

Augu primārā un sekundārā uzbūve

1. Meristēmas, augu primārā un sekundārā uzbūve.

No meristēmas jeb veidotājaudu šūnām visā auga dzīves laikā, tām daloties, veidojas jaunas šūnas. Tādējādi augu organisms, pielāgojamies 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 vienlaikus 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.

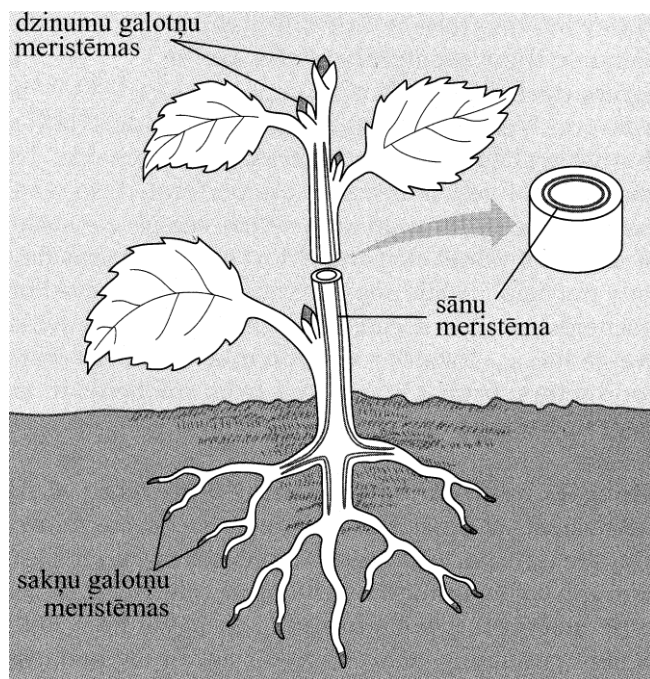
Par **viengadīgiem augiem** sauc augus, kam viss dzīves cikls - no dīgšanas līdz bojāejai, ieskaitot veģetatīvo augšanu, ziedēšanu un sēklu ražošanu - ilgst tikai vienu veģetācijas periodu. Viengadīgiem augiem pieskaitāmas daudzas savvaļas puķes, lauksaimniecības kultūras, kā labības un tauriņzieži (zirņi,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

Par **divgadīgiem augiem** sauc augus, kam dzīves cikls - no dīgšanas līdz atmiršanai ilgst divus veģetācijas periodus un vienu ziedu 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**.

Auga augšana ir atkarīga no meristēmu atrašanās vietas augā (1.1.attēls). **Galotņu** jeb **apikālās meristēmas** atrodas sakņu un dzinumumu (pumpuru) galotnēs un nodrošina augu augšanu garumā. Šo augu orgānu stiepsiņus 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 pārsnāšanās, tām vienlaicīgi arī augot garumā. Augu



1.1.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.

sekundāro augšanu nodrošina **sānu** jeb **laterālās meristēmas**, kuras šūnas vasā un saknēs sakārtojušās cilindroidīgi (1.1. attēls).

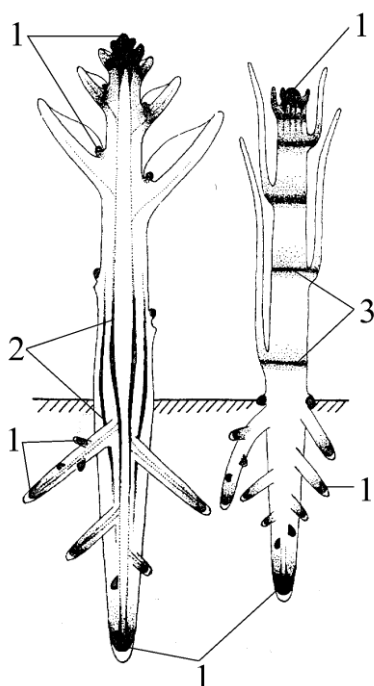
Šīs laterālās meristēmas nomaina primāros segaudus - epidermu - ar sekundārajiem - peridermu, kas ir biezāka un izturīgāka, un, stumbram augot resnumā, nepārplīst, jo arī tās augšanu nosaka sānu meristēma, ko sauc par **korķa kambiju**. Stumbra pāresnināšanās notiek, daloties sānu meristēmai, ko sauc par **kambiju**. Daloties kambija šūnām, veidojas jauni vadaudu slāņi - uz āru veidojas lūksne, bet uz iekšu - koksne. Tā kā vadaudus dažkārt sauc arī par vaskulārajiem audiem, un tie veidojas kambija darbības rezultātā, tad pašu kambiju dažkārt sauc arī par **vaskulāro kambiju**.

Kokaugiem primārā un sekundārā augšana notiek vienlaicīgi, bet dažādās auga vietās. Primārā augšana notiek auga jaunākajās daļās - vasas un sakņu galos, kur atrodas galotņu meristēmas. Sānu meristēmas attīstās vecākās auga daļās - noteiktā attālumā no vasas un sakņu galiem. Šajās vietās augu orgāni pāresnina. Visvecākajās augu daļās, piemēram, pašā stumbra apakšdaļā, arī sastopams visvairāk sekundāro audu, kas veidojušies kambija darbības rezultātā. Katru sezonu primārās augšanas rezultātā augs kļūst mazliet garāks, savukārt sekundārā augšana nostiprina augu - un tas kļūst resnāks.

Dažkārt galotnes meristēma primārās augšanas gaitā var atdalīties no rašanās vietas un starp atdalījušos meristēmu un galotnē palikušo meristēmu izveidojas pastāvīgie audi. Šādu gadījumu sauc par iestarpināto jeb interkalāro augšanu, bet meristēmu, kas auga attīstības gaitā atdalījusies no galotnes meristēmas - par **iestarpināto** jeb **interkalāro meristēmu** (1.2.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 ontogēzes 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:

- 1) augs var vienlaicīgi augt uz ziedēt - tā ir svarīga bioloģiska īpašība augiem ar īsu veģetācijas periodu, piemēram, graudzālēm;
- 2) 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. Tādējādi notiek graudzāļu stumbru pacelšana, un šo procesu tāpat kā fototropisma gadījumā regulē fitohormonu klātbūtne augos.



1.2.attēls. Galotņu, sānu un iestarpināto meristēmu atrašanās vietas.

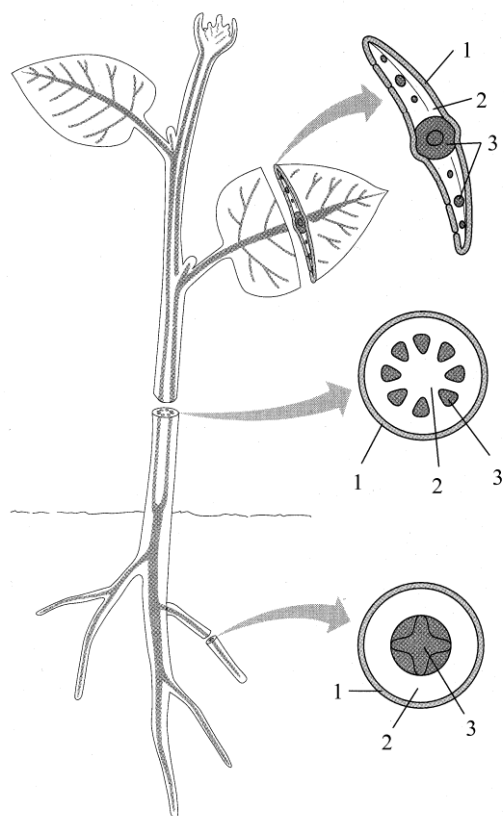
1 - galotnes meristēmas, 2 - sānu meristēmas, 3 - iestarpinātās meristēmas

2. Galotnes meristēmas un auga augšana garumā

Auga primārā augšana nodrošina auga primāro uzbūvi, kam raksturīgi trīs galvenie audu tipi - segaudi, vadaudi un pamataudi (parenhīma) (2.1.attēls). Primārā uzbūve raksturīga lakstaugiem un jaunām kokaugu daļām. Kaut arī galotnes nodrošina kā vasas, tā arī sakņu augšanu garumā, tomēr pastāv būtiskas atšķirības starp šo abu orgānu primāro uzbūvi.

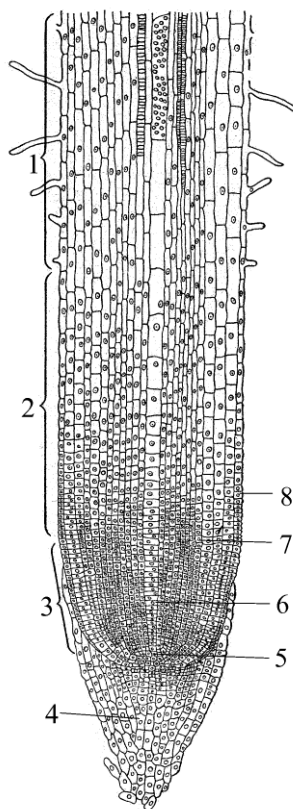
Sakņu primārā augšana

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 pārģlotošanās, 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 (2.2.attēls).



2.1.attēls. Galvenās audu sistēmas:

1 - segaudi, 2 - pamataudi, 3 - vadaudi



2.2.attēls. Saknes primārā uzbūve:

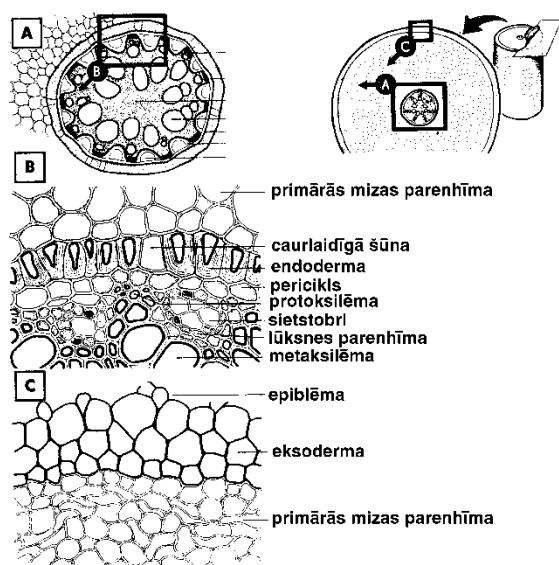
1 - saknes uzsūcējzona, 2 - šūnu stiepšanās zona, 3 - šūnu dalīšanās zona, 4 - saknes uzmava, 5 - galotnes meristēma, 6 - prokambijs, 7 - pamatmeristēma, 8 - protoderma.

Saknes šūnu dalīšanās zonā ietilpst galotnes meristēma un tās atvasinājumi, ko sauc par **primārajām meristēmām**. Daloties 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** (2.2.attēls, 8), **prokambijs** (2.2.attēls, 6) un **pamatmeristēma** (2.2.attēls, 7). No šīm meristēmām turpmākās auga augšanas laikā saknē veidojas trīs primāro audu sistēmas - segaudi, vadaudi un pamataudi.

Šūnu dalīšanās zona pāriet **šūnu stiepšanās zonā** (2.2.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**.

Saknes primārie audi

No trīs primārajām meristēmām - protodermas, prokambija un pamatmeristēmas veidojas saknes 3 primāro audu grupas (2.3.attēls).



2.3.attēls. Saknes primārā uzbūve

2.1.tabula. Saknes primārās meristēmas un to produkti

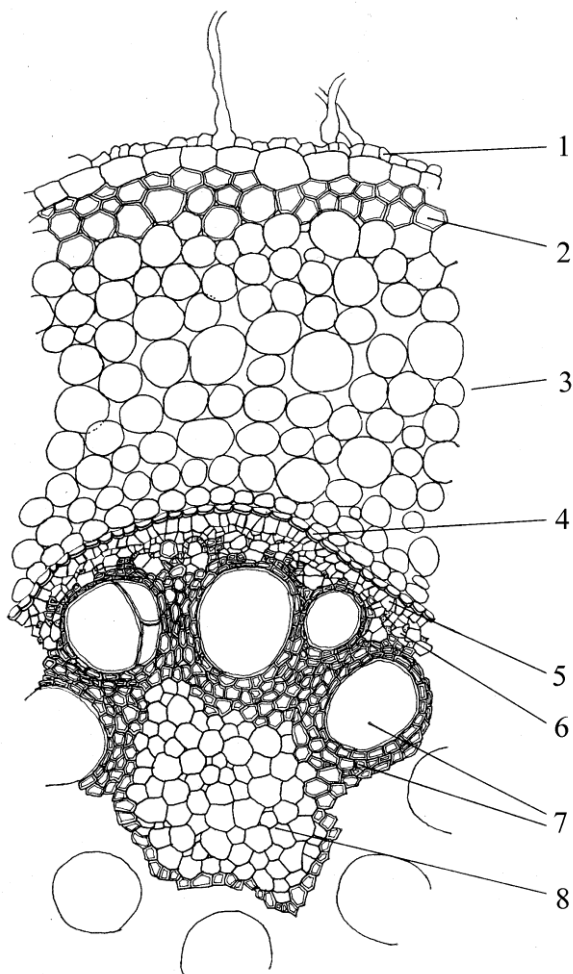
primārā meristēma	primārās meristēmas produkts
protoderma	primārie segaudi jeb epiderma (saknēm epiblēma)
prokambijs	vadaudi (centrālais cilindrs)
pamatmeristēma	pamataudi - parenhīma (primārās mizas parenhīma)

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

No **prokambija** veidojas 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 (2.5.attēls,7,8), savukārt lūksnes grupas izvietojušās starp šiem stariem (2.5.attēls,6). Līdzīgs koksnes un lūksnes izvietojums ir arī viendīgļlapjiem, taču vadaudu staru skaits parasti ir lielāks (2.4.attēls). Viendīgļlapju saknes centru parasti aizņem pamataudi - parenhīma, kas veido saknes serdi.

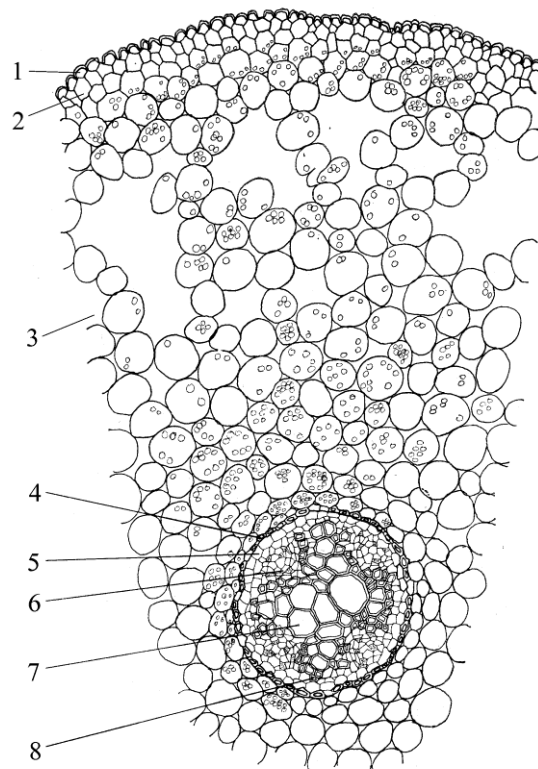
Starp protodermu un prokambiju atrodas **pamatmeristēma**, no kuras veidojas pamataudi. Šie pamataudi, kuri parasti ir parenhimatiski, aizņem lielāko **primārās mizas** daļu (2.4.attēls,3 un 2.5.attēls,3). Primārā miza atrodas starp segaudiem un centrālo cilindru. Saknes pamataudu šūnas ir pielāgojušās rezerves vielu uzkrāšanai, un to plazmas membrānas (plazmalemma) aktīvi darbojas, sakņu šūnām uzņemot no augsnes minerālvielu ūdens šķīdumus. Primārās

mizas iekšējais šūnu slānis ir **endoderma**, kuras galvenā funkcija ir regulēt minerālvielu šķīdumu iekļūšanu centrālajā cilindrā no primārās mizas (2.3.attēls).



2.4.attēls. Viendīgļlapja (*Zea mays*) saknes primārā uzbūve:

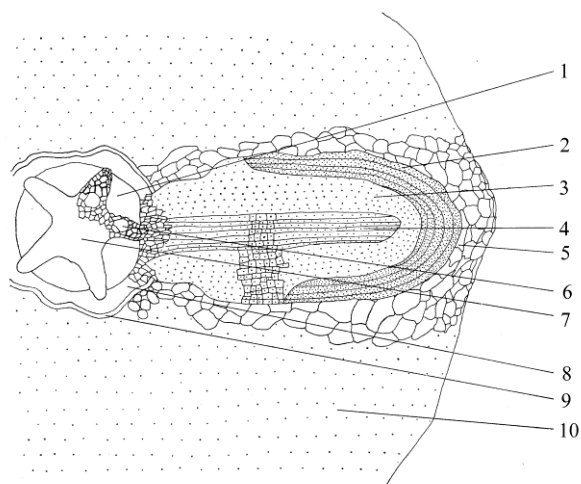
1 - epiblēma, 2 - eksoderma, 3 - primārās mizas parenhīma, 4 - endoderma, 5 - pericikls, 6 - lūksne, 7 - koksne, 8 - serde



2.5.attēls. Divdīgļlapja (*Ranunculus acer*) saknes primārā uzbūve:

1 - epiblēma, 2 - eksoderma, 3 - primārās mizas parenhīma, 4 - endoderma, 5 - pericikls, 6 - lūksne, 7, 8 - koksne

Saknei var veidoties **sānsaknes**, kuru aizmetņi var veidoties dažādās saknes vietās, bet visbiežāk tas ir **pericikls** (2.6.attēls). Periciklu veido parenhimatiskas šūnas, tas izvietojies vienā šūnu slānī pie endodermas, tomēr noteiktos apstākļos tā šūnas var kļūt meristematiskas un sākt dalīties, veidojot sānsakņu aizmetņus. Saknes centrālais cilindrs ar vadaudiem ir saistīts ar sānsakņu centrālajiem cilindriem, tādējādi izveidojot vienotu transporta sistēmu, pa kuru pārvietoties vielu šķīdumiem.

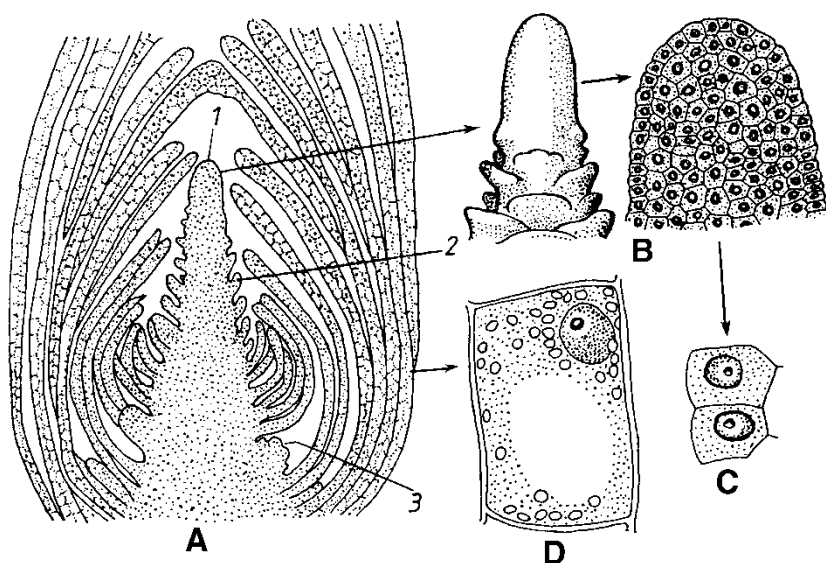


2.6.attēls. Sānsaknes veidošanās, *Vicia faba*

1 - lūksne, 2 - saknes uzmava, 3 - sānsaknes primārās mizas veidošanās, 4 - sānsaknes centrālā cilindra aizmetnis, 5 - primārās mizas parenhīmas saspiestās šūnas, 6 - protosilēma, 7 - metaksilēma, 8 - pericikls, 9 - endoderma, 10 - saknes primārā miza

Vasas primārā augšana

Augšanas konuss atrodas dzinuma galā - galotnes pumpurā (2.7.attēls) un tam parasti ir koniska forma. Augšanas konuss sastāv no meristēmas, tā galotnē atrodas iniciālšūnu grupa (2.7.attēls, B). Iniciālšūnām daloties, rodas jaunas šūnas, ko sauc par meitšūnām. Iniciālšūnu forma un lielums nepārtraukti atjaunojas un tās vienmēr saglabā meristemātisku raksturu.



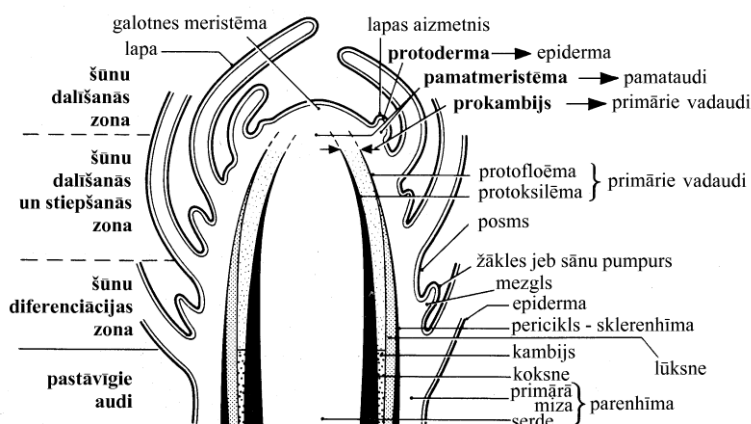
2.7.attēls. Kanādas elodejas (*Elodea canadensis*) augšanas konuss:

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 (2.8.attēls).

Pumpurā mezgli, pie kuriem piestiprinājušies lapu aizmetņi ir izvietojušies ļoti tuvu viens otram, jo vasas aizmetņa posmi ir ļoti īsi (2.8.attēls). Dzinuma augšana visstraujāk notiek, augot posmiem, kas atrodas nedaudz tālāk no augšanas konusa. Šī augšana notiek pateicoties

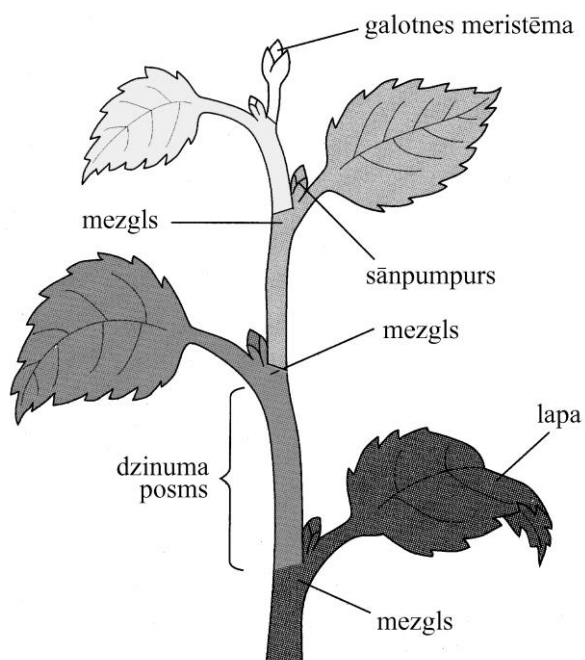


2.8.attēls. Divdīgļlapja dzinuma galotne. Apikālā meristēma un primārā augšana.

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.

Dzinuma uzbūve un fāzu maiņa tā attīstības gaitā

Mezglu un posmu secīgas attīstības dzinuma galotnē rezultātā, kam seko posmu stiepšanās, veidojas dzinums, kam raksturīga moduļu uzbūve - dzinums sastāv no daudzām daļām, kas katra sastāv no stumbra daļas (posma), vienas vai vairākām lapām un sānpumpura (-iem), kas attīstās šo lapu žāklēs (2.9.attēls). Šādu moduļāru morfoloģiju nevajadzētu salīdzināt un jaukt



2.9.attēls. Dzinuma modeļuzbūve

Primārās augšanas rezultātā secīgi veidojas dzinuma daļas (attēlā - dažādi tonētas - vecākās daļas ir tumšākas), kas katra sastāv no vienas vai vairākām lapām, sānpumpura katras lapas žāklē un posma. Katras šādas daļas miniatūrs modulis izveidojas jau apikālajā meristēmā, un pēc tam aug, stumjot prom dzinuma galotni, kur savukārt veidojas jauns modulis utt. Šāda secīga vasas augšana stipri atšķiras no dzīvnieku augšanas, kam visas jaunā organisma daļas veidojas vienlaicīgi jau embrija stadijā.

ar dažu dzīvnieku segmentveida anatomijas (posmtārpi) attīstību. Dzīvnieku attīstības gaitā visu orgānu segmenti veidojas jau embrija stadijā. Augiem posmveida augšana notiek visu to

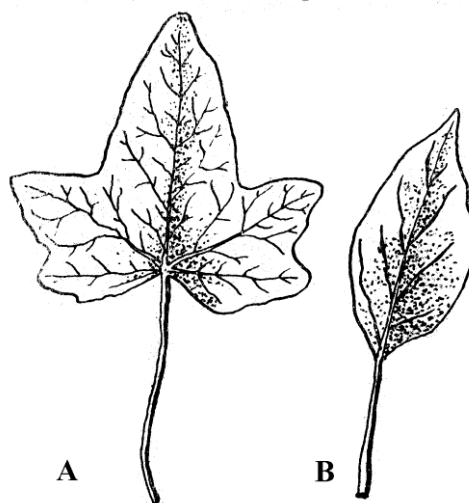
dzīves laiku. Atšķirībā no posmtārpu segmentiem, kas visi ir vienāda vecuma, augu posmi ir dažāda vecuma - proporcionāli to attālumam no galotnes meristēmas.

Visu tikko aplūkoto primāro augšanu var iztēloties kā procesu, kad galotnes meristēma ražo un spiež uz leju identisku moduļu sērijas tik ilgi, kamēr augs dzīvo. Patiesībā apikālā meristēma tās funkcionēšanas gaitā var mainīties no vienas attīstības fāzes citā. Viens no šādiem fāžu maiņas piemēriem ir pakāpeniska pāreja no juvenilās jeb jaunības veģetatīvās (lapu veidojošās) fāzes uz pieaugušo veģetatīvo fāzi. Šīs fāžu maiņas pamanāmākā pazīme ir lapu morfoloģijas izmaiņas (2.10.attēls).

Otrs fāžu maiņas piemērs ir pāreja no veģetatīvās uz ģeneratīvo fāzi. Atšķirībā no veģetatīvās fāzes, kas būtībā ir pašatjaunojoša sistēma, ģeneratīvā fāze izbeidz auga veģetatīvo augšanu - apikālās meristēmas dalīšanās notiek tikai, lai veidotos auga dzimumorgāni.

2.10.attēls. *Hedera helix* lapas

A - trīsdaivaina lapa no juvenila veģetatīvā dzinuma,
B - vesela lapa no pieauguša veģetatīvā dzinuma.

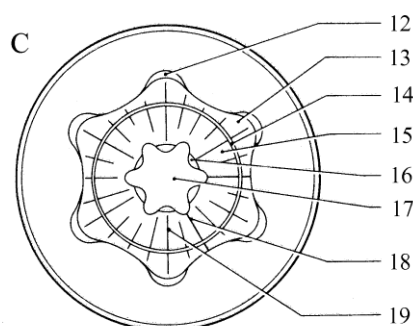
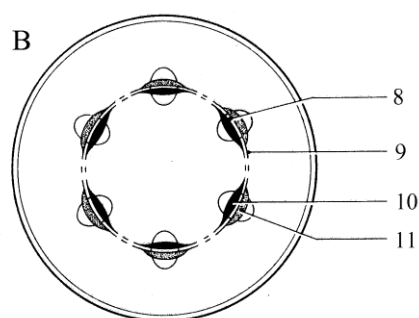
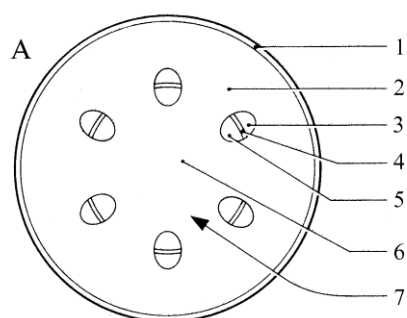


3. Sānu meristēmas un stumbru un sakņu pāresnināšanās: auga sekundārā augšana

Vairumam vaskulāro augu primāro augšanu noteiktā ontoģenēzes stadijā sāk papildināt sekundārā augšana - tie aug ne tikai garumā, bet arī resumā. **Auga sekundārajai uzbūvei raksturīgi audi, kas veidojas, augam sekundāri augot - augot resumā.** Auga sekundāro pāresnināšanos nodrošina divas meristēmas - **kambijs** jeb **vaskulārais kambijs**, kura darbības rezultātā veidojas sekundārā lūksne un sekundārā koksne, un **korķa kambijs**, kura šūnām daloties, veidojas sekundārie segaudi - periderma – biezs korķa slānis, kas nomaina epidermu. Sekundārā augšana raksturīga visiem kailsēkļiem, vairumam divdīgļlapju, bet ir reti sastopama viendīgļlapjiem.

Stumbru sekundārā augšana

Vaskulārais kambijs. Vaskulārais kambijs veidojas no parenhīmas šūnām, kuras atgūst spējas dalīties - šūnas kļūst meristemiskas. Parenhīmas šūnu pāreja meristemiskā stāvoklī var notikt slānī starp primāro koksni un primāro lūksni (3.1.attēls, B,9). Šādā sekundārās



3.1.attēls. Tipiska divdīgļlapja stumbra sekundārās augšanas agrīnās stadijas

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 meristemisku raksturu:

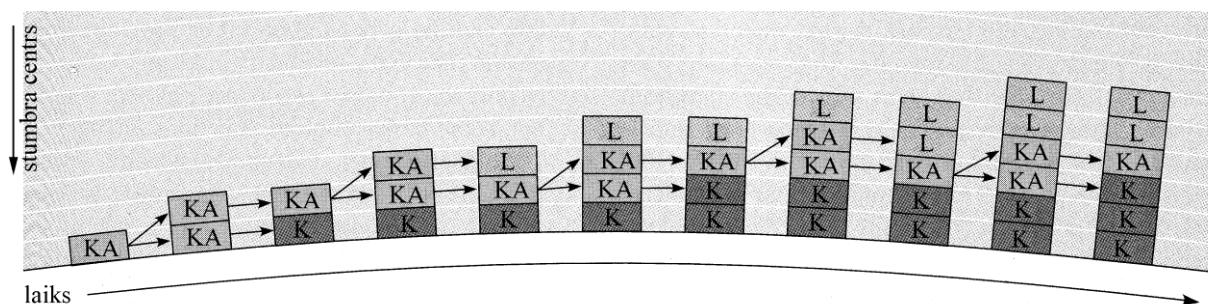
8 - kauliņu kambijs (vadaudu kauliņš), 9 - starpkauliņu kambijs (starp vadaudu kauliņiem), 10 - sekundārā koksne, 11 - sekundārā lūksne;

C - sekundārie vadaudi izveidojuši noslēgtu gredzenu. Visvairāk stumbrs ir pārsnājis 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

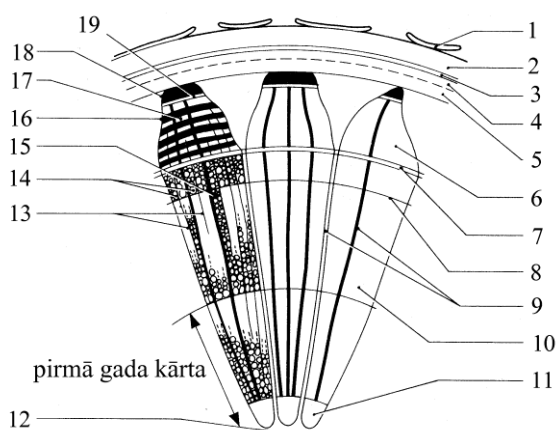
augšanas stadijā kambiju, kas atrodas vadaudu kauliņa robežās, sauc par kauliņu kambiju, bet kambiju starp vadaudu kauliņiem - par starpkauliņu kambiju (3.1.attēls, B 8,9). Nākamajā sekundārās augšanas stadijā, saplūstot kauliņu un starpkauliņu kambijam, izveidojas vienots gredzens (cilindrs), ko sauc par vaskulāro kambiju (3.1.attēls, C14).

Meristemiskās šūnas starpkauliņu kambija vietās sauc par **staru iniciālšūnām**. Šīm šūnām daloties radiālā virzienā, veidojas **koksnes** un **lūksnes stari**. Staru funkcija ir vielu šķīdumu transports radiālā virzienā. Meristemiskās šūnas kauliņu kambija vietās sauc par **smailajām iniciālšūnām**, jo tām ir nosmailoti gali un tās ir izstieptas paralēli stumbra gareniskajai asij. Smailajām iniciālšūnām daloties, veidojas jauni vadaudi - uz ārpusi no vaskulārā kambija - sekundārā lūksne, bet uz iekšpusi - sekundārā koksne (3.2.attēls).



3.2.attēls. Sekundārās koksnes un sekundārās lūksnes veidošanās kambija darbības rezultātā. Diagrammā attēlota vaskulārā kambija smailo iniciālšūnu meristemātiskā aktivitāte un tās rezultāts. Daloties kambija (Ka) šūnām, uz stumbra iekšpusi veidojas koksnes šūnas (K), uz ārpusi - lūksnes šūnas (L). Katru reizi daloties iniciālšūnai, viena meitšūna saglabā meristemātisko raksturu, bet otra diferencējas par koksnes vai lūksnes šūnu. Tā kā koksnes slāņu skaits palielinās, tad kambija slānis arvien attālinās no stumbra centra.

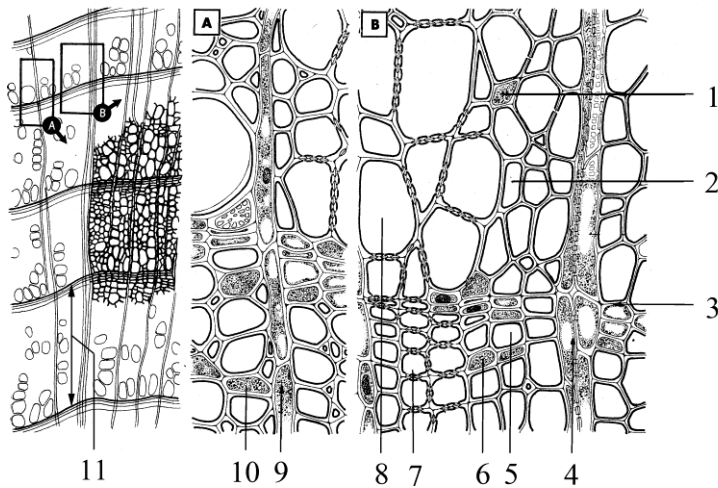
Turpinoties sekundārajai augšanai, stumbrā gadu no gada uzkrājas arvien jauni sekundārās lūksnes slāņi, veidojot sekundāro mizu, kā arī sekundārās koksnes slāņi, veidojot stumbra daļu, ko sauc par koksni (3.3.attēls). Tādējādi stumbrā var izšķirt sekojošas daļas - sekundārie segaudi (periderma), primārā miza, sekundārā miza, kambijs, sekundārā koksne, primārā koksne, serde (virzienā no perifērijas uz stumbra centru).



3.3. attēls. Tipiska divdīgļlapja kokauga stumbra uzbūve trešajā dzīves gadā:

1 - epidermas atliekas, 2 - korķis, 3 - korķa kambijs, 4 - korķa parenhīma, 5 - primārā miza, 6 - sekundārā miza, 7 - vaskulārais kambijs, 8 - gada kārtu robeža, 9 - primārie stari, 10 - sekundārā koksne, 11 - primārā koksne, 12 - serde, 13 - sekundārie stari, 14 - pavasara koksne, 15 - rudens koksne, 16 - cietā lūksne, 17 - mīkstā lūksne, 18 - pericikls - sklerenhīma, 19 - primārā lūksne.

Koksne sastāv no traheīdām, trahejām (segsēkļiem), šķiedrām un parenhīmas. Augiem, kas aug mērenā un aukstā klimata zonās, sekundārā augšana ziemas laikā nenotiek, jo kambija šūnas nedalās. Nākamā gada pavasarī, kambija šūnām sākot dalīties, veidojas koksnes vadaudu elementi - trahejas un traheīdas - ar salīdzinoši lieliem dobumiem un plāniem šūnapvalkiem, jo pavasarī aktuāls ir pastiprināts vielu transports (pavasarī pa koksnes elementiem pārvietojas ne vien minerālvielu, bet arī organisko vielu šķīdumi, piemērs - bērzu sulas). Tuvojoties veģetācijas perioda beigām, no kambija veidojas koksnes vadaudi ar aizvien mazākiem dobumiem un biezākiem šūnapvalkiem. Tādējādi stumbra šķērsgriezumā ļoti labi ir saskatāma slāņveida struktūra, kurā var atšķirt pavasara koksni no rudens koksnes. Tātad kambija darbības rezultātā stumbrā katru gadu veidojas jauna **gadskārta**, kura sastāv no **pavasara koksnes** un **rudens koksnes** (3.4.attēls).



3.4.attēls. *Tilia cordata* stumbra koksnes šķērsriezums:

1 - pavasara koksnes parenhīma, 2 - pavasara koksnes šķiedra, 3 - gada kārtu robeža, 4 - stars, 5 - rudens koksnes šķiedra, 6 - rudens koksnes parenhīma, 7 - traheīda, 8 - traheja, 9 - stars, 10 - rudens koksnes parenhīma, 11 - viena gadskārta.

1,2,8 - pavasara koksne, 5,6,7,10 - rudens koksne

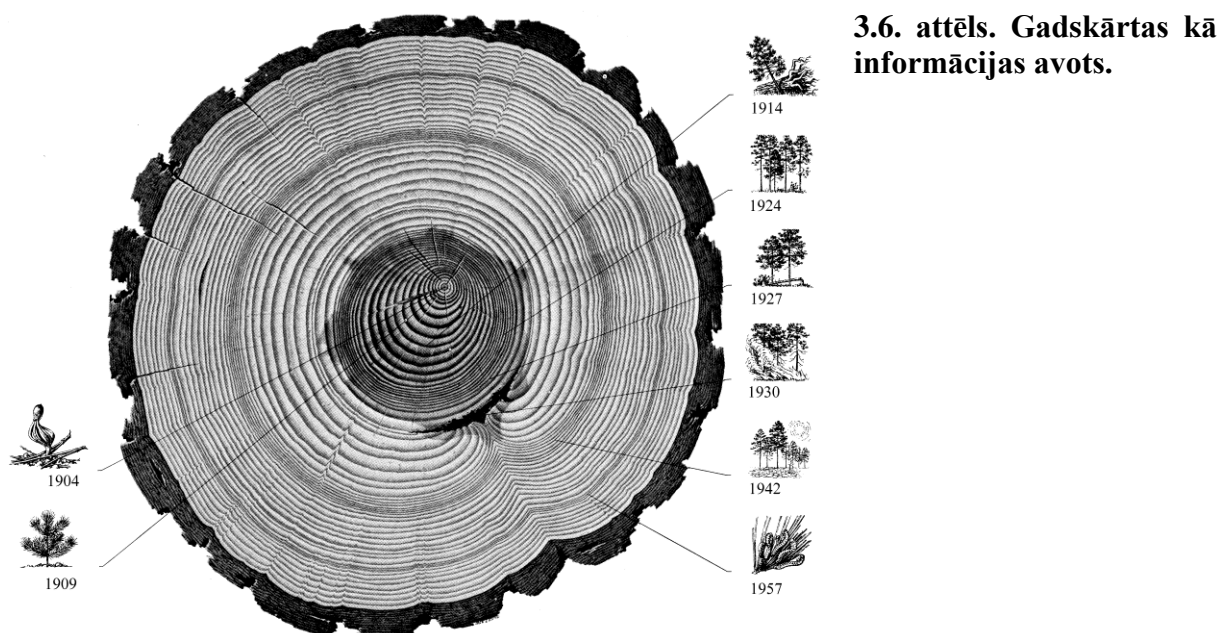
Gadskārtu platums ir ļoti atkarīgs no laika apstākļiem attiecīgajā veģetācijas periodā - jo augam labvēlīgāks klimats, jo platāka attiecīgā gada kārta. Šis fakts tiek izmantots divās interdisciplinārās zinātņu nozarēs, ko sauc par dendrochronoloģiju un dendroklimatoloģiju (3.6.attēls)

Dendroklimatoloģija pēta klimatu, izmantojot gada kārtās apslēpto informāciju (piemēram, daudz var uzzināt, dendroklimatoloģiski pētot pasaules vecāko koku akotaino priedi - *Pinus longaeva*, kas ir apmēram 4850 gadus veca, 3.5.attēls).



3.5. attēls. Pasaules vecākais iemītņieks - akotainā priede *Pinus longaeva* 4849 gadi

Dendrochronoloģija ir koksnes datēšana - precīza laika noteikšana - analizējot gada kārtu paraugus.



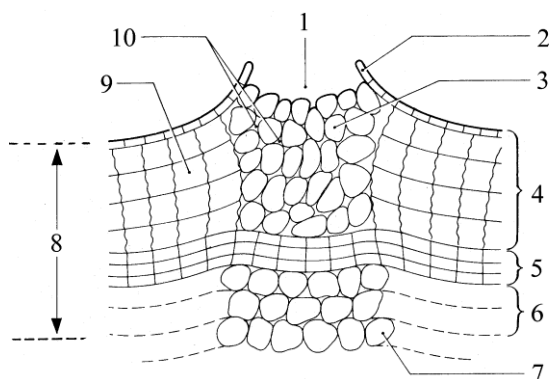
3.6. attēls. Gadskārtas kā informācijas avots.

Koksnes elementi auga dzīves laikā mainās gan uzbūvē, gan arī darbībā. Norisot šīm pārmaiņām, koka koksne sadalās **aplievas koksne** un **kodolkoksne**.

Aplievas koksne atrodas uz iekšpusi no kambija - tā ir koksnes dzīvā daļa - pa to pārvietojas minerālvielu ūdens šķīdumi, kā arī tajā uzkrājas rezerves barības vielas. Aplievas koksne parasti ir gaišāka nekā stumbra centrālā koksnes daļa - kodolkoksne.

Koksnes dzīvie elementi pamazām atmirst, vispirms no šūnām izzūd rezerves barības vielas, tad sāk pārkoksneties šūnapvalks, šūnas saturs atmirst. Audi beidz funkcionēt, jo traheju un traheīdu dobumi aizaug un pārstāj funkcionēt kā vielu transportētāji. Kodolkoksne uzkrājas tannīni jeb miecvielas, ēteriskās eļļas.

Korķa kambijs. Stumbram sekundāri pāresnīnīties, primārie segaudi - epiderma, kas veidojās primārās augšanas rezultātā, pārplīst, atlobās no stumbra un sažūst. Tomēr, stumbra iekšējie audi neatkailinās, jo pirms epidermas pārplīšanas primārajā mizā sāk veidoties viena no sekundārajām meristēmām - **korķa kambijs** jeb **felloģēns**, kas cilindroidīgi izvietojies stumbra ārējā daļā. Daloties korķa kambija iniciālšūnām, virzienā uz stumbra centru veidojas **korķa parenhīma** jeb **felloderma**, bet uz āru - **korķis** jeb **fellēma** (3.7.attēls).



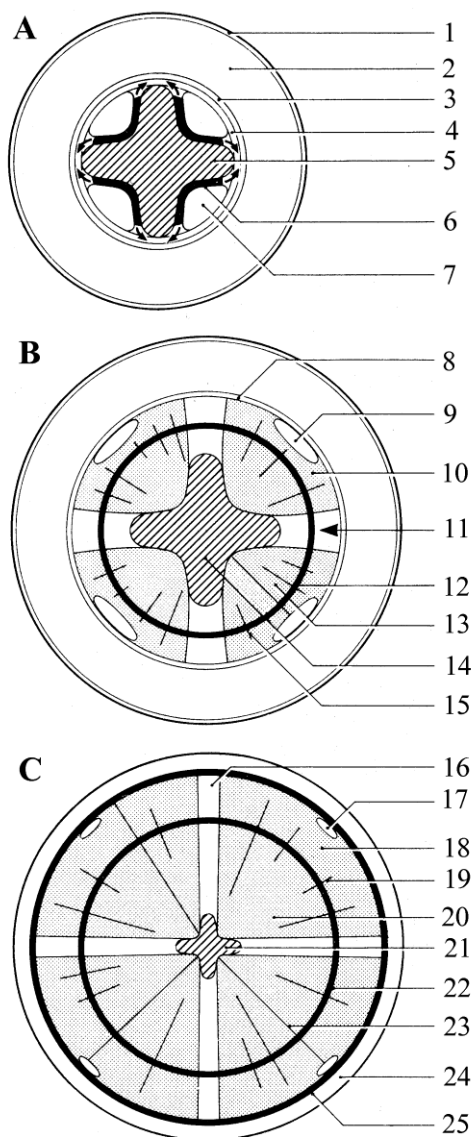
3.7.attēls. Periderma un lenticēles uzbūve:

1 - lenticēle, 2 - epidermas atliekas, 3 - irdenie audi, 4 - korķis (fellēma), 5 - korķa kambijs (felloģēns), 6 - korķa parenhīma (felloderma), 7 - primārās mizas parenhīma, 8 - periderma, 9 - radiālas saspīestu korķa šūnu rindas, 10 - starpšūnu telpa lenticēles irdenajos audos, kas nodrošina gāzu maiņu.

Visi korķa slāņi kopā ar korķa kambiju un korķa parenhīmu veido sekundāros segaudus jeb **peridermu**. Korķa šūnās uzkrājas korķviela jeb suberīns, un tās kļūst ūdens un gaisa necaurlaidīga - tikai atsevišķās vietās veidojas īpaši irdenie audi, kas stumbrā nodrošina gāzu maiņu. Tās ir **lenticeles** (3.7.attēls). Uz bērzu stumbriem redzamās svītras ir lenticeles. Periderma kā segaudi ir īpaši nozīmīga augu dzīvē, jo efektīvi spēj pasargāt augus no dažādiem nelabvēlīgiem ārējās vides apstākļiem - slimībām, kaitēkļiem, temperatūras svārstībām, pat ugunsgrēku gadījumos periderma spēj aizsargāt kokaugu dzīvos audus, jo ir ļoti labs termoizolators.

Divdīgļlapju 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 pārsnās koksnes un lūksnes parenhīma. Saknes sekundārā augšana shematiski attēlota 3.8.attēlā, un tā principā neatšķiras no stumbru sekundārās augšanas.



3.8.attēls. Divdīgļlapju saknes sekundārās augšanas stadijas.

- 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

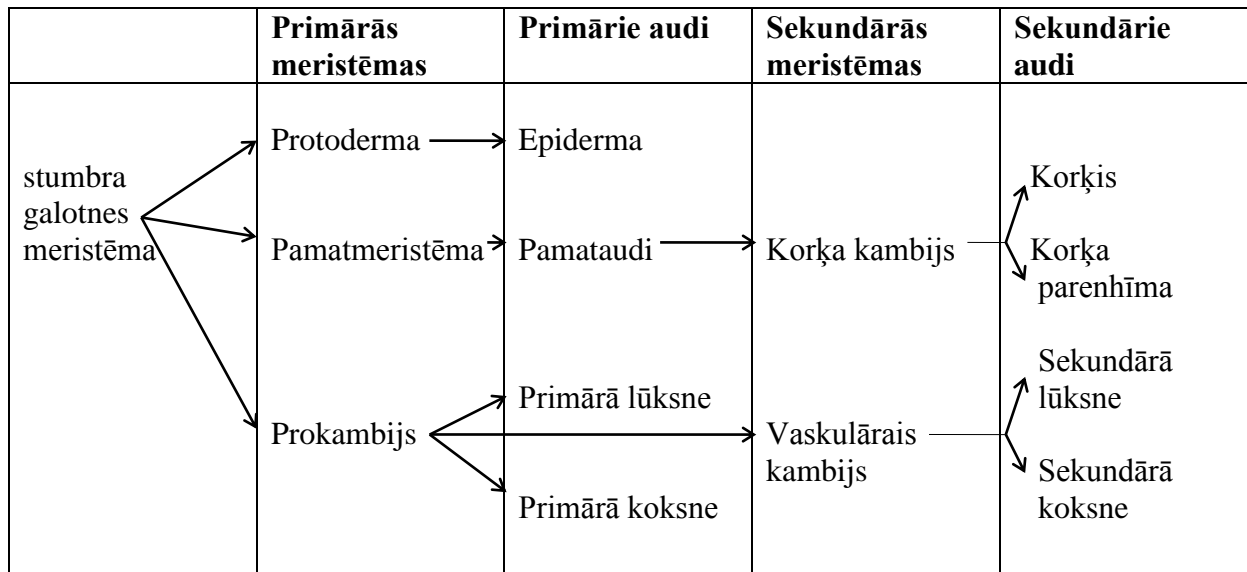
- B - Kambija šūnām daloties uz āru, veidojas sekundārā lūksne, bet uz iekšu - sekundārā koksne.

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 pārsnāties, 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

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



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