

ADAM WOŹNY, FORTUNAT MŁODZIANOWSKI

POGLĄDY NA ULTRASTRUKTURĘ PLAZMODESM

U wielokomórkowych organizmów roślinnych zachowany jest wzajemny kontakt protoplastów poszczególnych komórek poprzez pasma cytoplazmy przechodzące przez otwory w ścianie komórkowej. Te ciągi plazmatyczne łączące ze sobą sąsiednie komórki odkryte zostały w r. 1879 przez Tangla, a nazwane w 1882 r. przez Strasburgera plazmodesmami (gr. «desmos» — związek, wstęga).

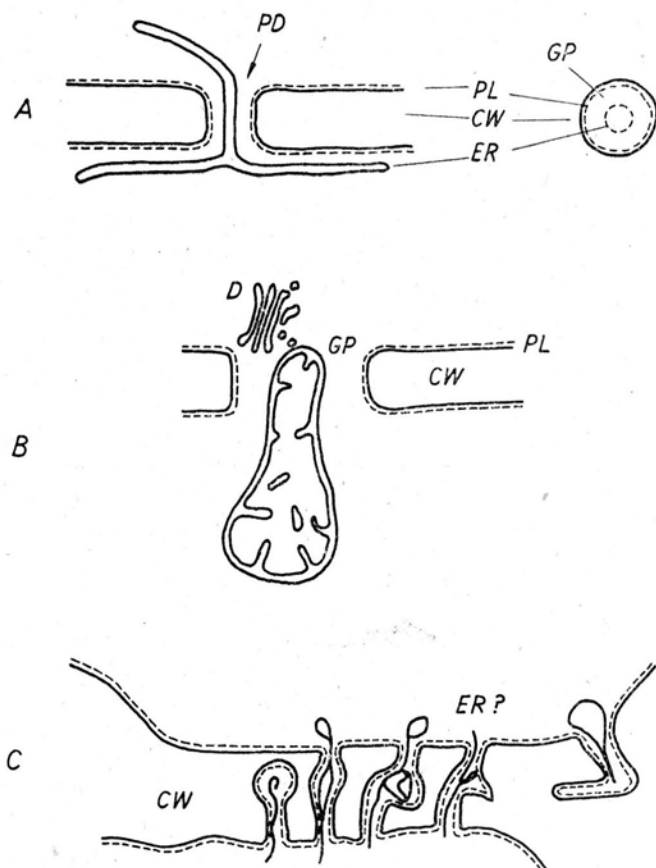
Zgodnie z Weilingiem (1965) należy odróżniać plazmodesmy w wąskim tego słowa znaczeniu od plazmodesm w szerokim znaczeniu. Plazmodesmy w wąskim tego słowa znaczeniu są to połączenia cytoplazmatyczne o wymiarach 20—60 nm. Występują one w różnych rodzajach komórek, jak np. merystematycznych (Strugger 1957a, 1957b, Sitte 1958, Whaley i in. 1960, Buvat 1958), miękiszowych (Krull 1960, Buvat 1960), młodych komórkach ksylemu (Esau i in. 1966), endodermy (Helder i Boerma 1969), w splątku mchu (Młodzianowski i Szweykowska 1971, ryc. 6A, B i C), w komórkach glonów (Picket-Heaps 1967, Fraser i Gunning 1969).

Zdaniem Clowesa i Junipera (1968) widoczne w mikroskopie świetlnym połączenia cytoplazmatyczne o średnicy ok. 0,2 μm nazwane przez nich makroplazmodesmami stanowią pęczki wąskich, o wymiarach 25 nm plazmodesm w ścisłym tego słowa znaczeniu (wg Clowesa i Junipera — mikroplazmodesm). Tego typu struktury znajdują się np. w pierwotnych polach jamkowych (ryc. 1C).

Plazmodesmy w szerokim tego słowa znaczeniu określane jako «kanały» («channels» — Heslop-Harrison 1964, «Plasmakanäle» — Weiling 1965), posiadają wymiary przekraczające często 1 μm , a oprócz cytoplazmy podstawowej zawierają retikulum endoplazmatyczne (ER), mitochondria i inne struktury. «Kanały plazmatyczne» występują np. między komórkami macierzystymi pyłku w czasie I profazy mejotycznej (ryc. 1A i B).

W niniejszym artykule autorzy pragną przedstawić poglądy na budowę plazmodesm, przy czym terminem tym określają jedynie plazmodesmy w ścisłym tego słowa znaczeniu wg Weilinga (1965). Ich liczba, np. w jednej ścianie stycznej komórki endodermy korzeni wynosi 20000—30000 (Hedler i Boerma 1969).

W przeliczeniu na $100 \mu\text{m}^2$ powierzchni ściany wg Zieglera i Rucka (1967) jest ich 5000—6000, wg Struggera (1957) 600—700, wg Krulla (1960) 60—240. Tak wielkie różnice wynikają z tego, że cytowane dane dotyczą różnych typów tkanek. Liczba plazmodesm przypadająca na powierzchnię ściany zmniejsza się stopniowo w czasie elongacyjnego wzrostu komórek, ponieważ po uformowaniu się ściany komórkowej zdaniem Junipera (1963) plazmodesm nie przybywa. Wg tego autora w czasie różnicowania się komórek czapeczki korzeniowej liczba plazmodesm zmniejsza się z $450/100 \mu\text{m}^2$ w ścianie komórki merystematycznej



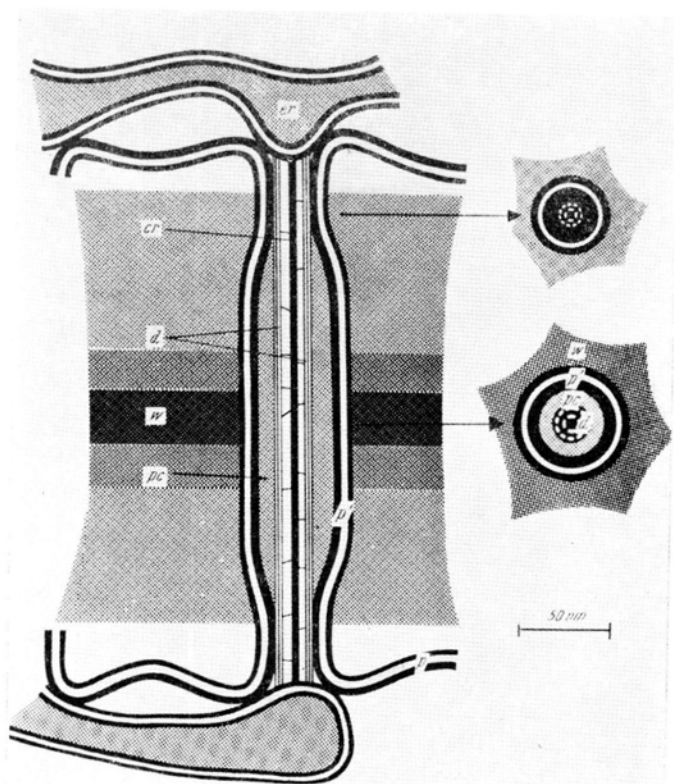
Ryc. 1. Rodzaje połączeń międzykomórkowych: A — plazmodesma z ER przechodzącym przez por w ścianie komórkowej. Wg Frey-Wysslinga i Mühlethaler (1965). PD — plazmodesma, PL — plazmalemma, CW — ściana komórkowa, ER — retikulum endoplazmatyczne, CP — cytoplazma podstawowa, B — kanał cytoplazmatyczny z mitochondrium i diktiosomem w komórce macierzystej pyłku (rysunek schematyczny na podstawie fotografii — Weiling 1965). CW — ściana komórkowa, CP — cytoplazma podstawowa, D — diktiosom, M — mitochondrium, PL — plazmalemma, C — pierwotne pole jamkowe w ścianie owocu *Capsicum annum*. Poszczególne mikroplazmodesmy (widoczne w mikroskopie elektronowym) tworzą wiązkę — makroplazmodesmę (widoczną w mikroskopie świetlnym). Wg elektronogramu Clowesa i Junipera (1968). [CW — ściana komórkowa, ER — retikulum endoplazmatyczne

do $81/100 \mu\text{m}^2$ w komórkach peryferycznych czapeczki. Możliwość zwiększania się liczby plazmodesm w różnych stadiach rozwoju komórki postulowana jest przez Krulla (1960), który uważa, że plazmodesmy mogą się podłużnie dzielić. Średnica plazmodesm leży poniżej zdolności rozdzielczej mikroskopu świetlnego. Dla ich przekroju podaje się różne wymiary. Wg Struggera (1957) w merystemach korzeni *Allium cepa* ich średnica wynosiła 30—40 nm. Krull (1960) w wierzchołkach łodyg *Viscum* opisuje plazmodesmy o średnicy 10—15 nm, a Buvat (1960) o średnicy 20 nm w miększu powstających wiązek przewodzących Cucurbita (20 nm). Większe wartości podaje się dla w pełni zróżnicowanych komórek somatycznych, np. u *Viscum* do 50 nm (Krull 1960), a w komórkach gruczołowych *Drosophyllum* ok. 35 nm. Małe rozmiary i rozmieszczenie plazmodesm w różnych płaszczyznach wewnątrz ściany komórkowej bardzo utrudniają badanie mikroskopowo-elektronowe. Jest to jedna z najistotniejszych przyczyn istnienia różnych poglądów na ultrastrukturę plazmodesm. Wg najszerszej reprezentowanej koncepcji (Frey-Wyssling i Mühlethaler 1965; Buvat 1969; Kollmann i Dörr 1969; Northcot 1968 i in.) plazmodesmy składają się z dwu błon otaczających bardzo wąską przestrzeń w ścianie komórkowej. Zewnętrzna błona odpowiada plazmalemie, powstającej z błon pęcherzyków diktyosomalnych w pierwszym etapie rozwoju ściany komórkowej, podczas gdy błona wewnętrzna jest błoną ER. Pomiędzy tymi dwiema błonami znajduje się cienka warstwa cytoplazmy podstawowej (ryc. 1A i 7). Mankamentem tej hipotezy jest słabe udokumentowanie budowy centralnej części plazmodesmy (rdzeń, ER?). Chociaż bowiem ciągłość ER w późnym stadium formowania się przegrody pierwotnej jest wyraźna (np. Buvat 1969 str. 109), to do tej pory nie opublikowano elektronogramu w pełni wykształconej plazmodesmy, przez którą wyraźnie przebiegałby odcinek ER. Badania Robardsa (1968) nad plazmodesmami promieni rdzeniowych we wtórnym ksylemie wykazały że dane, wg których światło plazmodesmy posiada strukturę odpowiadającą mikrotubulom cytoplazmatycznym a nie retikulum endoplazmatycznemu. Dla określenia jej zastosował nowy termin «desmotubule». Opierając się na wynikach mikroskopowo-elektronowych, Robards (1968) skonstruował model plazmodesmy (ryc. 2 i 9A i B), który uwzględnił ciągłość plazmalemy i koncepcję desmotubul. ER na modelu zbliża się z obu stron do końców plazmodesmy nie wnikając do jej wnętrza, w którym znajduje się desmotubula okalająca gęsty dla elektronów centralny pręt. Model ten nie wyjaśnia jednak w jaki sposób plazmodesmy mogą funkcjonować w transporcie wewnątrzkomórkowym. Wynika z niego, że w wykształconej plazmodesmie bezpośredni strukturalny kontakt między ER a desmotubulami nie istnieje. Jeżeli nawet przyjąć, że cysterna ER byłaby otwarta i łączyła sąsiadujące komórki, wtedy tzw. «centralny pręt» działałby jako bariera dla transportu. Z drugiej strony wiadomo, że w czasie formowania przegrody pierwotnej ciągłość ER między komórkami jest zachowana. Wykrycie pewnych aktywności enzymatycznych charakterystycznych dla ER, np. kwaśnej fosfatazy (Robards i Kidwai 1969) w wykształconej plazmodesmie, przemawia również za powiązaniem tych struktur. Jeżeli jednak przyjąć, że desmotubule są kontynuacją ER, lecz o zmodyfikowanej strukturze, to należy uwzględnić to, że błony ER posiadają grubość ok. 8 nm,

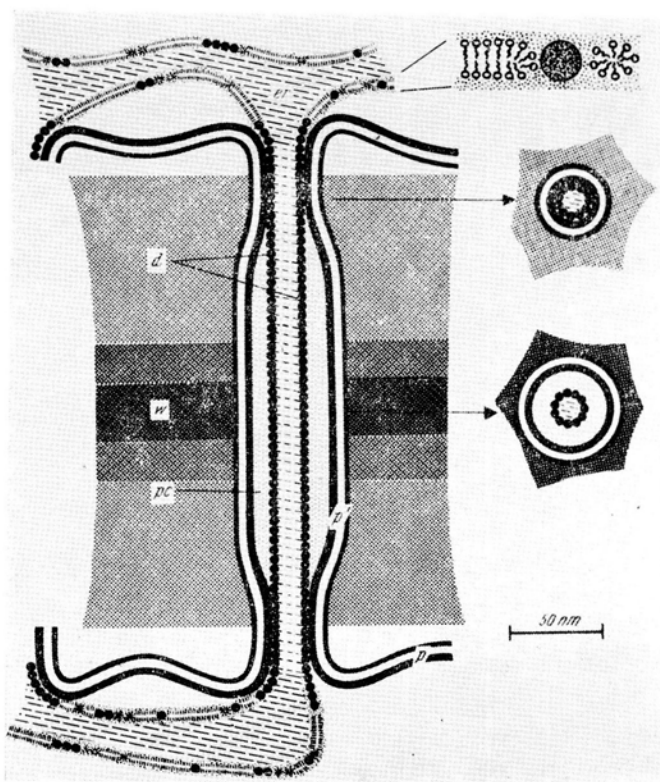
podczas gdy ścianka desmotubuli wydaje się posiadać strukturę globularnych podjednostek o wymiarach znacznie mniejszych (Robards 1968). Współczesne poglądy na strukturę błony komórkowej dopuszczają jednak powszechnie możliwość poszerzenia koncepcji bimolekularnych warstw o koncepcję zmieniających się kolejno obszarów zawierających globularne podjednostki lipidowe i białkowe o średnicy ok. 4 nm (patrz np. Lucy 1964, Glauert 1968). W tych globularnych elementach błony można doszukać się struktur analogicznych pod względem wymiarów, kształtu i składu do podjednostek budujących mikrotubule. Na zagadnienie to zwrócono ostatnio większą uwagę dzięki pracy Mazia i Ruby'ego (1968), którzy wykazali istnienie istotnych podobieństw między białkami różnego pochodzenia, szczególnie jeśli chodzi o rodzaj wiązań. Nietrudno więc wyobrazić sobie cząsteczkę białkową będącą podjednostką wspólną dla błon ER i desmotubuli, a wtedy ciągłość ER, w zmodyfikowanej formie, z komórki do komórki poprzez plazmodesmy jest całkowicie możliwa. Poza tym, ściśle powiązanie między błonami ER a mikrotubulami w komórce jest możliwe. Sugerowano, że ER może działać jako miejsce polimeryzacji dla podjednostek mikrotubul (Burgess i Northcote 1968). Zakładając, że desmotubule zapewniają ciągłość między cysternami ER przylegających komórek, a tzw. «centralny pręt» może być artefaktem, skonstruowano inny model plazmodesmy (Robards 1971) — ryc. 3. Ten nowy model zakłada możliwość przekształcania się błony ER w desmotubule na obszarze plazmodesmy. Inne wyjaśnienie pochodzenia desmotubul, np. z mikrotubul fragmoplastu zatrzymanych w czasie cytokinezy w płaszczyźnie zakładania się ściany pierwotnej, jest zdaniem Robardsa (1971) mało prawdopodobne.

Tak więc zgodnie z poglądami Robardsa (1971) ciągłość nie zmienionego strukturalnie ER poprzez plazmodesmy jest zachowana jedynie we wczesnym stadium tworzenia ściany (ryc. 4A), później ciągłość ta utrzymuje się nadal, jednak w zmodyfikowanej formie (ryc. 4B, 3). Niekiedy plazmodesmy posiadają wewnątrz ściany środkowy węzeł (Krull 1960), który stanowi fragment niezmodyfikowanego odcinka ER. Wtedy jednak por w środkowej części ściany jest zwykle szerszy (ryc. 4C). Możliwe są również rozgałęzienia plazmodesm (Kolmann i Schumacher 1962 i 1963, Clowes i Juniper 1968) — ryc. 4D. Za istnieniem odcinków ER w pewnego typu plazmodesmach przemawiają reakcje wykazujące specyficzną dla jego cystern aktywność enzymatyczną (Robards i Kidwai 1969).

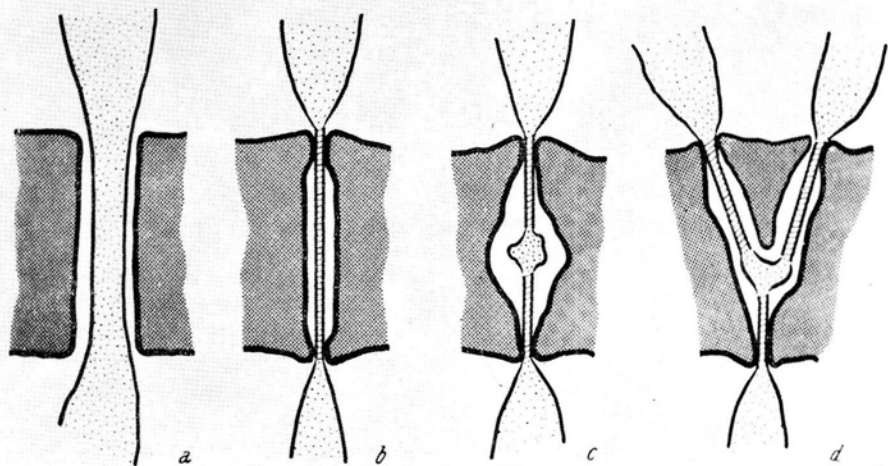
Fraser i Gunning (1969) przedstawili odmienny od proponowanego przez Robardsa typ plazmodesmy występujący u nitkowatej zieleńcy *Bulbochaete hiloensis*. Plazmodesmy tej zieleńcy nie zawierają ER jak i jego pochodnych. Utworzone są z plazmalemy w kształcie cylindra zwężonego na końcach do 10 nm. Średnica cylindra w środkowej części wynosi 40—45 nm. Jego powierzchnia od wewnątrz wyłożona jest gęsto ułożonymi cząsteczkami o charakterystycznym spiralnym układzie (ryc. 5 i 8). Te cząsteczki posiadają jasny rdzeń i pod tym względem przypominają cząsteczki lipoproteidowe obserwowane w tylakoidach chloroplastów (Weier i Benson 1967). Można doszukać się również pewnego podobieństwa do modelu Robardsa (1971) — ryc. 3, chociaż występują tutaj wyraźne różnice



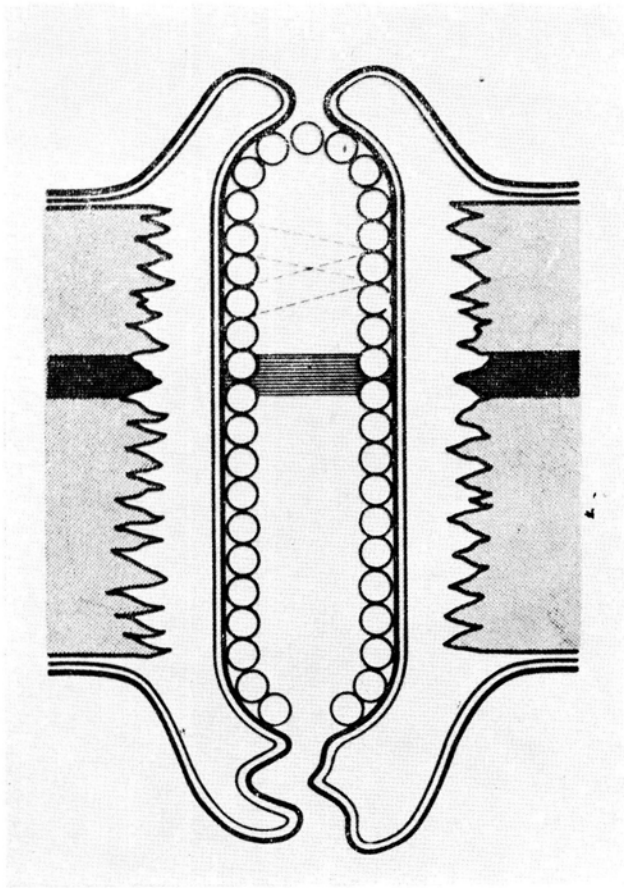
Ryc. 2. Rysunek schematyczny przedstawiający pojedynczą plazmodesmę na przekroju podłużnym i na przekrojach poprzecznych. Wg Robardsa (1968). cr — pręt centralny, d — desmotubula, er — retikulum endoplazmatyczne, p — plazmalemma, p' — plazmalemma wewnątrz kanału plazmodesmy, pc — przestrzeń plazmodesmalna, w — ściana komórkowa



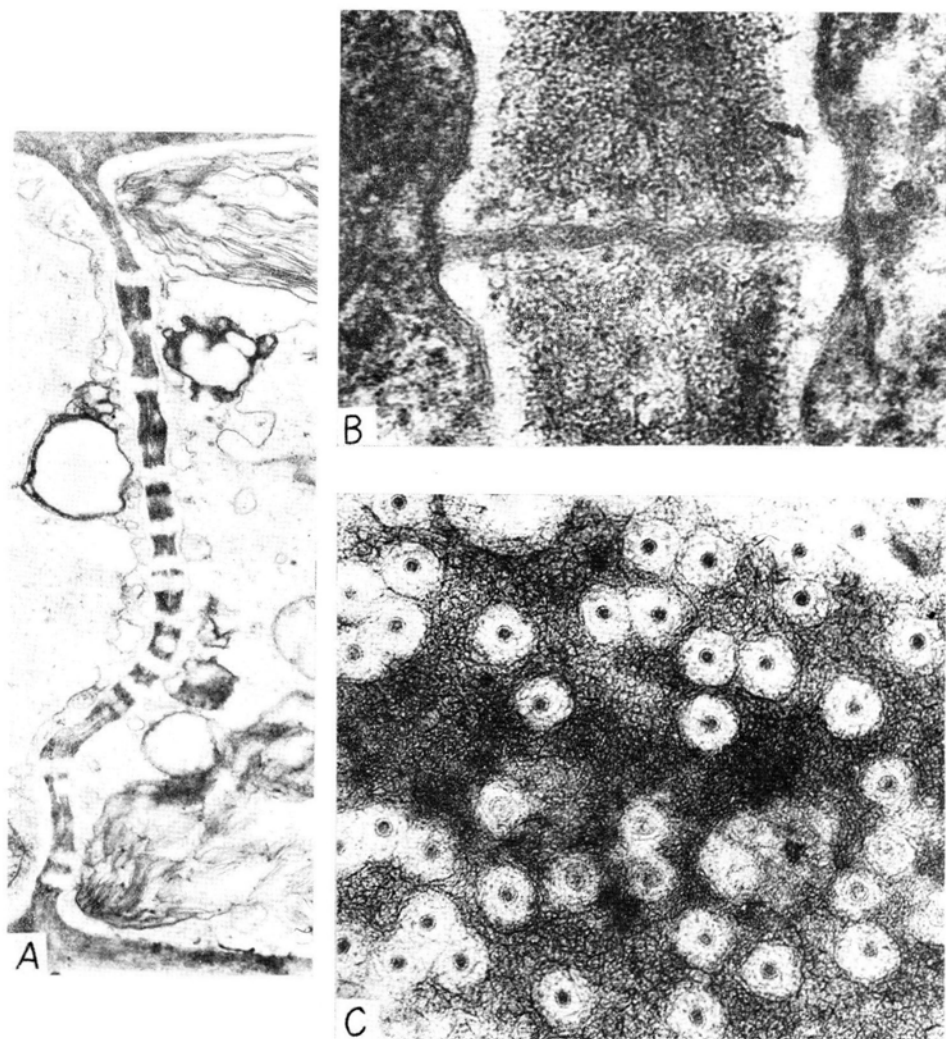
Ryc. 3. Interpretacja ultrastruktury plazmodesmy wg Robardsa (1971). Desmotubula wydaje się być kontynuacją ER lecz w zmodyfikowanej formie. Strukturę błon ER (szczegóły pokazane w górnym, prawym rogu) stanowią występujące na przemian podwójne warstwy lipo-proteidowe i micelle (Glaupert 1968). Skrót jak na ryc. 2



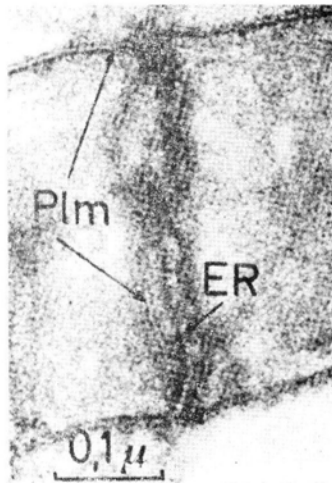
Ryc. 4. Rysunek schematyczny przedstawiający pewne typy plazmodesm, które można wyjaśnić w oparciu o model zaproponowany przez Robardsa (1971). a — ciągle ER z komórki do komórki podczas formowania blaszki środkowej, b — pojedyncza, w pełni wykształcona plazmodesma, której szczegóły przedstawia ryc. 3, c — plazmodesma z węzłem środkowym, który może istnieć w formie normalnej konfiguracji błony ER ze względu na brak efektu kompresyjnego ścian komórkowych w regionie centralnym, d — rozgałęziona plazmodesma. Wg Robardsa (1971)



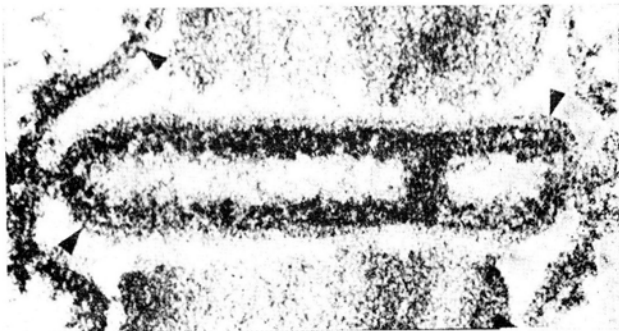
Ryc. 5. Schemat przedstawiający interpretację budowy plazmodesmy *Bulbochaete* wg Fräsera i Gunninga (1969). Plazmodesma wysłana jest plazmalemą i nie zawiera ER. Do wewnętrznej powierzchni plazmalemmy przylegają spiralnie ułożone cząstki, które mogą zamykać jeden z wylotów plazmodesmy (na schemacie u góry). Wewnątrz plazmodesmy, na wysokości blaszki środkowej (ciemny pas), znajduje się podobnie oznaczony, gęsty dla elektronów obszar



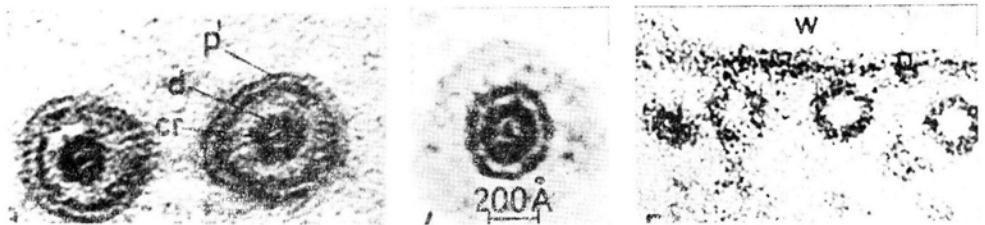
Ryc. 6. Plazmodesmy u mchów: A — przekrój podłużny przez plazmodesmy u *Funaria hygrometrica*, 11 200 \times , OsO₄. Wg Młodzianowskiego i Szweykowskiej (1971), B — przekrój podłużny przez plazmodesmę u *Ceratodon purpureus*, 100 000 \times . Aldehyd glutarowy i OsO₄. Wg Idzikowskiej — niepubl., C — przekrój poprzeczny, 56 000 \times . Aldehyd glutarowy i OsO₄



Ryc. 7. Podłużny przekrój przez plazmodesmę u *Tillandsia*. Widoczna jest plazmalemma (Plm) wyściełająca kanał plazmodesmy, przez który przebiega cysterna retikulum endoplazmatycznego (ER) wg Dolzmann (1965)



Ryc. 8. Podłużny przekrój przez środkową część plazmodesmy u *Bulbochaete* wg Fräsera i Gunninga (1969). Widać cząstki odłożone na wewnętrznej stronie plazmalemy (w obrębie kanału plazmodesmy). Gęsta dla elektronów warstwa znajdująca się na poziomie blaszki środkowej jest również dobrze widoczna, 200000 \times .



Ryc. 9. Przekroje poprzeczne przez plazmodesmy. A — przekrój przez środkową część plazmodesmy, B — przekrój przez zewnętrzną, przylegającą do protoplastów część plazmodesmy, C — duże powiększenie mikrotubul — widoczne podobieństwo do desmotubul. cr — centralny pręt, d — desmotubula, p' — plazmalemma wewnątrz kanału plazmodesmy, p — plazmalemma, w — ściana komórkowa. Wg Robardsa (1968)

w średnicach kolistych struktur, które na przekroju u glonów są dużo większe. Ciekawym szczegółem budowy plazmodesm u tego glonu jest występujący na poziomie blaszki środkowej gęsty dla elektronów obszar (ryc. 5), który może mieć pewne znaczenie w regulacji transportu międzykomórkowego.

Jak podają Ledbetter i Porter (1970), w plazmodesmach komórek liści pszenicy wykazać można ciągłość plazmalemy z komórki do komórki poprzez pory w ścianach. Natomiast autorzy nie wypowiadają się jednoznacznie na temat budowy centralnej części plazmalemy. Może ona ich zdaniem stanowić zarówno ściśnięty ER, jak i skondensowany czop cytoplazmy podstawowej. Wydaje się, że w plazmodesmach splątka mchu *Ceratodon purpureus* po utrwaleniu aldehydem glutarowym i OsO_4 cały centralny obszar wypełniony jest gęstą zawartością czopującą światło przewodu plazmodesmy (Woźny — niepubl.; Idzikowska — niepubl.; ryc. 6B i C).

Wyjaśnienie transportu międzykomórkowego związanego z istnieniem plazmodesm możliwe jest w oparciu o znajomość ich struktury. Zgodnie z modelem przedstawionym na ryc. 1 wymiana substancji między sąsiednimi protoplastami jest możliwa poprzez dwa przedziały: cytoplazmę podstawową i cysterny ER. Zgodnie z modelami Robardsa (ryc. 2 i 3) plazmalemma u wylotów plazmodesmy przylega ściśle do jej wewnętrznych struktur tak, że droga transportu jest ograniczona jedynie do wewnętrznego przedziału ER czy też do obszaru ograniczonego desmotubulą. Jeżeli dla wyjaśnienia transportu posłużymy się modelem przedstawionym na ryc. 5, to mówić możemy jedynie o przemieszczaniu się poprzez cytoplazmę podstawową. Czynniki strukturalnymi regulującymi wymianę w tym modelu mogą być posiadające zdolność zwięzania się wyloty plazmodesm utworzone z plazmalemy, jak i gęsty, osmofilny materiał czopujący światło przewodu plazmodesmy.

Jeżeli przyjmuje się możliwość transportu poprzez plazmodesmy, to należy również uwzględnić mechanizm jego selektywności. Inaczej trudno byłoby wyobrazić sobie komórki przylegające do siebie, których różnicowanie przebiega w różnych kierunkach, jak np. komórki zawierające taninę i jej pozbawione (Esau 1963).

Zgodnie z Fraserem i Gunningiem (1969) zdolność do zaciskania się plazmalemy na końcach plazmodesm, wydaje się być właściwa wszystkim typom ich budowy i w tym zjawisku można doszukiwać się jednego z mechanizmów regulacji przepływu substancji przez cytoplazmę działającego na zasadzie zaworu. W bardziej złożonych plazmodesmach istnieją struktury osiowe, które przypuszczalnie mogą regulować transport poprzez przedział wewnętrzny (patrz model ryc. 2).

Ostatnio często cytowane są dowody na przemieszczanie się wirusów poprzez plazmodesmy (Behnke 1966, Esau 1967, Esau i in. 1967, Davison 1969). Jednak przy obecnym stanie wiedzy dowody te są dyskusyjne, chociażby z tego względu, że rozmiary pewnych wirusów są większe niż średnica desmotubul czy nawet całego światła plazmodesmy (Singh i Hildebrandt 1966). Ostatnio Esau i Hoefert w *Virology* (48, 1972) opublikowali pracę zawierającą elektronogramy wykazujące obecność wirusa buraka cukrowego (BWYV) w plazmodiach między komórkami mięksizowymi a elementami łyka.

Jak z tego krótkiego przeglądu wynika, istnieje dość duża różnorodność poglądów na morfologię, wielkość i strukturę plazmodesm. Jest to na pewno spowodowane stosowaniem różnych metod preparowania materiału oraz różnym stopniem dokładności i poprawności obserwacji w mikroskopie elektronowym (Helder i Boerma 1969). Niezależnie jednak od tego, wydaje się możliwe istnienie różnych typów plazmodesm w różnych komórkach, u różnych roślin, a nawet u takich samych komórek (Picket-Heaps 1968).

Ostatecznie ustalenie budowy i funkcji plazmodesm będzie możliwe tylko poprzez badania fizjologiczne w powiązaniu z dalszym badaniem ich ultrastruktury w różnych grupach roślin i w różnych organach.

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

Zakład Botaniki Ogólnej Uniwersytetu im. A. Mickiewicza w Poznaniu

LITERATURA

- Behnke H. D., 1966. *Cell structures in relation to translocation phenomena in plants*, w: *Viruses of plants* 28—43. Amsterdam. North Holland Publishing Company.
- Burgess J. and Northcote D. H., 1969. *The relationship between the endoplasmic reticulum and microtubular aggregation and disaggregation*. *Planta* (Berl.) 80, 1—14.
- Buvat R., 1958. *Recherches sur les infrastructures du cytoplasme, dans les cellules de méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'Elodea canadensis*. *Ann. Sci. nat. Bot. Sér. XI*, 19, 121—162.
- Buvat R., 1960. *L'infrastructure des plasmodesmes dans les cellules parenchymateuses des cordons conducteurs jeunes de Cucurbita pepo L.* *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 250, 170—172.
- Buvat R., 1969. *Plant cells*. London: World University Library.
- Clowes F. A. L. and Juniper B. E., 1968. *Plant cells*. Oxford and Edinburg Blackwell.
- Dolzmann P., 1965. *Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Sunghaaren vor Tillandsia unseoides (Bromeliaceae) II. Einige Beobachtungen zur Feinstruktur der Plasmodesmen*. *Planta* 64, 76—80.
- Davison E. M., 1969. *Cell to cell movement of tobacco ringspot virus*. *Virology* 37, 694—696.
- Esau K., 1963. *Ultrastructure of differentiated cells in higher plants*. *Amer. J. Bot.* 50, 495—506.
- 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.
- Esau K., 1967. *Anatomy of plant virus infections*. *Ann. Rev. Phytopathol.* 5, 45—76.
- Esau K., Cronshaw J. and Hoeffert L. L., 1967. *Relation of beet yellows virus to the phloem and to movement in the sieve tube*. *J. Cell Biol.* 32, 71—87.
- Fraser T. W. and Gunning B. E. S., 1969. *The ultrastructure of plasmodesmata in the filamentous green alga Bulbochaete hiloensis (Nordst.) Tiffany*. *Planta* (Berl.) 88, 244—254.
- Frey-Wyssling A. and Mühlethaler K., 1965. *Ultrastructural plant cytology*. Amsterdam, Elsevier.
- Glauert A. M., 1968. *Electron microscopy of lipids and membranes*. *J. roy. micr. Soc.* 88, 49—70.
- Helder R. J. and Boerma J., 1969. *An electron microscopical study of the plasmodesmata in the roots of young barley seedlings*. *Acta Bot. Neerl.* 18, 99—107.
- Heslop-Harrison J., 1964. *Cell walls, cells membranes and protoplasmic connections during meiosis pollen development*, w: *Pollen Physiology and Fertilization*. ed. H. F. Linskens, Amsterdam, North-Holland Publishing Company.
- Juniper B. E., 1963. *Origin of plasmodesmata between sister cells of the root tips of barley and maize*. *J. roy. micr. Soc.* 82, 123—126.

- Kollmann R. und Schumacher W., 1962. *Über die Feinstruktur des Phloems von Metasequoia glyptostroboides und seine jahreszeitlichen Veränderungen. II. Mitt. Vergleichende Untersuchungen der Plasmatischen Verbindung — brücken in Phloemparenchymzellen und Siebzellen.* Planta (Berl.) 58, 366—386.
- Kollmann R. und Schumacher W., 1963. *Über die Feinstruktur des Phloems von Metasequoia glyptostroboides und seine jahreszeitlichen Veränderungen. IV. Mitt. Weitere Beobachtungen zum Feinbau der Plasmabrücken in den Siebzellen.* Planta (Berl.) 60, 360—389.
- Kollmann R. und Dörr I., 1969. *Strukturelle Grundlagen des zwischenzelligen Stoffaustausches.* Ber. deutsch. bot. Ges. 82, 415—425.
- Krull R., 1960. *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Plasmodesmen in Rindenparenchym von Viscum album.* Planta (Berl.) 55, 598—629.
- Ledbetter M. C. and Porter K. R., 1970. *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells.* Berlin. Heidelberg. New York: Springer — Verlag.
- Lucy J. A., 1964. *Glubular lipid micelles and cell membranes.* J. theor. Biol. 7, 360—373.
- Mazia D. and Ruby A., 1968. *Dissolution of erythrocyte membranes in water and comparison of the membrane protein with other structural proteins.* Proc. nat. Acad. Sci. 61, 1005—1012.
- Młodzianowski F. and Szwejkowska A., 1971. *Fine structure of kinetin-treated protonema and kinetin-induced gametophore buds in Funaria hygrometrica.* Acta Soc. Bot. Pol. 40 (4), 549—555.
- Northcote D. H., 1968. *The organization of the endoplasmic reticulum, the Golgi bodies, and microtubules during cell division and subsequent growth.* W: *Plant Cell Organelles* (J. B. Pridham, ed.). London: Academic Press 179—197.
- Picket-Heaps J. D., 1967. *Ultrastructure and differentiation in Chara sp. I. Vegetative cells.* Austr. J. biol. Sci. 20, 539—551.
- Picket-Heaps J. D., 1968. *Ultrastructure and differentiation in Chara (fibrosa). IV. Spermatogenesis.* Austr. J. biol. Sci. 21, 655—690.
- Robards A. W., 1968. *A new interpretation of plasmodesmata ultrastructure.* Planta (Berl.) 82, 200—210.
- Robards A. W. and Kidwai P. F., 1969. *Cytochemical localization of phosphatase in differentiating secondary vascular cells.* Planta (Berl.) 87, 227—238.
- Robards A. W., 1971. *The ultrastructure of plasmodesmata.* Protoplasma 72, 315—323.
- Singh M. and Hildebrandt A. C., 1966. *Movements of TMV inclusion bodies within tobacco cells.* Virology 30, 134—142.
- Sitte P., 1958. *Die Ultrastruktur von Wurzelmeristemzellen der Erbse (Pisum sativum). Eine elektronenmikroskopische Studie.* Protoplasma 49, 447—552.
- Strasburger E., 1882. *Ueber den Bau und das Wachstum der Zellhäute,* Jena.
- Struger S., 1957a. *Der elektronmikroskopische Nachweis von Plasmodesmen mit Hilfe der Uranylprägnierung an Wurzelmeristem.* Protoplasma 48, 231—236.
- Struger S., 1957b. *Elektronmikroskopische Beobachtungen an den Plasmodesmen des Urmeristems der Wurzelspitze von Allium cepa.* Protoplasma 48, 365—367.
- Tangl E., 1879. *Jahrb. Wiss. Botanik.* 12, 170. (Cyt. za Frey-Wysslingem i Mühlethalerem 1965).
- Weir T. E. and Benson A. A., 1967. *The molecular organization of chloroplast membranes.* Amer. J. Bot. 54, 389—402.
- Weiling F., 1965. *Zur Feinstruktur der Plasmodesmen und Plasmakanäle bei Pollenmutterzellen.* Planta (Berl.) 64, 97—118.
- Ziegler H. und Ruck I., 1967. *Untersuchungen über die Feinstruktur des Phloems. III. Die „Trompetenzellen“ von Laminaria — Arten.* Planta 73, 62—73.