

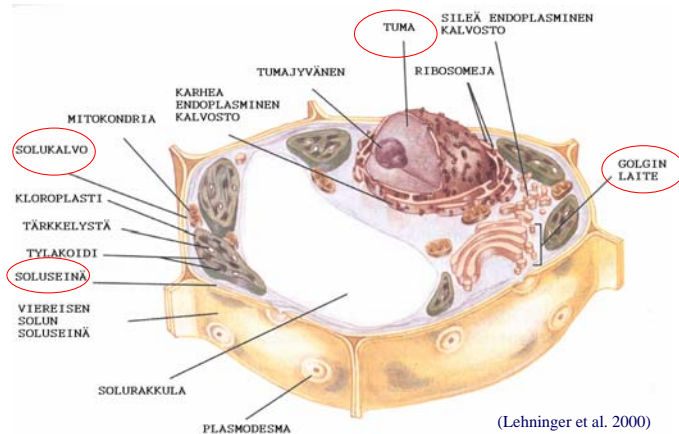
## Soluseinän biosynteesi

Puu-19.210 Puun rakenne ja kemia

## Luennon 5 oppimistavoitteet

- Osaat listata puuaineksen muodostumisen vaiheet.
- Ymmärrät, kuinka soluseinän kerrostuminen tapahtuu.
- Osaat lyhyesti kuvata soluseinän biosynteesin päävaiheet.
- Osaat kuvata soluseinän rakennetta soluseinän biosynteesin pohjalta.

## Elävä kasvisolu



## Solun organelleja

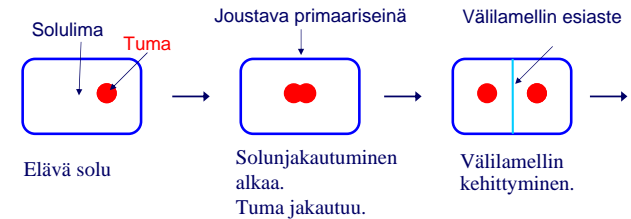
<u>ORGANELLI</u>	<u>TEHTÄVÄ</u>
Tuma	Sisältää solun genomia ja toimii solun keskuksena
Mitokondria	Hapettaa ravintoaineita ilman hapen avulla tuottaen hiilidioksidia, vettä ja ATP:tä
Kloroplasti eli viherhiukkanen	Muuttaa aurinkoenergiaa kemialliseksi energiaksi (fotosynteesi).
Golgin laite	Prosessoi ja lajittelee proteiineja.
Endoplastinen kalvosto	Solun pinnalle ja ulkopuolelle tulevien proteiinien ja lipidien valmistuspaikka.

## Solun biosynteesin päävaiheet

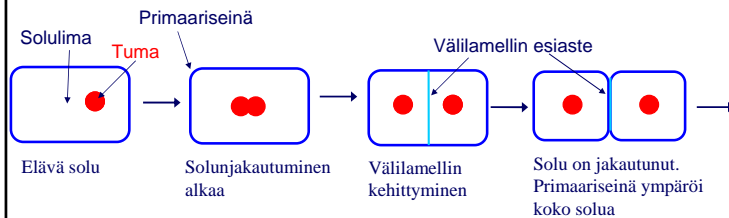
- I Solu jakautuu ja välilamellin esiaste muodostuu.**
- II** Primaariseinä kerrostuu välilamellin molemmilla puolin.
- IV** Solun laajeneminen (pidentyminen ja säteensuuntainen kasvu). Primaariseinän kasvu päättyy.
- V** Solun kulmissa ja välilamellin alueella tapahtuu lignifioitumista.
- VI** Sekundaariseinän alkaa kerrostua. Primaariseinän lignifioituminen etenee.
- VII** Sekundaariseinän kasvu päättyy ja lignifioituminen etenee soluseinässä.
- VIII** Solu on täysin lignifioitunut ja kuolee. Mikäli kyseessä on parenkyymsolu, solu kuolee vasta sydänpuun muodostumisen yhteydessä, mikäli puuhun muodostuu sydänpuuta.

## I Solu jakautuu ja välilamellin esiaste muodostuu

- Solun jakautuminen alkaa tuman jakautuessa.
- Golgin laitteen erittämät Golgin rakkulat eli vesikkelit yhdistyvät muodostaen välilamellia tai oikeastaan sen esiasteen (*eng. cell plate*).
- Pääosa tästä soluseinästä muodostuu pektiinistä, mikä on verkottunut kalsiumin kanssa.

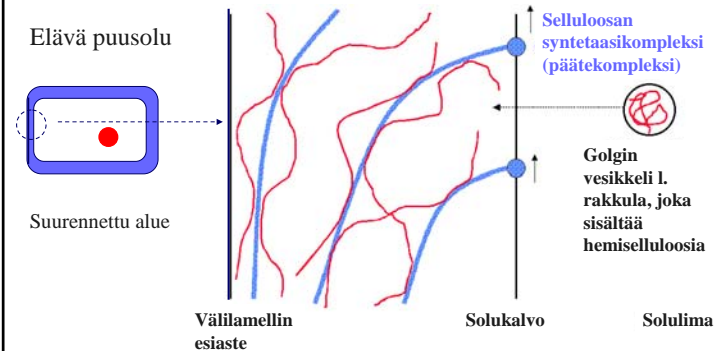


## II Primaariseinä kerrostuu välilamellin esiasteen pinnalle



- Selluloosa ja hemiselluloosat kerrostuvat välilamellin kummallakin puolella muodostaen primaariseinän.
- Tässä vaiheessa primaarinen soluseinä sisältää selluloosamikrofibrilleja, hemisellulooseja (erityisesti arabiinoseja ja galaktooseja).

## II Primaariseinä kerrostuu välilamellin esiasteen pinnalle



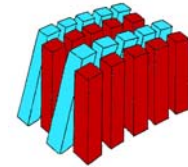
- Solukalvossa olevat päätekompleksit aikaansaavat selluloosamikrofibrillien muodostumisen.
- Hemiselluloosat kerrostuvat samanaikaisesti mikrofibrillien kanssa ja ne erottavat ohuet mikrofibrillit tasaisin välimatkein toisistaan.

## Selluloosan biosynteesi

- Selluloosamikrofibrillit rakentuvat glukoosista, ja niitä alkaa muodostua päätekomplekseissa biosynteesin aikana.
- Päätekompleksit ovat muodostuneet syntetaasi-entsyymistä, ja ne ovat näkyvissä fibrillien kärjissä niiden muodostumisen aikana.
- Päätekompleksit liikkuvat solukalvossa muodostaen selluloosamikrofibrillejä. Uudet fibrillikerrokset asettuvat peräkkäin solukalvon ja aiemmin muodostuneiden selluloosamikrofibrillien väliin. Selluloosamikrofibrillien orientaatiot leikkaavat toisensa, mikäli päätekompleksien liikkeen suunta muuttuu seuraavassa kerroksessa.

## Hemiselluloosien biosynteesi

- Hemiselluloosat kulkeutuvat soluseinään Golgin rakkuloiden välityksellä.
- Hemiselluloosat kerrostuvat samanaikaisesti selluloosamikrofibrillien kanssa.
- Turvonnut hemiselluloosageeli erottaa ohuet selluloosamikrofibrillit tasaisin välimatkein toisistaan. Rakenne tunnetaan nimellä ristikkäinen hunajakkeno –rakenne.

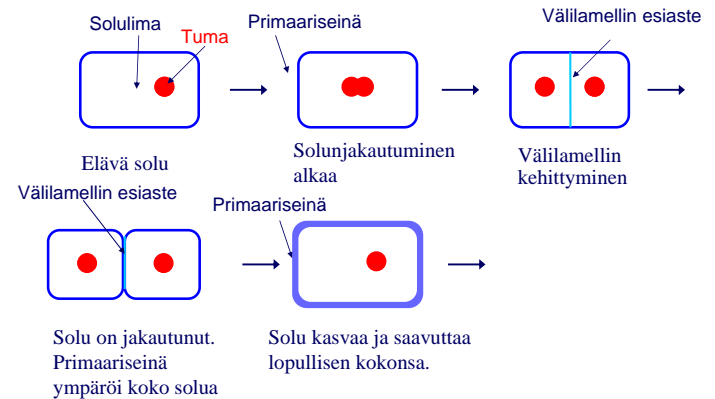


Ristikkäinen hemiselluloosa-selluloosakennorakenne.

## Hemiselluloosien biosynteesi

- Osa hemiselluloosista järjestyy selluloosamikrofibrillien kanssa *samansuuntaisesti* ja ne sitoutuvat selluloosiin vetysidoksin.
- Hemiselluloosien kiinnittyminen häiritsee selluloosamikrofibrillien ulimpien osien konformaatiota  
→ keskimääräinen kiteisyys alenee
- Mikäli hemiselluloosat eivät kerrostu samanaikaisesti eivätkä häiritse ohuiden selluloosamikrofibrillien kerrostumista, seurauksena on paksumpien selluloosamikrofibrillien muodostuminen.

## III Solun laajeneminen



## Sekundaariseinän kerrostuminen

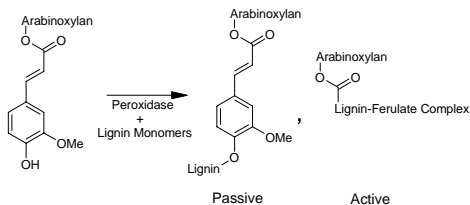
- Sekundaarisen soluseinän muodostumisvaiheessa *säännöllisesti järjestäytyneet* päätekompleksit liikkuvat solukalvossa muodostaen selluloosamikrofibrillejä. Näin ollen mikrofibrilleille muodostuu tietyt fibrillikulmat kuituun nähden:
  - $S_1$ -kerros : n.  $90^\circ$
  - $S_2$ -kerros :  $0^\circ$ - $15^\circ$  (mikrofibrillit lähes kuidunsuuntaisesti)
  - $S_3$ -kerros :  $50$ - $90^\circ$
- Toisin kuin sekundaariseinissä, primaariseinässä selluloosamikrofibrillit eivät ole säännöllisesti järjestäytyneitä.

## Primaariseinän lignifioituminen

- Ligniinin prekursoreita eli esimuotoja on läsnä jälsikerroksessa.
- Glukosidaasi-entsyymi vapauttaa näitä ligniinin monomeerejä.
- Solukalvon pinnalla oleva peroksidaasi-entsyymi muuttaa ligniinimonomeerit fenoksiradikaaleiksi.
- Radikaalit kulkeutuvat soluseinään ja polymeroituvat.
- Ferulihapot liittyvät hemiselluloosiin ja ne toimivat ligniinin kasvupisteinä.

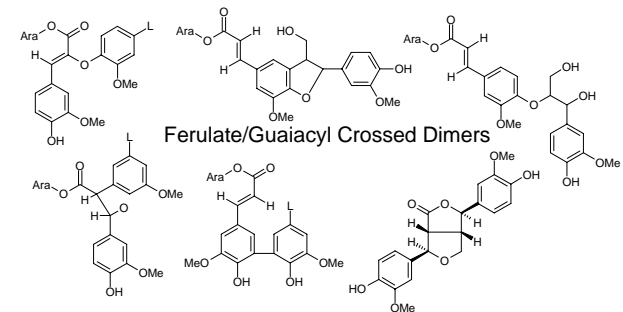
## Ferulihapot

- Ferulihapot ovat läsnä erityisesti pektiinisissä polysakkarideissa.
- Ferulihapot sitovat soluseinän polysakkarideja (erityisesti arabinoksylaania) ligniiniin ja toisiin polysakkarideihin.
- Ferulaatti voi kiinnittyä ligniiniin kahdella mekanismilla: passiivinen ja aktiivinen mekanismi, joista aktiivinen on vallitseva



## Ferulihapot

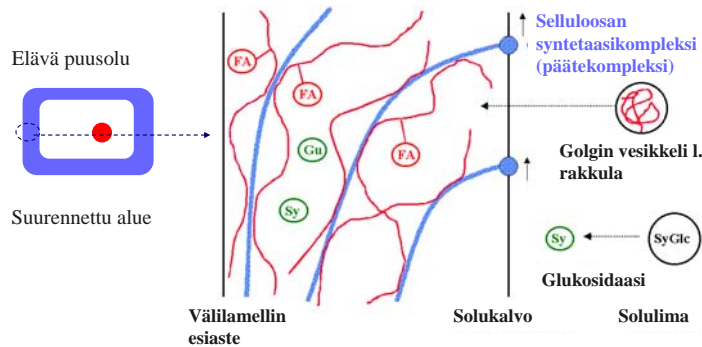
- Aktiivinen mekanismi: ferulaatti osallistuu aktiivisesti hapettavaan kiinnitysreaktioon, mikä on tunnusomaista lignifioitumiselle. Tämän seurauksena syntyy useita yhdisteitä.



Ristisitoutuneita ferulaatin ja guajasyyllin alkurakenteita.

## Primaariseinän lignifioituminen

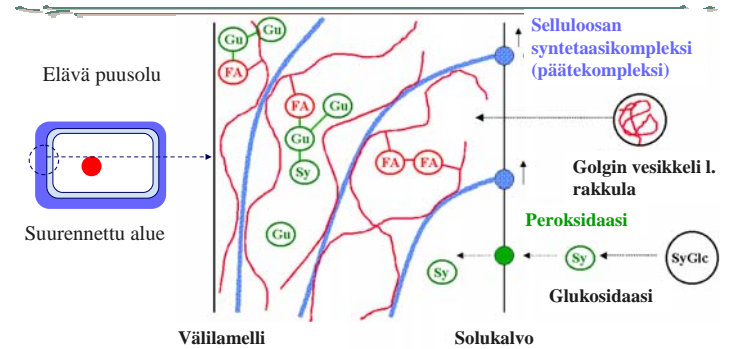
- ligniinimonomeerien kulkeutuminen soluseinään



- Glukosidaasi-entsyymi vapauttaa ligniinin monomeerejä (SY= syringyylialkoholi, GU= guajasylialkoholi).
- Ligniininomomeerit kulkeutuvat soluseinään Golgin rakkuloiden välityksellä
- FA = ferulihappo

## Primaariseinän lignifioituminen

- ligniinin polymeroituminen soluseinässä



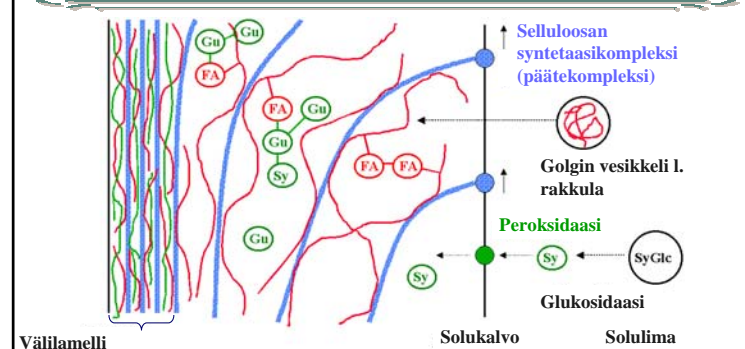
- Peroksidaasi-entsyymi muuttaa ligniinimonomeerit radikaaleiksi ja ligniinin polymeroituminen alkaa.
- Ferulihappo (FA) sitoo soluseinän polysakkaridit ligniiniin tai muihin polysakkaridiketjuihin.

## Primaariseinän lignifioituminen

- Sidosten muodostuminen hiilihydraattien ja oligolignolien välille vapauttaa hiilihydraatteihin kiinnittynyttä kalsiumia ja peroksidaasia.
- Ligniinin kerrostuminen muuttaa hydrofiilisen ligniini-hiilihydraattigeelin hydrofobiseksi. Näin ollen kalsium ja peroksidaasi kulkeutuvat veden mukana lignifioituneelta alueelta solun vielä lignifioitumattomiin sisäosiin (eli sekundaariseinään).
- Veden poistumisen seurauksena ligniini-hiilihydraattigeeli kutistuu. Hemiselluloosat ovat sitoutuneet vetysidoksin jäykkiin selluloosamikrofibrilleihin, jotka ovat järjestäytyneet kohtisuoraan soluseinän pintaan nähden. Näin ollen ligniini-hiilihydraattigeelin kutistumisen seurauksena sekundaariseinän kutistuminen on suurempaa kohtisuorasti soluseinänpintaa vasten.
- Ligniinin aromaattiset renkaat järjestäytyvät mielellään samansuuntaisesti soluseinän pintaan nähden – tämä saattaa johtua anisotrooppisesta kutistumisesta.

## Primaariseinän lignifioituminen

- veden poistuminen



- Ligniini muuttuu vähitellen hydrofiilisesta geelistä hydrofobiseksi geeliksi. Veden poistuminen johtaa turvonneen ligniini-hiilihydraattigeelin kutistumiseen.

## Lignifioituminen etenee soluseinässä

- Lignifioitumisen ensimmäinen vaihe alkaa solujen kulmauksissa ja yhdistetyn välilamellin alueella (välilamelli ja primaarinen soluseinä) pektiinisen aineksen muodostumisen loppuessa ja kun  $S_1$  seinän muodostus on alkanut.
  - Pekiiniin syntetaasi-entsyymin aktiivisuus alenee sekundaariseinän paksuuntuessa ja lopulta pektiinin muodostuminen loppuu. Toisaalta sekä ksylaanin että glukomannaanin syntetaasit lisääntyvät nopeasti.

## Lignifioituminen etenee soluseinässä

- Toinen lignifioitumisvaihe on hidas ja sen aikana selluloosamikrofibrillit, mannaani ja ksylaani kerrostuvat  $S_2$ -kerrokseen.
- Pääosa lignifioitumisesta tapahtuu sen jälkeen, kun  $S_3$ -kerroksen mikrofibrillien kerrostuminen on alkanut.
- Ligniiniä ei koskaan muodostu, jos hiilihydraatteja ei ole läsnä.

## Soluseinän ligniin rakenne

- Soluseinän ligniinin molekyylipaino ja hienorakenne riippuvat selluloosamikrofibrilleista ja muista hiilihydraateista, jossa ligniinin polymeroituminen tapahtuu.
- Välilamellin ligniinin molekyylipaino on suuri ja se muodostaa paksun kerroksen, kun taas sekundaariseinän ligniini muodostaa komplekseja hiilihydraattien kanssa ja tuloksena on ohut kalvo, jota ympäröi selluloosamikrofibrilli. Kokonaisuus muodostaa ns. ristikkäisen kennorakenteen. Ohut kalvo sisältää 4-7 ligniinimonomeerikerrosta.

## PUUSOLUN JAKAUTUMINEN

