

H. JAWORSKA

ZAGADNIENIE ISTNIENIA APARATU GOLGIEGO W KOMÓRKACH ROŚLINNYCH

Rozpatrując szczegółową budowę komórek zwierzęcych i roślinnych możemy, ogólnie biorąc, wyróżnić pewne struktury komórkowe charakterystyczne dla komórek zwierzęcych, inne zaś charakterystyczne dla komórek roślinnych.

Zasadniczy plan budowy komórek zwierzęcych pokrywa się z planem budowy komórek roślinnych. Niektóre jednak szczegóły dotyczące ich dalszej budowy, funkcji, rozmieszczenia w komórce, a nawet co do rzeczywistego występowania pewnych szczegółów w komórce, są dotychczas zagadnieniami spornymi.

Istnieje powszechne przekonanie, że aparat Golgiego jest strukturą charakterystyczną i wyłącznie występującą w komórkach zwierzęcych. Czy tak jest rzeczywiście?

Aparat Golgiego został wykryty po raz pierwszy w r. 1898 przez Golgiego w komórkach nerwowych sowy. Zagadnienie tego aparatu opracowano wkrótce bardzo szeroko. Ze względu na olbrzymią zmienność struktury aparatu Golgiego istnieje spora ilość nazw i ich synonimów nadanych w zależności od budowy, kształtu, wielkości i rozmieszczenia tegoż w komórce. Na przykład u kręgowców występuje on w postaci siateczki mniej lub więcej gęstej, co dało podstawę do nazwania go «wewnętrznym aparatem siateczkowym» lub wprost «aparatem siateczkowym». U bezkręgowców natomiast występuje on w postaci rozproszonej w formie oddzielnych elementów tzw. «ciałek Golgiego».

Szereg badaczy wyznaje pogląd, że aparat Golgiego jako taki nie istnieje, a jedynie istnieje pewien wyróżnicowany obszar w cytoplazmie komórki pełniący określoną funkcję (funkcję wydzielania); obszar ten dopiero po odpowiednim impregnowaniu (nasyceciu solami srebra lub osmem) daje obraz aparatu Golgiego. Ci autorzy nadają inne nazwy aparatowi Golgiego: — zona, plama, terytorium Golgiego, substancja Golgiego. Aparat Golgiego nie tylko różni się wyglądem u poszczególnych organizmów, ale nawet jest różny w obrębie tego samego organizmu w sąsiadujących ze sobą komórkach, co świadczy o jego wielkiej plastyczności. Na ogół obserwowano, że w komórkach młodszych i wydzielniczych jest on większy, natomiast w komórkach starszych — mniejszy.

Obserwując podział komórki szereg autorów (między innymi Boven przy

spermatogenezie u pluskwiaków) stwierdziło fragmentację aparatu Golgiego na szereg wydłużonych ciałek — diktiosomów, które następnie były rozdzielane pomiędzy dwie komórki potomne. Proces ten nazwano diktiokinezą.

W komórkach żywych trudno jest dostrzec aparat Golgiego. Dla uwidocznienia jego używa się głównie kwasu osmowego (czterotlenku osmu) lub soli srebra.

Według dzisiejszych poglądów opartych głównie na badaniach biochemicznych przypisuje się aparatowi Golgiego przede wszystkim rolę w procesach sekrecji, w procesach syntezy, a także w procesie lokalizowania witaminy C (Kraczkiewicz 1958).

Jeśli idzie o istnienie aparatu Golgiego w komórkach roślinnych, to — mimo, że zagadnienie to nie jest zupełnie nowe, to jednak dziś jeszcze, jak już wspomniałam, jest ono zagadnieniem spornym. Jedni autorzy wręcz twierdzą, że aparat Golgiego w komórkach roślinnych nie występuje, inni natomiast wyraźnie opisują go w różnych organizmach roślin niższych i wyższych.

Już w r. 1910 Bensley zaobserwował wyraźne podobieństwo pod względem morfologicznym i fizjologicznym systemu wakuolarnego w młodych komórkach roślinnych do aparatu Golgiego występującego u zwierząt. Pogląd ten został następnie rozbudowany przez prace Guillermonda i Mangenota, którzy impregnowali komórki roślinne solami srebra i otrzymywali obrazy podobne do siateczkowego aparatu Golgiego u zwierząt. Inny badacz, Parat, który neguje istnienie aparatu Golgiego jako organelli w komórkach zwierzęcych wyznaje pogląd, że jedynie za pomocą impregnacji uwidacznia się system wakuolarny. W tym celu Parat barwił czerwienią obojętną system wakuolarny, a następnie impregnował komórki uzyskując zaciemnione elementy w tym samym ułożeniu.

System wakuolarny u roślin barwi się również czerwienią obojętną. Jednak wydaje się wątpliwe, czy można system wakuolarny komórek roślin ściśle upodabniać z wakuolami w komórkach zwierzęcych. Za pomocą impregnacji Boven wykrył w komórce roślinnej płytki osmofilne, które homologizuje z aparatem Golgiego. Są to płaskie, drobne ciała, które zaczernione wykazują otoczkę, nadającą im wygląd przypominający ciała aparatu Golgiego.

Przeciwnicy poglądów Bovera co do homologii płytek z aparatem Golgiego uważają je za chondriozomy lub młode plastydy, a Weier wprost sądzi, że plastydy roślin odpowiadają aparatowi Golgiego u zwierząt, a raczej upodabnia je z tzw. zoną aparatu Golgiego (Kraczkiewicz 1958).

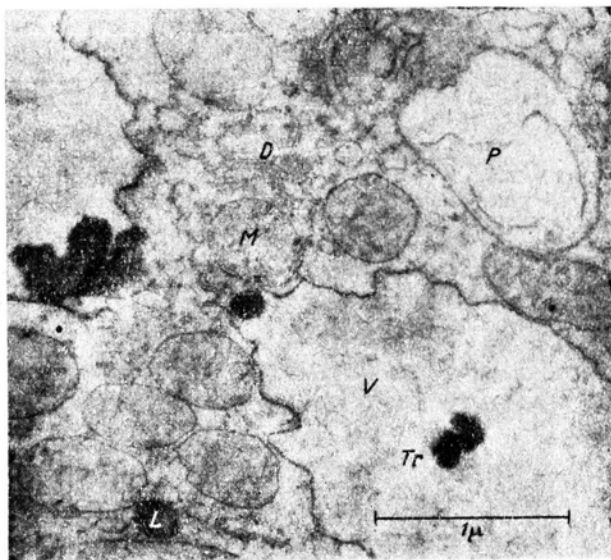
Badania dawniejsze nad występowaniem aparatu Golgiego u roślin, kontynuowane nadal, są dziś wzbogacone przez nowe obserwacje, wykonywane za pomocą mikroskopu elektronowego: Lacy D. i E. E. Chalice (1956), Chardard i Rouiller (1957), Heitz (1958), Perner (1957, 1958), Schnepf (1960, 1961 a, b, c), Drawert i Mix (1961 a, b, 1962 a, b), Mollenhauer, Whaley i Leech (1961) i szereg innych.

Eberhard Schnepf (1960) w pracy «Zur Feinstruktur der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum*» opisuje elementy aparatu Golgiego w komórkach gruczołowych u *Drosophyllum* — rośliny należącej do rodziny *Droseraceae* — w po-

staci diktiosomów (ryc. 1, 2 a, b), które są zbudowane z zamkniętych w sobie «podwójnych membran», ułożonych jedna nad drugą w liczbie 3–5.

Diktiosomy są rozrzucone nieregularnie w cytoplaźmie i autor zaznacza, że pod tym względem komórki roślinne różnią się od wielu komórek zwierzęcych, zwłaszcza gruczołowych, w których często zajmują charakterystyczne położenie. Każda z tych «podwójnych płytek» składa się z dwu warstw osmofilnych (około 60 Å grubości i w korzystnych wypadkach widocznych jako kontur podwójny, ryc. 2 b), które obejmują między sobą strefę zjawiającą się w mikroskopie elektro-

Ryc. 1. *Drosophyllum lusitanicum*, komórka gruczołowa
M — mitochondria, V — wakuole z osmofilnymi granulami (Tr), P — leukoplast, D — diktiosomy, L — kropla lipoidu. Pow. 15000, zwiększone na 33000 razy



nowym jako jasna przestrzeń. W ten sposób powstają utwory tarczowate zamknięte w sobie, ponieważ ciemne warstwy osmofilne takiej pary płytek na brzegu diktiosomu łączą się ze sobą.

Diktiosom składa się z reguły, jak już wspomniałam, z trzech do pięciu takich par płytek, które niejednokrotnie ze sobą anastomozują (ryc. 2 b). Budowa tych diktiosomów u roślin nie jest jednakowa. Perner (1958) stwierdza dla *Trianea bogotensis*, że na brzegu membran Golgiego leżą drobne «granule Golgiego». U *Cucurbita pepo* — membrany Golgiego na ich brzegach są pęcherzykowato wydęte. Podobne pęcherzyki znajdują się oddzielnie w pobliżu diktiosomów jako tzw. «wakuole Golgiego». Określenie jednak «wakuole Golgiego» nie jest właściwe i lepsze jest określenie (zdaniem Schnepfa) «pęcherzyki Golgiego» — ponieważ różnią się strukturą swojej membrany i funkcją istotnie od właściwych wakuoli. W komórkach gruczołowych *Drosophyllum lusitanicum* znajduje się przeważnie drugi typ diktiosomów, który zresztą i gdzie indziej jest pospolitszy aniżeli pierwszy. Autor pisze, że «we wszystkich dostępnych mi rycinach diktiosomów roślinnych wydają się w mikroskopie elektronowym te „pęcherzyki Golgiego“ puste». Na-

tomiast w pęcherzykach u *Drosophyllum lusitanicum* znajdują się przeważnie pęcherzyki Golgiego z zawartością strątw osmofilnych o zmiennej gęstości (rys. 1, 2 a). Jedne zawierają tylko pojedyncze, silnie zaczernione granule albo płatki różnego kształtu i wielkości (ryc. 2 b), a częściowo także strąty płatkowatosiatkowate (ryc. 2 a, 3). Autor wyraża wątpliwości, czy te struktury są istotne



Rys. 2a



Rys. 2b

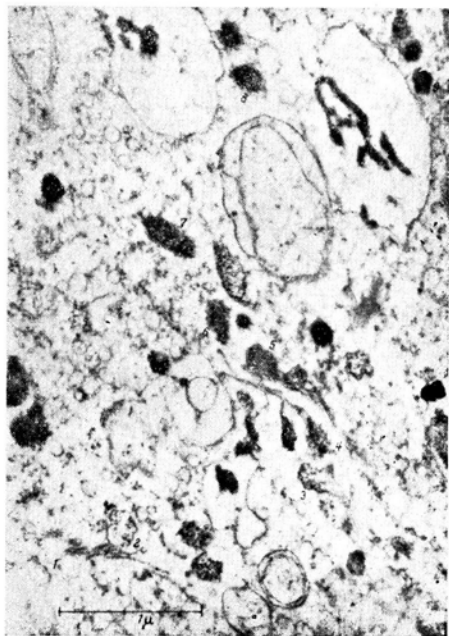
Ryc. 2 a. U góry: *Drosophyllum lusitanicum*, komórka gruczołowa. Diktiosomy; na lewo przy strzałce pęcherzyk Golgiego, duży, z zawartością silnie osmofilną. Na prawo, podwójna strzałka, małe i optycznie próżne. Pow. 7500, zwiększone na 37000 razy

Ryc. 2 b. U dołu: *Drosophyllum lusitanicum*, komórka gruczołowa. Dwa diktiosomy, pęcherzyk Golgiego z osmofilnymi płatkami, membrana pęcherzyka Golgiego i pojedyncza płytka Golgiego (z pary płytek) są podwójnie konturowane. Przy podwójnej strzałce anastomozy między dwiema parami płytek. Pow. 15000, zwiększone na 75000 razy

i przypuszcza, że prawdopodobnie są one sztucznie wywołane. Jednak co do spotykania substancji osmofilnych w «pęcherzykach Golgiego» u *Drosophyllum* nie ma wątpliwości. Pęcherzyki Golgiego są przeważnie okrągławo owalne i mają maksymalne rozmiary ok. 0,5 mikrona. Mają one często nieregularny, falisty obrys. Zawartość pęcherzyków Golgiego może być luźna lub tak gęsta, że zdaje się być jednostajnie ciemna (ryc. 2 a, 3).

Inni badacze, H. Drawert i M. Mix (1961 a) opisują aparat Golgiego u *Micrasterias rotata*, złożony z podwójnych blaszek, które mają wygląd płaskich pudełek. Podobny wygląd aparatu Golgiego został opisany przez Chardarda i Rouillera (1957) dla *Micrasterias papillifera*, oraz przez Heitza (1958) u mchów.

Drawert i Mix podają, że u *Micrasterias rotata* każdy aparat Golgiego obserwowany przez nich składa się przeciętnie z siedmiu podwójnych blaszek, które na peryferii przechodzą w pojedyncze pęcherzyki Golgiego lub w tzw. «wakuole Golgiego» (Perner, 1958). Autorzy jednak nazywają te utwory zgodnie ze Schnepfem (1960) «pęcherzykami Golgiego». Ponadto obserwowali oni szczególnie na



Ryc. 3. *Drosophyllum lusitanicum*, komórka gruczołowa. Diktiosomy i pęcherzyki Golgiego rozmaicie rozwinięte (1—9). Pow. 15000, zwiększone na 36000 razy

końcach słabo zakrzywionych aparatów Golgiego tworzenie się silnie osmoofilnych pól Golgiego «Golgi-felder» — co również opisywał Perner (1958).

Zgodnie z Chardardem i Rouillerem (1957) Drawert i Mix obserwowali aparaty Golgiego przeważnie w bezpośrednim sąsiedztwie chloroplastów (rys. 4) co jednak, jak sami autorzy interpretują, mogło być spowodowane stosunkami przestrzennymi w komórce *Micrasterias rotata*. Ponadto obserwowali oni nagromadzenia struktur śluzowych w pobliżu aparatów Golgiego, z czego wysnuli wniosek co do możliwości udziału aparatu Golgiego w tworzeniu śluzów. Objasniają oni podobnie położenie aparatu Golgiego w bezpośrednim sąsiedztwie chloroplastów, które miałyby być dostarczycielami węglowodanów, potrzebnych do syntezy śluzów (Drawert i Mix, 1961 a). Schnepf w podobnym sensie przyjmował możliwość związku aparatu Golgiego z tworzeniem wydzielin w gruczołach *Drosophyllum lusitanicum* (Schnepf, 1960, 1961 a, b).

Drawert i Mix na podstawie szeregu prac (1961 a, b, 1962 a, b), a szczególnie w pracy «Zur Function des Golgi-apparates in der Pflanzenzelle» (1962 c) dochodzą do wniosku, że obok funkcji wydzielniczych aparat Golgiego u roślin ma także znaczenie przy tworzeniu błony komórkowej. Poprzednio Mollenhauer, Whaley i Leech (1961) wysnuli podobny wniosek na podstawie wyników badań wykonanych na wewnętrznych komórkach czapeczki *Zea mays*. Czy jednak aparat Golgiego ma związek w ogóle ze wzrostem błony komórkowej — zdaniem autorów jest to kwestia dalszych badań.

Z przytoczonych wyżej przykładów obserwacji poczynionych przez szereg autorów na różnych obiektach oraz z załączonych fotografii wykonanych za pomocą mikroskopu elektronowego (ryc. 1, 2 a, b, 3 i 4) wynika, że istnieją w ko-



Ryc. 4. *Micrasterias rotata*. Dwa diktiosomy aparatu Golgiego z silnie rozwiniętymi pęcherzykami, przylegające bezpośrednio do chloroplastu. Pęcherzyki Golgiego są napełnione zawartością ciemno kontrastującą D — diktiosom, Chl. — chloroplast, C — chondriosom, ER — Reticulum endoplazmatyczne. Pow. 7500, zwiększone na 30000 razy

mórkach roślinnych struktury zbliżone do aparatu Golgiego, które w postaci tzw. diktiosomów, «wakuol Golgiego» lub «pęcherzyków Golgiego» spełniają określone funkcje w komórce.

Biorąc obok tego pod uwagę dużą plastyczność aparatu Golgiego w komórkach zwierzęcych można sądzić, że opisana wyżej budowa aparatu w komórkach roślinnych jest również jedną z jego form, charakterystyczną dla świata roślin.

Dalsze badania z pewnością wniosą jeszcze inne cenne obserwacje dotyczące zarówno budowy, jak i funkcji aparatu Golgiego w komórkach roślinnych.

LITERATURA

- Chardard R. i Rouiller C., 1957. L'ultrastructure de trois algues Desmidiées. Étude au microscope électronique. Rev. Cytol. et Biol. végét. 18, 153.
- Drawert H. i M. Mix 1961 a. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen. II Mitt. Hüllgallerte und Schleimbildung bei *Micrasterias*, *Pleurotaenium* und *Hyalotheca*. Planta, 56, 237—261.
- Drawert H. i M. Mix, 1961 b. VII Mitt. Der Golgi-apparat von *Micrasterias rotata* nach Fixierung mit Kaliumpermanganat und Osmiumtetroxyd. Mikroskopie 16, 207—212.
- Drawert H. i M. Mix, 1962 a. X Mitt. Beiträge zur Kenntnis der «Häutung» von Desmidiaceen. Arch. Mikrobiol. 42, 96—109.
- Drawert H. i M. Mix, 1962 b. Zur Frage der Identität von Karyoiden und Golgi-apparat bei den Conjugaten. Naturwissenschaftler 49.
- Drawert H. i M. Mix, 1962 c. Zur Function des Golgi-apparates in der Pflanzenzelle. Planta, 58, 448—452.
- Heitz E., 1958. Weitere Belege für das gesetzmässige Vorkommen plasmatischer Lamellensysteme bei Pflanzen und ihre identische struktur mit dem Golgi Apparat bei Tieren. Z. Naturforsch. 13 b, 663.
- Kraczkiewicz Z., 1958. Cytologia Ogólna.
- Lacy D. i E. E. Challice, 1956. Studies on the Golgi apparatus by elektron microscopy with particular reference to Aoyama's technique. J. biophys. biochem. Cytol. 2, 395—402.
- Mollenhauer H., W. G. Whaley i J. H. Leech, 1961. A funktion of the Golgi apparatus in outer rootcap cells. J. Ultrastruct. Res. 5, 193—200.
- Perner E. S., 1957. Zum elektronenmikroskopischen Nachweis des «Golgi-apparates» in Zellen höherer Pflanzen. Naturwiss. 44, 336.
- Perner E. S., 1958. Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Cytomorphologie des sogenannten «Golgisystems» in Wurzelzellen verschiedener Angiospermen. Protoplasma, 49, 407.
- Schnepf E., 1960. Zur Feinstruktur der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum*. Planta, 54, 641—674.
- Schnepf E., 1961 a. Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen an Insektivoren — Drüsen über die Sekretion des Fangschleimes. Flora (Jena) 151, 73—87.
- Schnepf E., 1961 b. Quantitative Zusammenhänge zwischen der Sekretion des Fangschleimes und den Golgi-strukturen bei *Drosophyllum lusitanicum*. Z. Naturforsch.
- Schnepf E., 1961 c. Über Veränderungen der plasmatischen Feinstrukturen während des Welkens. Planta 57, 156—175.