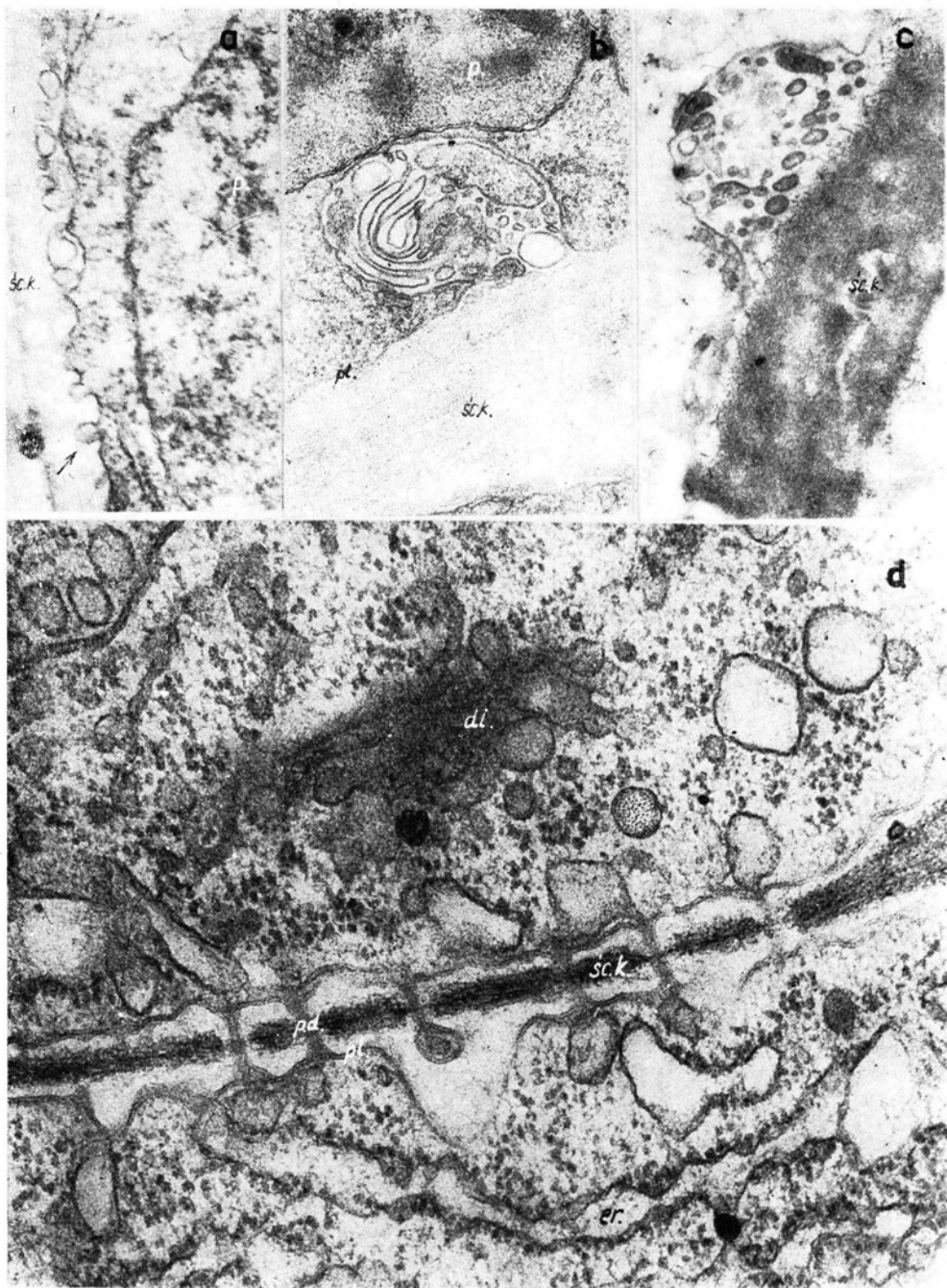


ADAM WOŹNY, FORTUNAT MŁODZIANOWSKI

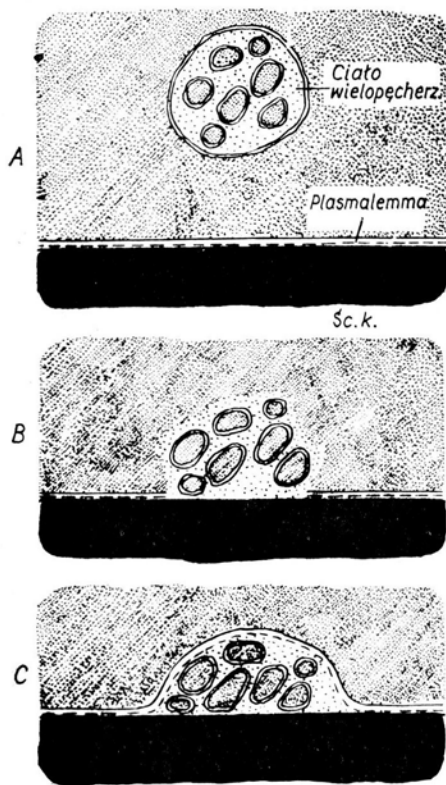
## STRUKTURY POGRANICZNE (LOMASOMY I PLAZMALEMMA SOMY)

W roku 1958 Girbardt odkrył w komórkach grzyba *Polysticus versicolor* w przestrzeni pomiędzy cytoplazmą i ścianą komórkową nie opisaną wcześniej strukturę submikroskopową, wyglądającą na elektronogramach jak zbiór licznych, drobnych i okrągłych tworów, które autor określił jako „pęcherzyki“. Znajdowały się one w zagłębieniach wytworzonych przez inwaginacje plazmalemmy. W trzy lata później Moore i McAlear (1961) opisali podobne struktury leżące między ścianą komórkową a plazmalemmą strzępek 9 gatunków grzybów różnych grup systematycznych. Opierając się na rozmieszczeniu tych tworów na pograniczu ściany komórkowej i plazmalemmy, autorzy ci zaproponowali dla nich termin „lomasomy“ (gr. *loma* — brzeg). Uważali oni, że lomasomy są właściwe tylko komórkom grzybów. Jednak już w kilka lat później typowe lomasomy złożone z rureczkowatych i pęcherzykowatych elementów opisano w różnicujących się komórkach koleoptyla owsa (Arrigoni i Rossi 1963, 1964). Później podobne do lomasomów twory znaleziono także w komórkach innych roślin wyższych, a mianowicie w komórkach mezofilu liścia pszenicy (Manocha i Shaw 1964), w zróżnicowanych komórkach haustorialnych kianianki (Tripodi 1967), w kulturze tkankowej mniszka (Bowes 1970). Autorzy niniejszej pracy obserwowali je w liściach jęczmienia, gdzie plazmalemma w pewnych miejscach odstając nieco od ściany komórkowej tworzyła swoiste „kieszenie“, zawierające nieliczne pęcherzyki różnej wielkości (ryc. 1a) oraz w liścieniach łubinu, gdzie „kieszenie“ były znacznie głębsze i zawierały oprócz pęcherzyków również podłużne przekroje rureczek (ryc. 1b); podobne, jeśli chodzi o wielkość, twory obserwowano w splątku *Funaria hygrometrica* (ryc. 1c, d) (Młodzianowski i Szweykowska 1971). Przestrzeń dookoła tych tworów jest przezroczysta dla elektronów, a ich zawartość, otoczona pojedynczą błoną, posiada w przybliżeniu taką samą gęstość, jaką posiada matriks cytoplazmatyczna.

Esau, Cheadle i Gill (1966) badali ultrastrukturę różnych typów różnicujących się komórek w żyłkach liści buraka i dyni. Stwierdzili oni, że obok typowych lomasomów zbudowanych z licznych pęcherzykowatych i rureczkowatych podjednostek znajdowało się tam dużo bardzo drobnych inwaginacji plazmalemmy, które od strony ściany komórkowej zawierały 1—2 elementów rureczkowatych lub pęcherzy-



Ryc. 1. Podobne do lomasomów twory we fragmentach: a — liście jęczmienia (*Hordeum vulgare*, „albina“). Strzałką oznaczono połączenie pęcherzyka z plazmalemą. Aldehyd glutarowy, OsO<sub>4</sub>, Epon, pow. ok. 30000; b — liścienia łubinu (*Lupinus luteus*). Aldehyd glutarowy, OsO<sub>4</sub>, Epon, pow. ok. 34 500; c — splećka mchu *Funaria hygrometrica*, hodowanego na pożywce organicznej w ciemności. Aldehyd glutarowy z aldehydem mrówkowym, OsO<sub>4</sub>, Epon, pow. ok. 27 200; d — pączka gametoforowego mchu *Funaria hygrometrica*, rosnącego na pożywce kinetynowej na świetle. OSO<sub>4</sub>, Epon, pow. ok. 100 000; er. — retikulum endoplazmatyczne; pl. — plazmalemma; pd. — plazmadesma; śc. k. — ściana komórkowa; p. — plastyd; di. — diktyosom



Ryc. 2. Diagram ilustrujący jedną z możliwości powstawania lomasomów w komórce roślinnej. śc. k. — ściana komórkowa. Wg Marchanta i Robardsa (1968)

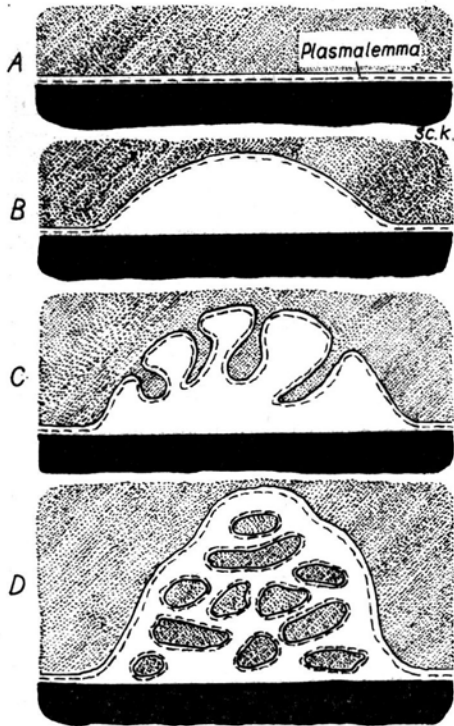
kowatych. Obserwowali również zwykle fałdy bez zawartości. Dla wszystkich tych utworów stosowali termin „boundary formations” (struktury pograniczne).

Daniłowa i in. (1968) zaproponowali, aby terminem utworzonym przez Esau i wsp. określać wszystkie struktury błoniaste, które na elektronogramach znajdują się na zewnątrz od plazmalemmy, niezależnie od tego, czy znajdują się w oddzielnych kieszeniach, czy nie.

Marchant i Robards (1968) określili wszystkie struktury pograniczne ogólnym terminem „paramural body”, niezależnie od ich pochodzenia. Te struktury podzielono na dwie klasy w oparciu o pochodzenie:

- a. lomasomy — tworzące się z błon wewnątrzprotoplastowych,
- b. plazmalemmasomy — tworzące się z plazmalemmy (ryc. 2 i 3).

Heath i Greenwood (1970) nazywają lomasomami pęcherzyki otoczone błoną, rozmieszczone na zewnątrz od plazmalemmy w przestrzeni pomiędzy ścianą komórkową i plazmalemmą, a plazmalemmasomami błoniaste kieszenie tworzące się przez wpuklanie się plazmalemmy do wnętrza protoplastu w wyniku nadmiernego jej wzrostu, wraz z zawartymi w nich utworami.

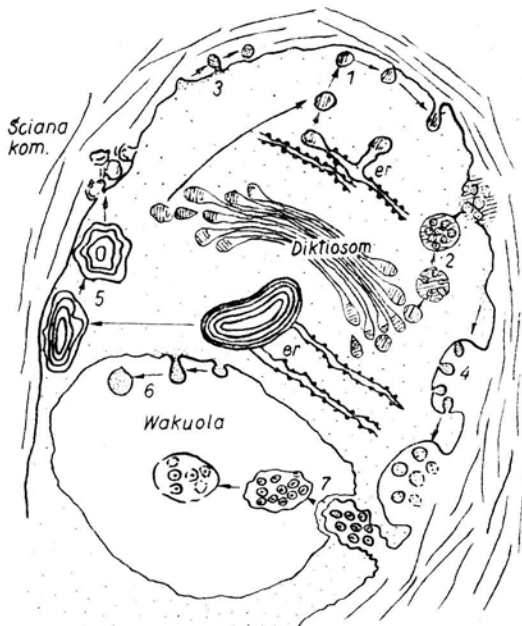


Ryc. 3. Diagram ilustrujący jedną z możliwości powstawania plazmalemmasomów w komórce roślinnej śc. k. — ściana komórkowa. Wg Marchanta i Robardsa (1968)

Autorzy niniejszej pracy przyjmują w dalszej części artykułu za Esau i wsp. dla wszystkich struktur błoniastych znajdujących się na zewnątrz od plazmalemmy nazwę struktury pograniczne.

W odniesieniu do pochodzenia i funkcji struktur pogranicznych wysuwano różne przypuszczenia. Moore i McAlear (1961) oraz Moore (1965) podtrzymywali hipotezę o wydzielniczym charakterze struktur pogranicznych; wg nich pęcherzyki budujące te struktury powstają w głębi komórki, przemieszczają się do plazmalemmy i przechodzą przez nią. Hipoteza ta została rozwinięta w pracach Wilsenacha i Kessela (1965) oraz Marchanta i in. (1967); wyrazili oni pogląd, że źródłem tworzenia się tych pęcherzyków w głębi cytoplazmy są diktiosomy lub elementy retikulum endoplazmatycznego (ER). Marchant i in. (1967) uważają, że elementy ER tworzą ciała wielopęcherzykowe wędrujące do plazmalemmy i uwalniające swoją zawartość przez tworzące się w niej pory. Błona otaczająca ciała wielopęcherzykowe wbudowuje się do plazmalemmy, w rezultacie czego tworzą się drobne kieszonki z pęcherzykami.

Robards i Kidwai (1969) w przeglądowej pracy na temat udziału różnych struktur pęcherzykowatych w tworzeniu ścian różnicujących się elementów ksylemu wyrazili pogląd, że w różnicującym się ksylemie wzrost ściany komórkowej może się dokonywać dzięki włączaniu w obszar ściany komórkowej zawartości

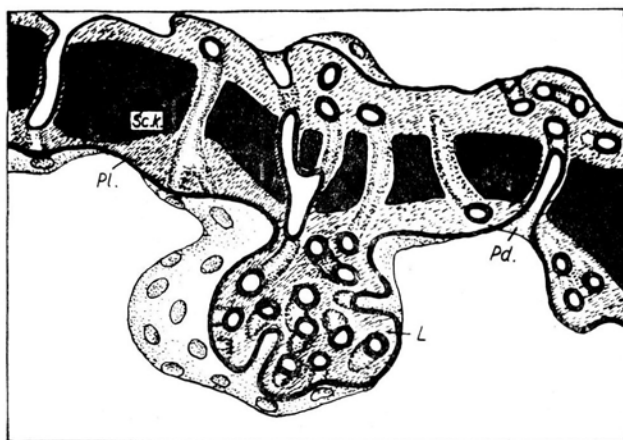


Ryc. 4. Diagram obrazujący pewne procesy występujące w różnicujących się komórkach ksylemu (nie rysowano w skali). 1 — włączanie pęcherzyków pochodzących z retikulum endoplazmatycznego lub z diktiosomu do ściany komórkowej; 2 — inwaginacja pęcherzyków pochodzenia diktiosomalnego w formę ciała wielopęcherzykowego zawierającego tak cytoplazmatyczne, jak i diktiosomalne substancje, które są wbudowywane do ściany; 3 — uwypuklenie się plazmalemy przenoszącej materiał na zewnątrz komórki; 4 — wnikięcie na teren cytoplazmy plazmalemy i kolejne uwypuklenie się jej w formę plazmalemmasomów; 5 — tworzenie się ciał mielinopodobnych z retikulum endoplazmatycznego; 6 — inwaginacja tonoplastu i przemieszczenie materiału cytoplazmatycznego do wakuoli; 7 — przemieszczanie się ciała wielopęcherzykowego do wakuoli z przestrzeni między ścianą komórkową a plazmalemą; er — retikulum endoplazmatyczne. Wg Robardsa i Kidwai (1969)

pęcherzyków pochodzących z diktiosomów bądź z retikulum endoplazmatycznego. Pęcherzyki pochodzenia diktiosomalnego mogą także tworzyć drogą inwaginacji ciała wielopęcherzykowe („multivesicular bodies“) wędrujące do plazmalemy i zlewające się z nią. We wroście ściany komórkowej biorą również udział przenikające przez plazmalemę pojedyncze pęcherzyki w postaci lomasomów, jak również plazmalemmasomy tworzące się przez wpuklenie plazmalemy do wnętrza ściany komórkowej oraz ciała mielinopodobne pochodzące z er (ryc. 4).

Inną hipotezę dotyczącą funkcji struktur pogranicznych (lomasomów) przedstawili Manocha i Shaw (1964). Znaleźli oni lomasomy w dojrzałych komórkach odpornego na rdzę gatunku *Triticum dicoccum*, a nie stwierdzili ich w komórkach podatnego na rdzę gatunku *T. compactum*. Przypuszczają więc, że za pomocą lomasomów odporne formy dokonują usunięcia infekcji przenikającej do komórki.

Natomiast Girbardt (1961) wysunął po raz pierwszy hipotezę, wg której struktury pograniczne tworzą się na powierzchni protoplastu drogą odsznurowania się od plazmalemy przy odsuwaniu się jej od ściany komórkowej. Obrazy, które



Ryc. 5. Przestrzenny obraz struktur pogranicznych (schemat). Pl. — plazmalemma, śc. k. — ściana komórkowa, l — lomasom, pd. — plazmodema. Wg Daniłowej i in. (1968)

mogłyby potwierdzić tę hipotezę, obserwowali również autorzy niniejszej pracy w liściach jęczmienia (ryc. 1b).

Swoistą modyfikacją hipotezy Girbardta jest doniesienie o naturze tworów pogranicznych, przedstawione przez Eymé (1967). Kieszonkę, w której rozmieszczone są struktury pograniczne, nazywa on „błoniastym pęcherzykiem“ uważając, że tworzy się on w rezultacie inwaginacji plazmalemy. Podjednostki zaś wypełniające pęcherzyk i posiadające w badanych przez niego obiektach charakter rureczek (nazywanych przez niego „trabekulami“) uważa za przedłużenie plazmodesmu.

Daniłowa i in. (1968) uważają, że podjednostki struktur pogranicznych („lomasomów“) posiadające na elektronogramach charakter pęcherzyków i rureczek otoczonych błoną elementarną nie są strukturami odizolowanymi od peryferycznej części cytoplazmy, a stanowią przekroje wypustek peryferycznej cytoplazmy otoczonych an całą przestrzeń plazmalemmą (ryc. 5). Wypustki te wyglądają różnie w zależności od kąta, pod jakim przejdzie przekrój, a także od kierunku, rozmiaru i kształtu samej wypustki. Elektronogramy, na których jest widoczna łączność wypustek z resztą cytoplazmy, są rzadkie, a to dlatego, że przekrój musi w takim przypadku przejść równoległe do jej długiej osi i równocześnie prostopadle do plazmalemy w tym miejscu, gdzie od niej odchodzi wypustka (ryc. 1a).

Grun (1963) badając właściwości plazmalemy w komórce wierzchołka korzenia ziemniaka stwierdził, że plazmalemma może tworzyć nie tylko inwaginacje do wnętrza protoplastu, ale i wypustki w przestrzeń utworzoną przez te inwaginacje, przy czym przekroje tych wypustek posiadają charakter pęcherzyków otoczonych plazmalemmą.

Newcomb i Bonnett (1965) u rzodkiewki i Frey-Wyssling (1965) w komórkach korzeni rącznika obserwowali także rureczkowate wypustki cytoplazmy. Daniłowa i in. (1968) wiążą powstawanie struktur pogranicznych z plazmodesmami (tj. wypustkami cytoplazmy, ograniczonymi plazmalemmą i wg niektórych zawie-

rającymi niekiedy er). Struktury pograniczne powstają wg Daniłowej w rezultacie niezgodnego wzrostu sąsiednich komórek, a także w efekcie plazmolizy powodującej wydłużanie się plasmodesm i odstawanie od ściany komórkowej sąsiadujących odcinków plazmalemy. Na przekroju taki fragment cytoplazmy z plazmodesmami odpowiadający porowatemu polu w ścianie komórkowej posiada charakter typowej struktury pogranicznej (ryc. 1d).

Struktury pograniczne wiąże z plazmodesmami także Ehrlich i wsp. (1968). Jednak nie wszystkie struktury pograniczne ze względu na swoje wymiary i morfologię mogą być identyfikowane z plazmodesmami. Wiadomo, że cytoplazma może tworzyć wypustki różnego rodzaju, również znacznie większe od plazmodesm.

Tworzenie zakładek czy wypustek przez peryferyczną cytoplazmę jest uwarunkowane najprawdopodobniej nie tylko koniecznością zachowania całości plazmalemy przy zmianie objętości i konfiguracji komórki, ale także innymi cechami jej działalności, wymagającymi dużej aktywności powierzchni cytoplazmy. Wiadomo bowiem, że w plazmalemie oraz w pogranicznej warstwie protoplastu dokonują się liczne procesy enzymatyczne, związane z transportem substancji, z końcowymi etapami syntezy substancji budujących ścianę komórkową, itp.

Jak z przedstawionego wyżej przeglądu literatury dotyczącej struktur pogranicznych wynika, utwory te stosunkowo niedawno znalezione w komórce wymagają jeszcze dalszych szczegółowych badań. Badania te pozwolą precyzyjnie określić ich strukturę i funkcje.

Autorzy dziękują Pani Prof. A. Szweykowskiej za krytyczne uwagi w trakcie przygotowania niniejszego artykułu.

*Zakład Botaniki Ogólnej Uniwersytetu im. A. Mickiewicza w Poznaniu*

#### LITERATURA

- Arrigoni O. and Rossi G., 1963. *I lomasomi: loro probabili rapporti con la crescita per distensione della parete cellulare*. Giorn. Bot. Ital. 70, 476—481.
- Arrigoni O., Rossi G., 1964. *Observazioni sulla morfologia de lomasomi*. Giorn. Bot. Ital. 71.
- Bowes B. G., 1970. *Preliminary observations on organogenesis in Taraxacum officinale tissue cultures*. Protoplasma 71, 197—202.
- Daniłowa M. F., Wasilew A. E., Mirosławow E. A., 1968. *O prirodie tak nazywajemych lomasom i niekotorych osobiennościach strojenia powierchnosti protoplasta rastitelnykh kletok*. Bot. Zur. 53, 1543—1558.
- Ehrlich M. A., Schafer J. F. and Ehrlich H. G., 1968. *Lomasomes in wheat leaves infected by Puccinia graminis and P. recondita*. Can. J. Bot. 46.
- Esau K., Cheadle V. I. and Gill R. H., 1966. *Cytology of differentiating tracheary elements. II Structures associated with cell surfaces*. Amer. J. Bot. 53, 765—771.
- EyméJ., 1966. *Infrastructure des constituants cellulaires des tissus excreteurs de nectaires floraux*. J. Microsc. 5.
- Frey-Wyssling A. and Mühlethaler K., 1965. *Ultrastructural plant cytology*. Elsevier Publishing Company Amsterdam — London — New York.
- Girbardt M., 1958. *Ueber die Substruktur von Polystictus versicolor L.* Arch. Microbiol. 28, 255—269.
- Girbardt M., 1961. *Licht-und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Polystictus versicolor. II Die Feinstruktur von Grundplasma und Mitochondrien*. Arch. Microbiol. 39, 351—359.

- Grun P., 1963. *Ultrastructure of plant and vacuolar membranes*. J. Ultrastruct. Res. 9, 108—208.
- Heath I. B. and Greenwood A. D., 1970. *The structure and formation of lomasomes*. J. Gen. Microbiol. 62, 129—137.
- Manocha M. S. and Shaw M., 1964. *Occurrence of lomasomes in mesophyll cells of „Khapli“ wheat*. Nature, 203, 1402—1403.
- Marchant R., Peat A. and Banbury G. H., 1967. *The ultrastructural basis of hyphal growth*. New Phytol. 66, 623—629.
- Marchant R., Robards A. W., 1968. *Membrane systems associated with the plasmalemma of plant cells*. Ann. Bot. 32, 457—471.
- Młodzianowski F. and Szweykowska A., 1971. *Fine structure of kinetin—treated protonema and kinetin induced gametophore buds in Funaria hygrometrica*. Acta Soc. Bot. Pol. 40:549—554.
- Moore R. T. and McAlear J. H., 1961. *Fine structure of mycota. V. lomasomes — previously uncharacterized hyphal structures*. Mycologia 53, 194—200.
- Moore R. T., 1965. *The ultrastructure of fungal cells*. [W] *The Fungi*, vol. I. eds. G. C. Ainsworth and A. S. Sussman, 95—118, Academic Press, New York.
- Newcomb E. H. and Bonnett H. T., 1965. *Cytoplasmic microtubules and wall microfibril orientation in root hairs of radish*. J. Cell Biol. 27, 575—589.
- Robards A. W. and Kidwai Parveen, 1969. *Vesicular involvement in differentiating plant vascular cells*. New Phytol. 68, 343—349.
- Tripodi G., 1967. *Una struttura comparabile con i lomasomi nelle cellule austoriali di Cuscuta pentagona Engelm.* Giorn. Bot. Ital. 101.
- Wilsenach R. and Kessel M., 1965. *The role of lomasomes in wall formation in Penicillium vermiculatum*. J. Gen. Microbiol. 40, 401—404.