

UDK: 630:815.1:630*811.22

Reakcijski les in njegova mehanika*

Reaction wood and its mechanical action

avtor prof. dr. dr. h.c. Niko TORELLI,

izvleček/Abstract

Opisani so glavni tipi premikov rastlin ali rastnih odzivov na zunanje dražljaje s posebnim poudarkom na tropizmi in krivljenju debel s sekundarno rastjo. Diskutira se o vlogi in izvoru rastnih napetosti v normalnem in reakcijskem lesu. Podana je detajlna informacija o Boydovi "ligninsko nabrekovalni hipotezi" in alternativni Bamberjevi "celulozni tenzijski teoriji".

The mayor types of plant movements or growth responses to external stimuli with particular emphasis on the tropisms and bending in stems with the secondary growth are described. The role and origin of growth stresses in normal and reaction wood is discussed. Detailed information is given of the Boyd's "lignin swelling theory" the alternative Bamber's "cellulose tension theory".

Ključne besede: fototropizem, gravitropizem, rastne napetosti, izvor, reakcijski les, krivljenje debela

Keywords: phototropism, gravitropism, growth stresses, origin, reaction wood, stem bending

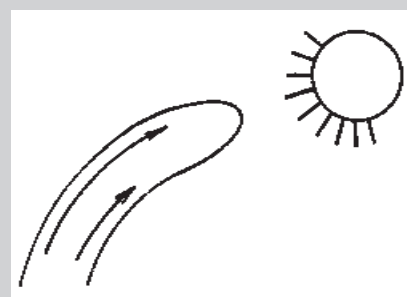
* Za skrbno izdelane mikroskopske preparate in mikrofografije se zahvaljujem svojemu sodelavcu Tinetu Zupančiču, univ. dipl. ing.

Tropizmi

Rastline niso povsem negibne. Na zunanje dražljaje se odzivajo s foto-, gravi- hidro-in heliotropizmom, nastijami in tigmomorfogenezo. Rast rastlin usmerjata *fototropizem* in *gravitropizem*. *Tropizem* (gr.- *trepo* "obrnem", "vrtim") je rastni odziv s sločenjem ali krivljenjem rastline proti ali stran od zunanjega dražljaja, ki določa smer. [Označba za vroča področja med severnim (rakovim) in južnim (kozorogovim) povratnikom, "tropi" ali "tropski kraji", prav tako prihaja iz grških besed *trepo* oz. *trope* "obrat". Ko ob poletnem ali zimskem solsticiju (21.6. in 21.12.) sonce doseže "povratnik", se "obrne" oziroma "povrne" nazaj proti ekvatorju.]

Pri zelnatih rastlinah in lesnih rastlinah v fazi primarne rasti poteka sločenje stebela/poganjka proti svetlobi z diferencialno dolžinsko rastjo (*fototropizem*). Neosvetljeni/osojni del stebela raste v dolžino hitreje kot osvetljeni/prisojni (**slika 1**).

Pod vplivom svetlobe rastni hormon *avksin* (*indolocetna kislina*, *IAA*) migrira z osvetljene strani proti neosvetljeni in pospeši njeno rast (*Cholodny-Wendtov model*, Briggs 1993). Fototropizem omogoča optimalno osvetljenost listov in fotosintezo. Cholodny-Wendtov model velja tudi



□ **Slika 1.** Fototropizem: sločenje poganjka proti viru svetlobe z diferencialno dolžinsko rastjo. Neosvetljena stran raste hitreje kot osvetljena.

za gravitropizem. Če položimo mlado rastlinico vodoravno, se bo korenina usmerila navzdol (pozitivni gravitropizem), steblo pa navzgor (negativni geotropizem). Tudi tukaj pride do prerazdelitve avksina z zgornje strani na spodnjo. V stebelu povečana koncentracija avksina na spodnji strani pospeši rast spodnje strani in njegovo sločenje navzgor. Pri korenini pa, ki je bolj občutljiva na avksin, povečana koncentracija na spodnji strani zavira rast in s tem njeno sločenje navzdol (prim. npr. Taiz & Zeiger 1998, str. 564, Raven *et al.* 1999, str. 703).

V nagnjenem deblu vzravnava z diferencialno dolžinsko rastjo ni mogoča, saj se debla le "debeli" in ne raste več v

dolžino! Krivljenje debla omogoči *reakcijski les*, imenovan tudi *aktivno usmerjevalno tkivo*. Vzravnavanje debel in vzdrževanje normalne (*negativno geotropne* ali negativno ortogravitropne) lege drevesa je tudi poseben primer geotropizma.

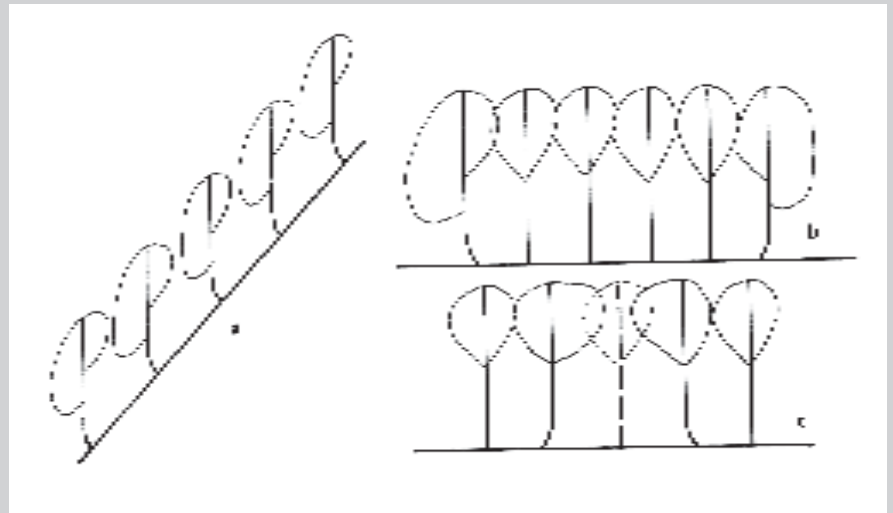
Drevo se lahko odkloni od navpičnice največkrat zaradi asimetrične krošnje. Tè so zaradi različne osvetljenosti reden pojav na pobočju (*slika 2a*) in robu gozda (*slika 2b*). Tudi v ravninskem gozdu skorajda ni drevesa s povsem simetrično krošnjo. Posek drevesa poveča osvetljenost sosednjih krošenj in njihov neenak razvoj. (*slika 2c*). Odklon in pojav reakcijskega lesa lahko povzročijo tudi stalni vetrovi in polzeča tla.

Terminologija

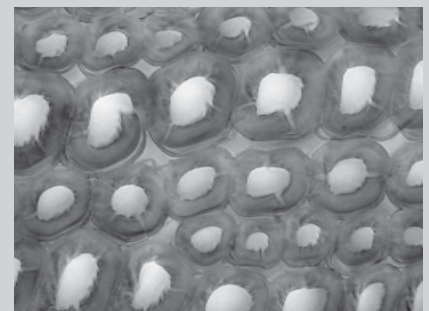
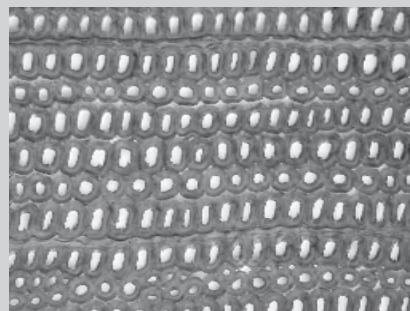
Zaradi svoje lokacije: pri listavcih na zgornji - "natezni" strani - in pri iglavcih na spodnji - "tlačni" strani - nagnjenih debel in vej, so sprva menili, da gre za odziv (reakcijo!) na povečano natezno oz. tlačno napetost (npr. Metzger 1908). Odtod tudi poimenovanje *natezni* ali *tenzijski les* pri listavcih in *tlačni* ali *kompresijski les* pri iglavcih ter kolektivno ime za oba, anatomsko modificirana tipa lesa, *reakcijski les* (prim. Torelli 1986)

(*slike 3, 4, 5, 6, 10*).

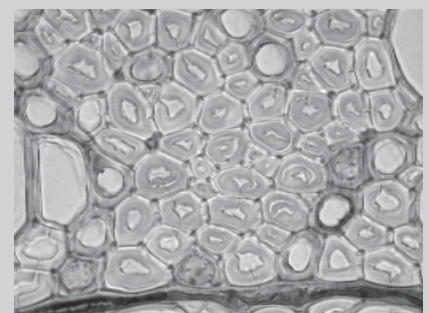
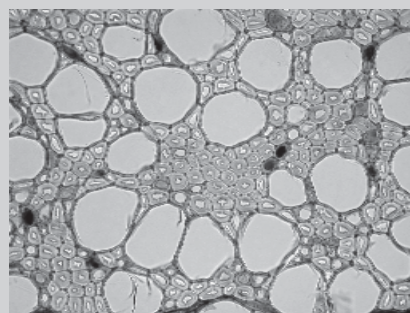
Medtem ko je mehanizem fototropizma v glavnem znan, je pri reakcijskem lesu in rastnih napetostih še veliko neznan. Zato ni čudno, da tudi najnovejši univerzitetni učbeniki botanike, rastlinske biologije in rastlinske fiziologije reakcijskega lesa še omenjajo ne, pa čeprav gre za najbolj spektakularno obliko gravitropizma (prim. npr. Mauseth 1995, Taiz & Zeiger 1998, Raven et al. 1999).



□ **Slika 2.** Nastanek reakcijskega lesa in krivljenje debla zaradi nesimetrične krošnje (**a**) na pobočju, (**b**) na robu gozda in (**c**) v sestoju po poseku drevesa



□ **Sliki 3, 4.** Smreka (*Picea abies* (L.) Karst.: Prečni prerez kompresijskega lesa. Zanj so značilne ovalne "kompresijske" traheide s helikalnimi razpokami in rebri. Povečava 20-krat in 60-



□ **Sliki 5, 6.** Bukev (*Fagus sylvatica* L.: Prečni prerez tenzijskega lesa. "Tenzijska" ali "želatinska" vlakna imajo "želatinski" G-sloj, ki lahko zapolni ves lumen. Povečava 20-krat in 60-krat.

Rastne napetosti v normalnem in reakcijskem lesu

Med diferenciacijo vlaken normalnega lesa golosemenk ("iglavcev") in drevesnih dvokaličnic ("listavcev") nastajajo *rastne napetosti* in deformacije (prim. Torelli 1998). Njihov izvor je trenutno predmet hudega znanstvenega spora (glej dalje in Torelli 1998). Menimo, da so rastne napetosti koristne za rast in preživetje drevesa in ne morda le "nesrečna igra narave" (*an unfortunate quirk of nature*) (Hartley 1976). Deblo z vgrajenimi napetostmi je v bistvu prednapet nosilec. Natezne napetosti na obodu debela močno zmanjšujejo možnost poškodb zaradi nastanka tlačnih napetosti v tkivu med upogibanjem drevesa v vetru, saj je natezna trdnost lesa večja od tlačne (Boyd 1950). Inženirji že skoraj 200 let poznajo prednapete materiale (npr. beton), medtem ko je narava uporabila princip prednapenjanja že pred več milijoni let! Rastne napetosti najdemo pri vseh lesnih rastlinah. Na splošno so pri listavcih močnejše izražene kot pri iglavcih. Izjemno velike so pri evkaliptih in še posebej pri južnoameriški *wapi* (*Eperua* spp.) - "gvajanskem ekspolozivnem drevesu". Zelo velike so tudi pri bukvi.

Rastne napetosti, žal, otežujejo rabo lesa. Tako lahko pri debelejših drevesih aksialne tlačne napetosti porušijo mehansko šibko juvenilno sredico ("krhko srce" angl. *brittle heart*). Pri podiranju dreves nastajajo srčne razpoke, razžagovanje pa spremlja veženje ("lok" in "sablja"). Etimologija krožnih razpok ("kolesivost") je manj jasna. Pri njihovem nastanku imajo poleg rastnih napetosti pomembno vlogo še šibka mesta, npr. parenhimska barierna cona, ki nastane po poškodbi. Vsekakor pa je treba ločiti rastne napetosti od sušilnih, ki nastajajo med

anizotropim krčenjem, t.j. pri sušenju pod točko nasičenja celičnih sten (*TNCS*, *FSP*) in ki prav tako povzročajo veženje ("koritanje") in pokanje lesa. O vzrokih nastanka rastnih napetosti in njihovih škodljivih učinkih sem pisal pred leti (Torelli 1998).

Prisotnost reakcijskega lesa močno otežuje ali celo onemogoča obdelavo in predelavo. Motijo predvsem njegova sporadična prisotnost in ekstremno veliki aksialni skrčki. Poravnane površine s tenzijskim lesom so "volnate" (angl. *fuzzy grain*), ker rezilo žilavih tenzijskih vlaken z G-slojem ne razdvoji lokalno, temveč jih trga iz površine!

V navpičnem drevesu so rastne napetosti razporejene simetrično okrog debelne osi, zato so po obodu v ravnovesju. Če se deblo nagne, se sproži nastanek reakcijskega lesa: kompresijskega na spodnji strani nagnjenih debel iglavcev in tenzijskega na zgornji strani nagnjenih debel listavcev (prim. Torelli 1986, slika 10). V procesu vzravnavanja oz. krivljenja debela kompresijskem lesu tvorijo tlačna napetostna stanja, ki potiskajo spodnji debela kvišku ali ga stabilizirajo, medtem ko se v tenzijskem lesu pojavi napetostno stanje, ki "vleče" zgornji del debela navzgor. Lokalizirane dodatne rastne napetosti zaradi pojava reakcijskega lesa povzročijo asimetrično razporeditev rastnih napetosti in posledično krivljenje debela (Wilson & Archer 1977). Vz dolžne natezne napetosti so lahko nekajkrat večje od nateznih rastnih napetosti normalnega lesa. Kompresijski les namesto običajnih nateznih napetosti razvije tlačne napetosti (Jacobs 1945). Pri bukvi so v tenzijskem lesu izmerili do 28-krat večje napetosti in deformacije kot pri normalnem lesu (Gueneau 1975 in Saurat & Gueneau 1974, 1976 iz Kuberlerja 1987). Vselej ni mogoče ločiti močno izraženih "normalnih" rastnih

napetosti od rastnih napetosti, ki jih povzroča tenzijski les.

Zaznavanje odklona

Drevo zazna že odklon nekaj stopinj! Haberlandt (1918) je domneval, da zaznavanje (percepcijo) rastnih vršičkov v težnostnem polju omogočajo specializirana škrobna zrna (amiloplasti). Po moderni *škrobni statolitni hipotezi* naj bi sedimentirajoči se aminoplasti imeli vlogo težnostnih senzorjev. Velika škrobna zrna - statoliti - so v posebnih celicah - statocitah - koreninskih čepic (kalipter). Statoliti so pretežki, da bi plavali v citoplazmi in se vselej "usedejo" na dno celice in tako ločijo "zgoraj" od "spodaj". Mesto percepcije naj bi bil domnevno tudi mesto transdukcije, kjer naj bi se dražljaj prevedel v obliko, ki bi lahko prenesla in sprožila reakcijo na odzivnem mestu. Transdukcija je še danes popolna skrivnost pri skoraj vseh odzivih rastlin. Ne vemo, kako se spremembe temperature, svetlobe, teže ali vlažnosti prevedejo v kemične signale (prim. npr. Mauseth 1995, str. 380). Audus (1964) je pri koreninskih vršičkih ugotovil maksimalni geotropski sitimulus pri odklonu 120° od navpičnice. Zanimivo je, da je Robards (1966), ki je pri mladih vrbah (*Salix fragilis*) meril pojav tenzijskega lesa in ekscentričnost, odvisno od odklona, prav tako ugotovil, da sta ekscentričnost in pojav želatinskih (tenzijskih) vlaken največja pri odklonu 120°. Robards je izrazil domnevo, da tudi nastanek reakcijskega lesa sproži graviperceptijski mehanizem, morda prav takšen, kot deluje pri geotropskih odzivih rastlinskih vršičkov, tj. statolitski. Naj se zdi škrobna statolitska hipoteza še tako vabljava, zanjo ni nikakršnih strukturnih dokazov (Wilson & White 1986, str. 241).

Čeprav sta se zdeli Metzgerjeva "me-

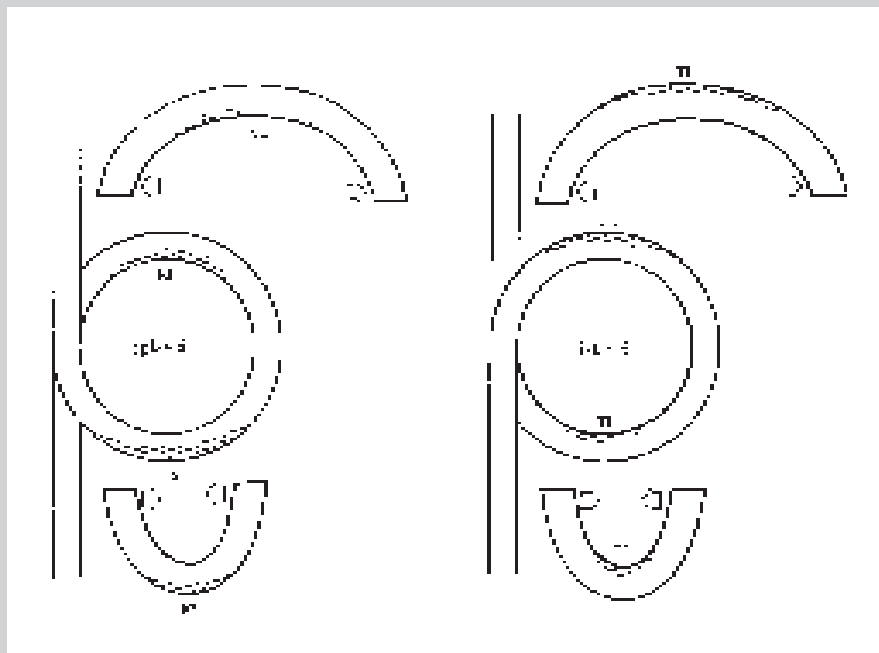
hanska” predstava o nastanku reakcijskega lesa in njegovo poimenovanje logični, v nekaterih primerih z njo ni bilo mogoče obrazložiti lokacije reakcijskega lesa. Eksperimentiranje je pokazalo, da ima pri nastanku bistveno vlogo težnost. To so prepričljivo dokazali z debelci in vejami, ki so jih usločili v pokončne in vodoravne zanke. Pri pokončnih zankah pri iglavcih se je pojavil kompresijski les vselej le na spodnji strani zanke in ne vzdolž celotnega, tlačno obremenjenega notranjega oboda zanke. Pri listavcih se je tenzijski les pojavil le na zgornji strani zanke in ne vzdolž celotnega, natezno obremenjenega zunanjšega oboda zanke (slika 7).

Številni eksperimenti kažejo, da je fiziološki mehanizem tvorbe reakcij-

skega lesa pod hormonskim nadzorom in da na prerazdelitev hormonov v nagnjenem deblu vpliva težnost. Vsekakor je vloga avksina bolj neposredna in eksperimentalno lažje dokazljiva pri iglavcih kot pri listavcih in spet mnogo lažje pri debelih kot pri vejah. Kompresijski les iglavcev nastaja na spodnji strani nagnjenih debel in vej, kjer je zaradi težnosti koncentracija avksina višja, tenzijski les listavcev pa na zgornji strani, kjer je zaradi težnosti avksina manj (prim. npr. Wilson & White 1986, Kubler 1987, Torelli 1986).

Pri vejah je situacija zelo kompleksna. Na mestu, kjer veja izhaja iz debla, je reakcijski les na “pravem” mestu: kompresijski les pri iglavcih na spodnji strani in tenzijski pri listavcih na zgornji strani. Potem pa se stvari za-

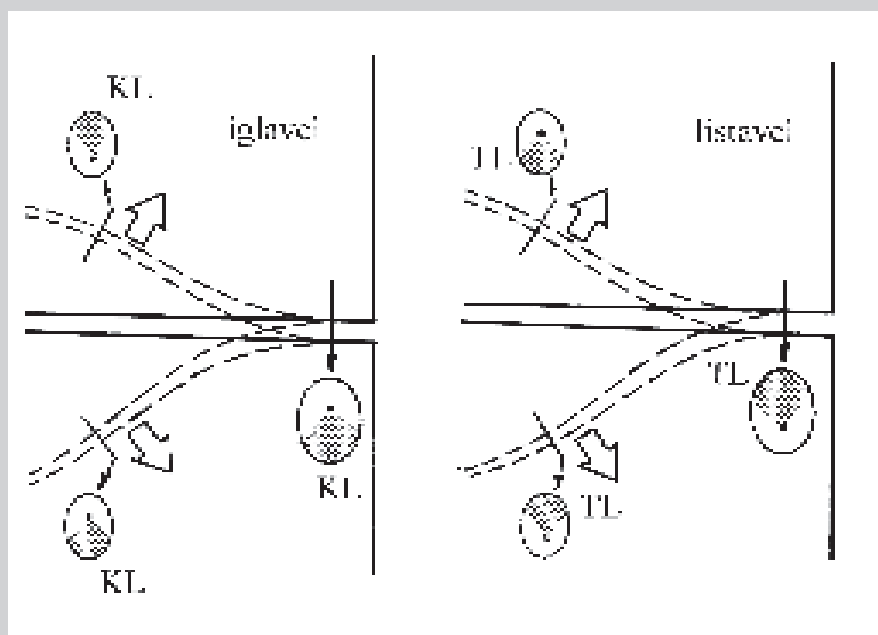
motajo. Zdi se, kot da obstaja pri vejah nekakšen *karakteristični kot* (Sinnott 1952) ali *ravnovesna lega* (Wilson & Archer 1977). Pri (nasilnem) premiku veje iz ravnovesne lege veje, se bo pojavil reakcijski les na tisti strani, ki bo omogočil sločenje veje nazaj v ravnovesno lego. Če usločimo vejo navzgor, se bo pri iglavcu tvoril kompresijski les na zgornji strani in pri listavcu na spodnji strani. Vendar, če usločimo vejo navzdol, se bo pojavil kompresijski les na spodnji strani in tenzijski na zgornji strani veje (slika 8). (Ponovimo, mehansko si predstavljamo delovanje kompresijskega lesa kot stisnjeno vzmet, ki se hoče raztegniti, in tenzijski les kot raztegnjeno vzmet, ki se skuša skrčiti!). Kaže, da se reakcijski les v vejah tvori kot odziv na odklon od karakterističnega kota oz. ravnovesne lege. Veje zaznavajo odklon od karakterističnega kota in ne od navpičnice. Čeprav se veje obnašajo, kot bi imele lasten sistem gravipercepcije, je karakteristični vejni kot drevesa, genetsko določen. Plagiotropna (gr. *plagios* “poševen”) rast vej je posledica hkratnega korelativnega učinka gravitropizma in apikalne dominanc. Oba dejavnika skupaj vzpostavita specifični vejni kot, ki je pri različnih vrstah in klonih različen. Ob poškodbi se kot lahko spremeni. Tako se pri iglavcu po odstranitvi terminalnega poganjka sosednje veje, ob tvorbi dodatnega kompresijskega lesa na spodnji strani, začno dvigovati in slednjič prevzamejo vlogo odstranjenega poganjka (prim. Lyr *et al.* 1992, str. 384).



- **Slika 7.** Pojav reakcijskega lesa v debelcih iglavcev in listavcev, zavrtih v zanko. Kompresijski les se vselej razvije na le spodnjem delu zanke (kjer je zaradi težnosti domnevno več avksina) in ne po celotnem, na tlak obremenjenem notranjem obodu zanke. Tenzijski les se razvije vselej le na zgornjem delu zanke (kjer je domnevno manj avksina) in ne na celotnem, na nateg obremenjenem zunanjem obodu zanke. Izrezane polovice zank se glede na lego in tip reakcijskega lesa značilno deformirajo. Mehansko deluje kompresijski les kot stisnjena vzmet, tenzijski les pa kot raztegnjena vzmet. (risba po Jaccardu 1938).

“Ligninska nabrekovalna teorija” izvora rastnih napetosti (Boyd)

Že Münch (1938) je domneval, da je odlaganje lignina med celulozne fibrile vzrok za prečno razširitev tenzijskih vlaken. Tudi Boydova “ligninska



□ **Slika 8.** Pojav reakcijskega lesa pri navzgor in navzdol usločenih vejah iglavcev in listavcev. Na osnovi veje je reakcijski les na "pravem" mestu, po deformiranju pa se glede na način mehanskega delovanja pojavi zgoraj ali spodaj. Tako se pri navzgor usločeni veji iglavca pojavi kompresijski les na "neobičajni" zgornji strani in pri navzgor usločeni veji listavca tenzijski les na "neobičajni" spodnji strani! (risba spremenjena po Wilsonu in Whiteju 1986).

nabrekovalna teorija" pripisuje nastanek ravnih napetosti v normalnem in reakcijskem tkivu odlaganju lignina med celulozne mikrofibrile. Zaradi spiralnega razporeda fibril (Boyd 1985) naj bi prečno širjenje povzročilo vzdolžno krčenje vlaken, podobno, kot se vlažna vira vrv iz naravnih vlaken skrajša. To velja za normalni les z manjšim mikrofibrilarnim kotom. Pri kompresijskem lesu z velikim mikrofibrilarnim kotom pa lignifikacija povzroči podaljšanje (kompresijskih) traheid.

Boyd (1972) je za analizo ravnih napetosti uporabil model anizotropnega krčenja po Barberju in Meylanu (1964). Z vidika dimenzijskih sprememb, si je lignifikacijo predstavljal kot proces, obraten oddajanju vezane vode. V Barber-Meylanovem modelu stena traheide sestoji le iz (resda najbolj masivnega) srednjega sloja sekundarne

stene (S_z) s konstantnim mikrofibrilarnim kotom Θ tangencialni in radialni steni. V mehanskem pogledu celično steno sestavlja amorfen, izotropen in higroskopni matriks (osnovna substanca), v kateri so vklopljene vzporedno potekajoče kristalne mikrofibrile (slika 9). Na slikah 9a, b, c je kvadraten izsek celične stene, kot bi ga videli iz celičnega lumna. Notranji kvadrat predstavlja steno v suhem stanju. Z debelo črto je označen potek mikrofibril. Le-te zavirajo nabrekanje izotropnega matriksa v svoji smeri. Zunanji črtkani kvadrat predstavlja steno po nabrekanju, če ne bi vsebovala mikrofibril. Tedaj bi bilo nabrekanje neovirano in izotropno (v vseh smereh enako).

Na sliki 9a tečejo mikrofibrile vzporedno s celično osjo ($\Theta = 0^\circ$). V tej smeri je nabrekanje močno zavirano, prečno pa je večje od "izotropnega".

Zaradi Poissonovega učinka ostaja skupni nabrekli volumen enak kot v neoviranem "izotropnem" primeru.

Na sliki 9b je mikrofibrilarni kot suhega lesa $\Theta = 30^\circ$. Nabrekanje povzroči povečanje mikrofibrilarnega kota (črtkana linija) in zmanjšanje dolžine celice oz. celičnega segmenta. Zaradi nateznih napetosti, ki jih povzroči nabrekanje matriksnega materiala, se utegnjejo mikrofibrile nekoliko podaljšati, vendar pa se zaradi povečanja mikrofibrilarnega kota vertikalna komponenta dolžine mikrofibril dejansko zmanjša, prečna pa poveča. Dimenzija nabreklih stenkega segmenta se v aksialni smeri dejansko zmanjša, kar pomeni, da je nabrekanje v smeri celične osi negativno (krčenje!). V prečni smeri pa je nabrekanje segmenta večje kot v primeru, ko je $\Theta = 0^\circ$ (slika 9a).

Če je $\Theta = 45^\circ$ (slika 9c) je nabrekanje izotropno, t.j. enako v aksialni in prečni smeri, vendar je zaradi zaviralnega učinka mikrofibril manjše kot v neoviranem "izotropnem" primeru.

V vseh treh primerih je nabrekanje v smeri debeline celične stene povečano, saj v tej smeri mikrofibrile ne zavirajo nabrekanja.

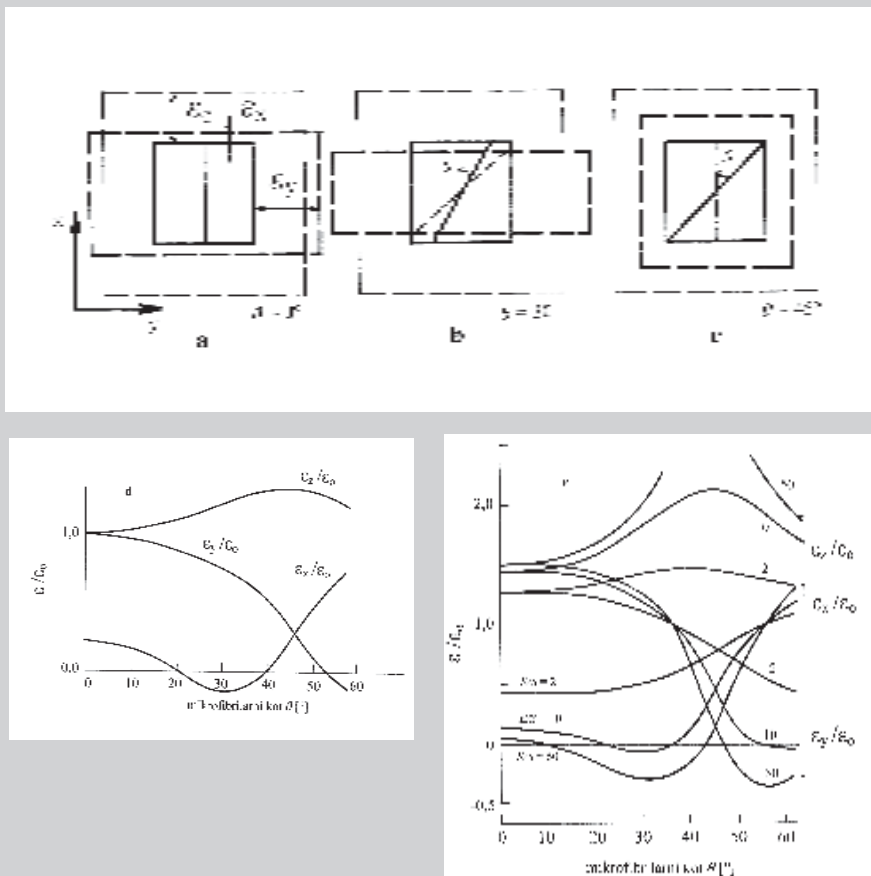
Velikosti deformacijskih razmerij oz. relativnih dimenzijskih sprememb v aksialni (ϵ_x), tangencialni (ϵ_y) in radialni (ϵ_z) smeri so (Barber & Meylan 1964):

$$\epsilon_x/\epsilon_0 = [1 - E/S \sin^2\Theta \cos 2\Theta] / \Delta$$

$$\epsilon_y/\epsilon_0 = [1 + (E/2S)(1 + \cos^2\Theta)] / \Delta$$

$$\epsilon_z/\epsilon_0 = [1 + (E/S)\cos^2\Theta \cos 2\Theta] / \Delta$$

kjer je $\Delta = 1 + E/3B + (2E/3S)(1 - 3 \sin 2\Theta \cos 2\Theta)$. Deformacije (spremembe dimenzij) ϵ_x , ϵ_y in ϵ_z so izražene kot delež izotropne deformacije (spremembe dimenzij) ϵ_0 "nearmiranega" matriksa. E/S je razmerje med elastičnim nateznim modulom



Slika 9. Nabrek segmenta stene traheide pri mikrofibrilarnem kotu (a) $\theta = 0^\circ$; (b) $\theta = 30^\circ$; (c) $\theta = 45^\circ$; (d) deformacijska razmerja ("strain ratios") kot funkcija mikrofibrilarnega kota θ ; (e) deformacijska razmerja za več razmerij E/S (glej tekst) (risba po Barberju in Meylanu 1964).

fibril in strižnim modulom matriksa. B je elastični stisljivostni modul matriksa.

Slika 9d kaže splošni trend deformacij (spremembe dimenzij) kot funkcijo mikrofibrilarnega kota θ . Z naraščanjem mikrofibrilarnega kota radialna deformacija ϵ_z narašča in tangencialna deformacija ϵ_y pada, medtem ko se aksialna deformacija ϵ_x sprva zmanjšuje in postane negativna, nato pa strmo narašča. Iz enačbe za ϵ_x/ϵ_0 sledi, da je deformacija ϵ_x negativna, če je produkt $(E/S) \sin^2\theta \cos 2\theta > 1$. Ta prvi pogoj je izpolnjen, če je razmerje E/S dovolj veliko. Opazovano zmanjšanje aksialnih dimenzij med nabrekanjem se da pojasniti, saj je elastičnostni modul mikrofibril nekajkrat večji od strižnega

modula vlažnega matriksa.

Ker je razmerje E/S težko izmeriti, sta avtorja primerjala eksperimentalne vrednosti s teoretičnimi krivuljami za različna razmerja E/S (2, 5, 10, 20, 50) (slika 9e). Za normalni les naj bi bilo razmerje 50. Tédaj je za mikrofibrilarni kot $\theta = 10^\circ - 40^\circ$ deformacijsko razmerje v vzdolžni smeri negativno (Boyd 1972) (preglednica 1).

S podatki iz literature za aksialni elastičnostni modul in Poissonovo razmerje ter oceno radialne ekspanzije po podatkih Grozditsa in Ifjuja (1969) je za iglavec kanadsko čugo (*eastern hemlock, Tsuga canadensis*) ocenil aksialno napetost na 3,9 MPa. Ustrezna analiza v tangencialni smeri povzroča

težave. Ob predpostavljene tangencialni ekspanziji za 3,5 % naj bi bila obodna napetost v tangencialni smeri pribl. 7 MPa. Jacobs (1945) je izmeril srednjo tlačno napetost pribl. 0,2 MPa. Neskladje med potencialno in dejansko napetostjo je pojasnil s trditvijo, da prečne napetosti, večje kot 0,15-0,35 Mpa, niso mogoče brez znatne distorcije celic. Kambij in skorja naj ne bi zavirale radialne ekspanzije. In navaja meritve Browna in Saxa (1962), ki sta skorjin tlak ocenila na 0,05 MPa (prim. Archer 1986 str. 51).

Boyd (1973) je na podlagi modela Barberja in Meylana (1964) izračunal deformacijska razmerja zaradi lignifikacije. Vzdolžna razmerja (relativne vzdolžne dimenzijske spremembe), upošteva interakcijo med stenski sloji, so prikazane v preglednici 2. Analiza napoveduje prehod iz kontrakcije v ekspanzijo v sloju S_2 pri mikrofibrilarnem kotu $\theta = 43^\circ$. Boyd je sklepal, da so vzdolžne napetosti v kompresijskem lesu pribl. 5-krat večje kot natezne napetosti v normalnem ranem lesu iglavcev.

Boydova "ligninsko nabrekovalno teorija" se je široko uveljavila, tako da se je njen glavni kritik in predstavnik alternativne "celulozne tenzijske teorije" Bamber (2001) "ustrašil", da bo "v odsotnosti kredibilne alternativne teorije sprejeta kot dejstvo" ("In the absence of a credible alternative this theory is in danger (sic!) of being accepted"). Bamber očita Deshu in Dinwoodieju (1996) nedoslednost, ker sta neutemeljeno zapisala, da je Boyd (1985) svojo teorijo (tudi) dokazal, prav tako Abasolu in sodelavcem (1999), ki trdijo, da "vsebnost lignina nad 30 % producira vzdolžno tlačno napetost" in da so to hipotezo dokazali Yamamoto *et al.* (1991) in Yamamoto (1998).

□ **Preglednica 1.** Relativne spremembe dimenzij ("strain ratios") za $E_F/E_M^* = 50$ (Boyd 1972)

Mikrofibrilarni kot Θ [°]	Vzdolžno	Prečno	Po debelini celične stene
0	0,03	1,48	1,48
10	-0,01	1,48	1,52
15	-0,09	1,46	1,59
25	-0,24	1,38	1,83
35	-0,39	1,01	2,34
40	-0,27	0,56	2,70
45	0,13	0,11	2,97
50	0,59	-0,26	2,74
55	0,98	-0,37	2,27
65	1,41	-0,26	1,78

* E_F/E_M^* razmerje med elastičnim modulom mikrofibril in elastičnim modulom matriksnega materiala. Za normalni les naj bi bilo to razmerje 50. Deformacijska razmerja oz. relativne spremembe dimenzij so izražene glede na pričakovano spremembo dimenzije matriksa brez modificirajočega učinka mikrofibril. Na splošno razmerja kažejo povečanje dimenzij. Negativen predznak pomeni zmanjšanje.

□ **Preglednica 2.** Vz dolžna deformacijska razmerja* zaradi lignifikacije (Boyd 1973)

Zunanji sloj celične stene + 1,42 (ekspanzija)
Srednji sloj sekundarne stene S_2
$\Theta = 43^\circ - 0,03$ (kontrakcija)
$\Theta = 55^\circ + 0,98$ (ekspanzija)
$\Theta = 75^\circ + 1,53$

Naj povem, da Dinwoodie v svoji najnovejši knjigi *Timber: its nature and behaviour* (2000) na str. 30 navaja obe teoriji, ne da bi se za katero posebej opredelil.

Celulozna tenzijska teorija izvora rasti napetosti (Bamber)

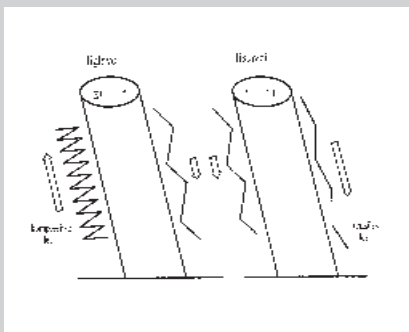
Bamber (2001) je s svojo "generalno teorijo izvora rasti napetosti v reakcijske lesu" dodobra "zdelal" Boyda. Sklicujoč se na svoji prejšnji objavi (Bamber 1979, 1987; prim. Torelli 1998) ligninu v tenzijskem lesu ne pripisuje nikakršne vloge pri generiranju napetosti. Natezne napetosti naj bi izvirale iz "kontraktilne" narave celulozних kristalitev, torej kristalitev, ki se krčijo. Lignin naj bi edinole vezal mikrofibrile in celice v kohezivno maso, ki omogoča porazdeljevanje nape-

tosti po lesu. Bamber domneva, da se v kompresijskem lesu iglavcev celulozne mikrofibrile obnašajo kot "helikalne" vzmeti, ki se odlagajo v "stisnjenem" stanju in zato povzročijo tlačne sile. Bamber govori o "mehanskih helikalnih vzmeteh, kot se uporabljajo pri suspenzijskih sistemih motornih vozil" (*mechanical coil springs used in automotive suspension systems*). Kompresijske traheide z ekstremno velikim mikrofibrilarnim kotom 45° so s svojimi helikalnimi razpokami in rebri v srednjem sloju sekundarne stene S_2 res nekoliko spominjajo na takšne vzmeti, pri čemer naj bi zunanji sloj sekundarne stene S_2 s položnimi mikrofibrilami deloval kot teleskopsko ohišje, ki preprečuje stranske distorcije. Te vzmeti, kakršnekoli že so, naj bi omogočale vzravnavo debla ali ga stabilizirale. Pri listavcih naj bi se celulozne mikrofibrile odlagale v obliki "raztegnjenih, vzdolžno usmerjenih vzmeti", ki tako generirajo natezne napetosti. Te naj bi dvigovale deblo ali ga stabilizirale. Lignin naj bi "le" cementiral celulozni skelet v celoto in tako zagotovil "transmisijo" napetosti v lesu. Nižja vsebnost lignina in prisotnost želatinskih vlaken naj bi olajšali kontrakcijo mikrofibril in

"maksimirali" vzdolžne natezne napetosti (slika 10).

Bamber priznava, da obstaja tesna korelacija med koncentracijo lignina in napetostjo v kompresijskem lesu, vendar meni, da ni povsem jasno, kako se razvijajo napetosti. Po nabrekovalni teoriji, naj bi bile napetosti odvisne od mikrofibrilarnega kota. Iz geometrijskih razlogov bi lahko tlačne napetosti nastale šele pri kotih, večjih od $\Theta = 40^\circ$.

Bamberjevo celulozno tenzijsko hipotezo podpirajo raziskave Japoncev. Yamamoto et al. (1992) je pri nagnjenem ekscentričnem tulipanovcu (*Liriodendron tulipifera*) ugotovil negativno korelacijo med mikrofibrilarnim kotom in sproščeno deformacijo. Negativno korelacijo med mikrofibrilarnim kotom in vzdolžnimi ravnimi napetostmi so pri isti vrsti ugotovili tudi Okuyama et al. (1994). Sugiyama et al. (1993) so zabeležili zvezo med vsebnostjo lignina in tlačnimi napetostmi v kompresijskem lesu, ne pa tudi v normalnem lesu. Yamamoto et al. (1993) so simulacijo z mehanskim modelom vlaken z G-slojem dokazali, da celulozne mikrofibrile med zreljenjem generirajo močne natezne napetosti. Okuyama et al. (1994) so na 7 Apalaških listavcih (ZDA) z želatinskim slojem in brez njega (G-sloj) izmerili vzdolžne natezne napetosti na zgornji strani nagnjenih debel. Pri vrstah, ki so imele G-sloj (*Prunus serotina*, *Robinia pseudoacacia*, *Acer rubrum*, *Quercus rubra* in *Sassafras albidum*) so zabeležili močne natezne napetosti na lokaciji, kjer so bila vlakna z G-slojem. Pri vrstah brez G-sloja pa so opazili naslednje: (a) manjši je bil mikrofibrilarni kot, večje so bile vzdolžne napetosti, (b) večje so bile natezne napetosti, večja je bila vsebnost α -celuloze, (c) z naraščanjem



□ **Slika 10.** Pojav in nastanek napetosti v deblu iglavca in listavca (spremenjeno po Bamberju 2001)

stopnje kristaliziranosti se je večala natezna napetost in (d) vzdolžne natezne napetosti niso bile v korelaciji z vsebnostjo lignina ali pa je obstajala rahla negativna korelacija.

Rezultati kažejo na vlogo celuloze pri nateznih napetostih.

Trenutno se zdi, da je boj med Boydovo ligninsko nabrekovalno teorijo in Bamberjevo celulozno tenzijsko teorijo neodločen. Počakati bo treba še nekaj let. Obeta se zanimiva polemika.

literatura

1. **Abasolo, W., Yoshida, M., Yamamoto, H., Okuyama, T. 1999.** Internal stress generation in rattan canes. *IAWA* 20:45-58.
2. **Archer, R.R. 1987.** Growth stresses and strains in trees. Springer, Berlin, etc.
3. **Audus, L.J. 1964.** Geotropism and the modified sine rule: an interpretation based on the amyloplast statolith theory. *Physiol. Plant.* 17:737-45.
4. **Bamber, R.K. 1979.** The origin of growth stresses: *Forpride Digest* 8:75-79.
5. **Bamber, R.K. 1987.** The origin of growth stresses: a rebuttal. *IAWA Bull.* n.s. 8:80-84.
6. **Bamber, R.K. 2001.** A general theory for the origin of growth stresses in reaction wood: how trees stay upright. *IAWA Journal* 22(3):205-212.
7. **Barber, N.F., Meylan, B.A. 1964.** The anisotropic shrinkage of wood. A theoretical model. *Holzforschung* 18(5):146-156.
8. **Boyd, J.D. 1950.** Tree growth stresses. II. The development of shakes and other visual failures in timber. *Australian Journal of applied science* 1(3):296-312.
9. **Boyd, J.D. 1972.** Tree growth stresses. V. Evidence of an origin in differentiation and lignification. *Wood Science and Technology* 6:251-262.
10. **Boyd, J.D. 1973.** Compression wood: force generation and functional mechanics. *N.Z.J. For. Sci.* 3:240-258.
11. **Boyd, J.D. 1985.** Biophysical control of microfibril orientation in plant cell walls: aquatic and terrestrial plants including trees. Kluwer Academic Publ., Hingham, Massachusetts, USA.
12. **Boyd, J.D. 1985.** The key factor in growth stress generation in trees: lignification or crystallisation. *IAWA Bull.* 6(2):139-150.
13. **Briggs, W.R. 1963.** Mediation of phototropic responses of corn coleoptiles by lateral transport of auxin. *Plant Physiol.* 38:237-247.
14. **Brown, C.L., Sax, K. 1962.** Influence of pressure on the differentiation of secondary tissues. *Am. J. Bot.* 49:683-691.
15. **Desch, H.E., Dinwoodie, J.J. 1966.** Timber structure, properties, conversion and use, 7. izd. Macmillan Press Ltd. London.
16. **Dinwoodie, J.M. 2000.** Timber: its nature and behaviour, 2. izd. E & FN SPON, London, New York.
17. **Grozdits, G.A., Ifu, G.A. 1969.** Development of tensile strength and related properties in differentiating coniferous xylem. *Wood Sci.* 1:137-147.
18. **Haberlandt, G. 1918.** Physiologische Pflanzenanatomie, 5. izd. Engelmann, Leipzig.
19. **Hartley, J. 1976.** An aspect of the conversion of fast grown eucalypts. Reprint, Dorestry Commission of NSW, Australia no. 76:WT(10).
20. **Jacard, P. 1938.** Excentrisches Dickenwachstum und anatomisch-histologische Differenzierung des Holzes. *Ber. Schweiz. Botan. Ges.* 48:491-537.
21. **Jacobs, M.R. 1945.** The growth of woody stems. *Bulletin, Commonwealth Forestry Bureau, Australia* no. 28.
22. **Kubler, H. 1987.** Growth stresses in trees and related wood properties. *Forest Products Abstracts* 10(3):61-119.
23. **Lyr, H., Fiedler, H.J., Tranquillini, W. 1992.** Physiologie und Ökologie der Gehölze. Gustav Fischer, Jena, Stuttgart.
24. **Mauseth, J.D. 1995.** Botany, 2. izd. Saunders College Publishing, Philadelphia, etc.
25. **Metzger, K. 1908.** Konstruktionprinzip der sekundären Holzkörpers. *Naturw. Z. Forst. u. Landwirtschaft.* 6:249.
26. **Münch, E. 1938.** Statik und Dynamik des schraubigen Baues der Zellwand besonders des Druck- und Zugholzes. *Flora* 32:357-424.
27. **Okuyama, T., Yamamoto, H., Iguchi, M., Yoshida, M. 1990.** Generation process of growth stresses in cell walls. II. Growth stresses in tension wood. *Mokuzai Gakkaishi* 36:797-803.
28. **Okuyama, T., Yamamoto, H., Yamamoto, H., Hattori, Y., Archer, R.R. 1994.** Growth stresses in tension wood: role of microfibrils and lignification. *Ann. Sci. For.* 51:291-300.
29. **Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. 1999.** Biology of plants, 6. izd. W.H. Freeman and Company/ Worth Publishers.
30. **Robards, A.W. 1966.** The application of the modified sine rule to tension wood production and eccentric growth in the stem of crack willow (*Salix fragilis* L.). *Ann. Bot. n.s.* 30:513-52.
31. **Sinnott, E.W. 1952.** Reaction wood and regulation of tree form. *Amer. J. Bot.* 39:69-78.
32. **Sugiyama, K., Okuyama, T., Yamamoto, H., Yoshida, M. 1993.** Generation process of growth stresses in cell walls: relation between longitudinal released strain and chemical composition. *Wood Sci. and Technology* 27(4):257-262.
33. **Taiz, L., Zeiger, E. 1998.** Plant physiology, 2. izd. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland.
34. **Torelli, N. 1992.** Rastne napetosti v drevesu in lesu. *Les* 50:91-95.
35. **Torelli, N. 1986.** Zgradba in lastnosti lesa. Skripta za interno uporabo.
36. **Wilson, B.F., Archer, R.R. 1977.** Reaction wood: introduction and mechanical action. *Ann. Rev. Plant Physiol* 28:23-43.
37. **Wilson, K., White, D.J.B. 1986.** The anatomy of wood. Stobart & Son Ltd, London.
38. **Yamamoto, H., Okuyama, T., Yoshida, M., Sugiyama, K. 1991.** Generation process of growth stresses in cell walls. III. Growth stresses in compression wood. *Mokuzai Gakkaishi* 37:94-100.
39. **Yamamoto, H.T., Okuyama, K., Sugiyama, K., Yoshida, M. 1992.** Generation process of growth stresses in cell walls. IV. Action of the cellulose microfibrils upon the generation of tensile stresses. *Mokuzai Gakkaishi* 38:107-113.
40. **Yamamoto, H., Okuyama, T., Yoshida, M. 1993.** Generation process of growth stresses in cell walls. V. Model of tensile stress generation in gelatinous fibers. *Mokuzai Gakkaishi* 39(2):118-125.
41. **Yamamoto, H. 1998.** Generation mechanism of growth stresses in wood cell walls: role of lignin deposition and cellulose microfibrils during cell wall maturation. *Wood Sci. Technol.* 32:171-182.