

M. J. OLSZEWSKA

BUDOWA I FUNKCJA STRUKTUR GOLGIEGO W KOMÓRCE ROŚLINNEJ

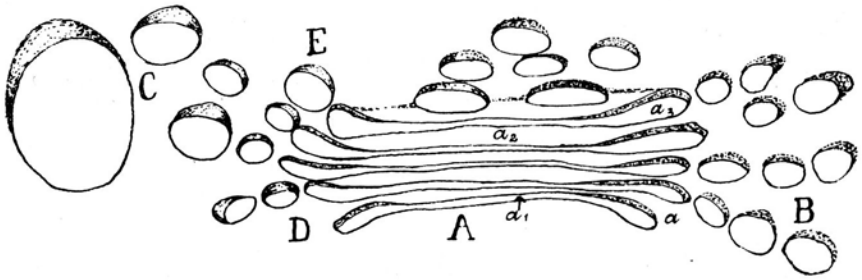
Czytelnicy «Wiadomości Botanicznych» zostali już poinformowani przez Jaworską (1963), że trwający kilkadziesiąt lat spór, dotyczący istnienia struktur Golgiego w komórkach roślinnych został rozstrzygnięty dzięki mikroskopii elektronowej. W komórkach roślinnych znaleziono mianowicie ultrastruktury identyczne ze stwierdzonymi w komórkach zwierzęcych, znanymi z mikroskopu optycznego i uznanymi za struktury Golgiego.

W ciągu ostatnich kilku lat ukazało się wiele prac zajmujących się strukturami Golgiego i ich funkcją w komórce roślinnej. Osiągnięcia te pozwalają na uporządkowanie terminologii, a także na podsumowanie wyników osiągniętych na tym etapie badań.

W skład tzw. struktur Golgiego wchodzi 3 elementy morfotyczne: 1) diktyosom, 2) pęcherzyki, 3) wakuole (ryc. 1). Są to twory o charakterze membranowym, o błonie elektronooptycznej gęstej, niezależnie od sposobu utrwalania. Niektórzy badacze rozszerzają termin «diktyosom» na wakuole i pęcherzyki Golgiego.

Diktyosom ma kształt kulisty lub soczewkowaty. Średnica jego wynosi ok. 1μ , u niektórych roślin może ona osiągać nawet $5-7\mu$. Wysokość diktyosomu jest bardzo zmienna, zależy bowiem głównie od ilości i wysokości wchodzących w skład diktyosomu cystern.

Pojedyncza cysterna Golgiego ma kształt spłaszczonego woreczka. Stopień spłaszczenia cysterny (czyli przestrzeni wewnątrzcystrnowej) może być rozmaity w poszczególnych cysternach tego samego diktyosomu (por. tabl. I, ryc. 7 i 13). Cysterny są zwykle rozdęte na brzegach, wskutek czego na przekroju mają one w tych miejscach kształt maczugowaty. Cysterny ułożone jedna nad drugą zwykle znajdują się blisko siebie, a więc przestrzeń międzycystrnowa jest bardzo wąska. Zdarza się jednak, że odległość między cysternami może być dość znaczna (por. rysunki na tablicy I i II). W materiale utrwalonym kwasem osmowym lub nadmanganianem potasu przestrzeń międzycystrnowa wydaje się być homogenna, podobna do struktury tzw. cytoplazmy podstawowej. Ostatnio okazało się, że w preparatach utrwalanych glutaraldehydem przestrzeń międzycystrnowa za-



Ryc. 1. Struktury Golgiego. A — diktyosom, a — cysterna Golgiego, a_1 — przestrzeń wewnątrzcysternowa, a_2 — przestrzeń międzycysternowa, a_3 — rozdzęcia brzegów cysterny; B — pęcherzyki Golgiego; C — wakuole Golgiego; D — «maturing face» diktyosomu; E — «forming face» diktyosomu

wiera nieprzepuszczalne dla elektronów wydłużone elementy, usytuowane równolegle do kierunku przebiegu cystern (Mollenhauer, 1965a; Turner i Whaley, 1965; Rosen i Gawlik, 1966).

Ilość cystern wchodzących w skład jednego diktyosomu waha się w dużych granicach: od 2, 3 do kilkudziesięciu, najczęściej jednak od 4 do 6.

Wokół rozdętych krańców cystern znajdują się tzw. pęcherzyki Golgiego. Pęcherzyki znajdujące się tuż przy cysternach mają średnicę podobną, jak maczugowato rozszerzone brzegi cystern; pęcherzyki bardziej od diktyosomu oddalone są większe.

Trzecim elementem struktur Golgiego są wakuole Golgiego. Średnica ich może być znaczna, dochodzi do $0,5\mu$. Wakuole Golgiego stanowią elementy usytuowane najdalej od diktyosomu. Należy zaznaczyć, że nie wszyscy autorzy stosują termin „wakuole Golgiego“; niektórzy nazywają pęcherzykami wszystkie struktury kuliste znajdujące się wokół diktyosomu lub od niego pochodzące.

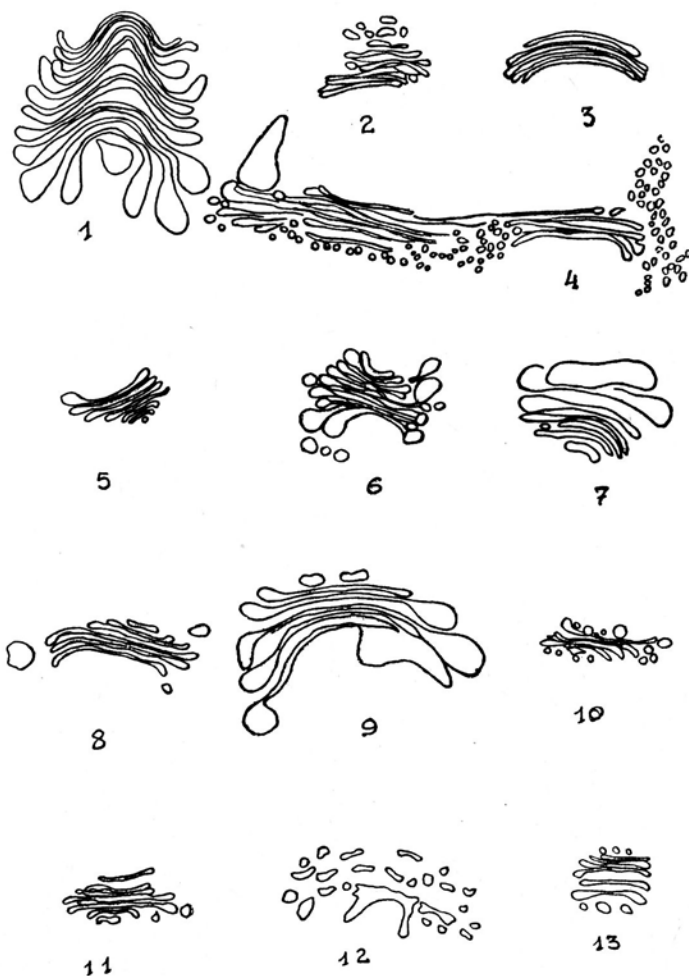
Uważa się, że pęcherzyki i wakuole Golgiego są wyrazem aktywności diktyosomów. Pęcherzyki powstają drogą «pączkowania» cystern, następnie zwiększając rozmiary przekształcają się w wakuole Golgiego i przesuwiają się do innych części komórki. Wynika stąd, że obecność licznych pęcherzyków i wakuol Golgiego świadczy o aktywności diktyosomów; brak tych elementów charakteryzuje diktyosomy nieaktywne (por. tabl. I, ryc. 5 i 6, tabl. IV, ryc. 2A i 2C).

Diktyosom jest zróżnicowany biegunowo. Z jednej strony najbardziej zewnętrzne cysterny są płaskie i przylegają do siebie. Tej stronie diktyosomu nadano nazwę *maturing face*. Przeciwna strona diktyosomu, charakteryzująca się obecnością krótkich, rozdętych cystern, przypominających pęcherzyki, otrzymała nazwę *forming face*. Nazwy te sugerują, że młodocianym elementem diktyosomu byłyby swoiste pęcherzyki (Mollenhauer i Whaley, 1963; Whaley i wsp., 1964).

Niektórzy autorzy diktyosom wraz z pęcherzykami i wakuolami nazywają «polem Golgiego»; zwykle przez termin «aparatus Golgiego» rozumie się wszystkie struktury Golgiego znajdujące się w tej samej komórce (Sievers 1965b; Mollenhauer i Morré, 1966b). Hirsch (cyt. wg Sieversa, 1965b) zestawiał sto kilkadziesiąt synonimów odnoszących się do struktur Golgiego.

Tablica 1

Struktury Golgiego u roślin wyższych. Rysunki schematyczne ze zdjęć z mikroskopu elektronowego.
Wszystkie powiększenia ok. 25 tys. ×



Ryc. 1. *Chromulina psammobia*, *Chrysomonadales* (Rouiller i Fauré-Frémiet 1958). — Ryc. 2. *Procentrum nicans*, *Dinofagellata* (Bouck i Sweeney, 1966). — Ryc. 3. *Rhopalodia* sp., *Diatomeae* (Drum i Pankratz, 1965). — Ryc. 4. *Micrasterias denticulata*, *Conjugatae* (Drawert i Mix, 1963a). — Ryc. 5. *Stigeoclonium* sp., *Ulothrichales*; pływka (Manton, 1964). — Ryc. 6. *Stigeoclonium* sp., komórka ameboidalna (Manton, 1964). — Ryc. 7. *Stigeoclonium* sp., komórka kielkująca (Manton, 1964). Ryc. 8. *Acetabularia*, *Siphonocladiales*; rhizoid (Werz, 1964). — Ryc. 9. *Fucus*, *Pheoephyceae* (Bouck, 1965). — Ryc. 10. *Chara foetida*, *Charophyta* (Sievers, 1965a). — Ryc. 11. *Achlya*, *Phycomycetes* (Palczewska, niepubl.). — Ryc. 12. *Saccharomyces cerevisiae*, *Ascomycetes*, stadium przed wytworzeniem ascospór (Hagedorn, 1964). — Ryc. 13. *Neobulgaria pura*, *Ascomycetes*, wewnętrzna warstwa apothecium (Moore i McAlear, 1963)

Opisane elementy składowe aparatu Golgiego należą do grupy struktur membranowych komórki. W skład membran wchodzi lipidy, stanowiące warstwę wewnętrzną centralną oraz białka pokrywające lipidy z obu stron. Układ ten jest typowy dla tzw. membran elementarnych Robertsona (bliższe szczegóły w polskiej literaturze — zob. Korohoda, 1963).

Ostatnio Mollenhauer i Morré (1966a i b), opierając się na wyglądzie izolowanych diktyosomów, utrwalanych glutaraldehydem (uważanym obecnie za najlepszy utwalacz dla mikroskopii elektronowej) i oglądanych w mikroskopie elektronowym, sugerują inną budowę struktur Golgiego, niż ogólnie przyjęty, przedstawiony wyżej schemat. Zdaniem wspomnianych autorów od każdej cysterny odchodzi system rozgałęzionych kanałów łączących się ze sobą, przez które istnieje bezpośrednia komunikacja między poszczególnymi cysternami. Autorzy ci nawiązują do pierwotnej koncepcji Golgiego, tj. koncepcji aparatu siateczkowego. Powierzchnia zajęta przez system kanalikowo-siateczkowy, stanowiący brzeżne przedłużenie cystern, jest stosunkowo duża — jak wynika z mikrografii Mollenhauera i Morré — dzięki czemu ostateczna średnica diktyosomu byłaby w przybliżeniu trzy razy większa, niż średnica samych cystern.

Ci sami autorzy wysuwają zupełnie nową koncepcję tyżącą sposobu powstawania pęcherzyków Golgiego. Byłyby one nie produktem «pączkowania» brzeżnych części cysterny, lecz stanowiły lokalne rozdzęcia systemu kanalikowo-siateczkowego.

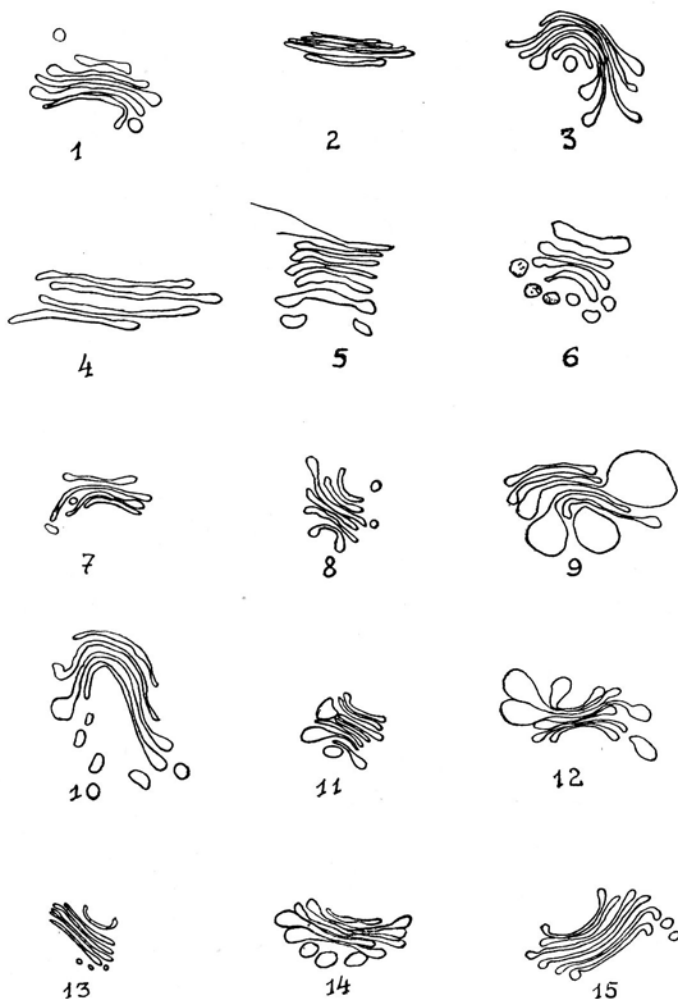
Obrazy, przypominające budowę aparatu Golgiego, izolowanego drogą frakcjonowanego wirowania homogenatów tkanek roślinnych, zostały również uzyskane przez tych samych autorów na ultracienkich skrawkach w obiektach utrwalanych glutaraldehydem lub KMnO_4 . Podobne rezultaty otrzymała Manton (1960) z materiału utrwalanego OsO_4 . W ultracienkich skrawkach, na przekrojach stycznych (równoległych do powierzchni cystern), na zewnętrznych brzegach diktyosomu, widoczne są otworki, tj. przestrzenie otoczone kanalikami; brzegi diktyosomu mają kształt nieregularny, gwiaździsty, dzięki licznym i długim kanalikom wysuwającym się w głąb cytoplazmy podstawowej.

Mollenhauer i Morré (1966a i b) uważają, iż fakt znalezienia podobnych obrazów zarówno w ultracienkich skrawkach z tkanek utrwalanych trzema różnymi metodami, jak i w materiale uzyskanym drogą frakcjonowanego wirowania, wyklucza możliwość artefaktów. Należy sądzić, że dalsze badania wyjaśnią dlaczego struktury Golgiego o tak szczególnej budowie były dotąd obserwowane tylko sporadycznie.

Wykrycie w mikroskopie elektronowym aparatu Golgiego w komórkach roślinnych, wymiary diktyosomów leżące powyżej zdolności rozdzielczej mikroskopu optycznego, skłaniają badaczy do prób odnalezienia tych struktur w komórkach oglądanych w mikroskopie świetlnym. Prace tego typu zostały zainicjowane przez Drawerta i Mix (1962—1963). Autorzy ci stwierdzili, że diktyosomy u *Micrasterias* są dużych rozmiarów, o średnicy dochodzącej do 5μ . W żywych komórkach odnaleźli ciała dyskowate lub kuliste, unoszone przez prąd cytoplazmy, o wymiarach odpowiadających diktyosomom obserwowanym w mikroskopie elektronowym. Ciała te pod nazwą karyoidów były znane i wielokrotnie opisywane u sprzężnic.

Tablica II

Struktury Golgiego u roślin wyższych. Rysunki schematyczne ze zdjęć z mikroskopu elektronowego.
Wszystkie powiększenia ok. 25 tys. \times



Ryc. 1. *Zea Mays*, merystem korzenia (Whaley i wsp., 1960). — Ryc. 2. *Clivia miniata*, bezbarwna strefa liścia (Mikulska, 1964). — Ryc. 3. *Lilium candidum*, rozwijający się woreczek zalążkowy, stadium pierwotne 4-jądrowe (Mikulska i Rodkiewicz, 1965). — Ryc. 4. *Gossypium* sp., *synergida*, obszar mikropylarny (Jensen, 1965a). — Ryc. 5. *Gossypium* sp., *synergida*, obszar centralny (Jensen, 1965a). — Ryc. 6. *Gossypium* sp., *synergida*, obszar chalazalny (Jensen, 1965a). — Ryc. 7. *Gossypium* sp., komórka jajowa (Jensen, 1965b). — Ryc. 8. *Gossypium* sp., komórka centralna (Jensen, 1965b). — Ryc. 9. *Oncidium splendidum*, komórka macierzysta pyłku (Chardard, 1962). — Ryc. 10. *Parkinsonia aculeata*, rosnąca mikrospora (Larson i Lewis, 1963). — Ryc. 11. *Parkinsonia aculeata*, *periplasmodium* (Larson i Lewis, 1963). — Ryc. 12. *Larix europea*, *tapetum* (Mikulska, niepubl.). — Ryc. 13. *Hippeastrum belladonna*, dojrzałe ziarno pyłku, komórka generatywna (Larson, 1965). — Ryc. 14. *Lilium longiflorum*, nierosnący odcinek łagiewki (Rosen i Gawlik, 1966). — Ryc. 15. *Iris pseudoacorus*, bielmo jądrowe (Mikulska i wsp., niepubl.)

Barwią się one w materiale utrwalonym pospolitymi barwnikami jak hematoksylina, kwaśna fuksyna lub błękit anilinowy z kwasem pikrynowym. Autorom nie udało się zabarwić tych ciał w sposób wybiórczy.

Komórki glonów okazały się dobrym materiałem do identyfikacji diktyosomów w mikroskopie świetlnym. Gabara (1965, 1967) znalazła u *Spirogyra* i *Cladophora* kuliste ciała o średnicy od 0,4 do 2 μ , występujące pojedynczo lub skupione po kilka, barwiące się w żywej komórce czerwienią obojętną i przemieszczające się w komórce wraz z ruchem cytoplazmy. Takie ciała ulegały wysrebrzeniu klasyczną dla struktur Golgiego metodą DaFano. Podobnie Palczewska (1966) u grzyba *Achlya* stwierdziła występowanie licznych dyskowatych struktur o średnicy od 2 do 7 μ , doskonale widocznych w żywych, niebarwionych komórkach i wybiórczo adsorbujących *in vivo* czerwień obojętną. W komórkach łusek cebuli *Allium cepa* umieszczonych w roztworze czerwieni obojętnej Wałek-Czernecka (niepubl.) znalazła drobne ciała o średnicy ok. 1 μ , występujące najczęściej pojedynczo. W opisanych przypadkach czerwień obojętna barwiła bądź jednakowo cały teren diktyosomów, bądź gromadziła się na ich obwodzie w postaci obrączki lub wianuszka drobnych kuleczek. Končalova-Magerova (1964) stwierdziła, że w obecności czerwieni obojętnej zachodzi widoczna w mikroskopie elektronowym hipertrofia cystern i wakuol Golgiego.

Drawert i Ruffer-Bock (1964) próbowali uzyskać w skórce łusek cebuli wybiórcze zabarwienie diktyosomów przy pomocy fluorochromów. Nie osiągnęli jednak na razie zachęcających wyników; po zastosowaniu tetracykliny uzyskali fluorescencję zarówno diktyosomów, jak mitochondrii i retikulum endoplazmatycznego.

Obecnie pewnym ułatwieniem, dla identyfikacji struktur Golgiego w mikroskopie świetlnym, jest cytochemiczna metoda pozwalająca na lokalizację pirofosfatazy tiaminowej. Novikoff i Goldfischer (1961) wykazali w mikroskopie świetlnym i elektronowym, że enzym ten występuje wyłącznie w aparacie Golgiego. Odkrycie to zostało potwierdzone, również na materiale zwierzęcym, przez innych autorów (Meek i Bradbury, 1963; Osinczak, 1964), którzy stwierdzili, że produkt aktywności tego enzymu (osady soli ołowiu) widoczny jest na zdjęciach z mikroskopu elektronowego w przestrzeniach wewnątrzcytosternowych i w pęcherzykach Golgiego. Wakuole Golgiego tego enzymu nie zawierały. Obecnie, dzięki specyficznej lokalizacji, wielu badaczy uważa pirofosfatazę tiaminową za tzw. enzym-marker struktur Golgiego w komórce zwierzęcej.

Jeśli chodzi o komórkę roślinną, to we wszystkich cytowanych wyżej przypadkach identyfikacji diktyosomów, na podstawie barwienia czerwienią obojętną *in vivo*, stwierdzono gromadzenie się na podobnych strukturach produktu reakcji enzymatycznej wykrywającej aktywność pirofosfatazy tiaminowej (Gabara, 1965, 1967; Palczewska, 1966; Wałek-Czernecka, niepubl.). W innych typach komórek roślinnych, gdzie obserwacja przyżyciowa nie jest możliwa (jak np. w merystemach) stwierdzono, że pirofosfataza tiaminowa występuje w strukturach, które

wyglądem i wymiarami odpowiadają aparatowi Golgiego i wyczerniają się metodą Da Fano (Olszewska i wsp., 1965, 1966; Kwiatkowska i Stęplewski, 1966).

Obok pirofosfatazy tiaminowej w aparacie Golgiego znaleziono szereg innych białek enzymatycznych, obecnych także w innych strukturach komórkowych. Metody wykazywania obecności tych enzymów w strukturach Golgiego muszą być bliżej wyjaśnione. Lokalizacja enzymów może być przeprowadzona na podstawie analizy biochemicznej izolowanych struktur Golgiego; w ten sposób Kuff i Dalton (1959) znaleźli w aparacie Golgiego komórki zwierzęcej fosfatazę zasadową. Innym sposobem jest wykazanie, że badany enzym występuje w strukturach podobnych do tych, które ulegają wyczerzeniu przy pomocy osmowania lub wysrebrzenia, lub też wybiórczo barwią się *in vivo* czerwienią obojętną. Bardziej można polegać na wynikach podwójnego barwienia enzymatycznego. Metoda ta polega na przeprowadzeniu na tym samym materiale kolejno dwóch reakcji enzymatycznych. Produkt pierwszej reakcji enzymatycznej musi wyraźnie różnić się barwą od brązowych osadów PbS, świadczących o aktywności pirofosfatazy tiaminowej (enzymu wykrywanego po przeprowadzeniu pierwszej reakcji enzymatycznej). W wypadku, kiedy dzięki dużym wymiarom struktury Golgiego są dobrze widoczne w mikroskopie świetlnym, sprawa jest stosunkowo prosta. Najbardziej jednak pewną metodą wykazania aktywności enzymatycznej w strukturach Golgiego jest wykrywanie lokalizacji produktu reakcji enzymatycznej w mikroskopie elektronowym.

Wyniki badań dotyczących występowania białek enzymatycznych w aparacie Golgiego zestawione są w tablicy III.

Jak wynika z powyższego zestawienia, w strukturach Golgiego znaleziono dotąd jedynie enzymy hydrolityczne, a wśród nich niektóre hydrolazy charakterystyczne dla lizosomów zwierzęcych i sferosomów roślinnych (Wałek-Czernecka, 1965). Obecność na terenie struktur Golgiego enzymów lizosomalnych, jak np. kwasnej fosfatazy, skłoniła Novikoffa i Goldfishera (1961) do upatrywania związku genetycznego i funkcjonalnego między lizosomami a aparatem Golgiego w komórce zwierzęcej. Hipotezy te mają na razie charakter spekulatywny. Obecnie brak jest podstaw upoważniających do szukania analogicznego układu w komórkach roślinnych (struktury Golgiego-sferosomy). Jedyny pod tym względem wyjątek stanowią elajoplasty u *Malva neglecta*, zawierające — jak wynika z badań cytochemicznych Kwiatkowskiej i Stęplewskiego (1966) sferosomy i diktyosomy; wyjaśnienie ewentualnego związku tych struktur na terenie elajoplastów może być dokonane przy pomocy mikroskopu elektronowego.

Struktury Golgiego są u roślin wykazujących stosunkowo wysoki stopień organizacji i specjalności wewnątrzkomórkowej. Brak jest aparatu Golgiego u bakterii i sinic. U *Anabaena* występują w cytoplazmie tylko proste systemy lamellarne, nie przypominające układu charakterystycznego dla struktur Golgiego (Hopwood i Glauert, 1960).

U wiciowców aparat Golgiego występuje w postaci typowej. U *Chromulina psammobia* (*Chrysomonadales*) jedyny obecny w komórce, bardzo duży diktyosom

Tablica III

Enzymy występujące w strukturach Golgiego komórek zwierzęcych i roślinnych

Enzym	metoda wykrywania	autorzy	
		komórki zwierzęce	komórki roślinne
pirofosfataza tiaminowa	mikroskop elektronowy	Novikoff i Goldfischer, 1961; Meek i Bradbury, 1963; Osinczak, 1964	nie badano
	mikroskop świetlny	Stęplewski i Olkowski, 1963	Olszewska i wsp., 1965; Gabara, 1965, 1967; Olszewska i wsp., 1966; Palczewska, 1966; Kwiatkowska i Stęplewski, 1966; Wałek-Czernecka, niepubl.
fosfataza zasadowa	mikroskop świetlny	Wachstein i wsp., 1961; Dominasiwsp., 1963	Gabara, 1965, 1967; Olszewska i wsp., 1966; Palczewska, 1966; Kwiatkowska i Stęplewski, 1966
fosfataza kwaśna	mikroskop elektronowy	Miller i Palade, 1964; Osinczak, 1964	Poux, 1963
	mikroskop świetlny	Wachstein i wsp., 1961	Gabara, 1965, 1967; Palczewska, 1966
esteraza tiolooctowa	mikroskop elektronowy	Miller i Palade, 1964	nie badano
	mikroskop świetlny	Wachstein i wsp., 1961	Olszewska i wsp., 1966
lipaza	mikroskop świetlny	nie badano	Olszewska i wsp., 1966

jest usytuowany w cytoplazmie między chromoplastem, jądrem, a rhizoidem wici zewnętrznej, a więc przy wewnątrzkomórkowej podstawie wici. Diktyosom ten jest złożony ze stosu licznych cystern, wygiętych w części centralnej, rozszerzonych przy brzegach; wokół nich znajdują się pęcherzyki (tabl. I, ryc. 1 — Rouiller i Fauré-Frémiet, 1958). Nie zaobserwowano związku strukturalnego między aparatem a podstawą wici zewnętrznej.

U *Procentrum nicans* (*Dinoflagellata*) liczne struktury Golgiego o wymiarach typowych (tabl. I, ryc. 2) występują obficie wokół primordiów trichocyst i wokół jądra (Bouck i Sweeney, 1966).

U okrzemek, w komórkach wegetatywnych, jest tylko jeden diktyosom zbudowany z kilku zaledwie cystern o średnicy ok. 1μ (tabl. I, ryc. 3), zlokalizowany perinuklearnie (Drum i Pankratz, 1965).

U *Dunadiella* sp. (*Volvocales*) wszystkie diktyosomy (w ilości 2—3) znajdują

się poniżej podstawy wici. Diktyosomy te są wyraźnie zróżnicowane biegunowo: cysterny od strony zwróconej ku brzegowi komórki sąsiadują z retikulum endoplazmatycznym, natomiast strona przeciwna obfituje w pęcherzyki o rozmaitej wielkości. Tą właśnie stroną diktyosom jest zwrócony ku jądru. Średnica diktyosomu wynosi ok. 1μ . Jest on otoczony pęcherzykami i wakuolami osiągającymi średnicę $0,3\mu$ (Berkaloff, 1966).

U innego przedstawiciela zielenic, *Hydrodictyon reticulatum* (*Protococcales*) diktyosomy składają się ze stosu spłaszczonych cystern z rozszerzonymi brzegami. Średnica ich wynosi ok. 1μ (Yamashigi, 1963).

W komórkach *Stigeoclonium* (*Ulothrichales*) wygląd struktur Golgiego zmienia się w zależności od cyklu rozwojowego (Manton, 1964). W pływkach aparat Golgiego jest stosunkowo mało rozbudowany (tabl. I, ryc. 5). W komórkach ameboidalnych, pozbawionych wici, aparat Golgiego zawiera więcej cystern; są one silnie rozdęte na krańcach i otoczone licznymi pęcherzykami (tabl. I, ryc. 6). W komórkach kielkujących liczba cystern Golgiego ulega redukcji; same cysterny pęcznieją (zwiększa się przestrzeń wewnątrzcystrnowa), wskutek czego tracą one charakterystyczny maczugowaty kształt (tabl. I, ryc. 7).

W pływkach u *Vaucheria* (*Siphonales*) nie zaobserwowano typowego aparatu Golgiego. Znalaziono jedynie grupę szerokich, spłaszczonych, otoczonych błoną przestrzeni, wokół których znajdowały się małe pęcherzyki (Greenwood, 1959). Struktury te wyglądem przypominają pokazane na tabl. I, ryc. 12, utwory, uznane za aparat Golgiego u drożdży.

U *Acetabularia* (*Siphonocladiales*) opisano struktury Golgiego znajdujące się w cytoplazmie rhizoidu. Otaczają one znajdujące się w tej części komórki jądro. Są one stosunkowo drobne, zbudowane z ok. 6 cystern, wokół których znajdują się nieliczne pęcherzyki i wakuole (tabl. I, ryc. 8 — Werz, 1964).

Wśród *Conjugatae* aparat Golgiego został opisany w mikroskopie elektronowym u kilku gatunków *Micrasterias*. Jak wspomniano wyżej, sprężnice, a szczególnie rodzaj *Micrasterias*, charakteryzują się ogromnymi diktyosomami (tabl. I, ryc. 4) o budowie typowej, z licznymi pęcherzykami otaczającymi cysterny (Drawert i Mix, 1963a).

Również typowe diktyosomy występują u ramienic (tabl. I, ryc. 10 — Sievers, 1965a).

U brunatnic aparat Golgiego charakteryzuje się dużymi wymiarami: diktyosomy osiągają średnicę od $1,5$ (*Dictyota dichotoma*, *Himantalia lorca* — Berkaloff, 1962, i 1963) do ok. 3μ (*Gilfordia*, *Chorda* i *Fucus* — Bouck, 1965 — tabl. I, ryc. 9). Cysterny mają silnie rozdęte brzegi. U *Dictyota*, *Himantalia*, *Gilfordia* i *Chorda* struktury Golgiego są zlokalizowane wokół jądra, natomiast w komórkach *Fucus* są one rozmieszczone w komórce bardziej równomiernie (Berkaloff 1963; Bouck, 1965). W szczytowych komórkach plechy («merystemie») u *Himantalia lorca* diktyosomy są złożone z bardzo dużej ilości — do 25 — cystern. Diktyosomy te są wyraźnie zróżnicowane biegunowo: z jednej strony przestrzenie wewnątrzcystrnowe są wąskie, spłaszczone, z drugiej przestrzenie te są szerokie, rozdęte

na całej długości; w tym miejscu przylegają do nich ciała o średnicy $0,25\mu$ i więcej, o strukturze siateczkowej i pęcherzykowej (Berkaloff, 1963).

U *Achlya* (*Phycomycetes*) struktury Golgiego mają wygląd typowy (Palczewska niepubl., tabl. I, ryc. 11).

U drożdży, *Saccharomyces cerevisiae*, w komórkach wegetatywnych nie występuje aparat Golgiego w postaci typowej (tabl. I, ryc. 12). Brak jest mianowicie wyraźnego zespołu spłaszczonych cystern — czyli diktyosomu. Jednakże spotyka się grupy pęcherzyków lub stopy woreczków przypominających kształtem i wielkością aparat Golgiego u innych roślin (Moor i Mühlethaler, 1963; Hagedorn, 1964). Układy takie są nieliczne; znaleziono ich najwyżej dwa w jednej komórce. Łatwiej je spotkać w komórkach pączkujących, a także w trakcie tworzenia ascospór (Hagedorn, 1964). W uformowanych ascosporach struktury te nie występują, lub są bardzo małych rozmiarów (Marquardt, 1963).

U innego przedstawiciela workowców, *Neobulgaria pura*, drobne diktyosomy o typowym wyglądzie (tabl. I, ryc. 13) występują tylko w specjalnej kategorii komórek wchodzących w skład owocnika. Komórki te produkują żelatynową substancję wypełniającą apothecium. W innych komórkach nie znaleziono diktyosomów (Moore i McAlear, 1963).

U wątrobowca *Anthoceros* Manton (1963) zaobserwowała ogromne diktyosomy, których cysterny w postaci wypustek były wysunięte daleko na teren cytoplazmy.

U roślin wyższych struktury Golgiego zostały znalezione we wszystkich typach komórek sporofitu i gametofitu.

W merystemach wierzchołkowych korzeni (tabl. II, ryc. 1) i łodygi, w miększu liścia (tabl. II, ryc. 2), w skórce łusek cebuli, aparat Golgiego jest stosunkowo mało rozwinięty. Składa się on z kilku zaledwie cystern, zwykle nie rozszerzonych na krańcach; brak jest pęcherzyków i wakuol Golgiego lub pęcherzyki są nieliczne (Whaley i wsp., 1959, 1960; Drawert i Mix 1963b; Marinos, 1963; Mikulska 1964).

Podobnie przedstawiają się struktury Golgiego w różnych stadiach rozwoju i w różnych częściach gametofitu żeńskiego u okrytozalążkowych (tabl. II, ryc. 3—8). W cytoplazmie rozwijającego się woreczka zalążkowego *Lilium candidum* aparat Golgiego ma wygląd typowy (Mikulska i Rodkiewicz, 1965). W synergidach u bawełny struktury Golgiego są uproszczone, ale wykazują określony charakter zmian morfologicznych wzdłuż synergidy (Jensen, 1965a). W części mikropylarnej synergid składają się one z 3—4 cystern i zwykle nie zawierają pęcherzyków (tabl. II, ryc. 4). Cysterny tych diktyosomów są płaskie, jednakowej szerokości, luźno ułożone obok siebie. Diktyosomy w środkowej części synergid mają zwykle 6—7 regularnie ułożonych cystern z niewielką ilością pęcherzyków. Niżej ułożone cysterny są wyraźnie szersze (tabl. II, ryc. 5). Diktyosomy znajdujące się w dolnej części synergid składają się z 3—4 silnie rozdętych, stosunkowo krótkich cystern, otoczonych licznymi pęcherzykami Golgiego (tabl. II, ryc. 6). W dojrzałej komórce jajowej u tej samej rośliny spotyka się nieliczne, silnie zredukowane struktury Golgiego

(tabl. II, ryc. 7). Składają się one z 3, najwyżej 4 cystern, którym towarzyszą bardzo nieliczne pęcherzyki. Natomiast komórki biegunowe zawierają dużo diktyosomów, składających się z 5—6 cystern, otoczonych pęcherzykami (tabl. II, ryc. 8). Diktyosomy występują najliczniej w brzeźnych strefach cytoplazmy komórek biegunowych (Jensen, 1965b).

Struktury Golgiego opisywane w różnych stadiach mikrosporogenezy mają postać aktywną, polegającą na wybitnych rozdęciach brzegów cystern i na obecności licznych pęcherzyków (tabl. II, ryc. 9 i 10 — Chardard, 1962; Larson i Lewis, 1963). W dojrzewającym ziarnie pyłku u *Lobelia erinus*, wkrótce po podziale na jądro vegetatywne i generatywne, diktyosomy wytwarzają pęcherzyki, które rozpraszają się po cytoplazmie. W dojrzłym ziarnie pyłku, w komórce generatywnej diktyosomy są silnie zredukowane (tabl. II, ryc. 13) i nie wytwarzają pęcherzyków. Natomiast w komórce vegetatywnej diktyosomy są otoczone licznymi pęcherzykami, co świadczy o ich aktywności (Dexheimer, 1965b; Larson, 1965).

W warstwie wyścielającej (tabl. II, ryc. 12) i w periplasmodium (tabl. II, ryc. 11) aparat Golgiego jest silnie rozbudowany (Larson i Lewis, 1963; Mikulska i wsp., 1967).

W bielmie u *Iris pseudoacorus* nie spotyka się struktur Golgiego w najbardziej zewnętrznej strefie części chalazalnej, obfitującej w sferosomowe enzymy hydrolityczne; w bielmie jądrowym — poza wspomnianą strefą — struktury Golgiego mają wygląd typowy (tabl. II, ryc. 15 — Mikulska i wsp., niepubl.).

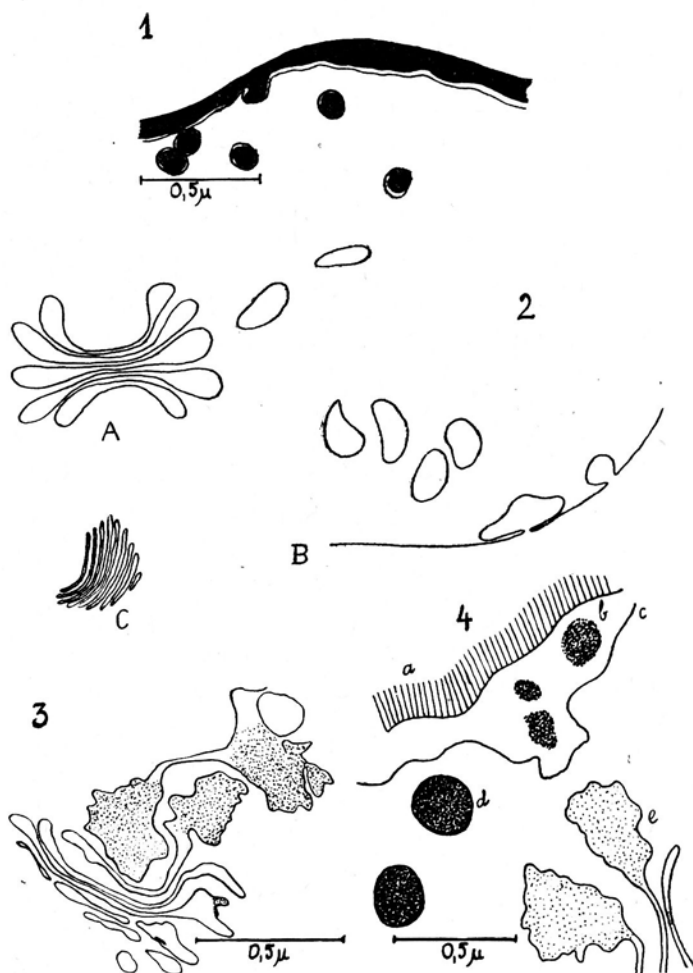
Podane dotąd przykłady różnych form struktur Golgiego nie dotyczyły w zasadzie komórek, w których tym strukturom przypisywanoby jakąś funkcję.

Na podstawie licznych badań porównawczych uważa się obecnie, że funkcja struktur Golgiego w komórce roślinnej polega na wydzielaniu różnego typu polisacharydów oraz na zwiększaniu powierzchni zewnętrznej komórki, czyli na zwiększaniu powierzchni plazmalemy. Do takiego wniosku skłaniają wyniki obserwacji komórek ze wzrostem szczytowym, nad cytokinezą oraz nad różnymi komórkami wydzielniczymi.

Poniżej szczytu rosnących włośników cytoplazma zawiera bardzo liczne diktyosomy, reprezentujące postać aktywną (wybitne rozdęcia cystern, dużo pęcherzyków). W cytoplazmie znajdującej się w samym szczycie rosnącego włośnika brak jest diktyosomów, natomiast bardzo obficie występują pęcherzyki identyczne z tymi, które znajdują się nieco niżej, wokół diktyosomów. Są to pęcherzyki Golgiego, gromadzące się przy plazmalemie, a także poza nią, przy ścianie komórkowej. Identyczne obrazy zostały znalezione w szczytowych komórkach rhizoidów u *Chara foetida*, gdzie poniżej wierzchołka komórki biegunowo zróżnicowane cysterny produkują tylko z jednej strony pęcherzyki. Pęcherzyki te gromadzą się przy szczycie komórki oraz pomiędzy plazmalemą a ścianą komórkową (tabl. IV, ryc. 1) Opisane obrazy są interpretowane w ten sam sposób: błona otaczająca pęcherzyki w momencie zetknięcia się z plazmalemą rozrywa się i łączy z tą ostatnią, a zawartość pęcherzyków wciela się do ściany komórkowej. W ten sposób pęcherzyki

Tablica IV

Przykłady aktywnych postaci struktur Golgiego. Rysunki schematyczne ze zdjęć z mikroskopu elektronowego



Ryc. 1. *Tradescantia albiflora*, szczyt rosnącego włośnika. Zawartość pęcherzyków Golgiego wciela się do ściany komórkowej (Sievers, 1963a). — Ryc. 2. *Zea Mays*, czepek. A — aktywne struktury Golgiego, od których odłączają się duże pęcherze; B — wcielanie błon pęcherzy do plazmalemy; C — struktury Golgiego po zakończeniu cyklu wydzielniczego (Whaley i wsp., 1964). — Ryc. 3. *Drosophyllum lusitanicum*, zewnętrzna komórka gruczołu wydzielniczego. Akumulacja wydzieliny wewnątrz cystern Golgiego (Schnepf, 1961a). — Ryc. 4. *Drosophyllum lusitanicum*, zewnętrzna komórka gruczołu wydzielniczego. Wydzielanie śluzu poza komórkę; a — ściana komórkowa; b — wydzielina; c — plazmalemma; d — oderwany od cysterny pęcherzyk Golgiego zawierający wydzielinę; e — rozdęta cysterna Golgiego z gromadzącą się wydzieliną (Schnepf, 1961b)

wyprodukowane przez diktyosomy dostarczają materiału do rozbudowy ściany komórkowej i przyczyniają się do zwiększenia powierzchni zewnętrznej komórki (Sievers, 1963a i b; 1964; 1965a i b).

Innym przykładem wzrostu wierzchołkowego są łagiewki pyłkowe. Po rozpoczęciu kiełkowania pyłku liczba cystern Golgiego wzrasta, stają się one bardzo aktywne, produkując liczne pęcherzyki i wakuole Golgiego, które gromadzą się przy szczycie rosnącej łagiewki (Larson i Lewis, 1963; Rosen i wsp., 1964; Dexheimer, 1965a).

Zreferowane wyżej wyniki mają charakter czysto morfologiczny. Te bardzo sugestywne obrazy, wskazujące na rolę struktur Golgiego w budowie ściany komórkowej, muszą być potwierdzone na drodze badań cytochemicznych. Ostatnio Dashek i Rosen (1966) przeprowadzili takie badania w mikroskopie świetlnym i elektronowym na łagiewkach lili. Zastosowali oni radioaktywne prekursorzy pektyn (H^3 -myoinozytol oraz H^3 -metyl-metioninę jako dawcę grupy metylowej), a ponadto wykonali reakcję pozwalającą na wykrycie pektyn. Autorzy ci stwierdzili, że pęcherzyki Golgiego zawierają pektyny, a znakowanie spowodowane włączeniem radioaktywnych prekursorów pektyn występuje w szczytowej części łagiewki. Zdaniem autorów, pęcherzyki Golgiego są miejscem syntezy pektyn, wcielanych następnie do ściany rosnącej łagiewki.

Obserwowano zachowanie się struktur Golgiego w różnicujących się naczyniach, tj. w komórkach nie rosnących, ale wytwarzających lokalne zgrubienia wtórnych ścian komórkowych. Whaley i wsp. (1964), a przede wszystkim Cronshaw i Bouck (1965) znaleźli w różnicujących się komórkach ksylemu liczne diktyosomy otoczone pęcherzykami. Autorzy ci zaobserwowali 2 typy pęcherzyków: jedne z zawartością nieprzepuszczalną dla elektronów, inne — przezroczyste. Należałoby więc oczekiwać, że w różnicujących się komórkach sitowych struktury Golgiego nie będą wykazywały aktywności tego typu, który ma być wyrazem ich funkcji w rozbudowie ściany komórkowej. Istotnie, Bouck i Cronshaw (1965) nie znaleźli struktur Golgiego w różnicujących się komórkach sitowych w koleoptyle owsa. Natomiast Whaley i wsp. (1964) zauważyli w niektórych rozwijających się komórkach floemu w korzeniach kukurydzy pęcherzyki Golgiego produkowane przez diktyosomy.

W okresie przekształcania bielma jądrowego w bielmo komórkowe i budowy ścian komórkowych u *Iris pseudoacorus*, Mikulska i wsp. (niepubl.) znalazły bardzo liczne i aktywne struktury Golgiego zgromadzone wzdłuż błon cytoplazmatycznych, między którymi powstawała ściana komórkowa.

W procesie cytokinezy przypisuje się obecnie główną rolę strukturom Golgiego. U *Micrasterias* Drawert i Mix (1962a i b) zauważyli w mikroskopie elektronowym, że w płaszczyźnie podziału komórki i budowy nowej ściany komórkowej gromadzą się liczne diktyosomy wydzielające pęcherzyki o zawartości elektronooptycznie gęstej. Podobnie u innych glonów (*Spirogyra*, *Cladophora*), u których cytokineza przebiega centrypetalnie, jedynym elementem cytoplazmatycznym, który może

być wykazany w mikroskopie• świetlnym, są struktury Golgiego. Jednocześnie z nimi pojawiają się kropelki, względnie ziarenka pektynowe, stanowiące zaczątki nowej ściany poprzecznej (Gabara 1965; 1967). W merystemach korzeniowych (cytokineza centryfugalna) struktury Golgiego zawierające pirofosfatazę tiaminową pojawiają się dopiero w okresie budowy ściany komórkowej, po zaniknięciu ziarnistości zawierających hydrolazy sferosomowe (Olszewska i wsp., 1966). Z obserwacji w mikroskopie elektronowym wynika, iż ziarnistości te są prawdopodobnie pęcherzykami Golgiego wyprodukowanymi przez leżące w pewnym oddaleniu od płaszczyzny podziału diktyosomy. Po zlianiu się pęcherzyków, ich błony stają się błonami cytoplazmatycznymi granicznymi komórek potomnych. W tych wypadkach więc, gdy błona cytoplazmatyczna tworzy się *de novo*, brałaby ona początek ze struktur Golgiego (Whaley i wsp., 1963; Juniper, 1963; Whaley i wsp., 1964; Frey-Wyssling i wsp., 1964; Esau i Gill, 1965), które dostarczają ponadto polisacharydów do budowy nowej ściany. Analogicznie, jak w rosnących łagiewkach pyłkowych, również w strefie przegrody pierwotnej w merystemie wyraźnie gromadzi się radioaktywność spowodowana włączeniem metioniny-metyl-¹⁴C (w przeciwieństwie do metioniny ³⁵S, która włącza się do fragmoplastu — Olszewska, 1960). Zbieżność między budową nowej ściany — kalozowej — a nagromadzeniem struktur Golgiego występuje w czasie cytokinezy po I. podziale komórki macierzystej pyłku u *Tradescantia virginiana* (Gabara, 1967). W pewnym typie cytokinezy w bielmie *Iris pseudoacorus* błona cytoplazmatyczna wydaje się powstawać bezpośrednio z łączących się między sobą brzegami pojedynczych cystern Golgiego, wskutek czego jest ona przez pewien czas podwójna (Mikułska i wsp., niepubl.).

Obecnie pogląd o udziale struktur Golgiego w tworzeniu ściany komórkowej jest tak rozpowszechniony, iż sam fakt znalezienia w badanym materiale aktywnych form aparatu Golgiego skłania wielu autorów do twierdzenia (nie zawsze uzasadnionego specyfiką obiektu), że zachodzi w tych wypadkach rozbudowa ściany komórkowej. Warto wspomnieć, iż Ledbetter i Porter (1963) wykryli, w specjalnie utrwalanym materiale, oglądanym w dużych powiększeniach mikroskopu elektronowego, struktury, które nazwali «microtubuli». Znaleźli je we fragmoplaście, ale także obserwowali je w nie dzielących się komórkach; były one ustawione prostopadle do powierzchni komórki. Autorzy ci uważają, że odkładanie celulozy w ścianach może się odbywać za pośrednictwem tych właśnie rureczek.

Rola struktur Golgiego w tworzeniu ściany komórkowej wydaje się jednak polegać na doprowadzaniu cukrowców jako budulca ściany. U okrzemek, po podziale, w trakcie odbudowy ściany krzemionkowej, nie zauważono przemieszczania się aparatu Golgiego, który zajmował normalną, tj. perinuklearną pozycję (Drum i Pankratz, 1964).

Zachowanie się aparatu Golgiego w komórkach czepka, zbadane bardzo szczegółowo przez Whaleya i jego grupę (Whaley i wsp., 1959—1964; Mollenhauer i wsp., 1961; Mollenhauer i Whaley, 1963), a także przez Falka (1962a i b) jest innym przykładem wydzielniczej działalności tych struktur. W komórkach

czepka znajdujących się w obszarze przylegającym do merystemu aparat Golgiego wygląda podobnie, jak w merystemie, a więc przedstawia formę nieaktywną. Różnicowaniu komórek czepka i ich złączaniu towarzyszą wyraźne zmiany, którym podlegają struktury Golgiego. Ilość ich w komórkach wzrasta dziesięciokrotnie (Mollenhauer, 1965b). Zwiększeniu ilości struktur Golgiego towarzyszy hipertrofia cystern (tabl. IV, ryc. 2A). Następnie duże fragmenty rozdętych cystern, często o zachowanym jeszcze charakterystycznym kształcie (tabl. IV, ryc. 2B), a nawet prawdopodobnie całe cysterny opuszczają diktyosom i przesuwają się w kierunku plazmalemy. Średnica oddzielonych w ten sposób od diktyosomów struktur jest znaczna — dochodzi do $0,3\mu$. Mollenhauer (1965b) zaobserwował, że w tej samej komórce czepka aparat Golgiego produkuje dwa rodzaje pęcherzyków — jedno z nich są jasne, w innych zawartość jest nieprzepuszczalna dla elektronów. Po dotarciu do plazmalemy błony pęcherzyków wcielają się w nią, a ich zawartość jest deponowana poza protoplastem — być może na terenie ścian komórkowych, które stają się w tym obszarze czepka grubsze. W pewnym momencie aktywność struktur Golgiego ustaje, a aparat Golgiego powraca do formy nieaktywnej (tabl. IV, ryc. 2C). Tym zmianom towarzyszy degeneracja protoplastu, po której następuje złączenie komórki.

Opisana aktywność aparatu Golgiego nie może być wiązana tylko z grubieniem ścian komórek czepka. Przypuszcza się, że w tym wypadku struktury Golgiego biorą udział w tworzeniu śluzu otaczającego szczyt korzeni. Taki wniosek nasuwa się z wyników badań autoradiograficznych dotyczących włączania glukozy ^3H i ^{14}C oraz arabinozy ^{14}C (Northcote i Pickett Heaps, 1965; Juniper i Roberts, 1966). Z największą intensywnością prekursorzy te są włączane przez komórki zewnętrznych stref czepka, tj. przez te komórki, w których aparat Golgiego wydziela duże pęcherzyki i wakuole, o których była mowa wyżej. Wydaje się, że radioaktywny materiał zlokalizowany jest w pęcherzykach i wakuolach Golgiego i że wraz z nimi opuszcza wnętrze komórki. Juniper i Roberts (1966) zauważyli, że wydzielnicza czynność struktur Golgiego zaczyna się w tych komórkach czepka, w których zanika skrobia z plastydów. Analogiczne sugestie dotyczące wykorzystywania przez aparat Golgiego zapasowych węglowodanów znajdują się w pracy Dexheimera (1965b), który zauważył, że amyloлиза zachodząca w ziarnach pyłku *Lobelia erinus* jest sygnałem dla rozpoczęcia produkcji pęcherzyków w obrębie aparatu Golgiego w komórce wegetatywnej.

Podobne jak w czepku obrazy świadczące o aktywności aparatu Golgiego zostały zaobserwowane w protodermie korzenia (Whaley i wsp., 1964). W przeciwieństwie do czepka — w komórkach skórki procesy te zachodzą tylko przy ścianie zewnętrznej, gdzie gromadzą się diktyosomy produkujące duże (ok. $0,2\mu$ średnicy) pęcherzyki. Pęcherzyki te wędrują następnie przez cytoplazmę, ich błona łączy się z plazmalemmą, a zawartość staje się składnikiem ściany komórkowej epidermy. Przypuszcza się, że wydzielane w ten sposób na zewnątrz substancje mogą mieć rolę ochronną, mogą brać udział w absorpcji lub w podtrzymywaniu mikroflory na powierzchni korzenia (Whaley i wsp., 1964).

Aktywne struktury Golgiego znajdują się we włoskach wydzielniczych u roślin owadożernych (*Drosophyllum*, *Drosera*, *Pinguicula* — Schnepf, 1961a i b — tabl. IV ryc. 3 i 4) oraz u *Laminaria* w komórkach wydzielających śluz (Schnepf, 1963). Zarówno u roślin owadożernych, jak u *Laminaria* zachodzi wydzielanie śluzów polisacharydowych. W miodnikach ten sam autor (Schnepf 1964) nie stwierdził związku morfologicznego między aparatem Golgiego a procesem wydzielania.

U *Dinoflagellata* struktury Golgiego rozmieszczone są wokół zaczątków trichocyst. W okresie tworzenia tych ostatnich, aparat Golgiego staje się aktywny, wydzielając pęcherzyki, które biorą udział w formowaniu trichocyst (Bouck i Sweeney, 1966). W wypadkach, kiedy stwierdzono związek topograficzny między wiciami i aparatem Golgiego (*Chromulina*, *Dunadiella*), brak jest analogicznych obserwacji, tj. takich, któreby wskazywały na bezpośredni udział struktur Golgiego w tworzeniu wici (Rouiller i Fauré-Frémiot, 1958; Berkaloff, 1966).

W wyniku dotychczasowych badań nad funkcją aparatu Golgiego w komórce roślinnej najwięcej faktów przemawia za gromadzeniem, a następnie wydzielaniem przez struktury Golgiego rozmaitych związków z grupy cukrowców. Niektóre obserwacje autoradiogramów w mikroskopie elektronowym (Northcote i Pickett Heaps, 1965; Dashek i Rosen, 1966) sugerują, iż na terenie struktur Golgiego zachodzić może także synteza cukrów złożonych z doprowadzonych z innych części komórki cukrów prostych. Do podobnego wniosku prowadzą wyniki badań na komórkach zwierzęcych (Peterson i Leblond, 1964).

W komórce zwierzęcej struktury Golgiego mogą gromadzić białka zsyntetyzowane na terenie rybosomów. W komórkach trzustki w 2—5 min. po wstrzyknięciu radioaktywnych aminokwasów oznakowane są wyłącznie obszary ergastoplazmy (retikulum endoplazmatyczne i rybosomy). Po kilkudziesięciu minutach znakowane białka migrują do struktur Golgiego, gdzie są gromadzone. Następnie materiał radioaktywny włącza się do ziaren zymogenowych i ostatecznie przechodzi do przewodu wydzielniczego (Warshawsky i wsp., 1963; Caro i Palade, 1964). Na komórkach roślinnych tego rodzaju badania nie były prowadzone.

Na marginesie rozważań dotyczących gromadzenia względnie syntezy wydzieliny przez aparat Golgiego należy wspomnieć o trudnościach metodycznych, które utrudniają uzyskanie nie podlegających dyskusji wyników. Dokładne informacje na ten temat mogłyby pochodzić w zasadzie tylko z badań autoradiograficznych w mikroskopie elektronowym, który pozwala na wyróżnienie istotnych w procesie wydzielania pęcherzyków Golgiego. Jednakże zdolność rozdzielcza autoradiografii w mikroskopie elektronowym jest stosunkowo niska; kręte ślady, uzyskiwane po zastosowaniu związków piętnowanych trytem (jedyne izotop promieniotwórczy, który nadaje się do autoradiografii w mikroskopie elektronowym ze względu na bardzo małą energię promieniowania) rozmiarami przewyższając często pęcherzyki Golgiego, wskutek czego dokładna lokalizacja izotopu w ultrastrukturach nie jest zawsze możliwa.

Poza wydzielaniem przez aparat Golgiego uprzednio zgromadzonych w nim

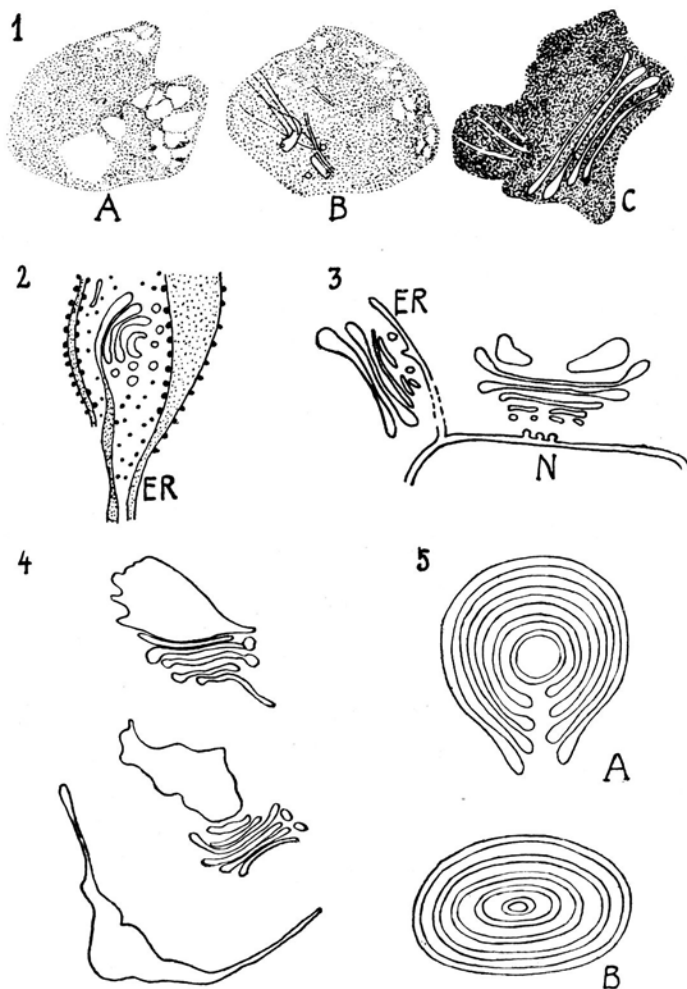
substancji, przypisuje się niekiedy tym strukturom inną funkcję, polegającą na okresowej akumulacji na ich terenie związków znajdujących się w komórce, ale nie mających ulec wydzieleniu poza jej obszar. Zdaniem Moora i Mühlehalera (1963) u drożdży *Saccharomyces cerevisiae* aparat Golgiego związany jest z gromadzeniem lipidów. Autorzy ci zaobserwowali w okresie głodzenia drożdży pojawianie się kul lipidowych w dużym, centralnym pęcherzyku tych nietypowych struktur Golgiego. Marinos (1963) uważa, iż spęcznienie cystern Golgiego, obserwowane przez niego w merystemie wierzchołkowej łodygi u owsa, spowodowane jest skupianiem się w nich substancji, co do natury których autor ten nie wypowiedział się. Według Jensena (1965a) struktury Golgiego mogą być elementem związanym z gromadzeniem zapasów w komórce.

Zupełnie niejasne jest w tej chwili, dlaczego właśnie w strukturach Golgiego (w przestrzeniach wewnątrzcybernowych) występuje pirofosfataza tiaminowa, a także stwierdzona przez Allena (1963) nukleozydo-dwufosfataza. Pirofosfataza tiaminowa może być związana z metabolizmem karboksylazy (dwufosfotiaminy). Obecność fosfatazy zasadowej oraz hydrolaz charakterystycznych dla lizosomów zwierzęcych i sferosomów roślinnych może sugerować czynności trawienne struktur Golgiego.

Nie jest obecnie wyjaśniona również geneza struktur Golgiego. Ze względu na ich przynależność do grupy membranowych układów komórki, większość badaczy uważa, iż aparat Golgiego powstaje z tzw. gładkiego retikulum endoplazmatycznego. Manton (1960) obserwowała u *Anthoceros* niezwykle długie cysterny Golgiego, przypominające wyglądem retikulum endoplazmatyczne. Podobnie Jensen (1965) zauważył, że w synergidach u bawełny brzeźna cysterna diktyosomu wydaje się być przedłużeniem retikulum endoplazmatycznego (tabl. V, ryc. 2). Połączenia między typowymi strukturami Golgiego a retikulum endoplazmatycznym są często opisywane w materiale roślinnym i zwierzęcym. Istnienie takich połączeń jest również sugerowane przez dotychczasowe wiadomości o przechodzeniu substancji z retikulum endoplazmatycznego do aparatu Golgiego. Jeżeli słuszny jest pogląd, iż młodocianą postacią aparatu Golgiego są pęcherzyki usytuowane w tzw. formującej się części diktyosomu («forming face», por. ryc. 1 w tekście), to w każdym tworze pęcherzykowatym odpowiedniej wielkości, zlokalizowanym w pobliżu kanałów retikulum endoplazmatycznego, można upatrywać powstającą strukturę Golgiego. Początkiem tworzenia i specjalizacji błon wchodzących w skład aparatu Golgiego byłoby więc wytworzenie pęcherzyka, czyli struktury o wnętrzu odizolowanym na małej przestrzeni (w przeciwieństwie do retikulum endoplazmatycznego) od cytoplazmy podstawowej.

Moore i McAlear (1963) u grzyba *Neobulgaria pura* oraz Bouck (1965) u niektórych brunatnic zauważyli powstawanie pęcherzyków — zaczątków struktur Golgiego — oddzielających się od błony jądrowej (tabl. V, ryc. 3). Powstałe w ten sposób pęcherzyki przyłączałyby się do «forming face» diktyosomu. Po przemianach polegających na zwiększeniu rozmiarów i spłaszczeniu, przekształca-

Tablica V



Ryc. 1—3 — Pochodzenie struktur Golgiego — Ryc. 1. *Acetabularia*; A — ciało perinuklearne, B — początki różnicowania się cystern Golgiego w obrębie ciała perinuklearnego, C — wyróżnione cysterny Golgiego na terenie ciała perinuklearnego (rysunki schematyczne wg zdjęć z mikroskopu elektronowego, Werz, 1964). Ryc. 2. *Gossypium*, synergidy; powstawanie cystern Golgiego z gładkiego retikulum endoplazmatycznego; ER — szorstkie retikulum endoplazmatyczne (schemat Jensena, 1965a). Ryc. 3. Brunatnice; powstawanie młodocianych postaci aparatu Golgiego (pęcherzyków) z retikulum endoplazmatycznego (ER) i z błony jądrowej (N); (schemat Boucka, 1965). — Ryc. 4. Merystem wierzchołkowy łodygi jęczmienia; przekształcanie się cystern Golgiego w wakuole (rysunek wg zdjęć z mikroskopu elektronowego, Marinos, 1963). — Ryc. 5. *Zea Mays*, komórki czepka; nietypowe postaci aparatu Golgiego: A — pod wpływem CO₂, B — pod wpływem KCN (schemat Whaley i wsp., 1964)

łyby się one w typowe cysterny Golgiego. Warto przypomnieć, iż zdaniem niektórych autorów (np. Whaley i wsp., 1960a i b) zewnętrzna warstwa błony jądrowej stanowi bezpośrednie przedłużenie retikulum endoplazmatycznego.

Frey-Wyssling i Mühlethaler (1965) za młodociane formy diktyosomu uważają zespoły koncentrycznych zamkniętych membran. Przekształcenie się ich w cysterny zachodzi wskutek pęknięcia leżących obok siebie membran i łączeniu się ich w wyniku czego powstaje cysterna. Schematy Frey-Wyssling i Mühlethaler przypominają obrazy przedstawione na tabl. V, ryc. 5, z tym że kolejność jest B — A.

Niektórzy badacze przypuszczają, że zwiększenie ilości struktur Golgiego w komórce może się odbywać drogą ich podziału (Buvat, 1958, 1963; Chardard, 1962; Drawert i Mix, 1963a; Mollenhauer, 1965). Podział ten zachodziłby drogą wydłużania cystern i ich poprzecznego podziału (por. tabl. I, ryc. 4).

W przeciwieństwie do cytowanych autorów, którzy powstawanie struktur Golgiego wiążą z różnymi systemami membranowymi komórki, Werz (1964) wyprowadza struktury Golgiego u *Acetabularia* (glonu jednokomórkowego) z pozbawionych struktur lamellarnych tzw. ciał perinuklearnych, tworzących się prawdopodobnie wewnątrz jądra. Ciała te są początkowo drobnoziarniste, pozbawione błony granicznej. Następnie w ich obrębie różnicują się lamelle, które przybierają formę typowych cystern Golgiego widocznych na terenie pozostałej, jeszcze nieróżnicowanej reszty ciała perinuklearnego (tabl. V, ryc. 1).

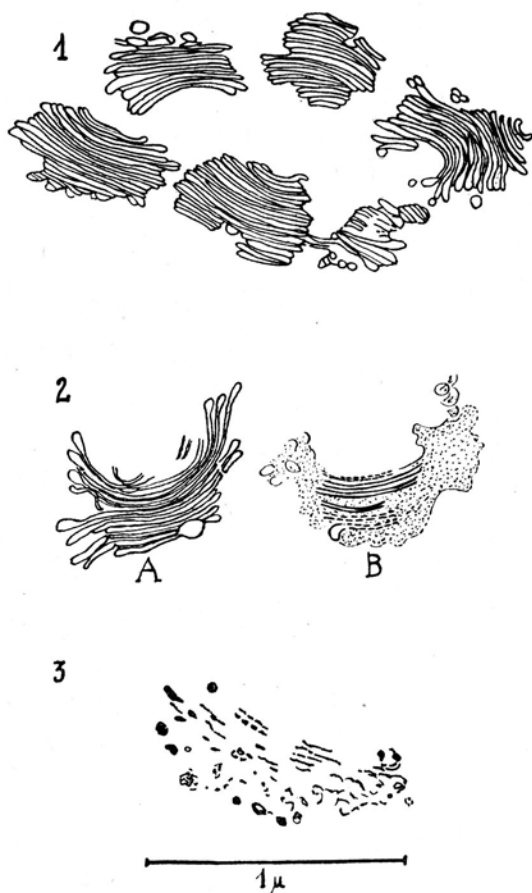
Powstawanie aparatu Golgiego u *Acetabularia* wydaje się być kontrolowane przez DNA jądrowy. W wyniku zablokowania aktywności genetycznej DNA przy pomocy aktynomycyny czyli zahamowania syntezy messenger-RNA (ref. Olszewska, 1965), nie tworzą się ani ciała perinuklearne, ani struktury Golgiego. Istniejące struktury Golgiego ulegają destrukcji (tabl. VI, ryc. 3).

W obecności puromycyny, która blokuje tylko syntezę białek, ciała perinuklearne pojawiają się w ilości podobnej, jak w materiale kontrolnym, ale na ich terenie nie powstają struktury lamellarne, stanowiące zaczątek cystern Golgiego. Efekt puromycyny jest odwracalny: w tydzień po przeniesieniu roślin do pożywki bez puromycyny pojawiają się typowe diktyosomy. Zaciemnianie roślin, powodujące spadek zawartości rybonukleoproteidów jądrowych, pociąga zmniejszenie ilości ciał perinuklearnych. W tych warunkach diktyosomy są nietypowe, przypominają wyglądem wczesne stadia różnicowania w obrębie ciał perinuklearnych. Brak w nich pęcherzyków i wakuol, co świadczy, iż są one nieaktywne (tabl. VI, ryc. 1). W komórkach bezjądrowych, w 7 dni po usunięciu jądra, obok normalnych struktur Golgiego spotyka się nietypowe, zawierające ogromną ilość cystern. Po zahamowaniu wzrostu fragmentów bezjądrowych diktyosomy ulegają destrukcji (tabl. VI, ryc. 2).

Na podstawie przytoczonych wyników Werz (1964) uważa, iż powstawanie cystern i ich zespołów — diktyosomów (pierwotnych — jego zdaniem — postaci aparatu Golgiego) jest kontrolowane przez jądro, przekazujące do cytoplazmy ciała perinuklearne. Następny etap — powstawanie lamelli w ciałach perinuklearnych — jest uwarunkowane obecnością specyficznych białek, które nie powstają wcale w wyniku działania puromycyny, a w ciemności pojawiają się w małych ilościach.

Tablica VI

Degeneracja struktur Golgiego u *Acetabularia* (rysunki wg zdjęć z mikroskopu elektronowego, Werz, 1964)



Ryc. 1. Struktury Golgiego w roślinach zaciemnianych przez 21 dni. — Ryc. 2. Struktury Golgiego w bezjądrowych fragmentach: A — 7 dni po usunięciu jądra, B — 21 dni po usunięciu jądra. — Ryc. 3. Rozpad struktur Golgiego w komórkach poddanych przez 12 dni działaniu aktynowycyny

Struktury Golgiego odznaczają się dużą labilnością. Ulegają one wyraźnym przekształceniom pod wpływem czynników chemicznych i fizycznych. Np. w obecności trucizn oddechowych brzoży cystern łączą się ze sobą, wskutek czego na przekroju optycznym widzi się zespół koncentrycznie ułożonych zamkniętych lamelli (tabl. V, ryc. 5). Podobne przemiany zachodzą w trakcie wirowania, pod wpływem siły odśrodkowej (Morré i Mollenhauer, 1964; Whaley i wsp., 1964). W ziarnach pyłku *Lobelia erinus* poddanych działaniu chloramfenikolu (antybiotyku hamującego syntezę białek, wskutek czego w cytoplazmie nagromadza się duża ilość wolnych

aminokwasów) diktyosomy wydzielają ogromne pęcherze. Obrazy te przypominają aktywne struktury Golgiego występujące w okresie dojrzewania ziaren pyłku (Dexheimer, 1966). W tym materiale zachowanie się struktur Golgiego jest zupełnie inne, niż w analogicznym doświadczeniu u *Acetabularia* w wypadku zahamowania syntezy białek jądrowych i cytoplazmatycznych (Werz, 1964).

Marinos (1963) zauważył w wierzchołku wzrostu łądygi u jęczmienia, w normalnych warunkach hodowli, rozdęcia brzeżnych cystern diktyosomu (tabl. V, ryc. 4). Spęcznienie to stopniowo się powiększa, doprowadzając do przekształcenia się cysterny w wakuolę. Wakuole takie początkowo zachowują charakterystyczne maczugowate wypustki, wskazujące na pochodzenie od cystern Golgiego.

W degenerującej cytoplazmie destrukcji ulega także aparat Golgiego. Przykładem mogą być bezjądrowe fragmenty *Acetabularia* (Werz, 1964) oraz periplazmodium u *Larix* (Mikulska i wsp., 1968). W pierwszym wypadku rozpadają się błony struktur Golgiego, bez uprzednich zmian kształtu cystern (tabl. VI, ryc. 3). W periplazmodium natomiast cysterny pęcznieją a następnie ulegają fragmentacji przekształcając się w pęcherzyki. Podobnie przebiega rozpad cystern Golgiego w różniących się komórkach floemu i ksylemu oraz w złuszczających się komórkach czepka u *Fagopyrum* (Hršel, 1965). Te różne obrazy degeneracji struktur Golgiego są zapewne związane z odmiennymi pierwotnymi przyczynami zamierania cytoplazmy.

Na obecnym etapie naszych wiadomości o budowie i funkcji struktur Golgiego w komórce roślinnej trzeba przyjąć, iż są one wyspecjalizowaną postacią układów membranowych komórki, przystosowaną do pobierania i gromadzenia (tj. odizolowania od cytoplazmy podstawowej) niektórych substancji, głównie zapewne cukrowców. W świetle dotychczasowych danych można wykluczyć syntezę białek na terenie struktur Golgiego, natomiast należy przypuścić, że w ich obrębie zachodzą pewne procesy związane z syntezą polisacharydów wchodzących w skład ściany komórkowej oraz śluzów polisacharydowych.

Powszechne występowanie struktur Golgiego i kierunkowe ich przemiany, stwierdzone w mikroskopie elektronowym, zachęca zapewne do możliwie wszechstronnych badań, których wyniki przyczynią się do wyjaśnienia aktualnie nasuwających się wątpliwości.

Panu dr Marianowi Smolińskiemu serdecznie dziękuję za wykonanie ilustracji.

Zakład Cytochemii Uniwersytetu Łódzkiego

LITERATURA

- Allen J. M., 1963. The properties of Golgi-associated nucleoside diphosphatase and thiamine pyrophosphatase. II. Electrophoretic separation and identification, *J. Histochem. Cytochem.* 11, 542.
- Berkaloff C., 1962. L'ultrastructure des globules iridescents de *Dictyota dichotoma*, *J. Micr.* 1, 313.
- Berkaloff C., 1963. Les cellules méristématiques d'*Himantalia lorca* S. F. Gray. Etude au microscope électronique, *J. Micr.* 2, 213.
- Berkaloff C., 1966. Observations sur l'organisation infrastructurale d'une Volvocale, *C. R. Ac. Sc. Paris*, 262, 1232.
- Bouck G. B., 1965. Fine structure and organelle associations in brown algae, *J. Cell Biol.* 26, 523.

- Bouck G. B., Cronshaw J., 1965, The fine structure of differentiating sieve tube elements, *J. Cell Biol.* 25, 79.
- Bouck G. B., Sweeney B. M., 1966, The fine structure and ontogeny of trichocysts in marine *Dinoflagellates*, *Protoplasma*, 61, 205.
- Buvat R., 1958. Recherches sur les infrastructures du cytoplasme dans les cellules du méristème apical des ébauches foliaires et des feuilles développées d'*Eloдея canadensis*, *Ann. Sc. Nat. Bot.* 11-e s., 19, 121.
- Buvat R., 1963. Electron microscopy of plant protoplasm. *Intern. Rev. Cyt.* 11, 41.
- Caro L. G., Palade G. E., 1964. Protein synthesis, storage and discharge in the pancreatic exocrine cell. An autoradiographic study, *J. Cell Biol.* 20, 473.
- Chardard R., 1962. Recherches sur les cellules-mères des microspores des Orchidées. Etude au microscope électronique, *Rev. Cyt. Biol. Vég.* 24, 1.
- Cronshaw J., Bouck G. B., 1965. The fine structure of differentiating xylem elements, *J. Cell Biol.* 24, 415.
- Dashek W. V., Rosen W. G., 1966. Electron microscopical localization of chemical components in the growth zone of lily pollen tubes, *Protoplasma*, 61, 192.
- Dexheimer J., 1965a. Sur les structures cytoplasmiques dans les tubes polliniques de *Lobelia erinus*, *C. R. Ac. Sci. Paris*, 260, 507.
- Dexheimer J., 1965b. Sur les structures cytoplasmiques dans les grains de pollen de *Lobelia erinus*, *C. R. Ac. Sci. Paris*, 260, 6963.
- Dexheimer J., 1966. Sur les modifications du réticulum endoplasmique des grains de pollen de *Lobelia erinus* (L.) traités par le chloramphénicol, *C. R. Ac. Sci. Paris*, 262, 853.
- Dominas H., Przełęcka A., Sarzała M. G., Taracha M., 1963, Alkaline phosphatase in the Golgi region of the intestinal epithelium of the frog, mouse and monkey fed with different diets, *Folia Histochem. Cytochem.* 1, 313.
- Drawert H., Mix M., 1962a. Zur Funktion des Golgi-Apparates in der Pflanzenzelle, *Planta*, 58, 448.
- Drawert H., Mix M., 1962b. Zur Frage von Struktur und Funktion des «Golgi-Apparates» in Pflanzenzellen, *Sitzber. Ges. Beförd. Naturwiss. Marburg*, 83—84, 361.
- Drawert H., Mix M., 1962c. Zur Frage der Identität von Karyoiden and Golgi-Apparat bei den Conjugaten, *Naturwiss.* 49, 353.
- Drawert H., Mix M., 1963a. Licht- und elektronenoptische Untersuchungen an Desmidiaceen. XI. Mitteilung: die Struktur von Nucleolus und Golgi-Apparat bei *Micrasterias denticulata* Breb. *Port. Acta Biol.* A, 7, 17.
- Drawert H., Mix M., 1963b. Elektronenmikroskopischen Studien an den Oberepidermiszellen der Schuppenblätter von *Allium cepa* L., *Protoplasma*, 57, 270.
- Drawert H., Ruffer-Bock U., 1964. Fluorochromierung von Endoplasmatischen Reticulum, Dictyosomen und Chondriosomen mit Tetracyclin, *Ber. dtsch. Bot. Ges.* 77, 440.
- Drum R. W., Pankratz H. S., 1964. Post mitotic fine structure of *Gomphonema parvulum*, *J. Ultrastr. Res.* 10, 217.
- Drum R. W., Pankratz H. S., 1965. Fine structure of an unusual cytoplasmic inclusion in the diatom genus, *Rhopalodia*, *Protoplasma*, 60, 141.
- Esau K., Gill R. H., 1965. Observations on cytokinesis. *Planta*, 67, 168.
- Falk H., 1962a. Beiträge zur Ultrahistologie der Wurzelspitze bei *Allium cepa*, *Protoplasma*, 55, 237.
- Falk H., 1962b. Zur Physiologie der Golgi-Apparate in der Wurzelhaube der Zwiebel, *Zeit. Naturforsch.* 17b, 862.
- Frey-Wyssling A., López-Saéz J. B., Mühlethaler K., 1964. Formation and development of the cell plate, *J. Ultrastr. Res.* 10, 422.
- Frey-Wyssling A., Mühlethaler K., 1965. Ultrastructural plant cytology with an introduction to molecular biology. Elsevier Publ. Comp., Amsterdam.
- Gabara B., 1965. Zagadnienie cytokinezy w oparciu o badania nad *Spirogyra* sp. i *Cladophora* sp., *Praca doktorska, Uniwersytet Łódzki*.

- Gabara B., 1967. Przebieg cytokinezy u *Spirogyra* sp. i *Cladophora* sp., Zeszyty Naukowe Uniw. Łódzkiego, s. II, N° 23, 113.
- Gabara B., 1967. Cytochemical observations on cytokinesis in pollen mother cells of *Tradescantia virginiana*, Acta Soc. Bot. Pol., 36, 359.
- Greenwood A. D., 1959. Observations on the structure of the zoospores of *Vaucheria*. II., J. Exptl. Bot., 10, 55.
- Hagedorn H., 1964. Die Feinstruktur der Hefezellen. I. Zellwand, Sporen, Cytoplasma, Endoplasmatisches Retikulum, Protoplasma, 58, 250.
- Hopwood D. A., Glauert A. M., 1960. The fine structure of the nuclear material of a blue-green alga, *Anabena cylindrica* Lemm., J. Bioph. Biochem. Cyt. 8, 813.
- Hršel I., 1965. Morphology and function of the Golgi apparatus, Biol. Plant. 7, 437.
- Jaworska H., 1963. Zagadnienie istnienia aparatu Golgiego w komórkach roślinnych. Wiad. Bot. 7, 145.
- Jensen W. A., 1965a. The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton, Am. J. Bot. 52, 238.
- Jensen W. A., 1965b. The ultrastructure and composition of the egg and central cell of cotton, Am. J. Bot. 52, 781.
- Juniper B. E., 1963. Origin of plasmodesmata between sister cells of the root tips of barley and maize J. Roy. Micr. Soc. 82, 123.
- Juniper B. E., Roberts R. M., 1966. Polysaccharide synthesis and the fine structure of root cells, J. Roy. Micr. Soc. 85, 63.
- Končarova-Magerova M. N., 1964. Der Einfluss der Vitalfarbung mit Neutralrot auf die Ultrastruktur der Pflanzenzellen, Electron Microscopy, Praha.
- Korohoda W., 1963. Błony plazmatyczne w komórce, Wiad. Bot. 7, 127.
- Kuff E. L., Dalton A. J., 1959. Biochemical studies of isolated Golgi membranes, Subcellular Particles, ed. T. Hayashi, The Ronald Press Comp., New York.
- Kwiatkowska M., Stęplewski Z., 1966. Cytochemical studies on the relation between the Golgi structures and chloroplasts in *Malva neglecta*, Folia Histochem. Cytochem. 4, 163.
- Larson D. A., 1965. Cytoplasmic fine structure in airborne pollen, Int. Arch. Allergy, 26, 127.
- Larson D. A., Lewis C. W., 1963. Pollen wall development in *Parkinsonia aculeata*, Grana Palynol. 3, 21.
- Ledbetter M. C., Porter K. R., 1963. A «microtubule» in plant cell fine structure, J. Cell Biol. 19, 239.
- Manton I., 1960. On a reticular derivate from Golgi bodies in the meristem of *Anthoceros*, J. Bioph. Biochem. Cyt. 8, 221.
- Manton I., 1964. Observations on the fine structure of the zoospore and young germling of *Stigeoclonium*, J. Exptl. Bot. 15, 399.
- Marinos N. G., 1963. Vacuolation in plant cells, J. Ultrastr. Res. 9, 177.
- Marquardt H., 1963. Elektronenoptische Untersuchungen über die Acsosporenbildung bei *Saccharomyces cerevisiae* unter cytologischem und cytogenetischem Aspekt, Arch. Mikrob. 46, 308.
- Meek G. A., Bradbury S., 1963. Localization of thiamine pyrophosphatase activity in the Golgi apparatus of a mollusc, *Helix aspersa*, J. Cell Biol. 18, 73.
- Mikulska E., 1964. Badania nad ultrastrukturą komórek liści *Clivia miniata* i *Bilbergia* sp. ze szczególnym uwzględnieniem chloroplastów, wyd. Uniwersytet Łódzki.
- Mikulska E., Rodkiewicz B., 1965. Fine structure of a developing embryo sac of *Lilium candidum*, Flora, 155, 586.
- Mikulska E., Wałek-Czernecka A., Żońnierowicz H., 1968. Ultrastruktura komórek wyścielających i periplasmodium u *Larix*, Acta Soc. Bot. Pol., w druku.
- Miller F. G., Palade E., 1964. Lytic activities in renal protein absorption droplets. An electron microscopical cytochemical study, J. Cell Biol. 23, 519.
- Mollenhauer H. H., 1965a. An intercisternal structure in the Golgi apparatus, J. Cell Biol. 24, 504.

- Mollenhauer H. H., 1965b. Transition forms of Golgi apparatus secretion vesicles, *J. Ultrastr. Res.* 12, 439.
- Mollenhauer H. H., Whaley W. G., Leech J. H., 1961. A function of the Golgi apparatus in outer root cap cells, *J. Ultrastr. Res.* 5, 193.
- Mollenhauer H. H., Whaley W. G., 1963 — An observation on the functioning of the Golgi apparatus, *J. Cell Biol.* 17, 222.
- Mollenhauer H. H., Morré D. J., 1966a. Tubular connections between dictyosomes and forming secretory vesicles in plant Golgi apparatus, *J. Cell Biol.* 29, 373.
- Mollenhauer H. H., Morré D. J., 1966b — Golgi apparatus and plant secretion, *Ann. Rev. Plant Physiol.* 17, 27.
- Moor H., Mühlethaler K., 1963. Fine structure in frozen-etched yeast cells, *J. Cell Biol.* 17, 609.
- Moore R. T., McAlear J. H., 1963. Fine structure of Mycota. 4. The occurrence of Golgi diktyosome in the fungus *Neobulgaria pura* (Fr.) Petrak, *J. Cell Biol.* 16, 131.
- Moré D. J., Mollenhauer H. H., 1964. Isolation of the Golgi apparatus from plant cells, *J. Cell Biol.* 23, 295.
- Northcote D. H., Pickett Heaps J. D., 1965. A function of the Golgi apparatus in polysaccharide-synthesis and transport in the root cap cells of wheat, cyt. wg Juniper i Roberts, 1966
- Novikoff A. B., Goldfischer S., 1961. Nucleoside diphosphatase activity in the Golgi apparatus and its usefulness for cytological studies, *Proc. Natl. Ac. Sci.* 47, 802.
- Olszewska M. J., 1960. Comparaison de l'incorporation de la méthionine ³⁵S et de la méthionine-méthyl ¹⁴C au cours de la formation du phragmoplaste, *Acta Soc. Bot. Pol.* 29, 743.
- Olszewska M. J., 1965. Informacyjny RNA i mechanizm regulowania aktywności genetycznej, *Wiad. Bot.* 9, 285.
- Olszewska M. J., Gabara B., Kwiatkowska M., Palczewska I., 1965. Recherches cytochimiques sur la présence de la thiamine pyrophosphatase dans cellules végétales, *Bull. Soc. Sc. Let. de Łódź, Cl. III*, 16, 5.
- Olszewska M. J., Gabara B., Stęplewski Z., 1966. Recherches cytochimiques sur la succession d'enzymes hydrolytiques, sur la présence de la thiamine pyrophosphatase et des polysaccharides au cours du développement de la plaque cellulaire, *Protoplasma*, 61, 60.
- Osińczak J., 1964. Electron microscopic localization of acid phosphatase and thiamine pyrophosphatase activity in hypothalamic neurosecretory cells of the rat, *J. Cell Biol.* 21, 35.
- Palczewska I., 1966. Über die Lokalisierung der Thiaminpyrophosphatase in den Hyphen von *Achlya* sp., *Acta Soc. Bot. Pol.* 34, 753.
- Peterson M., Leblond C. P., 1964. Synthesis of complex carbohydrates in the Golgi region, as shown by radioautography after injection of labelled glucose, *J. Cell Biol.* 21, 143.
- Poux N., 1963. Localisation de la phosphatase acide dans les cellules méristématiques de blé (*Triticum vulgare* Vill.), *J. Micr.* 2, 485.
- Rosen W. G., Gawlik S. R., Dashek W. V., Siegesmund K. A., 1964. Fine structure and cytochemistry of *Lilium* pollen tubes, *Amer. J. Bot.* 51, 61.
- Rosen W. G., Gawlik S. R., 1966. Fine structure of lily pollen tubes following various fixation and staining procedures, *Protoplasma* 61, 181.
- Rouillier C., Fauré-Fremiet E., 1958. Structure fine d'un flagellé Chryomonadien: *Chromulina psammobia*, *Exptl. Cell. Res.* 14, 47.
- Schnepf E., 1961a. Quantitative Zusammenhänge zwischen der Sekretion des Fangschleimes und den Golgi-Strukturen bei *Drosophyllum lusitanicum*, *Z. Naturforsch.* 16b, 605.
- Schnepf E., 1961b. Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen an Insektivoren-Drüsen über die Sekretion des Fangschleimes, *Flora*, 151, 78.
- Schnepf E., 1963. Golgi-Apparat und Sekretenbildung in den Drüsenzellen der Schleimgänge von *Laminaria hyperborea*, *Naturwiss.* 50,674.
- Schnepf E., 1964. Zur Cytologie und Physiologie pflanzlicher Drüsen. IV. Teil: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Septalnektarien, *Protoplasma*, 58,137.

- Sievers A., 1963a- Beteiligung des Golgi-Apparates bei der Bildung der Zellwand von Wurzelhaaren, *Protoplasma*, 56, 188.
- Sievers A., 1963b. Über die Feinstruktur des Plasmas wachsender Wurzelhaare, *Zeit. Naturforsch.* 18b, 830.
- Sievers A., 1964. Zur Feinstrukturanalyse pflanzlicher Zellen mit Spitzenwachstum, *Ber. dtsh. bot. Ges.* 77, 388.
- Sievers A., 1965a. Elektronenmikroskopische Untersuchungen am geotropische Reaktion. I. Über Besonderheiten im Feinbau der Rhizoide von *Chara foetida*, *Z. Pflanzenphys.* 53, 193.
- Sievers A., 1965b. Funktion des Golgi-Apparates in pflanzlichen und tierischen Zellen. In: Funktionelle und morphologische Organisation der Zelle. Sekretion und Exkretion, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York.
- Stęplewski Z., Olkowski Z., 1963. Cytochemical studies in the interrelation between lysosomes and the Golgi zone in uterine epithelium, *Bull. Ac. Pol. Sci. Ser. Biol.* 10, 495.
- Turner F. R., Whaley W. G., 1965. Intercisternal elements of the Golgi apparatus, *Science*, 147, 1303.
- Wachstein M. E., Meissel E., Falcon C., 1961. Histochemistry of thiolacetic acid esterase: a comparison with non-specific esterase and inhibitors on intracellular localization, *J. Histochem. Cytochem.* 9, 325.
- Wałek-Czernecka A., 1965. Histochemical demonstration of some hydrolytic enzymes in the spherosomes of plant cells, *Acta Soc. Bot. Pol.* 34, 573.
- Warszawsky H., Leblond C. P., Droz B., 1963. Synthesis and migration of proteins in the cells of the exocrine pancreas as revealed by specific activity determination from radioautographs, *J. Cell Biol.* 16, 1.
- Wertz G., 1964. Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Genese des Golgi-Apparates (Dictyosomen) und ihrer Kernabhängigkeit bei *Acetabularia*, *Planta*, 63, 366.
- Whaley W. G., Hilton H., Mollenhauer H. H., Kephart J. E., 1959. The endoplasmic reticulum and the Golgi structures in maize root cells, *J. Biochem. Biophys. Cyt.* 5, 501.
- Whaley W. G., Hilton H., Mollenhauer H. H., Leech J. H., 1960a. Some observations on the nuclear envelope, *J. Biochem. Biophys. Cyt.* 8, 233.
- Whaley W. G., Mollenhauer H. H., Leech J. H., 1960b. The ultrastructure of the meristematic cells, *Am. J. Bot.* 47, 401.
- Whaley W. G., Hilton H., Mollenhauer H. H., 1963. The Golgi apparatus and cell plate formation — a postulate, *J. Cell Biol.* 17, 216.
- Whaley W. G., Kephart J. E., Mollenhauer H. H., 1964. The dynamics of cytoplasmic membranes during development, in: Cellular membranes in development, M. Locke ed., 22-nd Symp. Soc. f. the Study of Development and Growth, Academic Press, New York and London.
- Yamashigi H., 1963. An electron microscopic examination of the cytoplasmic granules of *Hydrodictyon reticulatum*, *Cytologia*, 28, 225.