas dzelzs armatūras stiegras. Mehānisko audu komplekss augā pielīdzināms karkasam, kas atrodas pārējo augu audu masā.

No iepriekš minētajām divām mehānisko audu grupām visizplatītākā augu valstī ir sklerenhīma.

2.1. Sklerenhīma

Sklerenhīmas raksturīgākā pazīme ir vienmērīgi uzbiezināts šūnapvalks.

Sklerenhīmu iedala divos apakštipos – *sklerenhīmas šķiedrās un sklereīdas*.

Šūnas, kas veido **sklerenhīmas šķiedras**, ir prozenhimatiskas, ar nosmailotiem galiem. To šūnapvalks ļoti stipri uzbiezināts, parasti pārkoksnējies. Pilnīgi noformējušās sklerenhīmas šķiedru šūnas zaudē savu dzīvo saturu un atmirst; šūnas dobums piepildās ar gaisu. Sklerenhīmas šķiedru šūnas pēc savas formas, uzbūves, izcelšanās un attīstības rakstura ir ļoti dažādas. Neatkarīgi no sklerenhīmas šķiedru šūnu lielās dažādības tām visām ir ļoti izturīgs šūnapvalks. Tā stiepes izturība vienāda ar kvalitatīva tērauda izturību, savukārt lieces izturība sklerenhīmai ir daudzkārt lielāka par tērauda lieces izturību. Sklerenhīmas šķiedras kā mehānisko audu veids sastopamas gandrīz visu augstāko augu veģetatīvajos orgānos. Tās nav sastopamas vai arī vāji attīstītas ūdensaugu zemūdens daļās. Pēc izcelšanās izšķir *primārās un sekundārās sklerenhīmas šķiedras*.

Primārās sklerenhīmas šķiedras veidojas no prokambija, pericikla vai primārās mizas un vadaudu kūlīšu parenhīmas. Tās atrodas pamataudu parenhīmā vai nu atsevišķu šķiedru, vai arī slēgtu gredzenu veidā. Aiz vadaudu kūlīšiem primārās sklerenhīmas šķiedras veido sklerenhīmas maksti.

Sekundārās sklerenhīmas šķiedras veidojas no sekundārajiem veidotājaudiem - kambija un ir sastopamas sekundārajā koksne un sekundārajā lūksnē. Ja sklerenhīmas šķiedras atrodas lūksnē, tad tās sauc par *lūksnes šķiedrām*, bet, ja tās sastopama koksne, - par *koksnes šķiedrām* jeb *libriformu*.

Lūksnes šķiedras ir garas, prozenhimatiskas šūnas, kas specifiskas katrai augu sugai. Lūksnes šķiedru garums var būt ļoti liels: sējas liniem tās ir 4... 60 mm garas, bet rāmijai (šķiedra, ko iegūst no *Boehmeria nivea* un *Boehmeria tenacissima* lūksnes) sasniedz pat 350 mm garumu. Lūksnes šķiedru šūnapvalks sastāv no celulozes. Tas gandrīz nemaz nepārkoksnējas (liniem), bet var būt arī pārkoksnējies. Šūnapvalka biezums ir dažāds. Poru tajā ir maz, vairumā gadījumu tās ir vienkāršās poras, bet reizēm sastopamas arī dobumporas. Lūksnes šķiedru šķērsgrīzumā var saskatīt koncentrisku slāņojumu. Slāņojums rodas tādēļ, ka šūnapvalka celulozes kārtas mijas ar hemicelulozi un pektīnvielām. Dažiem šķiedraugiem (kaņepēm) kārtu skaits šūnapvalkā var sasniegt pat 100. Lūksnes šķiedrām ir liela tautsaimnieciska nozīme. Linu, kaņepju, rāmijas, džutas, Jaunzēlandes linu un citu šķiedraugu lūksnes šķiedras izmanto tekstilrūpniecībā dažādu audumu un citu izstrādājumu gatavošanai.

Koksnes šķiedras - libriforms, tāpat kā lūksnes šķiedras, veidojas no sekundārajiem veidotājaudiem - kambija, un tās atrodas sekundārajā koksne. Arī koksnes šķiedru šūnas ir prozenhimatiskas, bet nav tik garas kā lūksnes šķiedras. Koksnes šķiedru šūnapvalks ir biezs, vienmēr pārkoksnējies. Šūnapvalka biezums ir dažāds atkarībā no auga sugas, piemēram, ozolam koksnes šķiedru šūnapvalks ir ļoti biezs, bet kļavām - daudz plānāks. Koksnes šķiedru šūnas parasti ir nedzīvas, atmirušas. To šūnapvalkā atrodas nedaudz vienkāršo poru.

Sklereīdas jeb akmensšūnas ir sklerenhimatiskas šūnas ar stipri uzbiezinātu apvalku. Tās veido vai nu t.s. *akmensaudus*, vai arī ir izvietojušās pa vienai idioblastos. Pilnīgi izveidotām sklereīdām protoplasts atmirst, bet šūnas dobumu piepilda gaiss, retāk ūdens vai šūnas iekšējā satura brūnganas atliekas. Sklereīdas parasti ir izodiametriskas, ar ļoti stipri un vienmērīgi pabiezinātu šūnapvalku, kurā atrodas poru kanāli. Blakus šūnu poru kanāli ir savstarpēji savienoti, tāpēc var notikt vielu apmaiņa starp blakus šūnām. Pilnīgi izveidotu sklereīdu šūnapvalks ir ne vien pārkoksnējies, bet bieži vien tas satur dažādus kalcija un silīcija savienojumus un ir slāņains. Sklereīdas kā mehānisko audu veids palielina augu orgānu lokālo izturību.

Sklereīdas sastopamas kailsēkļu. un divdīgļlapju primārajā mizā un serdē, kā arī koksne un lūksnē, kur nereti var novērot pāreju starp sklereīdām un lūksnes vai koksnes šķiedrām.

Daudziem augiem starpkūlīšu parenhīmas šūnām, kas atrodas starp primāras lūksnes šķiedrām, pārkoksnējas sekundārais šūnapvalks, tās diferencējas par sklereīdām un kopā ar sklerenhīmas šķiedrām ap vadaudu kūlīti veido nepārtrauktu cilindru.

Sklereīdām ir vairāki veidi.

Brahisklereīdas ir visizplatītākais sklereīdu veids augos. Tās ir izodiametriskas un veido augļapvalku riekstiem, zīlēm, ķiršu, plūmju, aprikožu augļu kauliņus, ciedru sēklapvalkus. Brahisklereīdas grupveidīgi akmensaudu veidā atrodas bumbieru un krūmcidoniju augļu mīkstumā. Tās ir arī mārrutku saknēs, peoniju, vizbulīšu sakneņu mizā u. c.

Makrosklereīdas ir nūjiņveidīgas, iegareni cilindriskas akmensšūnas. Tās sastopamas tauriņziežu sēklapvalkos, kaņepju augļapvalkā, hinīnkoka mizā. Tauriņziežu sēklapvalkos makrosklereīdas izvietotas perpendikulāri sēklas virsmai un veido veselu *zedeņu akmensaudu* slāni.

Osteosklereīdas ir cilindriskas vai prizmatiskas akmensšūnas, kuru forma atgādina dobu kaulu ar paplašinājumiem galos. Tās sastopamas daudzu divdīgļlapju lapās un sēklapvalkos, taču daudz retāk nekā citi sklereīdu veidi.

Astrosklereīdas ir zvaigžņveidīgas šūnas, jo tās zarojas un pretskatā atgādina zvaigznes. Daži stari vai arī visi stari var būt smaili. Astrosklereīdas atrodas divdīgļlapju ādainajās lapās, piemēram, kamēlijām, tējaskrūmam, kā arī lapegļu un dižegļu mizā.

Tā kā sklereīdām novērojams liels polimorfisms, tad dabā ir daudz pārejas formu starp minētajiem sklereīdu veidiem, tomēr sklereīdas ir tipiskas daudzām augu sugām, un tādēļ tām var būt taksonomiska nozīme.

Osteosklereīdas un astrosklereīdas atšķirībā no brahisklereīdām un makrosklereīdām neveido akmensaudus, bet sastopamas idioblastos, t. i., atsevišķās šūnās, kas piedod attiecīgajam orgānam lokālu izturību.

2.2. Kolenhīma

Kolenhīma sastopama tikai kā primārie audi, un parasti mehānisko funkciju tā veic jaunos augošos orgānos. Morfoloģiski tā pieder pie vienkāršajiem audiem, jo sastāv tikai no vienveidīgām šūnām. Kolenhīmas raksturīgākā pazīme ir nevienmērīgi uzbiezināts šūnapvalks.

Atkarība no šūnapvalka uzbiezinājuma veida izšķir:

1. *stūru kolenhīmu*,
2. *plātņu kolenhīmu*,
3. *irdeno kolenhīmu*.

Kolenhīmas šūnas ir dzīvas, parasti izodiametriskas, dažkārt garenas, 1 - 2 mm garas, bet to gali nav smaili. Ja kolenhīmas šūnas mazāk diferencējušās, tās līdzīgas parenhīmas šūnām. Tajās bieži sastopami hloroplasti. Kolenhīmas šūnapvalkā ir daudz ūdens (60% no svaiga materiāla masas), šūnapvalks sastāv galvenokārt no celulozes, bet satur arī pektīnvielu slāņojumu. Šūnapvalks uzbiezinašas īpatnēji. Raksturīgi, ka uzbiezinašanās sākas šūnu agrās attīstības stadijās un notiek reizē ar šūnas augšanu. Kolenhīma ir pirmie mehāniskie audi, kas izveidojas stumbrā, lapās un zieda daļās, bet bieži vien tie ir arī galvenie balstaudi daudzu divdīgļlapju lakstaugu pilnīgi noformētajās lapās un zaļajos stumbros. To var konstatēt arī saknēs, ja tās pakļautas gaismas iedarbībai. Kolenhīmas nav daudzu viendīgļlapju stumbros un lapās, kur ļoti agri attīstās sklerenhīma.

Stumbros un lapās kolenhīma parasti izvietojas perifērijā. Tā var atrasties tūlīt zem epidermas vai arī tālāk aiz vienas vai vairākām parenhīmas šūnu kārtām. Subepidermālā stāvoklī kolenhīma stumbrā un lapu kātā var atrasties nepārtrauktu vai arī pārtrauktu cilindru, kā arī atsevišķu pavedienu veidā. Stumbriem un lapu kātiem, kuriem ir saskatāmas ribas, kolenhīma sevišķi labi attīstīta tieši ribās. Lapās tā parasti atrodas vienā vai abās pusēs vadaudu kūlīšiem, kā arī gar lapas plātnes malām.

Stūru kolenhīma ir izplatītākais kolenhīmas veids augos. Stūru kolenhīmai šūnapvalks uzbiezinašas tikai šūnu stūros, bet pārējās šūnapvalka daļas ir plānas. Stūru kolenhīma visbiežāk sastopama ķirbju stumbrā, baltās panātres stumbrā, begoniju lapu kātos, biešu lapu kātos, kaņepju un skābeņu lapu kātos un stumbros u. c.

Plātņu kolenhīma augos sastopama retāk par stūru kolenhīmu. Plātņu kolenhīmas šūnām uzbiezinašas tangenciālais šūnapvalks, bet radiālais šūnapvalks saglabājas plāns. Plātņu kolenhīma atrodas plūškoku, saulgriežu, liepu stumbrā, kumelīpēdu, rabarberu lapu kātos u. c.

Irdenā kolenhīma augos sastopama samērā reti. Tās šūnapvalki uzbiezinašas tikai tajās vietās, kas robežojas ar starpsūnu telpu. Irdeno kolenhīmu labi var novērot salviju, neīstās tūsklapes, malvu stumbros, brūngalvīšu lapu kātos u. c.

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. Vielu transportu pa specializētajiem vadaudiem dažkārt sauc arī par **translokāciju**.

Vaskulāro augu vadaudi ir specializēti un tos sauc par **koksni (ksilēmu)** un **lūksni (floēmu)**. Pa koksni no saknēm augšupejošā plūsmā tiek transportēti galvenokārt ūdens, minerālvielas, mazliet organiskā slāpekļa, kā arī fitohormoni. Pa lūksni 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 sietstobrim nepieciešamības gadījumā var pārvietoties minerālvielu šķīdumi. Dažkārt pie vadaudiem pieskaita arī pienejas un pienstobrus, pa kuriem pārvietojas piensula.

Sakarā ar šo fizioloģisko funkciju - vielu transportēšanu auga organismā - kā koksnes, tā arī lūksnes šūnas ir izstieptas garumā orgāna gareniskās ass virzienā. Koksnes un lūksnes vielu transporta elementiem vai nu nemaz nav protoplasta, kā, piemēram, trahejām un traheīdām, vai arī tiem ir citoplazma ar stipri izmainītām īpašībām, jo tā laiž cauri lielmolekulārās organiskās vielas, piemēram, sietstobriem.

Kā koksne, tā arī lūksne sastāv ne tikai no vielu transporta elementiem, bet to sastāvā ietilpst arī dzīvās, parenhimatiskas šūnas un mehāniskie audi, galvenokārt šķiedru veidā. Primārā koksne un primārā lūksne veidojas no primāras meristēmās - prokambija, bet sekundārā koksne un sekundārā lūksne - no sekundārās meristēmās - kambija.

3.1. Koksne

Koksne jeb ksilēma sastāv no traheīdām, trahejām, koksnes šķiedrām jeb libriforma un koksnes parenhīmas šūnām. Koksne ir saliktie audi, jo to veido dažādu tipu šūnas, tomēr galveno - vielu transporta - funkciju koksnē veic trahejas un traheīdas.

Traheīdas ir izstieptas, noslēgtas neliela diametra šūnas ar nosmailotiem, noapaļotiem vai zobainiem galiem. Katra traheīda ir viena šūna. Traheīdas ir nedzīvas. To šūnapvalks ir pārkoksnējies, iekšpusē nevienmērīgi uzbiezīnāts. Atkarībā no šūnapvalka uzbiezīnājuma rakstura izšķir *gredzenveida*, *spirāliskās*, *kāpņveida*, *tīklveida* un *porainās traheīdas*.

Porainajām traheīdām vienmēr ir dobumporas. Skuju kokiem dobumporās ir *toruss* — lēcveidīgs vidējās plātnītes uzbiezinājums. Traheīdas ir primitīvāks vadaudu elements nekā trahejas. Tās ir galvenais vadaudu elements paparžaugos un kailsēkļos. Traheīdas parasti ir 1 ... 4 mm garas, bet to šķērsriezums — dažas simtdaļas līdz desmitdaļas milimetra.

Traheīdas augos parasti izpilda divas funkcijas. To galvenā funkcija ir vielu transports, bet daudzos augos tās izpilda arī mehānisko funkciju, jo tajos nav mehānisko audu. Tā, piemēram, skuju koku koksne nav traheju un nav arī mehānisko audu elementu; šo audu funkcijas izpilda traheīdas. Atsevišķām kokaugu sugām, piemēram, ošiem un kļāvām, sekundārajā koksne traheīdu nav; traheīdu nav arī liānām.

Trahejas evolūcijas procesā ir izveidojušās vēlāk nekā traheīdas un labāk vada ūdeni un tajā izšķīdušās minerālvielas. Trahejas atgādina garas kapilāras caurulītes, kuru diametrs ir lielāks par traheīdu diametru un orgānu šķērsriezumos nereti saskatāmas pat ar neapbruņotu aci. Tās sastāv no atsevišķiem posmiem jeb segmentiem, kas atrodas cits virs cita un izveido garu, tievu caurulīti. Posmi ir atsevišķo šūnu atliekas. Trahejas veidojušās no dzīvām šūnām, starp tām gandrīz pilnībā izzūdot šķērssienu. Sākumā nākamās trahejas segmenti ir dzīvas parenhimatiskas šūnas ar plānu šūnapvalku, kuras izvietojušās cita virs citas garā rindā. Šo šūnu dobums pildīts ar citoplazmu, kurā atrodas liels kodols. Attīstības gaitā visas šūnas aug, palielinās to tilpums, izveidojas lielas vakuolas un citoplazmas izvietojas gar šūnapvalku. Vēlāk garāko sienu šūnapvalks pabiezinās, citoplazma koncentrējas atsevišķās vietās pie šūnapvalka, kur sāk veidoties dobumporas. Pēc tam šūnas palielinās vēl vairāk, šūnapvalks starp tām uzbriest, pārgļotojas, bet pēc tam izšķīst, un rezultātā no daudzu parenhimatisku šūnu rindas izveidojas gara kapilāra caurulīte - traheja, kas sastāv no daudziem posmiem - segmentiem. Veidojoties trahejai, vienlaikus šūnapvalka uzkrājas līgnis — notiek šūnapvalka pārkoksnēšanās. Katras trahejas abos galos atrodas segmenti ar slīpām šķērssienu perforācijām. Tādējādi trahejas, tāpat kā traheīdas, ir slēgta sistēma.

Trahejas ir daudz garākas nekā traheīdas. Atkarībā no augu sugas un pat vienai augu sugai tās var būt no dažiem centimetriem līdz dažiem metriem garas. Visgarākās trahejas ir vītenaugiem, to garums sasniedz pat 3 ... 5 m. Vairumam augu trahejas ir apmēram 10 cm garas.

Trahejām šķērsriezums ir lielāks nekā traheīdām - apmēram 0.1 ... 0.15 mm, bet dažiem kokaugiem (ozoliem, ošiem) un liānām pat 0.3 ... 0.7 mm.

Trahejas, tāpat kā traheīdas, ir nedzīvi elementi ar pārkoksnētu šūnapvalku. Traheju vertikālais šūnapvalks ir nevienmērīgi uzbiezināts. Tāpat kā traheīdām, arī trahejām uzbiezinājums veidojas iekšpusē. Pēc uzbiezinājuma veida izšķir *gredzenveida*, *spirāliskās*,

kāpņveida, tīklveida un porainās trahejas.

Evolucionāri vecākās ir gredzenveida, spirāliskās un kāpņveida trahejas. Tās raksturīgas augu orgānu agrās attīstības stadijās, kad notiek intensīva to augšana. Šīs trahejas ir mazākas nekā tīklveida un porainās trahejas un netraucē orgānu augšanu garumā. Tīklveida un porainās trahejas auga ontogēnēzē parādās vēlāk. To diametrs ir lielāks un šūnapvalks - biezāks. Tīklveida trahejām ir tīklveidīgs uzbiezinājums, bet porainajām trahejām neuzbiezinātās vietas ir sīku poru veidā. Skuju koku koksne traheju nav.

Koksnes šķiedras jeb libriforms ir mehāniskie audi (sklerenhīmas šķiedras) koksne. Evolūcijas procesā tās rodas no traheīdām. Šiem koksnes elementiem ir sevišķi biezs šūnapvalks un reducētas dobumporas, un tie padara koksni izturīgāku. Koksnes šķiedras kā mehāniskie elementi sevišķi labi izveidoti tādos kokaugos, kuriem labi attīstītas trahejas.

Koksnes parenhīma sastopama kā primārajā, tā arī sekundārajā koksne. Sekundārajā koksne dzīvās parenhimatiskās šūnas atrodas *ass parenhīmā*, kas rodas reizē ar trahejām, traheīdām un mehāniskajiem elementiem, un *staru parenhīmā*, kas veidojas no kambija. Stumbrā parenhimatiskas šūnas vairāk sastopamas parenhīmas pavedienu veidā, bet retāk nekā atsevišķas šūnas.

Staru parenhīmas šūnām ir dažāda forma. Pēc novietojuma izšķir šūnas, kuru gareniskā ass orientēta radiāli (*gulošās staru šūnas*), un šūnas, kuru gareniskā ass orientēta vertikāli (*stāvošās staru šūnas*).

Koksnes parenhīmas šūnās veģetācijas periodā uzkrājas rezerves barības vielas, kas parasti tiek izmantotas pavasarī lapu plaukšanas laikā. To šūnapvalks var būt arī pārkoksņējies. Koksnes parenhīma izpilda kā barības vielu uzkrājējfunkciju, tā arī aizsargfunkciju.

Tillas. Trahejas, retāk traheīdas ar laiku var noslēgt tillas. Tās ir koksnes parenhīmas šūnu izaugumi, kas caur vienpusīgo dobumporu vai citu plānu vietu ieaug trahejas dobumā. Vienā trahejā tillas var ieaugt caur vairākām porām reizē. Trahejā ieaugusi parenhīmas šūnu daļa neatdalās no pārējās šūnas. Tillās var uzkrāties rezerves barības vielas - visbiežāk ciete. Parasti tillas veidojas kokaugiem, retāk lakstaugiem (ķirbjiem, skābenēm, tīteņiem). Visvairāk to ir vecākās koksnes daļās. Tillam ir liela nozīme kokaugu dzīvē. Tās kavē mikroorganismu un sēņu hifu iekļūšanu koksne.

Tillas rodas arī traheju un traheīdu ievainojumu vietās. Tās veidojas spraudņos netālu no griezuma vietas un aplauztos vai nogrieztos zaros tuvu brūcei.

3.2. Lūksne

Pa lūksni pārvietojas plastiskās vielas lejupejošā plūsmā. Lūksne sastāv no sietstobriem,

pavadītājšūnām, lūksnes šķiedrām un lūksnes parenhīmas. Lūksne tāpat kā koksne ir saliktie audi. Vielas transportu veic sietstobri ar pavadītājšūnām.

Sietstobri ir ar sietplātnēm savienotu dzīvu prozenhimatisku šūnu (posmu) vertikālas rindas, pa kurām pārvietojas fotosintēzes procesā radušās organiskās vielas. Parasti sietstobru šūnas (viens sietstobra posms) ir 150... 300 μm garas un 20 . . . 30 μm diametrā.

Veidošanās sākumā sietstobru posmi ir dzīvas šūnas ar plānu apvalku, citoplazmu, kodolu, leikoplastiem un centrālo vakuolu, caur kuru stieejas citoplazmas pavediens. Sietstobru galos atrodas šķērssienuņa — šūnapvalks ar porām, kuras caurauž plazmodesmas. Šūna - nākamais sietstobra posms aug, plēvīte, kas noslēdz poru, izstieejas, kļūst plānāka, tajā izveidojas sīki caurumiņi — perforācijas. Pārējās šūnapvalka daļas kļūst biezākas. Pēc tam šūnas organellas sabrūk, bet to paliekas izmainās, izšķīst un pāriet vakuolā. Citoplazmas kustība apstājas, tā izmaina savas īpašības un pāriet daļēji denaturētā stāvoklī. Šīm šūnām vairs nevar izraisīt plazmolīzi. Citoplazma zaudē savas puscaurlaidības īpašības, laiž cauri ūdeni ar tajā izšķīdušajam minerālvielām un lielmolekulārajām organiskajām vielām. Robežas starp citoplazmu un vakuolām kļūst neskaidras. Sietstobru galos galīgi izveidojas *sietplātnes*. Pilnīgi izveidotos sietstobros citoplazma atrodas daļēji denaturētā stāvoklī, taču tā vēl ir dzīva un funkcionē. Sietplātnes perforācijas apņem nelieli cilindri, kas sastāv no ogļhidrāta *kallozes*. Veģetācijas perioda beigās kalloze saspiež citoplazmas pavedienus, kas stieejas caur sietplātni. Šie pavedieni, kas stieejas no sietstobra uz sietstobru, kļūst ļoti tievi, un tos var saskaftīt tikai tad, ja preparātu īpaši sagatavo.

Uz sietplātnēm izveidojas uzbiezinājums - *kalluss*, kas pilnīgi noslēdz sietplātni. Sietstobri pārtrauc savu darbību. Kallusa veidošanās laikā ciete sietstobros izzūd.

Sietstobri parasti funkcionē tikai vienu veģetācijas periodu. Pēc tam kad kalluss ir noslēdzis sietstobrus, citoplazma tajos pilnīgi atmirst, sietstobrus piepilda gaiss vai ūdens, un nākamajā veģetācijas periodā blakusesošās dzīvās šūnas sietstobrus tā saspiež, ka tiem pilnīgi izzūd šūnas dobums.

Tikai ļoti nedaudziem augiem sietstobri funkcionē ilgāk par vienu veģetācijas periodu — vīnkokiem 2 gadus, liepām 3 vai 4 gadus. Ja sietstobri funkcionē vairākus gadus, sietplātnes rudeņos noslēdz kalluss, kas pavasarī atkal izšķīst.

Formas ziņā sietstobriem ir daudz mazāka dažādība nekā koksnes elementiem. Vienīgā sietstobru atšķirība ir dažāds sietplātnes izvietojums starp atsevišķiem segmentiem. Sietplātne var atrasties šķērsām - perpendikulāri sietstobru gareniskajai asij, bet var būt arī lokalizēta slīpi. Dažkārt šķērsapvalki no šķērsvirziena ir tiktāl novirzīti, ka grūti izšķirt, kur ir sietstobra vertikālais šūnapvalks, kur - sietplātne. Slīpajām sietplātnēm perforācijas nav

vienmērīgi sadalītas pa visu laukumu, bet sakopotas vairākās grupās — sietiņos. Vairumam lakstaugu un dažiem kokaugiem sietplātnes starp sietstobriem atrodas šķērsām. Šādām sietplātnēm ir vienmērīgs perforāciju sadalījums. Sietiņi var izveidoties arī uz gareniskajām sietstobru sieniņām, it sevišķi skuju kokiem.

Pavadītājšūnas atrodas līdzās sietstobriem un attīstās no kopējas mātšūnas. Mātšūnai daloties gareniskā virzienā, no divām meitšūnām viena diferencējas par sietstobru, bet otra - par pavadītājšūnu. Pēc tam pavadītājšūna bieži vien ar šķērssieni dalās uz pusēm. Pavadītājšūna šķērsriezumā atgādina trijstūri, četrstūri, retāk apli, taču diametrs tai ir daudz mazāks par sietstobra diametru. Pavadītājšūnām raksturīgs plāns šūnapvalks, blīva citoplazma, liels kodols un sīkas vakuolas. Cietes tajās nav. Šūnapvalkā, kas atrodas pie sietstobra, ir daudz poru. Caur tām stiepjas plazmodesmas, kas savieno pavadītājšūnu ar sietstobra šūnu un parenhīmu. Pavadītājšūnas nodrošina sietstobrus ar enerģiju ogļhidrātu transportēšanai pretēji to koncentrācijas gradientam. Pierādīts, ka sietstobros šķīdumā pārsvarā ir saharoze, bet apkārtējās parenhīmas šūnās cukura tranzītforma — monosaharīdi heksozes. Saharoze pavadītājšūnās veidojas no attiecīgajām heksozēm — glikozes un fruktozes.

Pavadītājšūnās ir tikai segsēkļiem. Paparžaugiem un kailsēkļiem pavadītājšūnu nav.

Lūksnes šķiedras ir mehānisko audu elementi (sklerenhīmas šķiedras) lūksnē un piedod tai mehānisko izturību. Lūksnes šķiedras sastopamas kā primārajā, tā arī sekundārajā lūksnē. Primārās lūksnes šķiedru attīstība notiek orgānos, kuri vēl turpina augt garumā. Primārajā lūksnē šķiedras izveidojas daudz garākas nekā sekundārajā lūksnē. Kā primārās, tā sekundārās lūksnes šķiedrām sekundārais šūnapvalks veidojas pēc tam, kad šķiedras vairs nestiepjas garumā. Daļai augu lūksnes šķiedru šūnapvalks pārkoksnējas. Lūksnes šķiedru šūnapvalkā ir vienkāršās poras, bet tām var būt arī izteikts dobumporu raksturs. Dažiem augiem, piemēram, liepām, sekundārās lūksnes šķiedras diferencējas lūksnes aktīvajā daļā par augsti specializētiem mehānisko audu elementiem. Tām ir pārkoksnēts šūnapvalks. Citiem augiem, piemēram, *Prunus* ģints augiem, funkcionējošā lūksnē lūksnes šķiedru šūnām ir tikai primārais šūnapvalks un aktīvs protoplasts; par šķiedrām tās diferencējas tikai pēc tam, kad sietstobri beidz savu darbību. Daļa augu anatomu uzskata, ka šīs šķiedras ir sklerificētas lūksnes parenhīmas šūnas jeb sklereīdas, bet ne īstās lūksnes šķiedras. Lūksnes šķiedras līdzīgi koksnes šķiedrām var palikt dzīvas, un tad tās uzkrāj cieti, piemēram, vīnkoku lūksnes šķiedras.

Lūksnes parenhīmu veido izodiametriskas, parenhimatiskas šūnas, kas aizpilda telpu starp pārējiem lūksnes elementiem. Lūksnes parenhīmas šūnas izpilda arī daudzas citas funkcijas,

kas raksturīgas dzīvām parenhimatiskām šūnām, piemēram, uzkrāj rezerves barības vielas — cieti, lipīdus un citas organiskās vielas, kā arī tannīnus un sveķus. Dažas lūksnes parenhīmas šūnas dažkārt rodas no tām pašām mātsūnām, no kurām izveidojas sietstobri. Tādā gadījumā tās izveidojas ātrāk par pavadītājšūnām. Tās parenhīmas šūnas, kas savā ontogēnēzē saistītas ar sietstobriem, pēc tam, kad pārstāj funkcionēt sietstobri, atmirst. Tādējādi parenhīmas šūnas pēc saistību rakstura ar sietstobriem var uzskatīt par pārejas veidojumiem uz pavadītājšūnām.

Lakstaugiem vadaudu elementi parasti sakopoti vadaudu kūlīšos.

3.3. Vadaudu kūlīši

Vadaudu kūlīši var sastāvēt tikai no koksnes, tikai no lūksnes vai arī no koksnes un lūksnes. Ja vadaudu kūlīti veido tikai lūksne vai arī tikai koksne, to sauc par *vienkāršo vadaudu kūlīti*, bet, ja to veido koksne un lūksne, tad — par *salikto vadaudu kūlīti*.

Vadaudu kūlīši veidojas no prokambija, tā šūnām daloties un diferencējoties. Ja diferencēšanās procesā vadaudu kūlītis izveidojas no visa prokambija, tad tādu kūlīti sauc par *slēgtu vadaudu kūlīti*. Turpretī, ja daļa prokambija saglabā meristematisko raksturu (saglabājas iniciālšūnas) un vadaudu kūlītis spēj sekundāri paresnināties, tad tādu kūlīti sauc par *atklāto jeb vaļējo vadaudu kūlīti*. Darbīgo meristēmas kārtu vadaudu kūlīti sauc par *kūlīšu kambiju*.

Vadaudu kūlīšu elementi atkarībā no to veidošanās laika ir atšķirīgi pēc lieluma un veida. Elementi, kas veidojušies pirmie, ir mazāki par tiem, kas izveidojušies vēlāk. Vadaudu kūlīša koksnes daļā vispirms veidojas protoksilēma (sastāv no gredzenveida un spirāliskajām trahejām), bet pēc tam — metaksilēma (kāpņveida, tīklveida un porainās trahejas). Atklātajos vadaudu kūlīšos no kūlīšu kambija veidojas tīklveida un porainās trahejas.

Tāpat kā koksnē, arī lūksnē izšķir profloēmu un metafloēmu.

Vienkāršos vadaudu kūlīšus iedala *lūksnes jeb floēmas kūlīšos* un *koksnes jeb ksilēmas kūlīšos*. Kailsēkļiem no vadaudu elementiem lūksnes kūlīšos ietilpst sietstieברי, bet segsēkļiem - kā sietstobri, tā arī pavadītājšūnas.

Lūksnes kūlīši ir raksturīgi ziedu vainaglapām. Tie sastopami arī ķirbju, pulkstenīšu un kaktusu dzimtas augu stumbros līdzās saliktajiem vadaudu kūlīšiem.

Koksnes kūlīšus veido galvenokārt traheīdas, bet daudziem augiem ir arī trahejas. Koksnes vadaudu kūlīši sastopami pašos lapu dzīslu galos.

Kā koksnes, tā arī lūksnes kūlīšos bez vielu transporta elementiem var būt arī attiecīgi

koksnes un lūksnes parenhīmas šūnas.

Saliktie vadaudu kūlīši augos sastopami daudz biežāk par vienkāršajiem vadaudu kūlīšiem. Atkarībā no koksnes un lūksnes sakārtojuma veida kūlītī izšķir 4 saliktos vadaudu kūlīšu veidus.

1. **Kolaterālajos vadaudu kūlīšos** koksne un lūksne lokalizēti blakus. Šķērsgriezumā kūlīši var būt ovāli, olveidīgi vai elipsveidīgi. Stumbru kolaterālajā vadaudu kūlītī lūksne vērsta uz stumbra ārpusi, bet koksne - uz iekšpusi. Lapu kolaterālajos vadaudu kūlīšos lūksne atrodas lapas apakšpusē, bet koksne - virspusē. Kolaterālie vadaudu kūlīši var būt *slēgti* un *atklāti*. Slēgtie kolaterālie vadaudu kūlīši raksturīgi viendīgļlapjiem, piemēram, graudzāļu un liliju dzimtas augiem. Viendīgļlapju stumbros kolaterālie vadaudu kūlīši izkaisīti izklaidus pa visu stumbru. Kailsēkļiem un divdīgļlapjiem raksturīgi atklātie kolaterālie vadaudu kūlīši, kas stumbrā izvietoti gredzenveidīgi.
2. **Bikolaterālajos vadaudu kūlīšos** lūksne izvietota uz ārpusi un iekšpusi no koksnes. Bikolaterālajā vadaudu kūlītī izšķir ārējo lūksni, koksni un iekšējo lūksni. Var uzskatīt, ka bikolaterālais vadaudu kūlītis sastāv no viena salikta (kolaterāla) un viena vienkāršā (lūksnes) vadaudu kūlīša. Bikolaterālie vadaudu kūlīši šķērsgriezumā ir ovāli. Augos tie sastopami samērā reti.
3. Izšķir divu veidu **koncentriskos vadaudu kūlīšus**
 - a. *leptocentriskos* jeb *amfivazālos vadaudu kūlīšus*, kuros lūksne atrodas vidū un to aptver koksne. Šie kūlīši raksturīgi maijpuķītēm, skalbēm, kalmēm;
 - b. *hadrocentriskos* jeb *amfikribrālos vadaudu kūlīšus*, kuros koksne atrodas vidū un to aptver lūksne. Šie kūlīši raksturīgi papardēm. Koncentriskajos vadaudu kūlīšos kambija nav.
4. **Radiālajos vadaudu kūlīšos** koksne izvietojusies starveidīgi, bet starp šīm koksnes grupām atrodas lūksnes grupas. Atkarībā no koksnes grupu skaita radiālie vadaudu kūlīši ir *diarhi* - ar diviem koksnes stariem, *triarhi* - ar trijiem, *tetrarhi* - ar četriem, *pentarhi* - ar pieciem stariem un *poliarhi*, — ja koksnes staru skaits lielāks par pieciem. Radiālie vadaudu kūlīši ir tipiski sakņu vadaudu kūlīši.

Vadaudu kūlīši stiepjas visā auga garumā. Parasti tie savienojas savā starpā, izveidojot vienotu auga vadaudu sistēmu. Arī lapās no to apmales uz centrālo daļu vadaudu kūlīši apvienojas lielākos kūlīšos, kas turpinās lapas kātā un tālāk - stumbrā. Ja vadaudu kūlītis no stumbra turpinās lapā, tad tādu kūlīti sauc par *kopīgo vadaudu kūlīti*.

4. Vēdinātājaudi jeb aerenhīma

Par vēdinātājaudiem 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 vēdinātājaudiem 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.

Gaiss, kas atrodas ūdenī esošajās auga daļās, padara tās vieglākas, palielina to peldētspēju un palīdz tām ieņemt vertikālu stāvokli, tātad nodrošina nepieciešamo orientāciju telpā.

Aerenhīma var būt attīstīta dažādos auga orgānos — stumbros, sakneņos, saknēs, lapu plātnē un lapu kātā, kā arī ziedu kātā. Parasti tā ietilpst pamataudu parenhīmā, aizpildot stumbra serdi vai arī primāro mizu. Dažiem augiem aerenhīma veidojas peridermas vietā. Aerenhīmas šūnām parasti ir plāns celulozes apvalks.

Aerenhīma sastopama kalmju sakneņos, doņū, baltās ūdensrozes, glīveņu un citu ūdensaugu un purva augu stumbros. Tā raksturīga arī daudzu tropu augu elpošanas jeb gaisa saknēs.

5. Uzkrājējaudi

Uzkrājējaudi veic ūdens un rezerves vielu uzkrāšanas funkciju. Tie sastāv no izodiametriskām, parenhimatiskām šūnām. Rezerves vielas augā tiek uzglabātas vai nu ilgāku laiku (ciete bumbuļos un sakneņos), vai arī tiek izmantotas un veģetācijas periodā atkal uzkrātas no jauna (ūdens krājumi sulīgo augu lapās un stumbrā). Uzkrājējaudi atrodas *saknēs*, piemēram, bietēm, burkāniem; *bumbuļos*, piemēram, kartupeļiem, topinambūram kāļiem; *gumos*, piemēram, dālijām, begonijām; *sakneņos*, piemēram, ložņu vārpatai, īrisiem, kalmēm u.c.

Stumbrā uzkrājējaudi veido *cietes maksti*, kas gredzenveidīgi aptver stumbru. Kokaugu stumbros uzkrājējaudi ir koksnes parenhīma. Uzkrājējaudi sevišķi labi attīstīti sēklās, augļos veģetatīvo orgānu pārveidnēs.

Uzkrājējaudus, kas uzkrāj ūdeni, sauc arī par *ūdens parenhīmu*. Tie sastāv vai nu no dzīvām parenhimatiskām šūnām, kurām ir plāns celulozes apvalks, vai arī no nedzīvām traheīdveida šūnām, kas atšķirībā no parastajām traheīdām ir lielākas un gandrīz izodiametriskas formas. Labi attīstīta ūdens parenhīma ir sukulentu lapās (agavēm, alvejām) un stumbros (kaktusiem,

eiforbijām).

Pēc organisko vielu uzkrāšanās vietas uzkrājējaudus iedala audos, kuros barības vielas uzkrājas šūnu dobumā, un audos, kuros barības vielas uzkrājas kā šūnu dobumā, tā arī šūnapvalkā.

Uzkrājējaudu šūnām, kurām barības vielas uzkrājas dobumā, ir plāns apvalks un sīkas vienkāršās poras. Šūnas satur rezerves barības vielas - cukuru, cieti, inulīnu, aminoskābes, olbaltumvielas *izšķīdušā veidā* (cukurs), *daļēji izšķīdušā veidā* (olbaltumvielas, inulīns), *daļēji cietā veidā* (ciete, olbaltumvielu kristāli kartupeļos), *cieta veidā* (aleirona graudi), *pusšķidrā veidā* (eļļa rīcinauga sēklās) un *gandrīz pilnīgi cietā veidā* (ciete tauriņziežu dīgļlapās).

Otra veida uzkrājējaudu šūnu dobumā uzkrājas aleirona graudi un eļļas, bet šūnapvalkā hemicelulozes, gļotas. Šūnām ir stipri uzbiezināts šūnapvalks un tajās daudz vienkāršo poru. Šāda veida uzkrājējaudi ir kafijas pupiņu un dateļpalmu endospermā, lupīnu dīgļlapās.

Pirms izmantošanas uzkrātās rezerves barības vielas tiek hidrolizētas, pārvērstas ūdenī šķīstošās vielās un nogādātas patēriņa vietās – augšanas konusus, plaukstošos pumpuros, nobriestošos augļos u.c. Rezerves vielas augs izmanto augšanai, attīstībai, elpošanai, t.i., visu dzīvības procesu nodrošināšanai.

6. Izdalītajaudi un pientvertnes

Daudzu augu orgānos izdalās pienam līdzīgs šķīdums - *latekss* jeb auga *piensula*, kas ir īpašu anatomisku veidojumu - pientvertņu šūnsula. Pientvertnes var atrasties visos auga orgānos - saknēs, stumbrā, lapās. Tās parasti vijas cauri parenhīmai. Koksne pientvertņu nav. Pientvertnes, tāpat kā vadaudu kūlīši, no stumbriem pāriet zaros, bet pēc tam lapās, kur sazarojas un nobeidzas ar ieapaļiem galiem lapas mezofilā vai pat epidermā.

Pientvertņu šūnas ir dzīvas, ar plānu, elastīgu celulozes apvalku. Šūnu dobumā atrodas citoplazma ar leikoplastiem, kodolu un vakuolām. Citoplazma izvietojusies gar šūnapvalku, bet visu pārējo šūnas dobumu aizņem vakuola, kas pildīta ar piensulu. Pientvertnes ir divējādas.

Vienkāršās pientvertnes jeb pienstobri ir ļoti lielas, gigantiskas dzīvas šūnas ar daudziem kodoliem. Tās caurauž auga orgānu vai visu augu, piemēram, eiforbijām. Daļa pienstobru attīstās kā garas caurulītes, un tās sauc par *nezarotiem pienstobriem*, bet daļa pienstobru zarojas, un tos sauc par *zarotiem pienstobriem*.

Saliktās pientvertnes jeb pienejas veidojas no vairākām rindām maisveidīgu šūnu, kuru apvalkā ir poras. Šūnu saplūšana jau notiek pirmajās auga attīstības fāzēs. Pienejas veidojas

līdzīgi trahejām, vairākām šūnām saplūstot, šķērssienām izzūdot vai perforējoties. Daļa pieneju savstarpēji savienojas ar stobrveidīgiem saaugumiem — *anastomozēm* un izveido tīklojumu. Šādas pienejas sauc par *anastomozētām pienejām*. Nesaaugušās pienejas sauc par *neanastomozētām pienejām*.

Pientvertņu saturs — piensula ir emulsija, kas satur 50... 80% ūdens, organiskās skābes, sāļus, alkaloīdus (morfinu), glikozīdus, eļļas, olbaltumvielas, ogļhidrātus, miecvielas, gļotvielas, ēteriskās eļļas, sveķus, gutaperču, kaučuku, kalcija oksalāta kristālus u.c. Tāad piensula ir sarežģīts daudzu vielu komplekss, kurā ietilpst gan asimilētās vielas, gan arī vielu maiņas gala-produkti.

Zināmas apmēram 12 500 augu sugas no 900 ģintīm, kas satur piensulu. Bieži vien augiem, kuriem stipri attīstīti pienstobri, vāji vai pat nemaz neattīstās sietstobri, piemēram, miega magonei (*Papaver somniferum* L.). Līdz ar to pienstobrus dažkārt var pieskaitīt arī vadaudiem. Turklāt piensula veic aizsargfunkciju.

Augu piensulu cilvēks izmanto praktiskām vajadzībām. Rūpnieciski vissvarīgākā ir piensula, kas satur kaučuku. Nozīmīgākais kaučukaugs ir Brazīlijas heveja (*Hevea brasiliensis* L.), kuras piensula satur 40...50% kaučuka. Dažu augu piensulu izmanto arī pārtikā, piemēram, Ceilonas salā kultivē pienkoku (*Gymneura lactiferum*), kura piensulu lieto līdzīgi govs pienam.

Tā kā piensula bieži vien satur vielu maiņas galaproduktus (sveķus, gūtu, kaučuku), tad pientvertnes pieskaitāmas pie izdalītājaudiem. Augu izdalītājaudi ietver ne tikai audus, bet arī atsevišķas *izdalītājšūnas* jeb *dziedzeršūnas*, kas izdala sveķus, ēteriskās eļļas, gļotvielas un citus sekrētus. Augu sekrēti rodas un uzkrājas atsevišķās šūnās, tvertnēs, starpšūnu telpās jeb ailēs. Starpšūnu telpas var veidoties kā *lizogēni*, šūnām izšķīstot, tā arī *šizogēni*, šūnām atbīdoties citai no citas.

Daļa augu sekrētus izdala uz āru, bet citi uzkrāj to. Pie ārējās izdalītājsistēmas pieder dziedzeršūnas un dziedzermatiņi, bet pie iekšējās izdalītājsistēmas — sekrētšūnas un sekrētaudi.