

UDK: 630*811.1

Pregledni znanstveni članek (*A Review*)

Ksilogeneza

Formation of wood

Niko TORELLI*

Povzetek

Opisan je nastanek lignificirane celične stene in zveza med molekularnimi sestavinami in strukturami ter njihovimi lastnostmi. Celična stena je primerjana z dvofaznim in večfaznim kompozitom. Prikazan je nastanek celične plošče in srednje lamele, zgradba in funkcija primarne in sekundarne stene, nastanek celuloznih mikrofibril in orientacije, raztegljivost primarne stene in lignifikacija.

Ključne besede: les, celična stena, biogeneza, lastnosti, kompozit

Abstract

Formation of the lignified cell wall is described and the molecular components and structures of the cell wall to their properties related. Cell wall is compared with the two and polyphase composite. Emphasis is placed on the formation of the cell plate and middle lamella, structure and function of the primary and secondary cell wall, cellulose microfibril formation and orientation, primary wall extensibility and lignification.

Keywords: wood, cell wall, biogenesis, properties, composite

Les - sekundarni ksilem

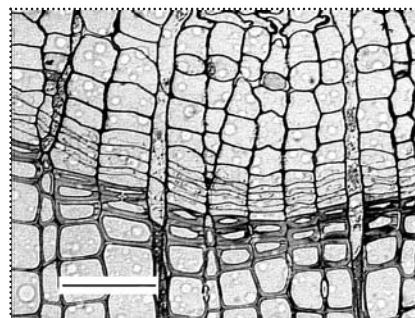
Les, strokovno, sekundarni ksilem, je produkt centripetalne delitvene aktivnosti vaskularnega kambija /Navzven producira vaskularni kambij sekundarni floem (sekundarno skorjo, "ličje")/. Strukturno in funkcionalno je sekundarni ksilem (kot tudi sekundarni floem) tkivni kompleks. Osnovno tkivo predstavljajo različno specializirana vlakna (vlakneno ali fibriformno tkivo). Vanj so vključena ostala tkiva. Tako je npr. osnovno tkivo jesenovine iz libriformskih vlaken, v katerem je venčasto razporejeno trahejno omrežje ter trakovni in paratrahealni vazicentrični aksialni parenhim. Les iglavcev je bolj preprost. Prek 90 % predstavljajo aksialne traheide. Trahej ni.

Les je tipičen naravni polimerni kompozit. Največkrat sestavljata kompozit dve fazi: matrica in v njej dispergirana faza. Lastnosti kompozitov so funkcija lastno-

sti sestavinskih faz, njihovega razmerja in geometrije dispergirane faze. Les si lahko predstavljamo zgrajenega iz amorfne matrice - srednje lamele (ML) v katero so vključena vlakna. Les je tudi lameliran kompozitni sistem iz menjavajočih se plasti redkejšega ranega lesa in gostejšega kasnega lesa. Primarno steno (P) si lahko predstavljamo zgrajeno iz hemicelulozno-pektinske matrice, v katero so vključene toge celulozne mikrofibrile. V sekundarni steni (S) pektine v matrici nadomesti lignin. Seveda pa si lahko les in lesna tvoriva predstavljamo tudi kot večfazni sistem, ki poleg lesnih sestavin vsebuje tudi vlago, prazne prostore, akcesorne sestavine in (pri lesnih tvorivih) aditive (prim. npr. Bodig & Jayne.1982, str. 23; Callister 1997, str. 511).

Bistvena sestavina lesa so lignificirane celične stene. Njihov delež, celični tip, razporeditev, prisotnost jedrovinskih snovi in vlažnost določajo lastnosti lesa.

no v tvorih tkivih ali meristemih. Lesarje zanima predvsem sekundarni lateralni meristem vaskularni kambij ali kratko kambij (sekundarni lateralni meristem je tudi plutni kambij ali felogen, ki tvori sekundarno krovno tkivo periderm). "Vaskularni" pomeni, da tvori vaskularna (= prevodna) tkiva: ksilem in floem. Vaskularni kambij v strogem pomenu sestavljajo le kambijeve inicialke: vretenaste (fuziformne) - zarodnice aksialnih celic (vlakna, aksialni parenhim, trahejni členi) in trakovne - zarodnice trakovnih celic. S kambijevo cono označujemo kambijeve inicialke in materinske celice sek. ksilema in floema (sliki 1a, 1b).



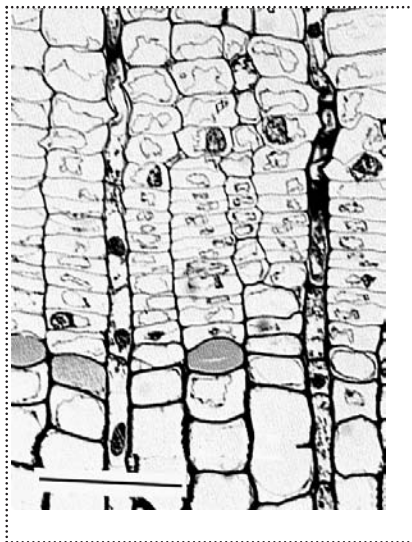
Slika 1a. Bela ali navadna jelka (*Abies alba* Mill.): kambijevo cono v obdobju mirovanja. Daljica pomeni 100 μ m

Vaskularni kambij

V razliko od živali, poteka nastajanje novih celic v rastlinah strogo lokalizira-

* prof. dr. dr. h. c., Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana, Slovenija

** Avtor se zahvaljuje kolegici dr. Vesni Tišler za kritičen pregled članka



Slika 1b. Bela ali navadna jelka (*Abies alba* Mill.): kambijeva cona v vegetacijskem obdobju. Pas materinskih celic je nekajkrat širši. Daljica pomeni 100 μ m

Bistvena značilnost materinskih celic je, da se delijo. Zato jih obdaja le tenka primarna stena (P). Skorajda nemogoče je razlikovati inicialke od njenih neposrednih derivatov - materinskih celic. Načelno potekajo v kambiju aditivne delitve, s katerimi se dodajajo (lat. *addo* "dodajam") nove celice ksilemu in floemu ter multiplikativne delitve (lat. *multiplifico* "pomnožim"), s katerimi kambij povečuje svoj obseg oz. površino. Le tako lahko sledi debelečemu se deblu ali veji. Radovednemu bralcu toplo priporočam dve knjigi o kambiju: Iqbalovo (1990) in predvsem Larsonovo (1994). Z delitvijo kambijevih inicialk nastaneta dve hčerinski celici: ena ostane inicialka, druga pa je materinska celica, bodisi ksilemska ali floemska; ti se lahko še večkrat delita. Po zadnji delitvi stopi celica v proces diferenciacije. Del diferenciacije je tudi determinacija. Ta določi smer diferenciacije celice. Tako lahko iz iste vretenaste inicialke nastane vlakno ali pa trahejni člen! Različen razvoj prvotno podobnih celic je rezultat selektivne genske ekspresije. V določeni celici se ekspresirajo (izrazijo) in transkribirajo v mRNA ter nato prevedejo v proteine le izbrani geni. Nastali specifični proteini določajo identiteto celice. Proteini lahko kot encimi katalizirajo večino celičnih kemičnih reakcij ali pa predstavljajo

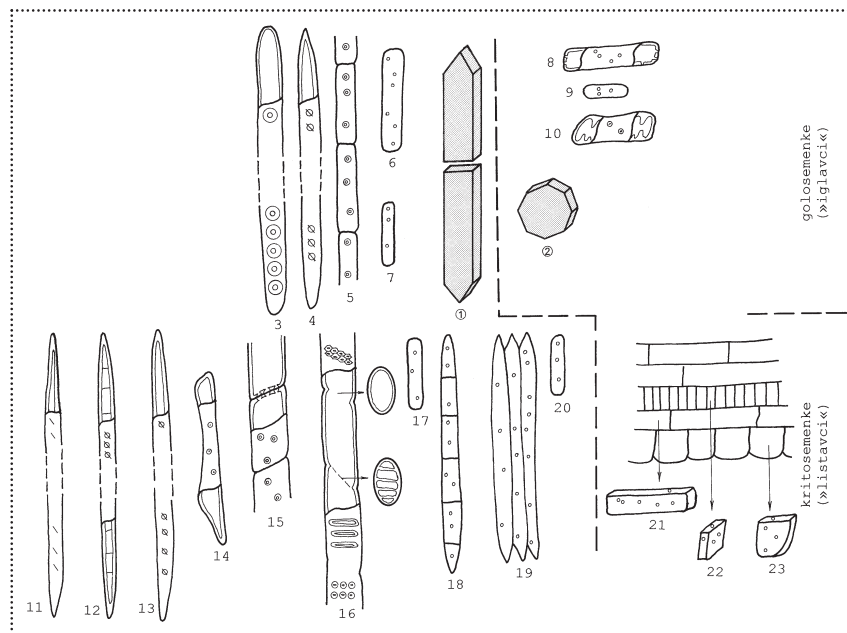
strukturne elemente v ali okrog celice. Vlakno in trahejni člen se ločita strukturno in funkcionalno potemtakem zaradi razlik v genski ekspresiji med razvojem (glej npr. Raven 1999, str. 214, 688; Sitte et al. 1998, str. 407). Izraz diferenciacija izhaja iz lat. *differentia* (razlika) in lat. *differo* (razločiti se). V naši miselni zvezi ima diferenciacija dvojen pomen: (a) proces, ko celice postanejo različne od kambijevih inicialk iz katerih so nastale in (b) različne med seboj. Med diferenciacijo lahko celica nekajkrat poveča svojo dolžino (vlakna) ali premer (trahejni člen). Dokler celica ne zadobi dokončne velikosti in oblike jo obdaja le zelo tanka primarna stena (P). Tudi celice, ki nastajajo ob ranitvi ali regeneraciji, imajo iz istega razloga le primarno steno. Ob koncu diferenciacije se znotraj primarne stene odloči še zelo masivna in toga sekundarna stena (S). Slika 2 prikazuje tipe lesnih celic, ki nastanejo iz vretenstih (fuziformnih) in trakovnih inicialk.

V zadnji fazi diferenciacije se v lesu pojavijo notranje ali rastne napetosti.

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). Opis celičnega cikla je nazorno prikazan v modernih univerzitetnih učbenikih (npr. Campbell et al. 1999, Mauseth 1995, Moore et al. 1998, Raven et al. 1999, Sitte et al. 1998, Taiz & Zeiger 1998). 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 širih 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)



Slika 2. Tipi lesnih (ksilemskih) celic, ki nastanejo iz vretenastih (1) in trakovnih (2) inicialk: 3, osna traheida ranega lesa; 4, osna traheida kasnega lesa; 5, pramske traheide; 6, osna parenhimska celica; 7, epitelna celica; 8, trakovna parenhimska celica; 9, epitelna celica; 10, trakovna traheida; 11, librififormno vlakno; 12, septirano librififormno vlakno (spodaj) in septirano 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 piken; 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. (Risba po Jane, 1970).

v osrednjem delu mitotskega vretena. Proces agregiranja veziklov usmerja fragmoplast, ki se izoblikuje v kasni anafazi ali telofazi iz disociiranih vretenjskih podenot (npr. Taiz & Zeiger, 1998, str. 28). Najprej se Golgijevi vezikli, od katerih so nekateri povezani s fuzijskimi cevmi, strnejo v osrednjem delu vretena. Tako nastane omrežje fuzijskih cevi. Vsebinsko veziklov, pretežno pektini, je predhodnik ali predstopnja (prekurzor) srednje lamele (ML). Z intenzivnim stapljanjem veziklov nastane v osrednjem delu rastoče celične plošče tubularno omrežje, medtem ko se na njegovem robu, kjer so mikrotubuli, pripajajo vedno novi vezikli. Iz membran veziklov nastane na obeh straneh celične plošče nova plazemska membrana (= plazmalema). Tubularno omrežje se širi in tvori oknasto plast. Na mestih, kjer ostanki vretenjskega aparata (endoplazmatski retikulum in mikrotubuli) preprečujejo stapljanje veziklov, nastanejo primarni plazmodezmata (edn. *plazmodesmos*, mn. *plazmodezmata*). Z odlaganjem celične stene nastanejo še sekundarni plazmodezmata. Taniše mesto na kasnejši primarni steni, kjer so plazmodezmata je primarno pikenjsko polje (= primordijalna pikenja). Plazmodezmata povezujejo citoplazmo živih celic v kontinuum - simplast (celične stene in intercelulariji tvorijo apoplast).

Na lokaciji primarnih pikenjskih polj se v sekundarni steni razvijejo najrazličnejše pikenje, ki so v bistvu vrzeli v sekundarni steni celične stene. Tako nastanejo med parenhimskimi celicami pari enostavnih pikenj in med neparenhimskih celic pari obokanih pikenj. Kjer se stikajo in komunicirajo parenhimske in neparenhimske celice nastanejo polobokane pikenje (npr. v križnih poljih iglavcev).

Povrnimo se k celični plošči! Aktinski mikrofilamenti usmerjajo rastočo celično ploščo proti plazemski membrani, kjer se stopi s starševsko celično steno natančno na mestu, kjer se je pred tem nahajal preprofazni obroč. Tako je nastala srednja lamela, ki bo kasneje zlepljala zrele celice v trdno lesno tkivo. Hčerinski celici nato odložita primarno steno na obeh straneh celične plošče oz. srednje lamele.

Slednjič fragmoplast izgine, celica vstopi v interfazo in v citosolu, ob plazemski membrani, se pojavijo mikrotubuli. Ti imajo med drugim orientacijsko vlogo pri odlaganju mikrofibril (glej dalje!).

Primarna stena (P)

Primarna stena je organiziran pletež iz polisaharidov, proteinov in fenilpropenoidnih polimerov v rahlo kislem mediju, ki vsebuje številne encime ter organske in anorganske substance. Ni statična struktura, temveč dinamičen presnovni kompartment, ki je molekularno povezan s plazemsko membrano in citoskeletom. Je izloček protoplasta. V procesu diferenciacije, ko obdaja celico le primarna stena, lahko celica nekajkrat poveča svoje dimenzije (prim. Carpita 1997, str. 124). Primarna stena je zelo tanka (0,1 mm) in za lastnosti lesa praktično ni pomembna. Svojih dimenzij ne povečuje pasivno, temveč aktivno z intususcepcijo, tj. z vlaganjem sestavin. Pod svetlobnom 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.

Preglednica 1. Zgradbene sestavine celične stene (po Taiz & Zeiger 1998, str. 412)

Razred	Primeri
Celuloza	Mikrofibrile iz (1→4)β-D-glukana
Pektini	Homogalakturonan Ramnogalakturonan Arabinan Galaktan
Hemiceluloze (= lesne polioze)	Ksiloglukan Ksilan Glukomanan Arabinoksilan
Lignin	
Strukturni proteini	Prolinski protein, PRP Glicinski protein

Matrični polimeri

Matrico primarne stene sestavljajo pektini (35 %) in hemiceluloze (25 %). Na celulozne mikrofibrile odpade 25 % in na strukturne proteine 1 - 8 %.

Matrične polisaharide sintetizirajo membranski encimi v Golgijevem aparatu in se dovajajo v celično steno z eksocitozo drobnih veziklov (slika 5B, C). Različno od celuloze, ki tvori mestoma kristalizirane mikrofibrile, so matrični polisaharidi veliko manj urejeni in jih često opisujejo kot amorfne. Nekristaliziranost je posledica njihove zgradbe oz. njihovega razvejevanja in nelinearne zgradbe (konformacije). Spektroskopija pa vendarle kaže, da so hemiceluloze in pektini vsaj delno orientirani. Razlog za to leži v njihovi težnji, da se fizično usmerijo vzdolž daljše osi celuloze (Taiz & Zeiger 1998, str. 419). Razvejana zgradba jim onemogoča, da bi se združevale v mikrofibrile kot celuloza. Namesto tega se z vodikovo vezjo vežejo na celulozne mikrofibrile in jih povezujejo v trden pletež. Predstavljajo zelo heterogeno skupino polisaharidov. V primarni steni dvokalični je najbolj pogosta hemiceluloza ksiloglukan, ki je v največ primerih bočno povezuje oz. zamrežuje celulozni skelet (slika 5B, D). Njegova osnovna veriga sestoji iz β-D-glukoze (Glc) s kratkimi stranskimi verigami iz ksiloze (Xyl), včasih z galaktozo (Gal) in fukozo (Fuc) (slika 3). Ksilani imajo osnovno verigo iz β-D-ksiloze (Xyl). Lahko imajo tudi stranske verige iz arabinoze (Ara), 4-O-metil-glukuronske kisline (4-O-Me-β-GlcA) ali drugih sladkorjev. Glukomanani so najpogostejši v sekundarnih stenah, zlasti storžnjakov. Pri njih se β-D-glukozne enote (Glc) menjavajajo s po dvema β-D-manoznima enotama (Man).

Pektini (slika 4) so zgradbeno najbolj kompleksni stenski polisaharidi. Ramnogalakturonan I je zelo velik in heterogen pektin z osnovno verigo iz α-galakturonske kisline (GalA) in α-ramnoze (Rha). Različno dolge stranske verige (X) so vezane na ramnozo in sestoje predvsem iz arabinanov oz. galaktanov. Ostanki galakturonske kisline so pogosto metoksilirani. Homogalakturonan, imenovan tudi poliga-

sa). Ta je prav posebej primerna za študij celuloznega skeleta. Valonijina mikrofibrila je debela pribl. 20 nm, tj. nekajkrat več kot mikrofibrile v lesu. Nadejajo si (npr. Fujita & Harada 1991 str. 89), da lahko proučevanje valonije da pomembne informacije o ultrastrukturi celuloznih mikrofibril v lesu.

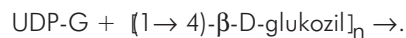
Osnovna celica native celuloze (celuloza I) sestoji iz štirih D-glukoznih enot. V vzdolžni smeri (os c) je ponavljajoča se enota celobioza (1, 03 nm) in vsak glukozni ostanek je obrnjen za 180° glede na sosednja. Vse verige v nativni celulozi so orientirane enako, tj. so vzporedne. Vsak glukozni ostanek tvori dve intramolekularni vodikovi vezi: O3-H...O5' in O6...H-O2' ter eno intermolekularno vez: O6-H...O3 (slika 5E). Verige potemtakem tvorijo plast v kristalografski ravnini a-c. Med posameznimi plastmi (v smeri osi b) ni vodikovih vezi, temveč delujejo le šibke van der Waalsove sile. Nativna celuloza ima potemtakem hkrati verižno in plastno rešetko (Gardner & Blackwell 1974, Blackwell, Kolpak & Gardner 1978).

Kasneje je Atalla (1990) predpostavil alternativne vodikove vezi in obstoj dveh tipov celuloze: 1 α in 1 β . Slednji naj bi prevladoval pri višjih rastlinah. Sicer pa je mogoče z uklonom X-žarkov natančno locirati le težje atome kisika in ogljika, slabše pa vodikove. Na njihovo lokacijo je mogoče sklepati (1) stereokemično (ko se predvidijo mesta v osnovi celici, kjer jih je mogoče umestiti), (2) glede na pričakovane dolžine vezi in kote (trdnost kemijske vezi je funkcija njene razdalje do optimalne dolžine vezi brez nedopustnih deformacij), (3) z infrardečo in ramansko spektroskopijo in (4) u uklonom nevtronov (s katerim je mogoče bolj natančno locirati položaj vodikovih atomov kot z uklonom X-žarkov) (prim Walker 1993, str 27).

Z nabrekanjem z močnimi alkalijami ali z regeneracijo iz raztopine se kristalna rešetka celuloze I ireverzibilno spremeni oz. uniči. Nastala celuloza II, ki je termodinamsko bolj stabilna od celuloze I, ima drugačno osnovno

celico z antiparalelnimi verigami, ki so močnejše povezane z vodikovo vezjo. Razlog, da ima nativna celuloza kristalno zgradbo manj stabilne celuloze, tiči v načinu sinteze celuloze z (enim) encimskim kompleksom v plazemski membrani (Brown 1982).

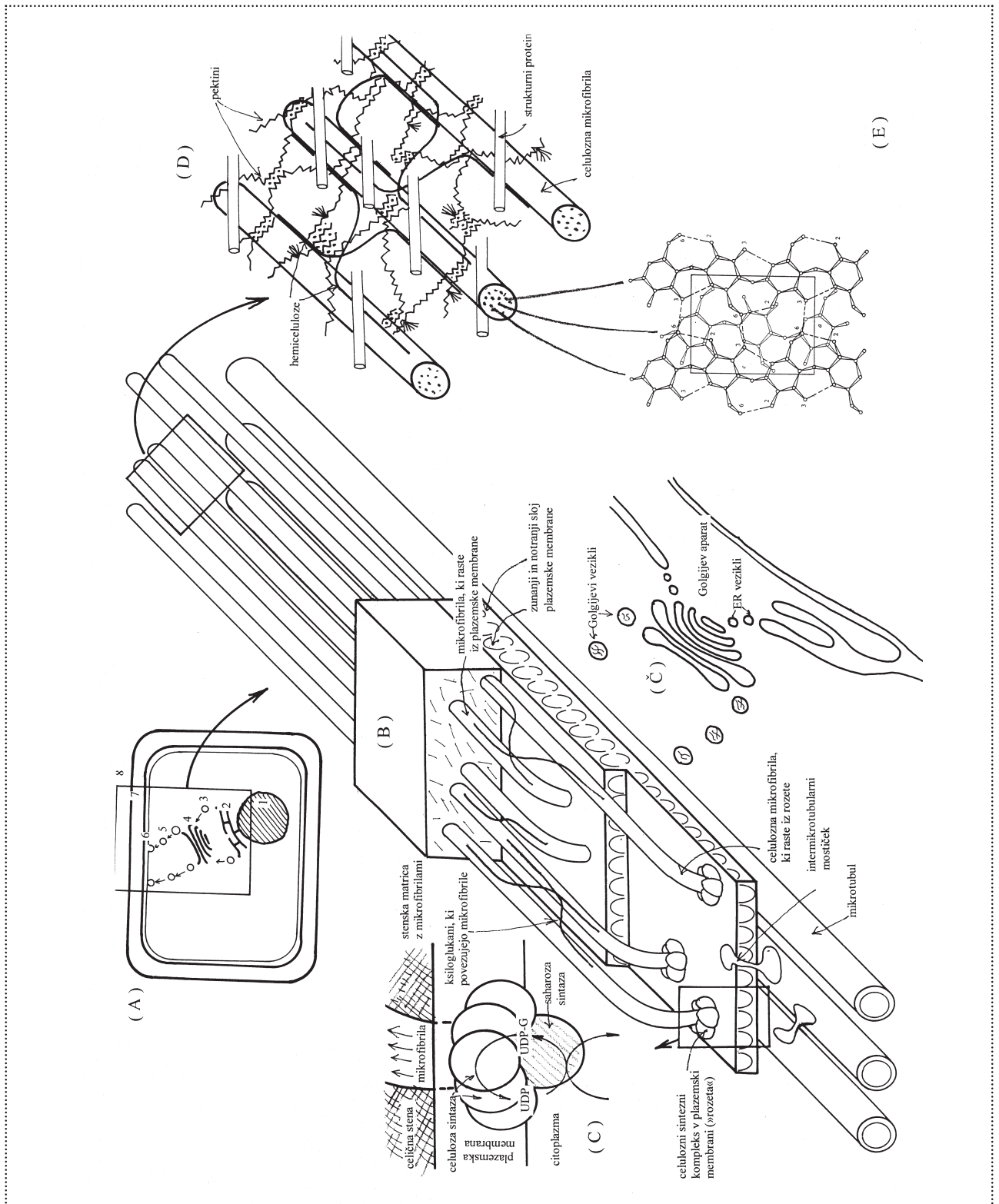
Predstava o biosintezi celuloze se v zadnjem času vse bolj bistri. Celulozne mikrofibrile se sintetizirajo v plazemski membrani (plazmalemi) v velikih urejenih proteinskih kompleksih, imenovanih rozete (particle rosettes) ali terminalnih kompleksih (Brown et al. 1996) (slika 5). Te strukture domnevno vsebujejo po več enot celuloze sintaze. Celuloza sintaza prenaša glukozne ostanki z donorskega sladkornega nukleotida na rastočo glukansko verigo. Donor je najverjetneje uridin difosfat D-glukoza (UDP-G, aktivna glukozna). Odkril ga je nobelovec Leoir 1970. Sinteza celuloze iz UDP-G poteka po naslednji shemi:



Raziskave kažejo, da utegne glukozna, ki se uporablja za sintezo celuloze, izvirati iz saharoze (trsnin ali pesni sladkor) - disaharida, ki vsebuje enoto glukozne in fruktoze. Po tej hipotezi encim saharozna sintaza deluje kot presnovni (metabolni) kanal po katerem se vrši prenos glukozne s saharoze preko UDP-G na rastočo celulozno verigo. Nastali glukani se nato kristalizirajo v mikrofibrilo (slika 5C). Smer odlaganja najverjetneje določa orientacija mikrotubulov pod plazemsko membrano. Zanimivo je, da spremembi orientacije celuloznih mikrofibril na prehodu v novo lamelo predhodi reorientacija mikrotubulov. Lamelle in sloji imajo različno orientacijo mikrofibril (slika 9). Nastajajoče mikrofibrile se vgrajujejo v steno, kjer se že nahajajo drugi polisaharidi. Ti se lahko vežejo z mikrofibrilami, lahko pa rastočo mikrofibrilo tudi modificirajo. V raziskavah in vitro se je pokazalo, da se hemiceluloze, kot sta npr. ksiloglukan in ksilan, vežeta na površino celuloze. Med mikrofibrilami uje te hemiceluloze lahko zmanjšajo urejenost celuloznega ogrodja.

Omenili smo že, da obstaja koincidenca med začetno orientacijo mikrofibril in mikrotubulov. Ta je praviloma prečna (pravokotna na daljšo os celice oz. na os polarnosti), kar omogoča vzdolžno ekspanzijo celice (vlakna). Spreminjajočo se orientacijo mikrofibril v lamelah in slojih sekundarne stene spremlja ustreznost orientacija kortikalnih mikrotubulov. Dokaz, da imajo mikrotubuli usmerjevalno vlogo, so eksperimenti z različnimi snovmi, ki vplivajo na mikrotubule. Lahko se vežejo na tubulin, sestavino mikrotubulov, in ga depolimerizirajo. Celice se tedaj ne podaljšujejo, temveč izotropno ekspandirajo. Ker ni mikrotubulov, izostane prvotna prečna usmerjenost mikrofibril. Mikrofibrile sicer nastajajo, vendar so poljubno usmerjene. Rezultat je rast celice v vseh smereh. Danes, žal, še ne vemo, kako kortikalni mikrotubuli usmerjajo odlaganje mikrofibril. Predstavljamo si, da se istočasno z odlaganjem mikrofibril celulozni sintazni kompleksi premikajo v ravnini plazemske membrane, pri čemer vlečejo za seboj celulozne mikrofibrile. Kortikalni mikrotubuli so bočno vezani na citoplazemsko stran plazemske membrane in utegnejo delovati kot vodila, kanali ali bariere znotraj membrane. Sintazni kompleksi, ki jih ženejo sile nastale pri polimerizaciji in kristalizaciji celuloznih mikrofibril bi utegnili drseti v teh kanalih (slika 5B). Lahko pa ženejo sintazne komplekse v smeri, kot jo določajo mikrotubuli, molekularni "motorji" (dinein, kinesin) (Asada & Collings 1997 iz Taiz & Zeiger 1998, str. 430). Na razpored mikrotubulov vplivajo tudi hormoni. Giberelini, npr., usmerjajo mikrotubule prečno in tako omogočajo rast celice v dolžino. Nasprotno pa etilen (eten) usmerja mikrotubule vzdolžno, kar povzroči bočno širjenje celic.

Primarno steno si je treba predstavljati kot zelo kompleksen pletež makomolekul, ki lahko sledi rasti celice. Pri tem njena debelina ostane nespremenjena, kar pomeni, da se med rastjo nenehno odlagajo stenske sestavine (intususcepcija). Med rastjo celulozne mikrofibrile, ki jih povezujejo hemiceluloze, pektini in strukturni proteini, zaradi turgorja (tlaka v celici) drsijo druga ob drugi pri čemer pride do



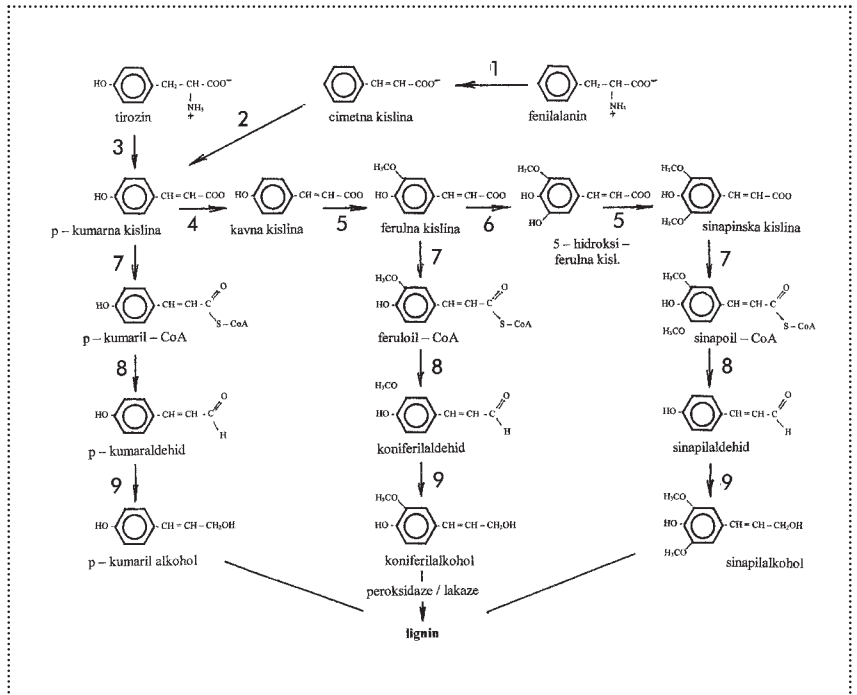
Slika 5. Mehanizem nastajanja celične stene. (A) situacija: 1, celično jedro; 2, endoplazmatski retikulum; 3, tranzicijski vezikli; 4, Golgijevo telo; 5, Golgijevi vezikli; 6, exocitoza; 7, plazemska membrana (plazmalema) in 8, primarna stena. (B) Mehanizem nastajanja mikrofibril. Prerez skozi plazemsko membrano in primarno steno. V notranjem delu plazmale so "rozete" - terminalni kompleksi, ki vsebujejo več enot celuloze sintaze, ki priklaplja glukozne molekule, ki jih dobavlja "aktivna" glukoza (UDP-G) iz citoplazme. Iz "rozet" izraščajo mikrofibrile! (risba po Jones & Barlett, 1996). (C) "rozeta," model sinteze celuloze z "multipodenotnim" kompleksom, ki vsebuje celulozo sintazo. (Risba po Delmer & Amor, 1995). (Č) Shema sinteze in dovajanja matričnih polisaharidov v celično steno. Polisaharidi se encimsko sintetizirajo v Golgijevem aparatu. Golgijevi vezikli jih transportirajo proti plazmalemi, kjer se z exocitozo prenesajo v celično steno. (Risba po Jones & Barlett, 1996 iz Taiz & Zeiger 1998, str. 416).(D) Shematski diagram glavnih sestavin primarne stene in njihovega razporeda. (Risba po Brett & Waldron, 1996). (E) Projekcija verig v celulozi I pravokotno na ravnino a-c. Srednja veriga je nekoliko zamaknjena, vendar je vzporedna z robnima. Prikazane so vodikove vezi. Vsak glukozni ostanek ima dve intramolekularni vodikovi vezi (3-H...O5' in O6---H-O2') in eno intermolekularno (O6-H...O3). (Risba po Gardner & Blackwell, 1974).

razklepanja vezi in ponovnega fiksiranja. Mehanizmi rahljanja in ponovnega vezanja stenskih sestavin primarne stene so dokaj nejasni. Znano je, da se rastoča celična stena hitreje širi pri kislem pH kot pri nevtralnem (Rayle & Cleland, 1992). Pojav se imenuje kislina rast (acid growth). Po hipotezi kisle rasti hormoni, predvsem avksin, aktivirajo encime, ki omogočajo prečrpavanje protonov iz citosola v celično steno. Padec pH naj bi povzročil rahljanje stenske strukture. To se lahko zgodi z revezibilno cepitvijo neceluloznih polisaharidov, ki sicer povezujejo celulozni skelet, ali pa ekspanzini prekinejo vodikovo vez. Po neki drugi hipotezi naj bi avksin aktiviral ekspresijo specifičnih genov, ki vplivajo na dostavljanje novega stenskega materiala in celično raztegljivost (ekstenzibilnost) (prim. npr. Raven 1999, str., 689).

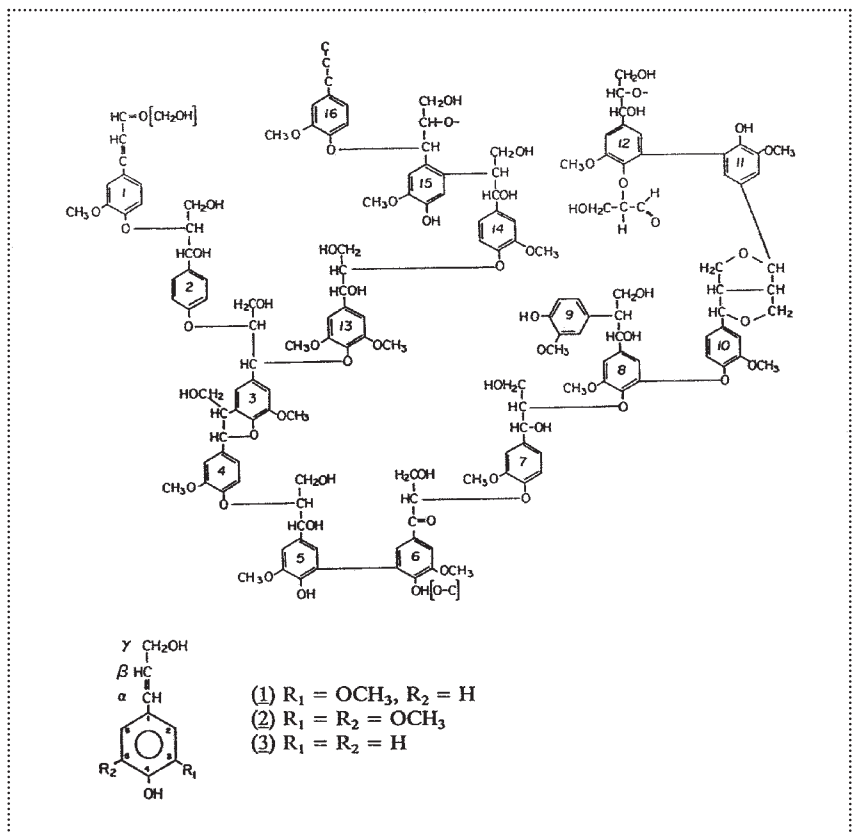
Lignin

Prekurzorji (predstopnje) ligninov so cimetni (cinamil) alkoholi (monolignoli): koniferil alkohol (gimnosperme) ter sinapil alkohol in p-kumaril alkohol (angiosperme in gramineje), ki nastanejo po šikimatni poti (od fosfoenolpiruvata in D-eritroze-4-fosfata do aromatskih amino kislin L-fenilalanina in L-tirozina) in cinamatni poti (od L-fenilalanina in L-tirozina do cimetnih (cinamil) alkoholov (slika 5) (prim. npr. Hess 1991, Higuchi 1990, Sjöström 1992 in biokemični učbeniki). Podobno kot matrični polisaharidi v primarni steni, se tudi ligninski prekurzorji sintetizirajo in skladiščijo v veziklih, ki se izločajo iz Golgijevih teles in priložno iz gladkega endoplazmatskega retikuluma. V celično steno se dovajajo z eksocitozo. Proces so dokazali avtoradiografsko z uporabo tritiranih ligninskih prekurzorjev (Fujita & Harada, str. 51). Nadaljni transport v celični steni ni znan.

Mehanizmi polimerizacije monolignolov ostajajo dokaj nejasni (npr. Boudet 1995). Prevladujoče mnenje je, da oksidaze celične stene monolignole prevedejo v mezomerne proste radikale, ki nato spontano polimerizirajo v lignine. Obstaja veliko načinov povezovanja fenoksi radikalov (npr. Fengel & Wegener, 1989, str. 137)



Slika 6. Biosinteza cimetne kisline in ligninskih gradnikov. Fenilalanin-amoniak-liaza, PAL (reakcija praktično ireverzibilna), Cinamat-4-hidroksilaza (vezana na ER, često asociirana s PAL), Tirozin-amoniak-liaza, TAL (predvsem pri travah), Kumarat 3-hidroksilaza, O-metiltransferaza, OMT. Ti encimi določajo stopnje metiliranja predstopenj in slednjic lignina, Ferulat 5-hidroksilaza, Hidroxicinamat-CoA-ligaza, Cinamoil-CoA-reduktaza, CCR, Cinamoilalkohol-dehidrogenaza, CAD (Risba po Boudet et al., 1995 in Sitte et al., 1998, str. 346).



Slika 7. Strukturni model smrekovega lignina (Adler, 1977) z označbo ogljikovih atomov: (1) koniferil alkohol, (2) sinapil alkohol in (3) p-kumaril alkohol. (Lin & Dence, 1992)

Spajanju fenoksi radikalov lahko sledi še adicija vode ali primarnih, sekundarnih in fenolnih hidroksilnih skupin na kinnmetidne intermediate. Tako nastane tridimenzionalni polimer brez regularnih in urejenih repeticijskih enot, kot npr. pri drugih naravnih polimerih kot so celuloza in proteini. Zaradi tega ne predstavlja konstitucijsko definirane spojine, temveč kompozit iz fizikalno in kemično heterogenih gradnikov. Zato ga prikazujejo v obliki modela, ki pa ni strukturna formula v običajnem smislu (Adler 1977, Nimz 1974) (slika 7). V njih zlahka razpoznamo najrazličnejše vezi (preglednica 2) (prim. npr. Fengel & Wegener, 1989, str. 137; Sjöström 1993, str. 82).

Preglednica 2. Tipi in pogostnost vezi med enotami v ligninu iglavcev in listavcev (število enot na 100 C₉-enot) (Lin & Denche, 1992, str.6)

Vez	Smrekov lignin (Erickson et al. 1973)	Bukov lignin (Nimz 1974)	Številke enot na sl. 3
β -0-4	49-51	65	1-2, 4-5, 6-7, 7-8, 13-1
α -0-4	6-8	-	3-13, 15-16, 3-4
β -5	9-15	6	3-4
β -1	2	15	8-9
5-5	9,5	2,3	5-6, 11-12
4-0-5	3,5	1,5	8-10
β - β	2	5,5	10-11

Do nedavnega so menili, da je predvsem peroksidaza odgovorna za polimerizacijo monolignolov, zdaj pa postaja jasno, da je udeležena tudi lakaza (Dean & Eriksson, 1994). Steriades et al. (1993) (iz Boudet et al., 1995) menijo, da lakaze katalizirajo začetno polimerizacijo monolignolov in oligolignole, peroksidaze pa reakcije od oligolignolov do visoko kondenziranega makromolekularnega lignina. Freudenberg (1959, 1965) je torej utegnil imeti prav, ko je predvidel peroksidazo in lakazo kot potencialna kandidatki za polimerizacijo lignina. Slučajnostno vezanje radikalov da vrsto dimerov in oligomerov (lignoli). Da se dokazati, da bi nadaljne oksi-

dativno spajanje di- in oligolignolov (bulk polymerization) vodilo do produkta, ki bi vseboval veliko nenasičenih stranskih verig. Ker pa je njihovo število v ligninu razmeroma majhno, reakcija domnevno poteka - po določeni začetni fazi- predvsem kot endwise polymerization., tj. kot polimerizacija po dolžini (npr. Sjöström 1993, str. 80). To pomeni, da se monomerni prekurzorji ne vežejo v dimere, temveč se pripajajo na konec rastočega polimera. Takšna polimerizacija je verjetna, ker je koncentracija monomerov v reakcijskem območju zelo nizka (Sjöström, 1992, str. 80). Sinteza se nadaljuje, dokler lignoli ne dosežejo velikosti 18-20 enot. Sledi vezava teh makromolekul (Wayman & Parekh, 1990).

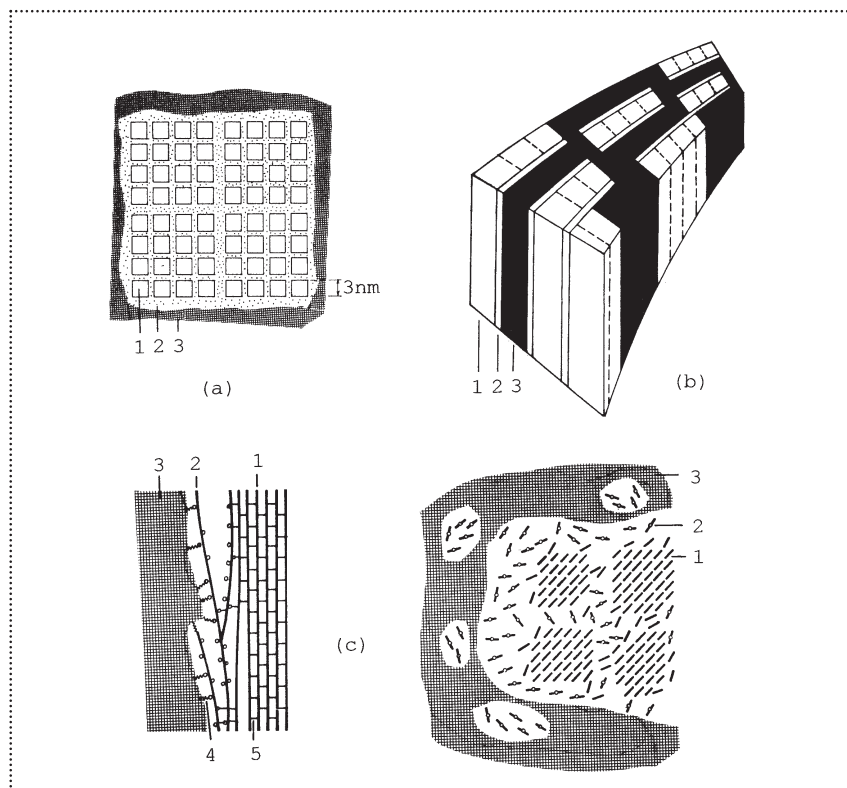
Doslej so menili, da tvorba makromolekul lignina ni genetsko določena, ampak da se lignoli slučajnostno povezujejo v nelinearni polimer. Končno konstitucijo lignina naj bi določala predvsem reaktivnost in frekvenca zgradbenih enot, ki sodelujejo pri polimerizaciji. Z morfološkega vidika so rastoče molekule lignina prisiljene zapolniti prostore med polisaharidnimi verigami. Danes se vse bolj utrjuje prepričanje, da le ne gre za slučajnostni dehidrogenativni proces, temveč da narava polisaharidne šablone omogoča relativno organizacijo polimerizacijskega procesa. Mikroheterogenost ligninske monomerne sestave je v različnih slojih celične stene z različno polisaharidno strukturo različna. Vsaka celica naj bi sama nadzorovala proces lignifikacije (intracelularno). Dotlej je veljalo Freudenbergovo mnenje, da je lignifikacija intercelularni proces z udeležbo kambijevih celic (Freudenberg, Neish 1968), vendar ni jasno ali so lignificirajoče se celice avtonomne pri sintezi svojih monolignolov ali pa se ti sintetizirajo in dovajajo iz sosednjih celic (Boudet et al. 1995). Z intracelularnim nadzorom je mogoče obrazložiti tudi delno lignifikacijo floemskih vlaken in sklereid še znatno zatem, ko so te celice nastale v kambiju. V prid intracelularnega nastanka ligninskih prekurzorjev utegne govoriti tudi obstoj različnih tipov lignina v različnih celicah istega tkiva in dokazan obstoj PAL v celičnih stenah

lignificirajočih se ksilemskih celic, ne pa v celicah kambija. Kljub temu še ni povsem jasno ali so lignificirajoče se celice povsem avtonomne pri sintezi svojih monolignolov ali se te monomerne enote sintetizirajo in transportirajo iz sosednjih celic (Boudet et al. 1995). Pravtako ni jasno, kako se monolignoli uporabijo pri nastajanju lignina. Lignoli se lahko glikozilirajo v reakcijah z udeležbo endoplazmatskega retikula in Golgijevega aparata, pri čemer naj bi bila glikozidacija potrebna za membranski transport in "targeting". Glikozilirani lignoli se kopičijo tudi v celični vakuoli. V kolikšni meri se med sekrecijo monolignoli začno kondenzirati in povezovati z ogljikovimi hidrati ali drugimi materiali, ni jasno. Kot že vemo, se monolignoli in njihovi začetni kondenzacijski produkti polimerizirajo s katalizo s peroksidazami ali kot kažejo novejša raziskave tudi z lakazami (Dean & Eriksson 1994).

Možen obstoj kovalentnih vezi med ligninom in polisaharidi je predmet debate in intenzivnega proučevanja. Na splošno velja, da obstajajo ali bolje, da morajo obstajati. Govorimo o ligninsko-ogljikovohidratnem kompleksu (angl. lignin-carbohydrate complex - LCC). Kovalentne vezi naj bi obstajale med ligninom in hemicelulozami in morda tudi celulozo. Te vezi so lahko esterskega ali eterskega tipa in morda celo glikozidne (Sjöström, 1992, str. 85). Slika 8 prikazuje modele povezave celuloze, hemiceluloz in lignina v oleseneli celični steni.

Lignifikacija poteka v treh fazah (Boudet et al. 1995, str. 213): (1) Ko so se odložile pektinskih snovi in ko je začela nastajati zunanja stena sekundarne stene (S₁), 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 (S₂). (3) Najbolj intenzivno poteka proces lignifikacije po odložitvi celuloznih mikrofibril v notranjem sloju sekundarne stene (S₃).

Les iglavcev vsebuje 24 - 33 %, les listavcev zmernega pasu od 19 do 28



Slika 8. Modeli povezave celuloze (1), hemiceluloz (2) in lignina (3) v olesneli celični steni: (a) Kerr & Goring, 1975; (b) Fengel 1970 in (c) Fengel & Wegener, 1975: 4, vez me ligninom in hemicelulozo; 5, vodikova vez med celuloznimi molekulami. (Risbe po navedenih avtorjih)

% in les tropskih listavcev od 26 do 35 %. 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 %).

Juvenilni les debelne sredice ima več lignina kot zreli les in rani les več kot kasni.

Lignin učvrščuje in higrofobizira stene specializiranih celic. Ima bistveno vlogo pri strategijah mehanske opore, prevajanja raztopin in zaščite pred boleniznimi višjih rastlin (Boudet et al. 1995). Letno produkcijo lignina na Zemlji cenimo na 2×10^{10} t (celuloze na 10^{12} t). Prehod rastlin iz vodnega okolja na kopno je tesno povezan z evolucijo biosinteze lignina. Zdi se, da je evolucija lignifikacije in ojedritve v tesni zvezi z ekskrecijo. Mikroorganizmi z velikim razmerjem med površino in prostornino lahko izločajo odpadne

snovi, ki nastajajo pri metabolizmu, neposredno v vodni medij. Z nastankom večjih rastlinskih oblik se je razmerje med površino in prostornino vse bolj zmanjševalo, zmanjševale pa so se tudi možnosti za učinkovito izločanje. Pri živalih se je razvil sistem specializiranih izločevalnih organov, medtem ko višje rastline nimajo učinkovitega sistema za eksterno ekskrecijo. Ekskrecija lahko poteka iz korenin ali z listne površine ali z vsakršno abscisijo kot je npr. odmetavanje listov, kladoptoza, odmiranje korenin in vej, pa tudi s transformacijo beljave v jedrovino in transformacijo žive skorje v mrtvo (ritidomizacija). V veliki meri pa rastline škodljive sekundarne snovi zadržijo v svojem telesu in prakticirajo nekakšno lokalno ekskrecijo v vakuole in celično steno. To utegne pojasniti pestrost sekundarnih metabolitov v višjih rastlinah. Vodotopne snovi, npr. antocianini, se lahko kopičijo v vakuolah, medtem ko se netopne fenolne snovi, npr. lignini odlagajo v celičnih stenah (Freudenberg in Neish 1968, str. 36). Sekundarne presnovne snovi utegnejo biti preživetveno koristne,

dasi niso bistvene za manifestacijo življenja. Lahko privabljajo žuželke in tako olajšujejo oprasitev. Strupene snovi lahko varujejo pred napadom parazitov. Lignin je utrdil celično steno in omogočil razvoj vaskularnega tkiva in velikih rastlinskih oblik. Med evolucijo vaskularnih rastlin (cevníc) sta utegnile biti pridobitev zmožnosti sintetizirati fenilalanin amoniak liazo (PAL) in morda fenilhidroksilazo edini mutaciji, ki sta bili potrebni za nastanek lignina iz ogljikovih hidratov (Freudenberg & Neish 1968, str. 37). S to pridobitvijo so se slednjič lahko razvile traheide, trahejni členi in lesna vlakna. Lignin ni bil več odpaden material, temveč bistvena substanca, ki je sodelovala pri evoluciji višjih rastlin. Narava je rešila problem ekskrecije tudi s pretvarjanjem "odpadnih" snovi v lignine in flavonoide, ki so se izkazali za preživetveno koristne.

Paradoksalno je, da nezmožnost razviti učinkovit ekskrecijski sistem, ni vodila v zmanjšanje velikosti, temveč prav obratno, v evolucijo najmočnejših in dolgoživih bitij - dreves. Šele z ligninom inkrustirana in ojačana prevodna in mehanska tkiva so omogočila razvoj drevesnih (arborescentnih) rastlinskih oblik.

Lignin se nahaja v prevodnih (vaskularnih) tkivih praprotnic in semenk, medtem ko ga pri nižjih rastlinah, t.j. algah, glivah, lišajih in mahovih (z izjemo *Sphagnum* spp.) ni (prim. Lewis & Yamamoto, 1990).

Ligninske makromolekule so lahko izjemno velike. Prav mogoče je, da ena sama molekula lignina prepreča celotno drevesno deblo, potemtakem je tolikšna, da jo lahko dobesedno žagamo (Rensing & Cornelius 1988, str. 388). V čistem stanju je lignin bel, amorfen prah. Natančna zgradba lignina ni znana, saj ga je težko ekstrahirati iz rastlin, kjer je kovalentno vezan na celulozo in druge polisaharide celične stene (Taiz & Zeiger 1998, str. 361). Ne da se razbiti v monomerne enote. Čeprav hidroliziran, je zelo nagnjen k oksidaciji in hitro kondenzira (Walker 1993, str. 45). Proučevanje zgradbe in kemizma lignina zato pogosto temelji na modificiranih frag-

mentih, ekstrahiranih iz drobno zmlatega lesa (Björkmanov lignin ali milled wood lignin, MWL), na prekursorjih z nizko molekulsko maso ali na modelnih kemikalijah.

V procesu ojedritve (an. heartwood formation, nem. Kernholzbildung) celično steno inkrustirajo nizkomolekularne bolj ali manj toksične jedrovinne snovi. Celična stena in les tedaj pridobita pomembne lastnosti, ki jih lesarji znano ceniti: biološko odpornost, dimenzijsko stabilnost in v primeru obarvane jedrovine (črnjave) tudi obarvanost.

Topografija celične stene

Celulozne mikrofibrile je mogoče neposredno opazovati pri velikih povečavah z elektronskim mikroskopom (TEM in SEM), na njihov potek pa je mogoče sklepati tudi pri manjših povečavah v polarizirani svetlobi. Orientacijo mikrofibril v masivnem srednjem sloju sekundarne stene (S_2) nakazujejo močno sploščene in podaljšane notranje odprtine pikenjskih kanalov močno reduciranih obokanih pikenj, pri kompresijskih traheidah pa tudi potek helikalnih razpok. Orientacijo mikrofibril opisujemo kot heliks S in Z (mikro-

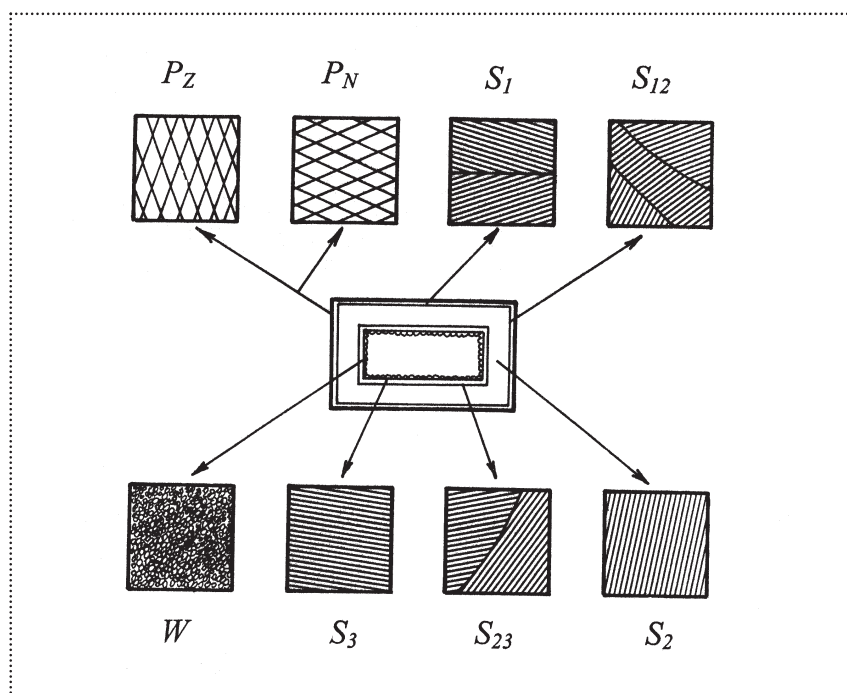
fibrile tečejo v smeri srednjega dela obeh črk!). Orientacijo in gostoto mikrofibril v primarni in sekundarni steni tipičnih vlaken (aksialne traheide iglavcev, traheide, vlaknaste traheide in libriformska vlakna listavcev) prikazuje slika 9 (Harada 1984). Na zunanji strani tanke primarne stene (P_Z) tečejo mikrofibrile bolj ali manj aksialno, na notranji strani (P_N) pa prečno. Primarna stena je lamelirana z raznoma veliko razdaljo med mikrofibrilami. Je zelo tanka in predstavlja le približno 2 % prostornine celotne celične stene. Mehanske lastnosti lesa določa izključno sekundarna stena, predvsem njen masivni srednji sloj (S_2) (približno 75 % celotne celične stene). Zanj so značilne gosto zbite mikrofibrile z majhnim mikrofibrilarnim kotom, pretežno s heliksom Z. Pri boru (*Pinus densiflora*) je debelina S_2 v ranem lesu 1,66 mm s 30-40 lamelami, v kasnem lesu pa 6,94 mm z do 150 lamelami. Zunanji (S_1) in notranji sloj sekundarne stene (S_3) sta debela le okrog 0,1 mm z velikim mikrofibrilarnim kotom, v S_1 s heliksom S in Z ter v S_3 s heliksom S. Močno odstopa stenska zgradba kompresijskih traheid pri iglavcih in tenzijskih vlaken pri listavcih, prav tako trahejnih členov in še zlasti parenhimskih celic.

Epilog

Celična stena je dvo- ali večfazni kompozit. Matrica v primarni steni sestoji iz hemiceluloz in pektinov, v togi sekundarni steni pa pektine zamenja lignin. V matrici so vklopljene celulozne mikrofibrile. Freudenberg je olese nelo celico upravičeno primerjal z armiranim betonom: matrica ustreza betonu, celulozni skelet pa železni armaturi. Lamelirana sekundarna stena z različno usmerjenimi mikrofibrilami prav tako predstavlja kompozitni sistem, ki ga lahko primerjamo z vezanim lesom. Makroskopsko sestoji les iz menjavajočih se lamel redkejšega ranega lesa in gostejšega kasnega lesa. Tropsko drevje z izmenično zavito rastjo (an. interlocked grain, nem. Wechseldrehwuchs) lahko primerjamo z lamelirano sekundarno steno in vezanim lesom, itd. Vgradnja rastnih napetosti v les v zadnji fazi diferenciacije vlaken in proces ojedritve podelita drevesu in lesu bistvene prednostne lastnosti. Les je resnično hi tech produkt narave. Od njega se lahko marsikaj naučimo.

LITERATURA

1. Adler, E. 1977. Lignin chemistry - past, present and future. Wood Science & Technology 11:169-218.
2. Atalla, R.H. 1990. The structure of cellulose. V: materials interactions relevant to the pulp, paper and wood industries. Izd. D.F.
3. Caulfield, J.D. Passarelli & S.F. Sobczynski. Mater. Res. Soc. Symp. Proc. 197:89-98.
4. Blackwell, J., F.J. Kolpak & H. Gardner. 1978. The structures of celluloses I and II. Tappi 61:71-72.
5. Bodig, J. 1982. Mechanics of wood and wood composites. Van Nostrand Reinhold Comp., New York, itd.
6. Boudet, A.M., Lapierre, C. & J. Grima-Pettenati 1995. Biochemistry and molecular biology of lignification. New Phytol. 129:203-236.
7. Brett, C. & K. Waldron, 1996. Physiology and biochemistry of plant cell walls, 2. izd. Chapman and Hall, London.
8. Carpita, N. 1997. Structure and biosynthesis of



Slika 9. Tipično vlakno: shematski diagram orientacije celuloznih fibril v primarni (P) in sekundarni steni (S). (Risba po Haradi, 1984)

- plant cell walls. V. Plant metabolism. Izd. D.T. Dennis, D.B. Layzell, D.D. Lefebvre in D.H. Turpin. Longman, Edinburgh Gate, Harlow.
9. Dean, J.F.D. & K.E.I. Ericksson. 1994. Laccase and the deposition of lignin in vascular plants. *Holzforchung* 48:21-33.
 10. Delmer, D.P. & Y. Amor. 1995. Cellulose biosynthesis. *Plant Cell* 7:789-1000.
 11. Lin, S.Y. & C.W. Dence, 1992. *Methods in lignin chemistry*, Springer-Verlag, Berlin, itd.
 12. Fengel, D. & G. Wegener, 1989. *Wood - chemistry, ultrastructure, reactions*. Walter de Gruyter, Berlin, New York.
 13. Fengel, D. 1970. The ultrastructural behaviour of cell polysaccharides. *TAPPI, STAP* 8:74-96.
 14. Freudenberg, K. & A.C. Neish 1968. *Constitution an biosynthesis of lignin*. Springer-Verlag, Berlin, itd.
 15. Fujita, M. & H.Harada. 1991. Ultrastructure and formation of wood cell wall. V: *Wood and cellulose chemistry*. Izd. D.N.-S. Hon in N. Shiraishi 3-57. Marcel Dekker, Inc., New York in Basel.
 16. Gardner, K.H. & J. Blackwell. 1974. The structure of native cellulose. *Biopolymers* 13:1975-2001.
 17. Harada, H. 1984. The structure of the wood cell. *Proc. Pacific Regional Wood Anatomy Conference*, Tsukuba, Ibaraki, Jap.1-5.
 18. Hess, D.1991. *Pflanzenphysiologie*. 9. izd. Uni-Taschenbucher 15. UTB, Ulmer, Stuttgart
 19. Higuchi, T. 1990. Lignin biochemistry: biosynthesis and biodegradation. *Wood Sci, Technol.* 24:23-63.
 20. Iqbal, M. (izd.) 1990. *The vascular cambium*. RSP John Wiley & Sons Inc., New York, itd.
 21. Jeffrey, F..D..D. & K.E. L. Eriksson 1994. Laccase and the deposition of lignin in vascular plants. *Holzforchung* 48:21-33.
 22. Kerr, A.J. & D.A.I. Goring, 1975. Ultrastructural arrangement of the wood cell wall. *Cellulose Chem. Technol.* 9(6):563-573.
 23. Larson, P.R. 1994. *The vascular cambium - development and structure*. Springer-Verlag, Berlin, itd.
 24. Lewis, N.G. & Okamura, K. 1991. Structure of cellulose. V: *Wood and cellulose chemistry*. Izd. D.N.-S. Hon & N. Shiraishi. 89-112. Marcel Dekker, Inc., New York/Basel.
 25. Lin, S.Y. & C.W. Dence, 1992. *Methods in lignin chemistry*. Springer, Berlin, itd.
 26. Rensing, L. & G. Cornelius.1988. *Grundlagen der Zellbiologie*. Uni-Taschenbücher 1472. UTB, Ulmer, Stuttgart.
 27. Saka, S. 1991. Chemical composition and distribution. V: *Wood and cellulose chemistry*. Izd. D.N.-S. Hon in N. Shiraishi 59-88. Marcel Dekker, Inc., New York in Basel.
 28. Sjöström, E. 1992. *Wood chemistry*, 2. izd. Academic Press, Inc. Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, San Diego, itd.
 29. Taiz, L. & E. Zeiger. 1998. *Plant physiology*, 2. Izd. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
 30. Walker, J.C.F. 1993. *Primary wood processing*. Chapman & Hall, London, itd.
 31. Wayman, M & S.R. Parekh. 1990. *Biotechnology of biomass conversion*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.



JELOVICA v novi obleki

Da ne bo pomote, še vedno smo tista Jelovica, ki je dobila ime po osnovni surovini za svoje proizvode, to je jelki oz. smreki, naš znak še vedno simbolizira drevo, kot simbol rasti in razvoja, osnovni kos naše garderobe je še vedno v oranžni barvi.

In vendar smo drugačni. Realizirali smo drzno, vendar preišljeno potezo. Logotip Jelovice je bil izdelan v začetku šestdesetih let in prav njegovi odličnosti in dovršenosti se moramo zahvaliti, da se v tako dolgem obdobju ni pokazala potreba po njegovi

spremembi. Pa vendar vsaka stvar dozori in potrebne so določene spremembe. Pa ne zato, ker ne bi bila več dobra, ampak ker si enostavno prenovno zasluži. Novi trendi, nove zahteve na vseh področjih delovanja podjetja se morajo odražati tudi v njegovi pripravljenosti prilagajanju tem spremembam in to je osnovni razlog, da smo se tudi v Jelovici odločiti za pomladitev našega znaka in pristopili k urejanju celostne grafične podobe.

Nova grafična rešitev ohranja elemente starega znaka. Na tak način

smo ohranili tradicijo, enostavne črke in čiste linije pa poudarjajo našo fleksibilnost in usmerjenost k oblikovanju sodobne družbe, ki bo tudi v bodoče skrbela za zadovoljstvo kupcev z lepo oblikovanimi izdelki iz naravnih materialov.

Prepričani smo, da smo s spremembo znaka ohranili njegovo prepoznavnost in boste v vsakem srečanju z njim pomislili: okna, vrata, hiše, seveda, to je Jelovica.

Jelovica d.d.