

Tvoriva

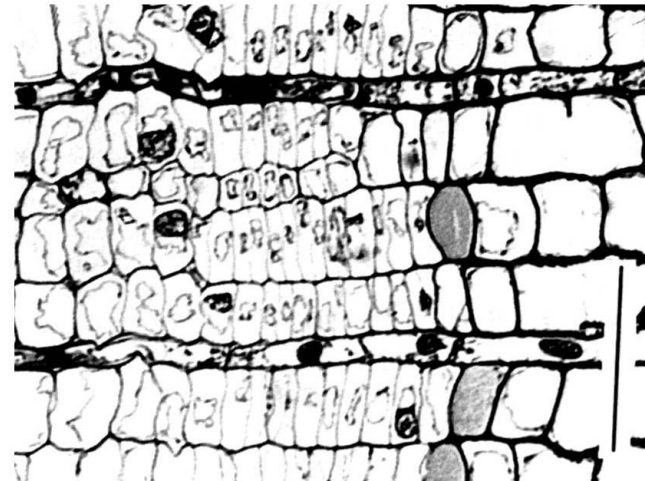
3 ZGRADBA OLESENELE CELIČNE STENE - KSILOGENEZA

Bistveno sestavina lesa so lignificirane celične stene.

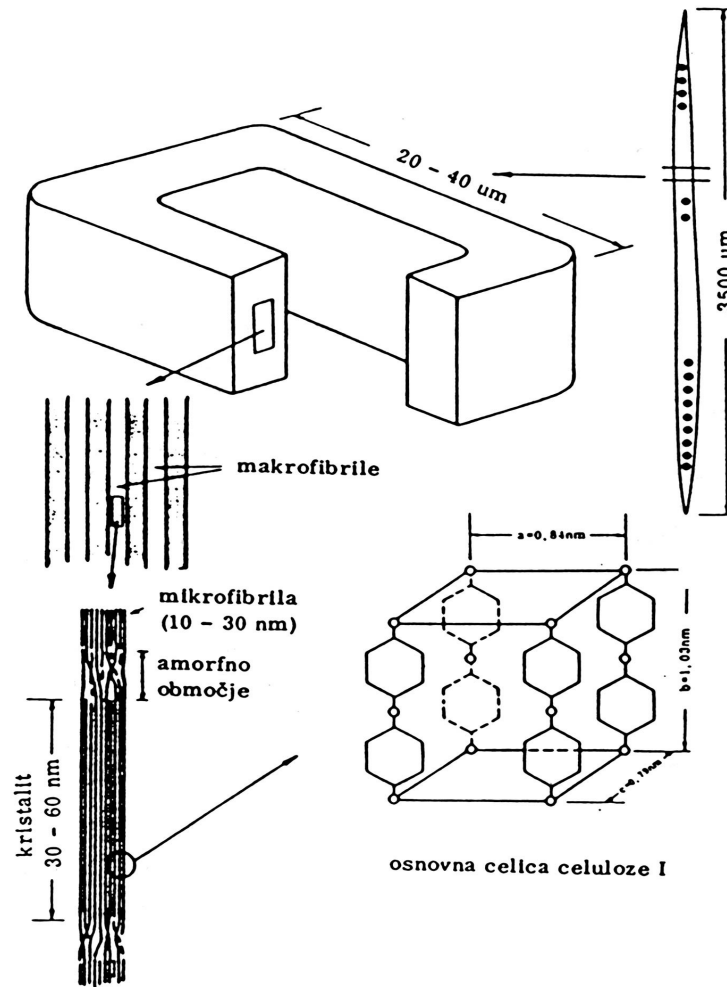
Njihov delež, celični tip, razporeditev, prisotnost jedrovinskih snovi in vlažnost določajo lastnosti lesa.

3.1 Vaskularni kambij

- Vaskularni kambij v strogem pomenu sestavljajo le kambijeve inicialke: vretenaste (fuziformne) - zarodnice aksialnih celic (vlakna, aksialni parenhim, trahejni členi) in trakovne - zarodnice trakovnih celic).
- Z delitvijo kambijeve inicialke nastaneta dve hčerinski celici: ena ostane inicialka, druga pa je materinska celica, bodisi ksilemska ali floemska; ti se lahko še večkrat delita.

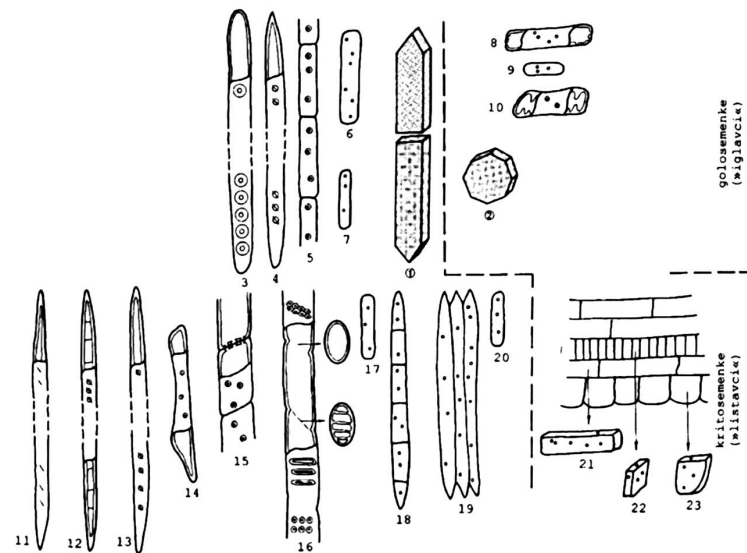


Zgradba lesa na mikroskopskem, submikroskopskem in molekularnem nivoju



Tipi lesnih celic, ki nastanejo iz vretenastih fuziformnih in trakovnih inicialk

- Tipi lesnih (ksilemskih) celic, ki nastanejo iz vretenastih (1) in trakovnih (2) inicialk: 3, osna traheida ranega lesa lesa; 4, osna traheida kasnega lesa; 5, pramenske traheide; 6, osna parenhimska celica; 7, epitelna celica; 8, trakovna parenhimska celica; 9, epitelna celica; 10, trakovna traheida; 11, libvriformsko vlakno; 12, septirano librififormsko vlakno (spodaj) in septirana vlaknasta traheida (zgoraj); 13, vlaknasta traheida; 14, vazicentrična traheida; 15, vaskularne traheide; 16, traheje z enostavno in večerno perforacijo ter izmeničnim, lestvičastim in nasprotnim razporedom intervaskularnih pikenj; 17, posamezna osna parenhimska celica; 18, parenhimskim pramen; 19, vretenaste parenhimske celice; 20, epitelna celica; 21, ležeča celica; 22, zidakasta celica; 23, robna (marginalna) pokončna celica.



3.2 Celična plošča in srednja lamela (*ML*)

- Zaporedje dogodkov v procesu delitve celice je celični cikel, ki sestoji iz štirih faz: *G1*, *S* in *G2* in *M*. Prve tri faze sestavljajo interfazo. Mitotska faza (*M*) sestoji iz mitoze (delitve jedra) in citokineze (delitve citoplazme). V nadaljevanju se omejimo na mitozo (delitev jedra) in predvsem na citokinezo, ko nastane celična plošča - predhodnik srednje lamele (*ML*) in nove celične stene. Delitev jedra poteka v štirih fazah: profazi, metafazi, anafazi in telofazi. Med interfazo ležijo mikrotubuli tik pod plazemsko membrano (= plazmalemo). V preprofazi, tj. neposredno pred profazo, mikrotubuli izoblikujejo okrog jedra v ekvatorialni ravnini bodočega mitotskega vretena preprofazni obroč. Med metafazo mikrotubuli zgradijo mitotsko vreteno.
- Celična plošča nastane s stopitvijo (fuzijo) Golgijevih veziklov (mehurčkov) v osrednjem delu mitotskega vretena. Proces agregiranja veziklov usmerja fragmoplast, ki se izoblikuje v kasni anafazi ali telofazi iz disociiranih vretenskih podenot. Najprej se Golgijevi vezikli, od katerih so nekateri povezani s fuzijskimi cevmi, strnejo v osrednjem delu vretena. Tako nastane omrežje fuzijskih cevi. Vsebina veziklov, pretežno pektini, je predhodnik ali predstopnja (prekurzor) srednje lamele (*ML*).

3.3 Primarna stena (*P*)

- Pod svetlobnim mikroskopom je ni mogoče ločiti od srednje lamele. Zato so ksilotomi uvedli nov izraz v lesno anatomijo: združena srednja lamela, (angl. compound middle lamella, *CML*), ki obsega pravo srednjo lamelo (*ML*) in obe sosednji primarni steni. Torej: $CML = P + ML + P$. Primarna stena je dvofazni kompozit: v močno hidrirani matrici so vklopljene toge celulozne mikrofibrile.
- Celuloza (mikrofibrile iz (1- 4) β -D-glukana)
- Pektini (homogalakturonan, ramnogalakturonan, arabinan, galaktan)
- Hemiceluloze (ksiloglukan, ksilan, glukomanan, arabinoksilan)
- Lignin
- Strukturni proteini (Prolinski protein, PRP , glicinski protein)

3.4 Matrični polimeri

- Matrico primarne stene sestavljajo pektini (35 %) in hemiceluloze (25 %). Na celulozne mikrofibrile odpade 25 % in na strukturne proteine 1 - 8 %.
- Pektini so zgradbeno najbolj kompleksni stenski polisaharidi. Ramnogalakturonan je zelo velik in heterogen pektin z osnovno verigo iz α -galakturonske kisline in α -ramnoze.
- Različno od celuloze, ki tvori mestoma kristalizirane mikrofibrile, so matrični polisaharidi-hemiceluloze veliko manj urejeni in jih pogosto opisujejo kot amorfne.
- Hemiceluloze in proteini zamrežujejo oz. bočno povezujejo celulozne mikrofibrile, medtem ko pektini tvorijo hidrofilne gele.

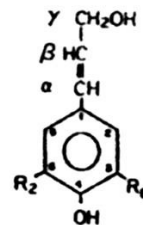
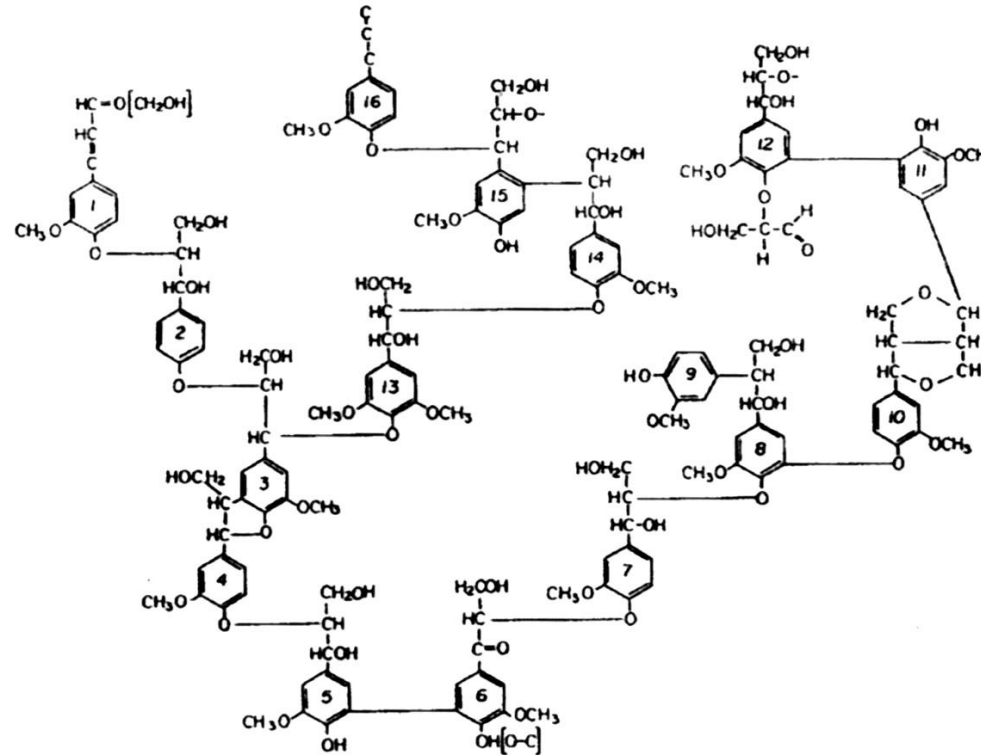
3.5 Celulozni mikrofibrile

- Celuloza je homopolisaharid iz β -D-glukopiranoznih enot vezanih z (1-4)-glikozidno vezjo, torej z vezmi C-O-C na pozicijah C₁ in C₄. Še krajše jo označimo kot (1-4) β -D-glukan ali (β -1,4-D-glukan. Celuloza ima približno 10⁴ enot in je dolga približno 5 nm.
- Celulozne molekule so povsem linearne in močno težijo k tvorbi intra- in intermolekularnih vodikovih vezi. Združujejo se v mikrofibrile, v katerih se urejene kristalne regije (kristaliti) menjavajo z manj urejenimi amorfnimi.
- Nastajajoče mikrofibrile se vgrajujejo v steno, kjer se že nahajajo drugi polisaharidi. Ti se lahko vežejo z mikrofibrilami, lahko pa rastočo mikrofibrilo tudi modificirajo. Pokazalo se je, da se hemiceluloze, kot sta npr. ksiloglukan in ksilan, vežeta na površino celuloze.

3.6 Lignin

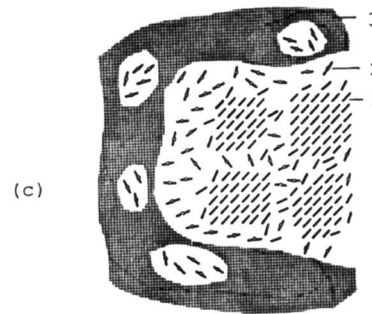
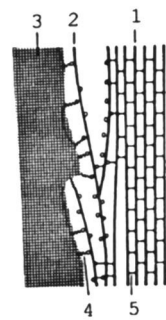
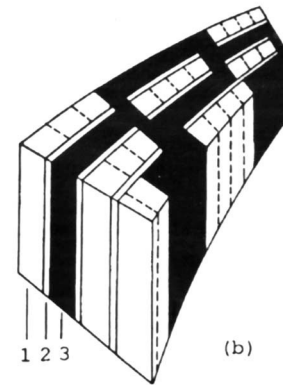
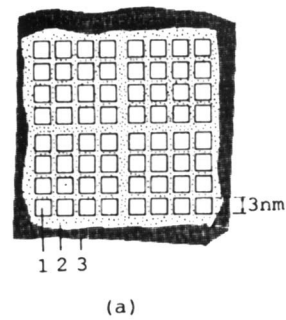
- Lignin učvrščuje in higrofobizira stene specializiranih celic. Ima bistveno vlogo pri strategijah mehanske opore, prevajanja raztopin in zaščite pred boleznimi višjih rastlin.
- Les iglavcev vsebuje 24 - 33 %, les listavcev zmernega pasu od 19 do 28 % in les tropskih listavcev od 26 do 35 % lignina . Koncentracija lignina je velika srednji lameli (*ML*) in nizka v sekundarni steni (*S*). Kljub temu pa je zaradi velike debeline vsaj 70 % vsega lignina prav v sekundarni steni. V kompresijskem lesu je vsebnost lignina močno povečana (35 do 40 %), v tenzijskem lesu listavcev pa zmanjšana (15 do 20 %).
- Lignifikacija poteka v treh fazah :
 1. Ko so se odložile pektinskih snovi in ko je začela nastajati zunanja stena sekundarne stene (S_1), se začne lignifikacija celičnih vogalov in srednje lamele (*ML*).
 2. Nadaljnja, (resda) zelo počasna, lignifikacija spremlja odlaganje celuloznih mikrofibril, manana in ksilana v srednjem sloju sekundarne stene (S_2).
 3. Najbolj intenzivno poteka proces lignifikacije po odložitvi celuloznih mikrofibril v notranjem sloju sekundarne stene (S_3).

Stukturni model smrekovega lignina

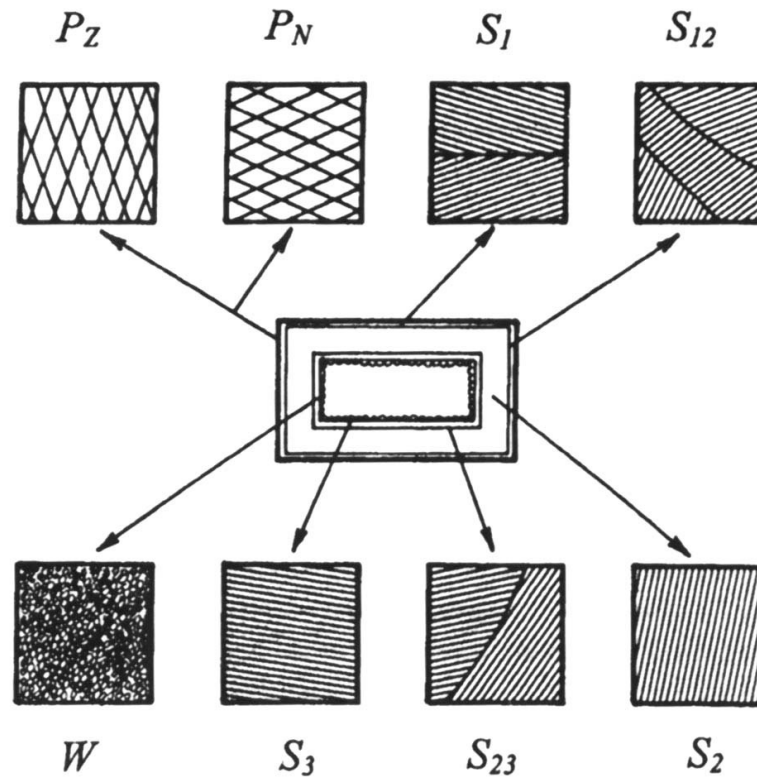


- (1) $R_1 = \text{OCH}_3$, $R_2 = \text{H}$
- (2) $R_1 = R_2 = \text{OCH}_3$
- (3) $R_1 = R_2 = \text{H}$

Modeli povezave celuloze (1), hemiceluloze (2) in lignina (3) v oleseneli celični steni: (Kerr & Goring, 1975; (b) Fengel 1970 in (c) Fengel & Wegener, 1975: 4, vez med ligninom in hemicelulozo: 5, vodikova vez med celuloznimi molekulami



Tipično vlakno: shematski diagram orientacija celuloznih fibril v primarni (P) in sekundarni steni (S).



3.8 Gostota lesa

- $r_0 = m_0/v_0 \quad [\text{kg/m}^3]$

- $R = m_0/v_{\max} \quad [\text{kg/m}^3]$

- Relativna gostota celične stene (r_r) je za vse lesove skoraj enaka (1470 do 1530 kg/m³), razlike nastajajo zaradi različnih metod.
- Gostota lesa variira v zelo širokih mejah: spodnja meja absolutno suhega lesa je med 100 in 130 kg/m³, a zgornja pa med 1200 in 1400 kg/m³.